



ISSN 0370-3908

REVISTA DE LA ACADEMIA COLOMBIANA de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Academia Colombiana de Ciencias
Exactas, Físicas y Naturales

Vol. 38 · Número 147 · Págs. 125-232 · Abril - Junio de 2014 · Bogotá - Colombia





ISSN 0370-3908

REVISTA DE LA ACADEMIA COLOMBIANA de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Academia Colombiana de Ciencias
Exactas, Físicas y Naturales

Vol. 38 · Número 147 · Págs. 125-232 · Abril - Junio de 2014 · Bogotá - Colombia

Comité editorial

Editoras

Elizabeth Castañeda
Instituto Nacional de Salud,
Bogotá, Colombia

Carmenza Duque
Universidad de La Sabana, Chía, Colombia
Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia

Editores asociados

Ciencias físicas y Ciencias matemáticas

Bernardo Gómez
Universidad de los Andes, Bogotá, Colombia

Pedro Fernández de Córdoba
Universidad Politécnica de Valencia, España

Rubén Antonio Vargas
Universidad del Valle,
Cali, Colombia

Victor Albis
Universidad Nacional de Colombia,
Bogotá, Colombia

Ciencias naturales (biología, botánica, zoología, ecología, bioquímica)

Gabriel Roldán
Universidad Católica de Oriente,
Rionegro, Antioquia, Colombia

M. Gonzalo Andrade
Universidad Nacional de Colombia,
Bogotá, Colombia

Jaime Ricardo Cantera
Universidad del Valle,
Cali, Colombia

José Luis Fernández
Real Jardín Botánico, Consejo Superior de
Investigaciones Científicas, Madrid, España

Thomas Defler
Universidad Nacional de Colombia,
Leticia, Colombia

Ciencias de la tierra

Germán Poveda
Universidad Nacional de Colombia,
Medellín, Colombia

Armando Espinosa
Universidad del Quindío,
Armenia, Colombia

Carlos Alberto Vargas
Universidad Nacional de Colombia,
Bogotá, Colombia

José Ignacio Martínez
Universidad EAFIT, Medellín, Colombia

Ciencias humanas

Guillermo Páramo
Universidad Central, Bogotá, Colombia

Rubén Ardila
Universidad Nacional de Colombia,
Bogotá, Colombia

Ciencias biomédicas

Felipe Guhl
Universidad de Los Andes,
Bogotá, Colombia

Luis Fernando García
Universidad de Antioquia,
Medellín, Colombia

Ciencias químicas

Fanor Mondragón
Universidad de Antioquia,
Medellín, Colombia

Moisés Wasserman
Universidad Nacional de Colombia,
Bogotá, Colombia

Sonia Moreno
Universidad Nacional de Colombia,
Bogotá, Colombia

Comité científico internacional

Ángela María Guzmán
University of Central Florida,
Orlando, Estados Unidos

Antoine M. Cleef
University of Amsterdam, Holanda

Carlos Jiménez
Universidad de La Coruña, España

Gioconda San Blas
Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas
y Naturales, Caracas, Venezuela

José Rubens Pirani
Universidade de São Paulo, Brasil

Wolfgang Gieren
Universidad de Concepción, Chile

Asistencia y coordinación editorial Carolina Acosta

Corrección de estilo y ortografía
Marta Renza

Diagramación
Johanna Morales

Impresión y acabados
Gente Nueva

Reseñada en los siguientes índices nacionales e internacionales:

Actualidad Iberoamericana
Agris
CIRS
Current Mathematical Publications
Dialnet
EBSCO

Historia Mathematica
Index Kewensis
Latindex
Mathematical Reviews
MathSciNet (on line data base)
OCLC (Online Computer Library Center)

PERIODICA
Publindex, Colciencias
RLG
SciELO
Zentralblatt für Mathematik
Zoological Record

Periodicidad: trimestral
Fecha de inicio: 1936
Tamaño: 21,5 x 27 cm
Papel: propalmate de 90 gr.
Solicitud de canje

Esta publicación se ha financiado mediante la transferencia de recursos del Gobierno Nacional a la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.

La Academia no es responsable de las opiniones aquí expresadas.

Reservados todos los derechos. El contenido de la presente publicación no puede ser reproducido, ni transmitido por ningún procedimiento electrónico, mecánico, incluyendo fotocopia, grabación magnética, ni registrado por ningún sistema de recuperación de información, en ninguna forma, ni por ningún medio, sin la previa autorización por escrito del titular de los derechos de explotación de la misma.

Cualquier forma de reproducción, distribución, comunicación pública o transformación de esta obra solo puede ser realizada con la autorización previa de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales.

Impreso en Colombia



Portada:

La especie *Mutisia clematis* fue dedicada por Linneo a José Celestino Mutis y luego una especie de este género, *Mutisia grandiflora* fue adoptada como símbolo en el escudo de la Academia de Ciencias Exactas Físicas y Naturales. En la parte superior: "clavellino". Nombre científico: *Mutisia clematis*, Familia: Asteraceae. A la izquierda, en posición vertical: *Cissampelos sp.* Familia: Menispermaceae.

Página web de la revista: www.raccefyn.co

Correo electrónico: revista@accefyn.org.co

Sede de la Academia: Cra. 28a No.39a - 63
Bogotá, Colombia

Teléfonos: (571) 244 3186 - 268 3290 -
268 2846



ISSN 0370-3908

REVISTA DE LA ACADEMIA COLOMBIANA de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales

Academia Colombiana de Ciencias
Exactas, Físicas y Naturales

Vol. 38 · Número 147 · Págs. 125-232 · Abril - Junio de 2014 · Bogotá - Colombia

Contenido - Contents

Ciencias humanas

Datación de restos arqueológicos encontrados en Checua (Cundinamarca - Colombia) mediante resonancia paramagnética electrónica

Electron paramagnetic resonance dating of archaeological rests from Checua (Cundinamarca - Colombia)

Eduar Carvajal, Luis Montes, Ovidio A. Almanza 129

Las especies del género *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paspaleae) de Colombia

The species of the genus *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paspaleae) from Colombia

Diego Giraldo-Cañas 135

Tráfico de partes e individuos del oso andino *Tremarctos ornatus* en el Perú

Traffic of parts and individuals of Andean bear *Tremarctos ornatus* in Perú

Judith Figueroa 182

Ciencias naturales

New records of *Macrobrachium digueti* (Bouvier, 1895) for Colombia (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae)

Nuevos registros de *Macrobrachium digueti* (Bouvier, 1895) para Colombia (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae)

Martha R. Campos 196

Propagación de especies nativas de la microcuenca del río La Vega, Tunja, Boyacá, con potencial para la restauración ecológica

Propagation of native species from the basin of La Vega River, Tunja, Boyacá, with potential for ecological restoration

Angélica María Acero-Nitola, Francisco Cortés-Pérez 200

Localización y magnitud del terremoto de 1785 en Colombia calculadas a partir de intensidades macrosísmicas

Calculation of the location and magnitude of the 1785 earthquake in Colombia based on macroseismic intensity data

Augusto Antonio Gomez-Capera, Elkin de Jesus Salcedo-Hurtado, Dino Bindi,

Jose Enrique Choy, Julio Antonio Garcia-Pelaez 211

Enfoque y alcance

Focus and Scope 223

Datación de restos arqueológicos encontrados en Checua (Cundinamarca - Colombia) mediante resonancia paramagnética electrónica

Eduar Carvajal¹, Luis Montes², Ovidio A. Almanza^{1,*}

¹Departamento de Física, Grupo de Física Aplicada, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia

²Departamento de Geociencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia

Resumen

En este trabajo se presentan los resultados obtenidos al datar por medio de resonancia paramagnética electrónica (RPE) muestras de esmalte dental humano provenientes del sitio arqueológico de Checua, situado a 5° 04' de latitud norte y a 73° 53' de longitud este, a una altitud de 3.600 m sobre el nivel del mar, y a 60 km al noreste de Bogotá. El esmalte dental se irradió con rayos gama y los radicales libres producidos se cuantificaron usando un espectrómetro de RPE, banda X. A partir de la curva de intensidad de la señal RPE, comparada con la dosis absorbida por el esmalte, se hizo un ajuste que permitió obtener la dosis media arqueológica acumulada en el esmalte (D_E) durante el periodo de enterramiento de la muestra. El valor obtenido fue de $3,0 \pm 0,08$ Gy. Para estimar la edad de la muestra se usó el programa computacional ROSY, obteniendo una edad media del individuo de 5.021 ± 202 años antes del presente. La edad de las muestras corresponde a seres humanos que vivieron en el periodo cuaternario, en la época del holoceno. Los resultados obtenidos muestran el potencial de la técnica RPE como herramienta de datación de muestras cuaternarias en Colombia y abre la posibilidad de usarla en otro tipo de muestras como estalagmitas, calcitas, conchas de moluscos y corales. Este trabajo es el tercero realizado en Colombia en este campo después del trabajo de tesis de Sandoval y Carvajal (Sandoval 2010, Carvajal 2011 a,b).

Palabras clave: EPR, esmalte dental, datación arqueológica.

Electron paramagnetic resonance dating of archaeological rests from Checua (Cundinamarca - Colombia)

Abstract

This paper presents the results obtained from using electron paramagnetic resonance (EPR) to analyse human tooth enamel found at the Checua archaeological site (Cundinamarca, Colombia), located 5° 04' latitude north and 73° 53' longitude east, 3,600 m above sea level and 60 km northeast of Bogotá. The tooth enamel was irradiated with gamma rays and the resulting free radicals were measured using an electron spin resonance (ESR) X-band spectrometer. Comparing the RPE signal intensity curve to the absorbed dose, it was possible to adjust this curve, which allowed us to obtain the mean archaeological dose accumulated in the enamel (D_E) during the period it was buried. The resulting value was 3.20 ± 0.08 Gy. By using the ROSY software, the mean age was estimated at 5021 ± 202 years before present (BP). This age corresponds to human beings who lived in the Quaternary period, Holocene epoch. These results show the EPR technique potential as a tool for dating Quaternary samples in Colombia and open the possibility of using it in stalagmite, calcite, mollusc shell and coral reef samples. This study is the third conducted in Colombia after the thesis work by Carvajal and Sandoval (Sandoval, 2010, Carvajal, 2011).

Key words: EPR/ESR, tooth enamel, Colombia, archaeological dating.

Introducción

El hombre siempre ha mostrado gran interés por su origen y su desarrollo a través de los tiempos, preguntándose sobre el qué, el cómo, el dónde y el cuándo de tal evolución. La respuesta al cuándo, ya sea de manera relativa o absoluta, le corresponde al campo de la datación. La datación permite que las interpretaciones arqueológicas se ubiquen en un espacio y

un tiempo determinados de forma útil y coherente; para ello, los fenómenos físicos, químicos y geológicos que se dieron en el pasado se aprovechan para fechar eventos y materiales y escribir la historia de la tierra y sus habitantes (Ikeya, 1993).

Los diversos métodos de datación se basan en fenómenos como el decaimiento radiactivo, la concentración de defectos por radiación natural y las reacciones químicas. Todos

ellos buscan determinar la edad de la muestra. El más conocido y convencional de estos métodos es el de datación por radiocarbono (carbono-14, ^{14}C); recientemente, sin embargo, se ha utilizado la técnica de RPE en dosimetría y arqueología con base en el hecho de que la radiación ionizante produce centros paramagnéticos o radicales libres que pueden detectarse mediante dicha técnica y que, además, estos centros gozan de una vida media bastante prolongada en diversos materiales (más de 100 millones de años). Así pues, la concentración de centros en una muestra dada es una medida de la dosis total de radiación a la que ha sido expuesta. Este efecto puede emplearse para determinar los tiempos de exposición y, por ende, el tiempo de enterramiento de una muestra en algunos de los casos (Jonas, 1997).

La técnica RPE es muy confiable en muestras con una antigüedad de hasta 2 millones de años y no tiene el riesgo de trabajar en el límite de saturación de las muestras por efectos de la radiación. Las muestras de estalactita, conchas, corales, hueso, cuarzos, feldespatos y esmalte dental, por ejemplo, se datan mediante la RPE debido a su capacidad de acumular radicales libres por efecto de las radiaciones (Ülkü, 2004, Watanabe, *et al.*, 2003, Renfrew, *et al.*, 1992, Jonas, 1997, Walker, 2005, Grun, 1989, 2006).

El presente trabajo se propuso datar mediante resonancia paramagnética electrónica (RPE) muestras arqueológicas de restos fósiles de humanos encontradas en el sitio arqueológico de Checua, Cundinamarca, Colombia, donde, según la información disponible, habitaron cazadores recolectores entre los 8.500 y 3.000 años antes del presente (Groot, 1992). Una datación más exacta de los restos humanos encontrados es de vital importancia para reconstruir nuestro pasado y tener mayor información sobre la forma de vida de quienes habitaron nuestro territorio. La figura 1 muestra el maxilar inferior de uno de los cuerpos hallados en el entierro datado en este trabajo.

Aspectos teóricos

El esmalte dental está compuesto principalmente por un componente inorgánico llamado hidroxiapatita ($\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$), el cual constituye entre 95 y 98 % del esmalte. Es el material más mineralizado, estable y duro que posee el cuerpo humano, lo que lo hace útil para la datación de restos arqueológicos de humanos y de animales. En la hidroxiapatita pueden existir sustituciones isomórficas o impurezas de carbonatos (principalmente CO_3^{2-}), con la capacidad de reemplazar los fosfatos o hidróxidos que la constituyen. Cuando inciden sobre materiales arqueológicos y geológicos como el esmalte dental, los diferentes tipos de



Figura 1. Parte de maxilar hallado en el entierro localizado en la región de Checua, Cundinamarca, Colombia, a partir del cual se extrajo un molar para el estudio por RPE

radiación ionizante presentes en el ambiente (rayos X o rayos gama provenientes de radionúclidos del uranio (^{238}U y ^{235}U), del torio (^{232}Th) y de sus radionúclidos hijos, y del potasio (^{40}K)) generan radicales del tipo CO_2^- , CO_3^- , CO^- , CO_3^{3-} en estos carbonatos, los cuales pueden ser plenamente detectados mediante RPE. Sin embargo, algunos de ellos no son lo suficientemente estables en el tiempo para ser usados en la datación, excepto el radical CO_2^- , cuyo tiempo de vida es de 10^7 años (AIEA, 2002). Por lo tanto, el radical CO_2^- juega el papel fundamental en la datación y la dosimetría del esmalte dental por RPE. Numerosos trabajos han reportado el uso de la señal de este radical para datar fósiles humanos, e incluso de animales como mamuts y venados (Ikeya, 1993).

La intensidad de la señal captada por RPE es proporcional a la concentración de espines, la cual, a su vez, es proporcional a la dosis de radiación a la que ha sido expuesta la muestra, a la tasa de dosis de radiación y al tiempo transcurrido desde su formación. El concepto de datación por RPE se basa en la determinación de la dosis total de radiación natural recibida por la muestra desde el momento de su muerte hasta el momento de su hallazgo (periodo de enterramiento), la cual se mide en Gy. La dosis total también recibe el nombre de dosis arqueológica o de dosis equivalente (D_E), dependiendo del campo de aplicación (geología o arqueometría).

La D_E depende de la tasa de dosis media anual de radiación natural ($\langle D \rangle$), que es la rapidez promedio con la que el material recibe la radiación natural en un año medida en Gy/año. Así, la edad (t), o tiempo de enterramiento de una muestra, se determina por RPE con base en la razón entre D_E y $\langle D \rangle$:

$$t = \frac{D_E}{\langle D \rangle} \quad (1).$$

*Correspondencia:

Ovidio A. Almanza, oaalmanzam@unal.edu.co

Recibido: 23 de abril de 2014

Aceptado: 12 de junio de 2014

Las ventajas de la datación por RPE radican en que las mediciones pueden hacerse sin tener que calentar el material, lo que facilita el estudio de materiales orgánicos. Es decir, la técnica RPE no es destructiva y la medición de una misma muestra puede hacerse una y otra vez.

Para obtener la edad de una muestra por RPE se necesita, entonces, encontrar dos parámetros importantes: la dosis acumulada, D_E , y la tasa de dosis anual, $\langle D \rangle$, durante el periodo de enterramiento. La D_E puede obtenerse por el método de dosis aditiva, en el que la intensidad de la señal de RPE se calibra de acuerdo a la dosis de radiación. Para esto, alícuotas de la muestra se irradian paso a paso, con diferentes dosis y con fuentes de irradiación artificial como ^{60}Co o ^{137}Cs , con el fin de detectar la dependencia de la intensidad de la RPE con respecto a la dosis absorbida. Al graficar esta dependencia, conocida como curva de respuesta de dosis, se extrapola a la dosis cero y, de esta forma, se obtiene la D_E .

Por otra parte, la $\langle D \rangle$ no es necesariamente constante en el tiempo y se obtiene a partir del análisis de los elementos radioactivos en la muestra y sus alrededores, y de la contribución de la radiación cósmica (Ikeya, 1993; Jonas, 1997; Walker, 2005; Grun, 1989). La $\langle D \rangle$ puede obtenerse experimentalmente si se conoce la concentración en parte por millón (ppm) de los principales elementos radiactivos, ^{238}U , ^{232}Th y ^{40}K , del sedimento alrededor de la muestra. Comúnmente, la concentración de estos elementos se determina mediante la espectrometría gama o el análisis de activación de neutrones (AAN); más recientemente, también se ha usado la espectrometría de masas (Ikeya, 1993). La contribución de la radiación cósmica puede determinarse mediante la ecuación para la datación por luminiscencia y por RPE (Prescott y Hutton, 1994):

$$D = D_0 \left[F + J e^{\frac{h}{H}} \right] \quad (2),$$

donde D_0 es la tasa de dosis cósmica al nivel del mar en una latitud geomagnética de 8,1 y a una altitud h (2.600 m). F , J y H son valores predeterminados que varían de acuerdo a la latitud geomagnética del sitio arqueológico en cuestión y pueden tomarse de Prescott y Hutton (1994).

La D_0 puede calcularse a partir de la profundidad de la muestra por medio de la siguiente ecuación (Prescott, et al., 1994):

$$D_0 = 0.21 e^{(-0.070x + 0.0005x^2)} \quad (3).$$

En esta ecuación, la D_0 se expresa en mGy/año y x representa la profundidad de la muestra expresada en hgcm^{-2} (100 gcm^{-2}). En nuestro caso, la profundidad a la que se encontró el entierro corresponde a 35 cm, lo que equivale a $0,93 \text{ hgcm}^{-2}$ (Prescott y Hutton, 1994). Usando esta expresión, el valor

encontrado para D_0 fue de $0,20 \pm 0,01 \text{ mGy/a}$. La latitud geomagnética (λ) del sitio se calculó usando la expresión:

$$\text{Sen}\lambda = 0.203\text{cos}\theta\text{cos}(\varphi - 291) + 0.979\text{sen}\theta \quad (4),$$

donde θ y φ representan la latitud y la longitud geográfica del sitio (Prescott y Hutton, 1994).

Resonancia paramagnética electrónica

Es la absorción de energía electromagnética por parte de una muestra, lo que da lugar a transiciones entre los niveles energéticos de espín electrónico generados por la aplicación de un campo magnético externo. Los electrones desapareados de los radicales libres tienen un espín $\frac{1}{2}$, y en presencia de este campo externo es posible detectar dos niveles energéticos distintos. La transición entre esos dos niveles produce una señal siempre y cuando se cumpla que

$$h\nu = g\beta H \quad (5),$$

donde ν es la frecuencia resonante, h es la constante de Planck, g es el llamado factor g o factor de Landé para electrones libres, β es el magnetón de Bohr y H es el campo magnético, lo que da cuenta del ambiente magnético local en el que está inmerso el radical. Usualmente g es un tensor de nueve componentes, que pueden reducirse a dos para obtener una simetría axial, con valores asignados como g_{\perp} y g_{\parallel} , valores a los que se hace referencia cuando el campo magnético externo es perpendicular o paralelo a los ejes de simetría del sitio en el que se encuentra el centro paramagnético.

Materiales y métodos

El sitio arqueológico Checua se encuentra localizado en la vereda del mismo nombre del municipio de Nemocón (Cundinamarca), en predios de la finca Extremadura, a una distancia de 7 kilómetros al norte de la cabecera municipal. La cabecera municipal está localizada a los $5^{\circ} 04'$ de latitud norte y $73^{\circ} 53'$ de longitud al este de Greenwich, y a 60 km al noreste de Bogotá. La pieza dental utilizada en este trabajo se extrajo del entierro rotulado como Checua 2, entierro 2, encontrado a 35 cm de profundidad (Groot, 1992), la cual fue amablemente suministrada por el Laboratorio de Antropología Física de la Universidad Nacional de Colombia (Figura 1). El proceso de separación del esmalte se llevó a cabo siguiendo el protocolo establecido para tal fin (Kinoshita, et al., 2008; Grun, 1989; IAEA, 2002) con un equipo odontológico portátil dotado de una fresa odontológica y un micromotor con dispositivo de refrigeración. El calentamiento del esmalte durante el proceso de separación puede producir señales no deseables al momento de medir el espectro RPE de la muestra (IAEA, 2002), por lo que se usó agua para refrigerarla durante el proceso de separación.

El cascarón de esmalte dental se sometió a un baño ultrasónico en una solución saturada de NaOH al 30 % durante seis horas para eliminar las impurezas orgánicas. El

NaOH se retiró con agua destilada y las piezas se secaron con aire seco. Posteriormente, las muestras se sumergieron en HCl al 10 % por 45 minutos. Además de eliminar los remanentes de dentina aún presentes, este proceso ayudó a remover las primeras capas del esmalte (del orden de $50 \pm 5 \mu\text{m}$), lo que a su vez previno la posible contribución a la dosis total de las partículas alfa depositadas en la muestra a lo largo de su periodo de enterramiento.

Terminado el proceso, se obtuvo un cascarón de esmalte de aproximadamente 1,4 mm, muestra que de ahora en adelante llamaremos CH-I. El esmalte se trituro en forma mecánica en un mortero ágata y el polvo resultante se dividió en nueve alícuotas, que fueron encapsuladas en tubos de plástico de aproximadamente 1,5 cm de largo y 0,4 cm de diámetro. Posteriormente se las irradió usando un equipo estándar de ^{60}Co , a temperatura ambiente y a 8 Gy/min de velocidad media de dosis. Después de la irradiación, las muestras se midieron empleando un espectrómetro Bruker ESP300, banda X. Las alturas máximas de las señales g_{\perp} y g_{\parallel} se utilizaron como medida de la intensidad toda vez que su ancho entre picos permanece constante. Se obtuvieron, así, nueve valores medidos por cada dosis de radiación. Se aplicó entonces el método de dosis aditiva y el rango de irradiación fue de 0 a 740 Gy. La amplitud de la señal se graficó como función de la dosis. Los parámetros del espectrómetro fueron los siguientes: 336 mT de campo central, 0,02 T de rango de barrido, 0,1 mT de amplitud de modulación, 100 kHz de frecuencia de modulación, 0,328 s de constante de tiempo y 20 mW de potencia de microondas.

Dada la profundidad a la que fueron encontradas (35cm), las muestras de sedimento recogidas en el lugar del hallazgo de los entierros se sometieron a un análisis radiométrico con espectrometría gama, con el fin de determinar las concentraciones en ppm de los radioisótopos ^{238}U , ^{232}Th y ^{40}K presentes en el sitio. Para este análisis se utilizó un espectrómetro gama CANBERRA modelo GC2019 de bajo fondo, con blindaje de 15 cm de plomo, detector de germanio hiperpuro de alta resolución y una eficiencia absoluta de detección de 1,89 % a 661,6 keV, perteneciente al Laboratorio de Radiometría Ambiental del Grupo de Tecnologías Nucleares de INGEOMINAS.

Resultados

La figura 2 muestra los espectros RPE de la muestra de esmalte CH-I en distintas dosis de irradiación (54 a 324 Gy). Por medio de un modelo exponencial se ajustó la curva de intensidad de la señal RPE con respecto a la dosis de irradiación (Figura 3). En la literatura normalmente se registra que las tendencias son de tipo lineal, sin embargo, hay que tener en cuenta que estos trabajos muestran resultados en un rango de dosis comprendido entre los 5 y los 100 Gy (**Kinoshita, et al.**, 2008). El comportamiento exponencial para la señal del radical CO_2^- , que es el que da origen a la señal RPE, se ha observado en dosis altas, de hasta 8 kGy, dependiendo de la edad de las muestras (**Hoffmann, et al.**, 2003)). Tanto el comportamiento exponencial como el lineal son correctos y aceptables (**Grun**, 1989; **Ikeya**, 1993), sobre todo si se trabaja en un rango de dosis alto como el empleado aquí

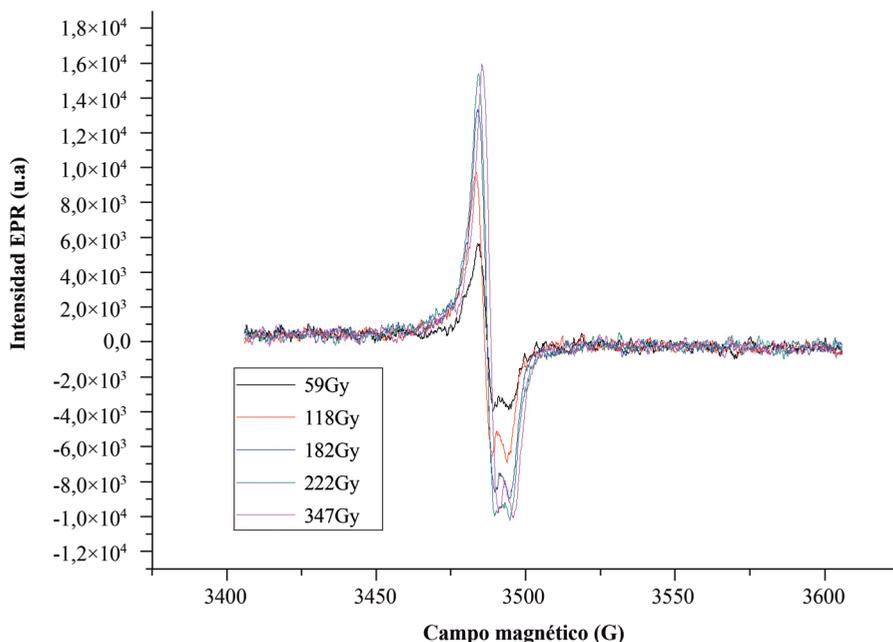


Figura 2. Espectro RPE de las muestras de esmalte dental CH-I en un rango de dosis de 59 a 347 Gy

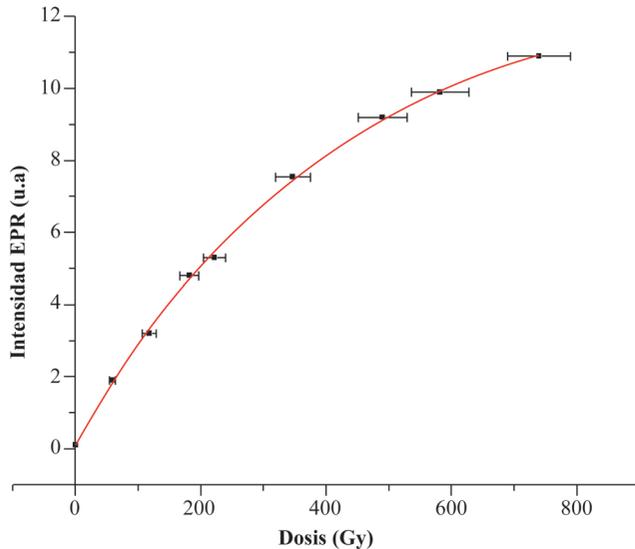


Figura 3. Intensidad de la señal RPE *Vs.* dosis, que muestra el ajuste de la señal. Para la muestra CH-I, la dosis arqueológica encontrada fue la siguiente: $D_e = 3,20 \pm 0,08$ Gy (coeficiente de correlación, 0,998)

para evitar mediciones hechas en los límites de saturación de las muestras. Todo lo anterior permitió obtener una dosis arqueológica o D_e de $3,20 \pm 0,08$ Gy.

El contenido de los radioisótopos ^{238}U , ^{232}Th y ^{40}K , obtenidos a partir del análisis de suelo por espectrometría gama, se muestra en la tabla 1. En este trabajo no se determinó la concentración de estos elementos en el esmalte y la dentina, ya que su proporción se considera despreciable en muestras que datan del holoceno (Kinoshita, *et al.*, 2008; Hefne, *et al.*, 2002). El valor “insignificante” de estas cantidades se debe a su corto período de enterramiento, el cual se considera así en el sentido de la formación de radioisótopos dentro del esmalte y la dentina, los cuales se hallan en valores significativos más allá de los 20.000 años antes del presente (Grün, 1989; Grün, 2006; Jonas, 1997; Rink, *et al.*, 1996), pero no así para los últimos diez mil años. La información previa suministrada por Groot (1992), en el sentido de que los habitantes del lugar del hallazgo arqueológico habrían vivido allí en la época prehispanica, entre los 8.500 y 3.000 años antes del presente, época de cazadores y recolectores en Colombia, contribuyó a la decisión de despreciar dichas cantidades.

La tasa de dosis de radiación cósmica encontrada a partir de los gráficos de Prescott y Hutton y de las ecuaciones 2, 3 y 4 (Prescott y Hutton, 1994) fue de 260 ± 15 $\mu\text{Gy/y}$. Otros valores, como el espesor del esmalte y la dentina (1,4 y 5 mm, respectivamente) y las densidades del suelo, del esmalte y de la dentina (2,00, 3,00 y 2,82 g/cm^3 , respectivamente), se usaron en el cálculo de la edad de la muestra. Para estos

Tabla 1. Concentraciones de uranio, de torio y de potasio determinadas por espectrometría gama en las muestras de suelo recogidas en el lugar del entierro

Muestra	Concentración (ppm)		
	^{238}U	^{232}Th	^{40}K
CH-I (Checua)	$1,44 \pm 0,10$	$3,78 \pm 0,23$	$0,77 \pm 0,05$

Tabla 2. Tasa de dosis obtenidas a partir de la concentración de radioisótopos en el suelo, radiación cósmica local y tasa de dosis total (valores reportados por el programa ROSY)

	Alpha ($\mu\text{Gy/y}$)	Beta ($\mu\text{Gy/y}$)	Gama ($\mu\text{Gy/y}$)	Cósmica ($\mu\text{Gy/y}$)	Gama + cósmica ($\mu\text{Gy/y}$)
Dentina	0,00	0,00-	-	-	-
Esmalte	0,00	0,00	-	-	-
Cemento	0,00	0,00	-	-	-
Sedimento	0,00	43,34	342,65	-	-
Uranio	0,00	29,76	162,72	-	-
Torio	0,00	13,58	179,93	-	-
Potasio	-	0,00	0,00	-	-
Total	0,00	43,34	342,65	260,00	598,31
Tasa de dosis Alpha+beta ($\mu\text{Gy/y}$) = 43,34					
Tasa de dosis total ($\mu\text{Gy/y}$) = 645,99					

cálculos también se hace necesario conocer el contenido de agua en el suelo del lugar del entierro, que en nuestro caso fue de 12,1 %.

El programa computacional ROSY se usó para calcular las tasas de dosis de radiación debidas a cada uno de los radioisótopos y sus respectivas concentraciones. La tasa de dosis de radiación total, $\langle D \rangle$, debida al medio y a la radiación cósmica, e independiente del modelo de absorción de uranio, fue de 645,99 $\mu\text{Gy/y}$. Todos los resultados se muestran en la tabla 2. Se emplearon algunos otros datos necesarios para determinar estas tasas de dosis, valores que el programa ROSY aporta por defecto. Así pues, considerando la ecuación 1, la edad media de la muestra CH-I fue de 5.021 ± 202 años antes del presente.

Conclusiones

La edad reportada para muchas muestras arqueológicas encontradas en Colombia se ha determinado a partir del ^{14}C . Este no es un método de datación directo, toda vez que lo que se data es el material orgánico encontrado alrededor del entierro, el cual puede coincidir cronológicamente o no con los restos humanos descubiertos. De allí la importancia de los resultados publicados en este trabajo con relación a la datación directa de un individuo arqueológico de nuestro territorio mediante la resonancia paramagnética electrónica (RPE). La edad media encontrada fue de 5.021 ± 202 años antes del presente, resultado que concuerda con los análisis estratigráficos del sitio publicados por Groot (1992).

La edad calculada para el individuo bajo estudio, perteneciente a un entierro hallado en territorio colombiano, se hizo en forma relativamente sencilla, con unos pocos gramos de esmalte dental obtenido de un único molar, lo que evidencia las ventajas y características de la datación por RPE. Esperamos que los resultados aquí presentados contribuyan a unir otros eslabones de la larga cadena de la historia colombiana y americana, en la cual aún hay mucho por hallar debido al rico pasado prehispánico y colonial de nuestros países. Este trabajo representa, pues, un esfuerzo pionero destinado a promover la datación de nuestros antepasados.

Agradecimientos

Los autores agradecemos a la Dirección de Investigación, sede Bogotá, de la Universidad Nacional de Colombia, por el apoyo financiero a través del proyecto 8003348. Agradecemos a M. Peña, de INGEOMINAS, por el análisis de suelos, así como al Laboratorio de Antropología de la Universidad Nacional de Colombia, en especial a su director, el doctor J.V. Rodríguez, por suministraros la pieza dental estudiada, y a la doctora Ana M. Groot, por sus comentarios durante la investigación.

Conflicto de interés

Los autores declaran que no tienen ningún conflicto de interés.

Bibliografía

- Carvajal E, Montes L., Almanza O. A.** (2011). Quaternary dating by electron spin resonance (ESR) applied to human tooth enamel. *Earth Sci. Res. SJ*. **15** (2): 115 – 120.
- Carvajal, E.** (2011). Datación de esmalte dental de restos fósiles humanos provenientes de Aguazuque y Checua (Cundinamarca) usando la técnica de resonancia paramagnética electrónica (EPR). Tesis de Maestría en Física, Universidad Nacional, Bogotá, Colombia. pp. 73-78.
- Groot, A.M.** (1992). Checua. Una secuencia cultural entre 8500 y 3000 años antes del presente. Fundación de Investigaciones Arqueológicas Nacionales. Banco de la República. Bogotá. pp. 17-80.
- Grün, R.** (1989). Electron Spin Resonance (ESR) dating. *Quaternary International* **1**: 65-109.

- Grün, R.** (2006). Direct Dating of Human Fossils. *Yearb. Phys. Anthropol.* **49**: 2-48.
- Hefne, J., Yamani, A., Al-Dayel, O., Ikeya, M., Al-Osaimi, S.** (2002). ESR Dating of Tooth from Pre-Islamic Siting Saudi Arabia. *Advances in ESR Applications*. **18**: 119-121.
- Hoffmann D, Woda C, Mangini A.** (2003). Equivalent Dose Determination in Foraminifera: Analytical description of the CO₂-signal Dose-Response Curve. *Radiation Measurements* **37**: 95-101.
- IAEA** (2002). Use of electron paramagnetic resonance dosimetry with tooth enamel for retrospective dose assessment. Report of a coordinated research project. IAEA-TECDOC-1331. Vienna.
- Ikeya, M.** (1993). New applications of electron spin resonance: Dating, dosimetry and microscopy, World Scientific Publishing Company, Singapore. **2**: 66-102.
- Jonas, M.** (1997). Concepts and Methods of ESR dating. *Radiat. Meas.* **27**: 943-973.
- Kinoshita, A., Figueiredo, A.M.G., Felice, G.D., Lage, M.C.S.M., Guidon, N., Baffa, O.** (2008). Electron spin resonance dating of human teeth from Toca da Santa shelter of São Raimundo Nonato, Piauí, Brazil. *Nucl. Instrum. Meth B*. **266**: 635-639.
- Prescott, J.R., Hutton, J.T.** (1994). Cosmic ray contributions to dose-rates for luminescence and ESR dating: Large depths and long-term time variations. *Radiat. Meas.* **23**: 497-500.
- Renfrew, C. y Bahn, P.** *Arqueología. Teorías, Métodos y Práctica* (1992): Ediciones Akal S.A. pp. 107-147.
- Sandoval, J.** (2010). Datación de restos humanos prehispánicos a través de esmalte dental usando resonancia paramagnética electrónica (EPR). Trabajo de grado en Antropología, Universidad Nacional, Bogotá, Colombia. pp. 60-77
- Watanabe S., Ferial Ayta, W. E., Hamaguchi, H.** (2003). Some Evidence of a Date of First Humans to Arrive in Brazil. *Journal of Archaeological Science*. **30**: 351-354.
- Ülkü U.** (2004). ESR studies of Anatolian gypsum. *Spectrochimica Acta Part A*. **60**: 1359-1365.
- Walker M.** (2005). *Quaternary Dating Methods*. John Wiley & Sons Ltd. The Atrium, Southern Gate, Chichester. Chapters 1, 2, 3 and 4. pp. 17-34

Las especies del género *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paspaleae) de Colombia

Diego Giraldo-Cañas

Herbario Nacional Colombiano "COL", Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia

Resumen

Giraldo-Cañas, D.: Las especies del género *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paspaleae) de Colombia. Revista Acad. Colomb. Ci. Exact. 38(147):130-76, abril-junio de 2014. ISSN 0370-3908.

Axonopus es un género nativo del continente americano del cual se conocen unas 71 especies, principalmente concentradas en el norte de Sudamérica, con algunos representantes aparentemente introducidos en el Viejo Mundo. Se presenta el estudio morfológico y taxonómico de las especies colombianas, sus sinónimos, su descripción e iconografía, su distribución geográfica y ecológica, sus nombres vernáculos, sus usos, y se comentan algunas particularidades morfológicas, así como las relaciones morfológicas de las especies. Se discuten las afinidades morfológicas y filogenéticas con *Digitaria*, *Mesosetum*, *Paspalum*, *Spheneria* y *Streptostachys*. Se propone un nuevo nombre para *Axonopus* sect. *Cabrera*. Dos binomios se reducen a la sinonimia *Axonopus piccae* (= *Axonopus scoparius*) y *Axonopus poiophyllus* (= *Axonopus compressus*). Se destaca que el ejemplar *J. Cuatrecasas 3882* (US-1797918) corresponde claramente al holotipo de *Axonopus cuatrecasasii*, mientras que *J. Cuatrecasas 3882* (US-2780372) corresponde, sin duda alguna, a un ejemplar más de *Axonopus purpusii*. Cuatro especies se excluyen de la flora colombiana (*Axonopus laxiflorus*, *Axonopus longispicus*, *Axonopus pubivaginatus* y *Axonopus senescens*). Así, *Axonopus* está representado en Colombia por 19 especies, de las cuales tres son endémicas (*Axonopus orinocensis*, *Axonopus morronei* y *Axonopus zuloagae*).

Palabras clave: *Axonopus*, *Centrochloa*, *Digitaria*, *Mesosetum*, *Ophiochloa*, *Paspalum*, *Spheneria*, *Streptostachys*, flora de Colombia, gramíneas neotropicales.

The species of the genus *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paspaleae) from Colombia

Abstract

Axonopus is an American genus with about 71 species, mainly distributed in northern South America, with some species apparently introduced to the Old World. A morphological and taxonomic treatment of the species in Colombia is provided, including synonyms, descriptions, illustrations, ecological and geographic distribution, common names, uses, comments on particular morphological features, and morphological relationships of the species. The morphological and phylogenetic relationships with *Digitaria*, *Mesosetum*, *Paspalum*, *Spheneria*, and *Streptostachys* are discussed. A new name for *Axonopus* sect. *Cabrera* is proposed. Two names are synonymized: *Axonopus piccae* (= *Axonopus scoparius*) and *Axonopus poiophyllus* (= *Axonopus compressus*). The identity of the vouchers *J. Cuatrecasas 3882* (US-1797918) and *J. Cuatrecasas 3882* (US-2780372) is discussed. Four species are excluded from the Colombian flora (*Axonopus laxiflorus*, *Axonopus longispicus*, *Axonopus pubivaginatus*, and *Axonopus senescens*). Thus, a total of 19 species of this genus are currently known in Colombia, of which three are endemic (*Axonopus orinocensis*, *Axonopus morronei*, and *Axonopus zuloagae*).

Key words: *Axonopus*, *Centrochloa*, *Digitaria*, *Mesosetum*, *Ophiochloa*, *Paspalum*, *Spheneria*, *Streptostachys*, flora of Colombia, Neotropical grasses.

Introducción

Axonopus P. Beauv. es un género nativo de las regiones tropicales y subtropicales de América y se distribuye desde el centro-sur de los Estados Unidos de América hasta la provincia de Buenos Aires (Argentina) y de Chile (sólo registrado en la Isla de Pascua) (Giraldo-Cañas, 2008a, 2010, 2012a),

así como en las islas del Caribe, con algunos representantes aparentemente introducidos en África, Madagascar, Australia, Asia tropical y subtropical, Filipinas, Indonesia, Macao, Malasia, Sri Lanka, Hawai, Polinesia Francesa, Fiji, Guam, Islas Ryukyu, Islas Salomón, Micronesia, Nueva Caledonia, Papúa Nueva Guinea, Samoa, Tonga (Giraldo-Cañas, obs. pers.), así como en Europa [Portugal (Giraldo-Cañas,

2008a) y Galicia (España) (Romero Buján, 2008)]. De este género se conocen cerca de 71 especies (Giraldo-Cañas, 2012a), lo cual lo ubica como uno de los cinco géneros de Panicoideae más diversos en las Américas, mayormente concentrado en el norte de Sudamérica (Brasil, Venezuela y Colombia) (Black, 1963; Giraldo-Cañas, 2008b). Sus especies crecen, principalmente, por debajo de los 1.000 m de altitud, aunque algunas especies pueden alcanzar los 3.000 m; estas constituyen importantes elementos en las sabanas naturales, los campos, los cerrados, las áreas alteradas abiertas, así como en los afloramientos rocosos de los escudos precámbricos sudamericanos (Escudo Guayanés y Escudo Brasileño) (Giraldo-Cañas, 2007, 2008b, 2010).

Axonopus incluye hierbas perennes, 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 Paspaleae por presentar espiguillas solitarias en posición inversa, es decir, con la lema superior opuesta al eje del raquis, y por carecer de gluma inferior. Así, las características más contundentes para delimitar el género *Axonopus* son: inflorescencias racemosas con espiguillas agrupadas unilateralmente, espiguillas solitarias adaxiales, ausencia de gluma inferior y de pálea inferior y reducción del antecio basal a la lema inferior estéril (Black, 1963; Giraldo-Cañas, 2002, 2007, 2008b, 2010).

La taxonomía de *Axonopus* es compleja y, de hecho, resulta difícil determinar claramente algunos ejemplares, situación que se ve en los herbarios, dada la apreciable cantidad de determinaciones taxonómicas equivocadas, en las que muchos botánicos (inclusive agrostólogos) confunden no sólo especies de *Axonopus* entre sí, sino que a muchas las ubican en otros géneros, tales como *Digitaria* Haller y *Paspalum* L. (Figura 1S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/47>), e incluso en *Chloris* Sw. y *Cynodon* Rich. (estos dos últimos son géneros de la subfamilia Chloridoideae) (Giraldo-Cañas, 2000a, 2007, 2012a).

En este contexto, en Colombia ha habido varias aproximaciones para caracterizar la composición y la taxonomía del género *Axonopus* (véanse Black, 1963; Pinto-Escobar, 1963, Pinto-Nolla, 1997; Zuloaga, et al., 2003; Quattrocchi, 2006; Giraldo-Cañas, 2011a) (Tabla 1S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/83>), pero los criterios taxonómicos son disímiles y contradictorios, y en muchos casos están basados en variaciones mínimas y continuas de las dimensiones y la densidad del indumento

de hojas y espiguillas, las cuales se ajustan perfectamente a variaciones locales, situación que se refleja principalmente en la aceptación de numerosos binomios o en la curiosa consideración de sinónimos sin el necesario estudio detallado del material tipo (Giraldo-Cañas, 2010). Lo anterior, unido a la urgencia de desarrollar estudios taxonómicos en gramíneas neotropicales y especialmente colombianas –dada su alta diversidad–, justifican un estudio taxonómico con el fin de esclarecer y delimitar las especies colombianas de *Axonopus*.

Aquí se presenta una monografía de las especies colombianas de *Axonopus* con el objetivo de contribuir al conocimiento de la flora de Colombia, considerada como la segunda más diversa del planeta después de la de Brasil (McNeely, et al., 1990; Rangel-Ch., 2006) y especialmente de su flora agrostológica, la cual asciende a 907 especies (77 endémicas) y 183 géneros (uno endémico) (Giraldo-Cañas, 2013a), lo que la ubica como una de las más ricas de todos los países americanos. Por otra parte, Pinto-Escobar (2002) y Giraldo-Cañas (2011a) han destacado la necesidad de aportar nuevos trabajos taxonómicos para las gramíneas colombianas, toda vez que éstos son muy escasos. Asimismo, varios autores resaltan la imperiosa necesidad de una más activa realización y publicación de monografías botánicas (Stuessy, 1975, 1993; Prance, 1985; Thomas, 2005; Thomas & Thiers, 2011; Stuessy & Lack, 2011; Thomas, et al., 2012; Wood & Scotland, 2012; Agababian, et al., 2013), y en este sentido, la presente monografía se enmarcó en los lineamientos de Thomas, et al., (2012) y Agababian, et al., (2013). Cabe destacar que se partió de la hipótesis de que *Axonopus* es un género monofilético (Giraldo-Cañas, 2007; López & Morrone, 2012). Este trabajo hace parte de una serie de estudios sobre el género *Axonopus* por país (véanse Giraldo-Cañas, 2012a, 2012b, 2013b).

Afinidades genéricas de *Axonopus*

En la subtribu Paspalinae, *Axonopus* presenta afinidades morfológicas con *Paspalum* L. (los ejemplares examinados de varias especies de *Paspalum* se encuentran detallados en Giraldo-Cañas, 2008b), de hecho, un gran número de sus especies fue descrito originalmente en *Paspalum* o considerado como parte de este (véanse Flügge, 1810; Trinius, 1820, 1826, 1828, 1834; Raddi, 1823; Kunth, 1829; Nees ab Esenbeck, 1829; Döll, 1877; Hackel, 1887, 1890; Mez, 1917a, 1917b, 1921, entre otros), o, raramente, en *Panicum* L. (véase Steudel, 1853-1855), pero los dos primeros géneros se distinguen por la orientación de la espiguilla con relación al raquis, la cual es adaxial en *Axonopus* y abaxial en *Paspalum* y, además, en *Axonopus* las espiguillas son biconvexas, mientras que en *Paspalum* son generalmente plano-convexas o cóncavo-convexas, a veces biconvexas (Watson & Dallwitz, 1992; Giraldo-Cañas, 2001, 2008b)

*Correspondencia:

Diego Giraldo Cañas, dagiraldoc@unal.edu.co

Recibido: 18 de septiembre de 2013

Aceptado: 30 de abril de 2014

(Figuras 1S, 2S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/48>, 3S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/49>, 4S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/50> y 5S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/51>; Tabla 2S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/84>). Chase (1906, 1911), Webster (1988), Giraldo-Cañas (2007, 2008b) y Zanotti, et al., (2010), notaron que la posición invertida de la espiguilla es una de las diferencias fundamentales entre *Axonopus* y *Paspalum*. Por otra parte, hay varios autores que destacan una afinidad filogenética entre *Axonopus* y *Paspalum* (Crins, 1991; Gómez-Martínez & Culham, 2000; Aliscioni, 2002; Souza-Chies, et al., 2006; Giussani, et al., 2009; López & Morrone, 2012).

Con base en los recientes trabajos sobre sistématica filogenética molecular, varios autores coinciden en considerar a *Streptostachys* Desv. como el género hermano de *Axonopus* (Giussani, et al., 2001; Aliscioni, et al., 2003; Morrone, et al., 2007, 2012; Zuloaga, et al., 2007, 2010; Sede, et al., 2008, 2009). No obstante, *Streptostachys* se caracteriza por poseer raquilla engrosada y manifiesta entre la gluma inferior y el antecio superior (no engrosada en *Axonopus*), por la presencia de gluma inferior (estructura ausente en *Axonopus*), por presentar la cariopsis con hilo linear, el cual ocupa todo el largo de la cariopsis (hilo punctiforme a oblongo o elíptico, sub-basal o basal en *Axonopus*) y por su vía fotosintética C₃ (C₄ en *Axonopus*). Este género es sudamericano y se distribuye en Trinidad y Tobago, Guayana Francesa, Guyana, Surinam, Venezuela, Brasil y Paraguay, y de él se conocen dos especies, *Streptostachys asperifolia* Desv. y *Streptostachys lanciflora* R. P. Oliveira & Longhi-Wagner (Sede, et al., 2009). La presencia de raquilla engrosada y cariopsis con hilo linear permite diferenciar fácilmente a este género de *Axonopus* (Figura 3S; Tabla 2S). Los ejemplares examinados de *Streptostachys asperifolia* Desv. SON BRASIL: G. A. Black & R. L. Fróes 51-12279 (COL), J. Coehlo de Morais 854 (COL), G. T. Prance, et al., 3969 (COL); GUYANA: P. J. M. Maas, et al., 7669 (COL); VENEZUELA: L. Aristeguieta & G. Agostini 5557 (COL).

Por otra parte, López & Morrone (2012), con base en un análisis combinado de datos morfológicos y moleculares, ubican el género neotropical *Mesosetum* Steud. como el género hermano de *Axonopus*. No obstante, *Mesosetum* se diferencia principalmente por su inflorescencia constituida por un único racimo (varios racimos en *Axonopus*, muy raramente uno), por sus espiguillas comprimidas lateralmente (dorsalmente comprimidas en *Axonopus*), por sus espiguillas con gluma inferior (estructura ausente en *Axonopus*), por su antecio inferior estaminado o estéril (ausente en *Axonopus*), por la presencia de su pálea

inferior, aunque algunas veces no se desarrolla (ausente en *Axonopus*), y por su cariopsis con hilo linear (cariopsis con hilo punctiforme a oblongo o elíptico, sub-basal o basal en *Axonopus*) (Figuras 3S y 6S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/52>; Tabla 2S). Los ejemplares examinados de *Mesosetum* son: *Mesosetum loliiforme* (Steud.) Chase. COLOMBIA: R. Callejas & O. Marulanda 6906 (HUA); P. Vincelli 1217 (COAH). *Mesosetum rottboellioides* (Kunth) Hitchc. COLOMBIA: G. Davidse & S. Miller 26351 (MO). *Mesosetum* sp. COLOMBIA: D. Giraldo-Cañas & R. López 2579 (COAH, SI).

Clayton & Renvoize (1999) también relacionaron a *Axonopus* con *Spheneria* Kuhl., un género monotípico de Brasil, Guyana y Surinam, quizás porque en ambos géneros la gluma inferior está ausente y, además, estos autores consideraron a *Spheneria* como un género derivado de *Centochloa* Swallen, el cual a su vez reconocen como un género derivado de *Axonopus* (véase la figura 19 de Clayton & Renvoize, 1999: 269); la estrecha relación entre *Axonopus*, *Centochloa* y *Spheneria* fue destacada por Swallen (1935), al considerar que hay un caso de desarrollo paralelo, que en el caso de *Centochloa* se da partir de *Axonopus*, toda vez que en ambos géneros las espiguillas son adaxiales, mientras que en *Spheneria* se da partir de *Paspalum*, dado que sus espiguillas son abaxiales. Cabe destacar que *Centochloa* fue recientemente incluido en *Axonopus* (López & Morrone, 2012). No obstante, *Spheneria*, también ubicado recientemente en la subtribu Paspalinae por Morrone, et al., (2012), posee espiguillas abaxiales y su pálea superior es biaquilada y está casi completamente cubierta por la lema superior (Figuras 3S y 6S; Tabla 2S), mientras que en *Axonopus* las espiguillas son adaxiales, su pálea superior es entera o con dos pequeños lóbulos, condición ésta exclusiva de *Axonopus bryoides* (G. H. Rua, R. C. Oliveira & Valls) A. López & O. Morrone, (véase Rua, et al., 2006), y el antecio superior presenta los márgenes de la lema superior enrollados sobre la pálea superior, encerrando la lema superior ligeramente el ápice de la pálea superior, pero sin llegar a cubrirla en más de la mitad de su área (Figura 4S) (Watson & Dallwitz, 1992; Giraldo-Cañas, 2001, 2008b). Al respecto, Swallen (1935) y Judziewicz (1990) creen que *Spheneria* estaría más relacionado con *Paspalum*, en vista de que ambos géneros poseen espiguillas abaxiales, hipótesis que sigo aquí, toda vez que la orientación de la espiguilla, sea esta adaxial o abaxial, es clave en la delimitación de géneros en la subfamilia Panicoideae (véanse Webster, 1988, 1992; Crins, 1991; Zuloaga, et al., 2000; Zanotti, et al., 2010). Los Ejemplares examinados de *Spheneria kegelii* (Müll. Hal.) Pilg. SON BRASIL: G. A. Black & R. L. Fróes 51-12361 (COL), G. A. Black 55-18555 (COL), G. T. Prance, et al., 4844 (US).

Asimismo, *Axonopus* es superficialmente similar a *Digitaria*, un género de la tribu Paniceae R. Br., y con el cual es frecuentemente confundido, pero este último taxón se aparta

por tener espiguillas agrupadas en pares, tríadas, tétradas e incluso en grupos de cinco (muy raramente solitarias) y con orientación abaxial, además, en *Digitaria* la lema superior presenta los bordes membranáceos, generalmente hialinos y plegados sobre la pálea superior (Watson & Dallwitz, 1992; Giraldo-Cañas, 2001, 2004, 2005, 2008b) (Figuras 1S, 2S y 7S, <http://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/downloadSuppFile/48/53>; Tabla 2S). Por otra parte, *Digitaria* tiene un número básico de cromosomas x igual a nueve (Morrone, *et al.*, 2012), mientras que en *Axonopus* x es igual a diez. Los ejemplares examinados de numerosas especies de *Digitaria* se encuentran detallados en Giraldo-Cañas (2004, 2005).

Materiales y métodos

Estudios exomorfológicos

Las técnicas utilizadas corresponden a las empleadas clásicamente en taxonomía y sistemática biológicas (véase Giraldo-Cañas, *et al.*, 2012). Se siguió el concepto morfológico de especie con base en los postulados de Crisci (1994), Uribe Meléndez (2008) y Giraldo-Cañas, *et al.*, (2012), de que “una especie se define como un conjunto de individuos que presenta un espectro continuo de variación fenotípica y separado de otros conjuntos por discontinuidades morfológicas; en otras palabras, las especies son hipótesis acerca de la discontinuidad de la naturaleza”. En este sentido, las circunscripciones y las delimitaciones taxonómicas en los diferentes niveles jerárquicos, así como las nuevas propuestas de sinonimia, se basaron en el análisis detallado de los materiales tipo y en la amplia variación morfológica de las entidades taxonómicas. En consecuencia, los binomios reducidos como sinónimos son meras variantes de especies polimorfas.

Se estudiaron las colecciones generales y la mayoría de los materiales tipo de diversos herbarios: AAU, AFP, ANDES, AS, BA, BAF, BRG, CAUP, CDMB, CEN, CEPEC, COAH, COL, CORD, CTES, F, FAUC, FMB, G, HECASA, HPUJ, HUA, HUQ, IAN, IBGE, INPA, JAUM, K, LIL, LLANOS, LP, LPB, MA, MEDEL, MEXU, MO, NY, P, PSO, QCA, R, RB, RSA, SI, SP, SURCO, TOLI, U, UDBC, UIS, UPTC, US, VALLE, VEN y XAL (abreviaturas según Holmgren, *et al.*, (1990). Asimismo, se consultaron todas las descripciones originales de los taxones aquí considerados. Los nombres de los autores de los nombres taxonómicos se abreviaron con base en Brummitt & Powell (1992) y el portal en Internet *The International Plant Names Index* (www.ipni.org).

Se analizó la variación morfológica, la micromorfológica y la anatómica de 62 caracteres tanto vegetativos como reproductivos, siendo los más importantes los reproductivos y, entre estos, los más destacados en cuanto a su información

taxonómica y quizás filogenética fueron los correspondientes a las características de la gluma superior, la lema inferior y el antecio superior.

La circunscripción taxonómica infragenérica de *Axonopus* se basó en Giraldo-Cañas (2000b, 2008b); la consideración de nuevos sinónimos genéricos se basó en López & Morrone (2012), toda vez que dichos autores incluyeron recientemente los géneros *Centrochloa* Swallen (Swallen, 1935) y *Ophiochloa* Filg., Davidse & Zuloaga (Filgueiras, *et al.*, 1993) en *Axonopus*, y la ubicación de *Axonopus* en la tribu Paspaleae J. Presl subtribu Paspalinae Griseb. se basó en Morrone, *et al.*, (2012). Cabe destacar que la descripción genérica aquí presentada se construyó con base en todas las especies del género y no sólo sobre la base de las especies colombianas.

Se empleó la terminología propuesta por Cocucci (1980) para la descripción de las estructuras reproductivas, mientras que para el tipo de dehiscencia de las anteras se siguió a Anton & Astegiano (1973). Se siguió a McClure & Soderstrom (1972) y Zuloaga & Soderstrom (1985) para la definición del antecio superior: “*el antecio se define como la casilla floral formada por la lema y la pálea, dentro de la cual se halla una única flor*”, y cuya función es proteger la flor y, fundamentalmente, formar la cariopsis (Cialdella & Vega, 1996).

La terminología de las estructuras morfológicas planas y tridimensionales se basó en la terminología clásica agrostológica, salvo en lo que tiene que ver con los términos **caña** (= culmo), **catafilo** (catafilo), **adnato** (adnado), **connato** (connado), **entrenudo** (= internodio, internodo), **estolonífero** (= cundidor), **nervios** (= venas), **aparatos estomáticos** (al describir los estomas, se utilizó el término “aparatos estomáticos”, que incluye las células oclusivas, las células subsidiarias, el ostiolo o estoma, así como la cámara subestomática), **tricomos** (= pelos), **asperezas** (término empleado para referirse en forma conjunta a aguijones y ganchos), **fitolitos** (= biolitos, microfitolitos o silicofitolitos), **panoja** (= panícula o paniculodio), **espiguilla** (= espícula o florescencia), **lema** (= lemma), **lema inferior** (= lema estéril, lemma estéril), **lema superior** (= lema fértil, lemma fértil), **antecio** (= flósculo) y **cariopsis** (= cariopse o cariopside). Por lo tanto, se pretende contribuir con la estandarización de términos agrostológicos, dado que hay una proliferación de palabras para la morfología de gramíneas, las cuales, en muchos casos, no son homólogas, y así, contribuir al esfuerzo indudablemente necesario de unificar los términos morfológicos y anatómicos en el contexto de Mayo, *et al.*, (2008), Assis (2009), Vogt, *et al.*, (2010) y Schönenberger & von Balthazar (2012). Los términos escritos en negrita corresponden a las formas castellanas adoptadas en la agrostología reciente (Giraldo-Cañas & Peterson, 2009a,

2009b; Giraldo-Cañas, 2010, 2011b, 2012a, 2012b, 2012c, 2013b; Peterson & Giraldo-Cañas, 2011, 2012). Cabe destacar que las palabras “holotipo”, “isotipo”, “lectotipo”, “isolectotipo” y otras similares, están escritas de acuerdo con Martínez-Laborde, *et al.*, (2002: xi), autores que adoptaron y aconsejaron las formas sin tilde.

Muestreos

Se realizaron 106 viajes a diferentes localidades en diez de las once grandes regiones naturales de Colombia: Amazonia, Andes, llanura del Caribe, Chocó biogeográfico, Guayana, islas caribeñas, isla de Malpelo (isla oceánica reconocida como una unidad biogeográfica independiente del Chocó biogeográfico, de acuerdo con Hernández Camacho, *et al.*, 1992), Orinoquia, Sierra Nevada de Santa Marta, valle del río Cauca y valle del río Magdalena, entre los años 1995 y 2013, en las cuales se inventariaron los recursos agrostológicos tanto en áreas naturales (conservadas o alteradas en diferentes etapas sucesionales) como en áreas rurales y urbanas. Los muestreos se realizaron en forma aleatoria y cualitativa, y la recolección de ejemplares se ajustó a los estándares de inventarios florísticos y de preservación de las muestras (véanse Johnston, 1941; Lot & Chiang, 1986; Bridson & Forman, 1992; Gould & Shaw, 1992; Palmer, *et al.*, 1995). Las colecciones realizadas se depositaron en el Herbario Nacional Colombiano (COL), con duplicados en varios herbarios nacionales (CAUP, COAH, HUA, LLANOS, entre otros).

Observaciones micromorfológicas de la lámina foliar, los racimos, la espiguilla y el antecio superior

Las muestras de láminas foliares, racimos, espiguillas y antecios superiores para las observaciones con el microscopio óptico (MO) (Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá, D.C.) y microscopio electrónico de barrido (Dirección Académica CEIF de la Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D.C.), se obtuvieron de material seco de herbario. Las muestras para el microscopio electrónico de barrido se montaron en microdiscos metálicos, los cuales se recubrieron con una cinta de doble faz, con lo que se permite la adherencia de las muestras. En vista de que dicho microscopio es ambiental, no se necesitó recurrir a la metalización de las muestras. Cabe destacar que las láminas foliares obtenidas tanto para las observaciones con el microscopio óptico como con el electrónico de barrido, corresponden a la antepenúltima hoja de una innovación fértil y las estructuras reproductivas, a panojas maduras.

Fitolitos

Las láminas foliares se limpiaron con agua destilada y detergente comercial, con el fin de eliminar materiales ajenos a las muestras foliares. La obtención de los fitolitos se hizo con base en la calcinación de láminas foliares, la cual consiste

en una carbonización del material vegetal en una mufla a 500 °C durante tres horas. Las cenizas se dejaron enfriar en el interior de la mufla por espacio de 12 horas con el fin de evitar que los cristales obtenidos se rompieran en caso de sacarse inmediatamente después de la calcinación. Las cenizas así obtenidas se lavaron con ácido clorídrico (HCl) al 10 % y se sometieron al baño María a 70 °C por espacio de 20 minutos; después las muestras se centrifugaron a 3.500 rpm por espacio de cinco minutos. Los decantados obtenidos se lavaron con agua destilada y se centrifugaron nuevamente con las mismas condiciones ya descritas. A los nuevos decantados se les agregó 10 ml de peróxido de hidrógeno (H₂O₂) al 25 %, se sometieron nuevamente al baño María y a una nueva centrifugación en las condiciones antes mencionadas. Posteriormente, a los decantados se les adicionó 10 ml de alcohol al 90 % con el fin de eliminar rastros del peróxido y éstos se centrifugaron nuevamente en las mismas condiciones. Los decantados así obtenidos se montaron en laminillas permanentes con el medio Entellan® new, el cual permite que las muestras puedan observarse en forma nítida, además de conservarlas por muchos años; dichas laminillas son la base de las observaciones con el microscopio óptico. En algunos casos no sólo se obtuvieron muestras separadas de fitolitos, sino también fragmentos de tejido foliar con conservación de la estructura hística, los cuales corresponden a espodogramas, toda vez que son residuos estructurales que resultan de incinerar tejidos vegetales. La terminología para los fitolitos y las demás estructuras anatómicas se basó en Ellis (1979), Zucol (1996), Madella, *et al.* (2005) y Erra (2010).

Resultados y discusión

Axonopus P. Beauv., Ess. Agrostogr.: 12, 154 et Tabula Methodica. 1812.

Cabrera Lag., Gen. Sp. Pl. 5. 1816. ESPECIE TIPO: *Cabrera chrysolepharis* Lag. [= *Axonopus chrysolepharis* (Lag.) Chase].

Anastrophus Schltldl., Bot. Zeitung (Berlín) 8: 681. 1850. ESPECIE TIPO: *Paspalum platyculmum* Thouars ex Nees [= *Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv.].

Lappagopsis Steud., Syn. Pl. Glumac. 1: 112. 1854. ESPECIE TIPO: *Lappagopsis bijuga* Steud. [= *Axonopus bijugus* (Steud.) Chase = *Eriochloa brasiliensis* Spreng. = *Axonopus brasiliensis* (Spreng.) Kuhlman.].

Centrochloa Swallen, J. Wash. Acad. Sci. 25 (4): 192. 1935. ESPECIE TIPO: *Centrochloa singularis* Swallen [= *Axonopus singularis* (Swallen) A. López & O. Morrone].

Ophiochloa Filg., Davidse & Zuloaga, Novon 3 (4): 360. 1993. ESPECIE TIPO: *Ophiochloa hydrolithica* Filg., Davidse & Zuloaga [= *Axonopus hydrolithicus* (Filg., Davidse & Zuloaga) A. López & O. Morrone].

Plantas herbáceas, gráciles a robustas, perennes, raramente anuales, cespitosas, estoloníferas o rizomatosas. **Cañas** erectas o geniculadas a decumbentes, simples o ramificadas. **Hojas** basales, caulinares a equitantes; **vainas** comprimidas o no, simples, raramente auriculadas (*A. steyermarkii*, *A. succulentus*), redondas o aquilladas, glabras, glabrescentes, hispídas o vilosas; **lígulas** cortamente membranáceas, ciliadas (lígula externa sólo en *A. junciformis*); **láminas** lineares, linear-lanceoladas, lanceoladas a filiformes, raramente subuladas, pseudopeciadas (sólo en *A. eminens*), aplanadas o plegadas a involutas, glabras a pilosas. **Inflorescencias** 1-2 (-4), terminales, ocasionalmente laterales, exertas, raramente incluidas en el follaje (*A. triglochinosoides*) o en las vainas (en algunos ejemplares de *A. furcatus*); **panojas** simples (racimos de primer orden de ramificación) a ocasionalmente ramificadas hacia su porción proximal (con ramificación de segundo orden), de varios a numerosos **racimos** espiciformes, delgados, raramente un racimo por panoja (esta última condición solo observada en *A. bryoides*, *A. fastigiatus* y *A. hydrolithicus*), digitados, subdigitados o paniculados, los racimos persistentes en el eje de la inflorescencia al madurar; **raquis** 0,2-0,7 (-1,4) mm lat., triquetro, ocasionalmente alado (condición solo observada en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*), liso a más comúnmente escabriúsculo, glabro o piloso, entonces los tricomas simples o de base tuberculada, generalmente fértil en toda su extensión, raramente termina en una prolongación estéril (situación solo observada en *A. bryoides*, *A. chrysolepharis* y *A. hydrolithicus*), con una espiguilla fértil en su ápice (excepto en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus* y en algunos ejemplares de *A. chrysolepharis*); **pedicelo** acetabuliforme, crateriforme o triquetro; inserción pedicelo-espiguilla semilunar, raramente oblicua (solo en *A. morronei* y *A. purpusii*) a más comúnmente horizontal. **Espiguillas** bifloras (aunque unifloras en apariencia, dado que solo contienen una flor perfecta, con el **antecio inferior** representado por la lema inferior), muy raras veces con unas pocas espiguillas trifloras en algunas inflorescencias (evento muy escaso en algunas panojas de *A. anceps*, *A. schultesii* y *A. scoparius*), solitarias, muy raramente geminadas (solo en unas pocas panojas de *A. anceps*, *A. chimantensis*, *Axonopus fissifolius*, *A. schultesii* y *A. scoparius*), biconvexas, alternas, sobre dos caras del raquis, imbricadas, subsésiles a cortamente pediceladas, elipsoides, ovoides a raramente fusiformes, de contorno lanceolado, dorsalmente comprimidas, las que se desarticulan por debajo de la gluma superior, glabras, puberulentas o adpreso pilosas, entonces los tricomas simples o raramente de base tuberculada, con el dorso de la gluma y de la lema superiores opuesto al eje del raquis (posición adaxial); **gluma inferior** ausente; **gluma superior** y **lema inferior** tan largas como la espiguilla, raramente más cortas que el antecio superior, subiguales, escariosas a membranáceas, similares, 0-9 nervadas; gluma superior que se extiende

debajo del callo como una larga espuela cónica (condición exclusiva de *A. singularis*), entera, raramente erosa; lema inferior generalmente sin setas, raramente con una o dos setas prominentes de base tuberculada (esta última condición solo observada en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*); **pálea inferior** y **flor inferior** ausentes; **antecio superior** elipsoide, ovado a oblongo, crustáceo, cartilagineo a coriáceo o membranáceo, raramente blando (*A. caulescens*), ligera a fuertemente papiloso (papilas simples), glabro o con un mechón de tricomas unicelulares simples hacia el ápice o con microtricomas bicelulares distales, pajizo a castaño, cobrizo o negruzco, ocasionalmente hialino (esta última condición es exclusiva de *A. bryoides*), mientras que en *A. hydrolithicus* es hialino sólo en la pálea superior, mientras que su lema superior es cobriza; **lema superior** entera (solo con algunas asperezas marginales distales en *A. triglochinosoides*), con los márgenes enrollados sobre la pálea superior que, además, encierra ligeramente su ápice o porción proximal, o libre y sin cubrir la pálea superior (característica solo observada en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*); **pálea superior** como la lema superior, entera o con dos pequeños lóbulos (esta última característica solo observada en *A. bryoides*); **flor superior** perfecta; **porción de germinación** diferenciada, línea de ruptura conspicua y semilunar; **callo** horizontal y de contorno circular; **lodículas** 2, dispuestas hacia la lema superior, ovadas a oblongas, enteras a sublobadas o erosas, glabras; **estambres**, generalmente 3 (uno en posición media, entre las lodículas, y dos laterales) o 2 estambres en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus* (raramente 3 en algunas espiguillas de *A. hydrolithicus*), anteras dorsifijas, tecas adnatas y paralelas, purpúreas, raramente amarillas; **estilos** 2, **estigmas** plumosos, purpúreos, dorados a cobrizos, raramente amarillos, blancos o blanquecinos. **Cariopsis** elipsoide, obovada, oblonga a ovoide o clavada, dorsiventralmente comprimida; **embrión** 1/3-1/2 de la longitud de la cariopsis; **hilo** punctiforme a oblongo o elíptico, sub-basal o basal.

Especie tipo. *Axonopus aureus* P. Beauv. (lectotipo designado por Hitchcock, Contr. U.S. Natl. Herb. 12: 142. 1908). Cabe destacar que Chase (1911) eligió como especie tipo a *A. compressus* (Sw.) P. Beauv., en la que pasó inadvertida la propuesta anterior de Hitchcock (1908). En vista de que se han documentado variados aspectos de la historia del género *Axonopus*, se recomienda a los lectores las siguientes referencias: Chase (1911), Henrard (1942), Dedecca (1956), Black (1963), Scholz (1977) y Cialdella, et al. (2006).

Etimología. Del griego *axon* (αξων), eje, y *pous* (πούς), pie, probablemente en referencia al eje de las ramificaciones (Dedecca, 1956; Crins, 1991; Quattrocchi, 2006).

Tipo fisiológico y anatómico. C₄ NADP-me (MS) (Watson & Dallwitz, 1992; Aliscioni, 2002; Salariato, et al., 2011). De acuerdo con sus características epidérmicas, *Axonopus*

presenta un “dermotipo panicoide” (Giraldo-Cañas, 2008b), el cual se caracteriza por presentar cuerpos de sílice costales halteriformes, entre otras formas, pero los más abundantes corresponden a los halteriformes, (Figura 8AS, CS, DS, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/download/SuppFile/48/54>) (véase más adelante la sección sobre fitolitos), zonas costales e intercostales distinguibles (Figura 8AS, BS, CS, DS), células largas intercostales rectangulares de paredes anticlinales longitudinales onduladas (Figura 8AS, BS, CS, DS), células cortas intercostales cuadrangulares y de paredes levemente onduladas (Figura 8AS, BS, CS, DS), aparatos estomáticos paracíticos y superficiales, de células subsidiarias triangulares (muy raramente en forma de domo o paralelas) (Figura 8AS, CS, DS), macrotricomas unicelulares no glandulares y de base tuberculada (Figura 8CS), microtricomas bicelulares fusiformes del tipo panicoide, es decir, que la célula basal es más corta que la distal en cada microtricoma, y células buliformes numerosas y grandes (Figura 8ES, FS, GS, HS). Sin embargo, sobre la base de las especies estudiadas no se pudieron establecer diferencias anatómicas entre las entidades infragenéricas propuestas para el género, toda vez que estas son relativamente homogéneas, ya que presentan una serie de caracteres epidérmicos comunes a todas ellas, independientemente del grupo al que pertenezcan (Giraldo-Cañas, 2008b); igual sucede con la anatomía foliar de los géneros emparentados tanto en lo que respecta a la epidermis abaxial como al corte transversal (Figura 8AS-HS), pues estos géneros y sus especies se ajustan perfectamente al dermatipo panicoide, cuyas características se mencionaron anteriormente.

Número básico de cromosomas y nivel de ploidía. $x = 10$ (Watson & Dallwitz, 1992; López & Morrone, 2012); el nivel de ploidía varía entre $2x$ y $10x$, con una alta frecuencia de diploides, tetraploides y hexaploides e incluso aneuploides (Giraldo-Cañas, 2008b).

Megasporofiloceo. El megasporofiloceo es tricarpelar y posee dos estilos, los cuales rematan en estigmas plumosos, purpúreos a cobrizos, raramente amarillos, blancos o blanquecinos (Figura 9S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/download/SuppFile/48/55>).

Microsporofiloceo. El microsporofiloceo está representado por tres estambres (muy raramente 2), cuyas anteras son dorsifijas, con tecas adnatas y paralelas, purpúreas o raramente amarillentas (Figura 9S).

Naturaleza de las anteras. Las anteras de todas las especies del género *Axonopus* son dorsifijas y adoptan diferentes tipos de dehiscencia según sea su posición en la flor. Así, en el estambre frontal la antera es latrorsa, mientras que en los estambres laterales las anteras son extrorsas. Como es característico de esta familia, las anteras son tetraloculares en corte transversal (véase Giraldo-Cañas, 2008b).

Palinología. Los granos de polen de *Axonopus* presentan un ornamento rugoso a psilado y su forma varía de esférica a prolato-esferoidal (Machado de Campos & Salgado Labouriau, 1962).

Polinización. En *Axonopus*, como en la mayoría de las Poaceae, la polinización es anemófila. En las especies de *Axonopus* la flor superior es perfecta y cuando se produce la antesis, las anteras y los estigmas emergen en forma conjunta (Figura 9S). De inmediato se produce la dehiscencia de las anteras, las que liberan el polen. Además, en una inflorescencia la antesis se produce simultáneamente en varias flores contiguas. Dado el síndrome anemófilo en *Axonopus* y la sincronía de la antesis, puede decirse, entonces, que las flores son casmógamas y homógamas; tales condiciones favorecen tanto la autogamia, la geitonogamia como la alogamia. Claro está que la autogamia y la geitonogamia serían más frecuentes que la alogamia en las especies de *Axonopus*, dada la sincronía de la antesis.

Sin embargo, hay una excepción, la cleistogamia. En este sentido se detectó esta situación en las especies *A. centralis* Chase y *A. furcatus* (Flüggé) Hitchc., aunque en una misma planta había espiguillas tanto casmógamas como cleistógamas. La cleistogamia en estas dos especies se infririó de acuerdo con los planteamientos de Zuloaga, *et al.*, (1987) y Morrone, *et al.*, (1996), esto es: las flores cleistógamas se detectaron por presentar en las espiguillas maduras de las panojas exertas los estambres y los estigmas encerrados en el antecio superior y sobre la porción apical de la cariopsis. La cleistogamia ha sido registrada en 70 géneros de gramíneas (Connor, 1979, 1981), entre los cuales no estaba considerado el género *Axonopus*.

Asimismo, se hallaron panojas axilares completamente incluidas en las vainas y con espiguillas cleistógamas con cariopsis desarrolladas en *A. furcatus* más no en *A. centralis*, que tiene una estructura similar a la descrita en las panojas terminales exertas. Este último caso corresponde al tipo “Ia” de cleistogamia, mientras que las espiguillas cleistógamas expuestas (ubicadas en inflorescencias exertas) corresponden al tipo “IV”, tipos estos propuestos por Campbell, *et al.*, (1983). Connor (1979, 1981) denominó a las espiguillas cleistógamas incluidas en las vainas, “espiguillas clandestinas”. Las espiguillas clandestinas (una forma especializada) son más avanzadas que las espiguillas cleistógamas de inflorescencias exertas (Connor, 1981). Se conocen trece géneros con espiguillas clandestinas (Connor, 1981), entre los cuales no estaba incluido el género *Axonopus*.

Características morfológicas y micromorfológicas de la inflorescencia, la espiguilla y el antecio superior. Las inflorescencias son terminales u ocasionalmente laterales, exertas, raramente incluidas en el follaje (*A. triglochinosoides* (Mez) Dedecca) o en las vainas (en algunos ejemplares de

A. furcatus). El número de inflorescencias por caña varía entre una y cuatro, aunque normalmente se encuentran una o dos. Las panojas son simples con racimos de primer orden de ramificación a ocasional ramificación de segundo orden en la porción proximal de la panoja, de varios a numerosos racimos delgados, muy raramente un racimo por panoja (esta última condición solo ha sido observada en *A. bryoides*, *A. fastigiatus* (Nees ex Trin.) Kuhl. y *A. hydrolithicus* (Filg., Davidse & Zuloaga) A. López & O. Morrone); los racimos pueden ser digitados o paniculados y persistentes en el eje de la inflorescencia al madurar; el raquis es de 0,2-0,7 mm lat. en todas las especies, excepto en *A. chrysolepharis* (Lag.) Chase (en la cual el raquis presenta 1-1,4 mm lat.) y en *A. hydrolithicus* (raquis 0,9-1,1 mm lat.), y éste es triquetro salvo en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*, en las que es alado; el raquis es liso a más comúnmente escabridísimo, glabro o piloso, caso en el cual los tricomas son simples o de base tuberculada. El raquis es generalmente fértil en toda su extensión, raramente termina en una prolongación estéril (situación solo observada en *A. bryoides*, *A. chrysolepharis* y *A. hydrolithicus*), con una espiguilla fértil en su ápice (excepto en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*, y en algunos ejemplares de *A. chrysolepharis*) (véanse las figuras en **Giraldo-Cañas**, 2008b, 2012a).

Por su parte, el pedicelo en el género *Axonopus* exhibe una relativa variedad morfológica, la cual se manifiesta en su longitud, en la forma de su porción distal y en el tipo de inserción pedicelo-espiguilla (véanse las figuras en **Giraldo-Cañas**, 2008b, 2012a). En cuanto a su longitud, ésta comprende desde cerca de 0,1 hasta 4 mm long. (en ningún caso el pedicelo es sésil). Al respecto, varios autores han definido las espiguillas de *Axonopus* como sésiles a brevemente pediceladas (por ejemplo, **Black**, 1963; **Lucas de Febres**, 1963; **Nicora & Rúgolo de Agrasar**, 1987; **do Carmo Bastos**, 1991; **Sousa da Rocha & Secco**, 2004), pero realmente en este género no hay espiguillas sésiles, todas son subsésiles a cortamente pediceladas. La forma más común del pedicelo es la acetabuliforme y solo unas cuantas especies se apartan de esta condición, ya que su pedicelo es crateriforme [*A. anceps* (Mez) Hitchc., *A. caulescens* (Mez) Henrard, *A. chrysolepharis*, *A. comatus* (Mez) Swallen, *A. longispicus* (Döll) Kuhl.] o triquetro [*A. comans* y *A. siccus* (Nees) Kuhl.]. En *A. anceps* el pedicelo presenta la porción distal con los bordes revolutos. Por su parte, la inserción pedicelo-espiguilla es horizontal en casi todas las especies estudiadas, salvo en *A. fastigiatus* y *A. conduplicatus* G. A. Black, en las cuales es semilunar, mientras que en *A. morronei* Gir.-Cañas y *A. purpusii* (Mez) Chase es ligeramente oblicua (véanse las figuras en **Giraldo-Cañas**, 2008b, 2012a).

Las espiguillas del género son bifloras (aunque unifloras en apariencia, dado que solo contienen una flor perfecta al quedar el antecio inferior representado por la lema

inferior; la pálea inferior y la flor inferior no se desarrollan ni siquiera en forma vestigial) y responden al plan básico de las Paniceae y las Paspaleae (**Cialdella & Vega**, 1996; **Giraldo-Cañas**, 2008b; **Zanotti, et al.**, 2010) (Figura 10S). Se disponen en dos hileras alternas del raquis, las cuales son solitarias, subsésiles en la mayoría de las especies estudiadas excepto en *Axonopus* serie *Barbigeri*, en la cual la mayoría de las especies presenta espiguillas pediceladas [*A. anceps*, *A. comatus*, *A. conduplicatus*, *A. eminens* (Nees) G. A. Black, *A. leptostachyus* (Flüggé) Hitchc., *A. longispicus*, *A. scoparius* (Flüggé) Kuhl., *A. surinamensis* (Hochst. ex Steud.) Henrard y *A. triglochinosoides*], raramente geminadas, sobre dos caras del raquis, ocasionalmente hundidas en cavidades en el raquis (*A. chrysolepharis*) y superpuestas secuencialmente (véanse las figuras en **Giraldo-Cañas**, 2008b, 2012a).

Las espiguillas varían de elipsoides u ovoides a raramente fusiformes y están dorsalmente comprimidas, y se desarticulan por debajo de la gluma superior. Pueden variar de glabras a puberulentas o adpreso pilosas, entonces los tricomas son simples a raramente de base tuberculada (*Axonopus* sect. *Lappagopsis*) o ciliadas (*Axonopus* serie *Fastigiati*). Las espiguillas poseen el dorso de la gluma y de la lema superiores opuestos al raquis (posición invertida de la espiguilla, lo que se denomina como “espiguillas adaxiales”) y no presentan gluma inferior (Figura 10S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/download/SuppFile/48/56>). Cabe resaltar que **Pohl** (1980: 73), **Judziwicz** (1990: 82), **Pohl & Davidse** (1994) y **Davidse** (2004: 45) mencionaron en la descripción genérica de *Axonopus* que este posee, aunque raramente, gluma inferior. Asimismo, **Salariato, et al.**, (2011) consideraron la presencia de gluma inferior en varias de las descripciones de diferentes especies austroamericanas [por ejemplo, *A. argentinus* Parodi, *A. comans* (Trin. ex Döll) Kuhl., *A. hirsutus* G. A. Black, *A. iridifolius* (Poepp.) G. A. Black, *A. obtusifolius* (Raddi) Chase, *A. polystachyus* G. A. Black, *A. purpusii* (Mez) Chase y *A. suffultus* (J. C. Mikan ex Trin.) Parodi]. No obstante, y a pesar de que se realizaron observaciones detalladas a nivel mundial de muchas especies representantes de todas las categorías infragenéricas, nunca se pudo advertir la presencia de dicha gluma inferior, ni siquiera en forma rudimentaria. Es por esto que esta estructura se considera ausente en el género.

La gluma superior y la lema inferior son tan largas como la espiguilla, y son subiguales, escariosas a membranáceas, similares, 0-9 nervadas, con los nervios débiles a marcados, el nervio medio es conspicuo o puede estar ausente (véanse las figuras en **Giraldo-Cañas**, 2008b, 2012a). La gluma superior se puede extender debajo del callo como una larga espuela cónica, condición exclusiva de *A. singularis* (Swallen) A. López & O. Morrone. Por su parte, la lema inferior generalmente carece de setas, aunque raramente

puede haber una o dos setas prominentes de base tuberculada; esta última característica es propia de *A. bryoides* (una seta) y *A. hydrolithicus* (dos setas).

El antecio superior puede variar de elipsoide a ovoide y presenta el ápice comúnmente obtuso, raramente agudo, su consistencia varía de crustácea a coriácea o membranácea y pocas veces el antecio superior es blando (condición solo observada en *A. caulescens*), ligera a fuertemente papiloso, las papilas son simples y están dispuestas regularmente sobre toda la superficie de la lema y la pálea superiores; el antecio superior es glabro o con un mechón de macrotricomias unicelulares hacia el ápice de la lema (raramente en lema y pálea superiores), o con escasos microtricomias bicelulares fusiformes ubicados en las regiones medial a distal de la lema y la pálea superiores (Figuras 11S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/57> y 12S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/58>) o con microtricomias bicelulares con la célula distal globosa (esta última característica es exclusiva de *A. singularis*) (Figura 4FS). Los fitolitos (cuerpos de sílice) se localizan en la porción distal de la lema y la pálea superiores, y exhiben diversas formas (halteriformes de centro corto y final convexo, en cruz delgada y circulares a redondeados) (véanse las figuras en **Giraldo-Cañas**, 2008b, 2012a). Cabe destacar que no se han encontrado en ninguna especie aparatos estomáticos en el antecio superior.

El color del antecio superior varía de pajizo a castaño, de cobrizo o negruzco y ocasionalmente hialino (esta última condición es exclusiva de *A. bryoides*), en tanto que en *A. hydrolithicus* es hialino solo en la pálea superior, mientras que su lema superior es cobriza (esta última característica es propia de *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*), y tan larga como la espiguilla o más corta. La lema superior es entera (sólo con algunas asperezas marginales en *A. triglochinosoides*), con los márgenes enrollados sobre la pálea superior, y además, la lema superior puede encerrar ligeramente el ápice o la porción proximal de la pálea superior, o puede ser libre y no llegar a cubrir la pálea superior (característica solo observada en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*). Por su parte, la pálea superior es de textura y ornamento similares a los de la lema superior, y es entera o con dos pequeños lóbulos (esta última característica solo observada en *A. bryoides*). La flor superior es perfecta, con tres estambres, uno en posición media, entre las lodículas, y dos laterales; raramente puede haber sólo dos estambres, característica observada únicamente en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*, o, raramente, tres en algunas espiguillas de *A. hydrolithicus*.

La presencia de espiguillas geminadas en el género Axonopus. Como se había destacado en apartados anteriores, el género *Axonopus* se caracteriza por presentar espiguillas

solitarias. No obstante, y como consecuencia del estudio de una gran cantidad de especímenes de este género, se pudo advertir la presencia de espiguillas geminadas en varios ejemplares correspondientes a cinco especies: *A. anceps*, *A. chimantensis* Davidse, *A. fissifolius* (Raddi) Kuhl., *A. schultesii* G. A. Black y *A. scoparius* (Figura 13AS, BS y CS, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/59>). Las espiguillas geminadas se observaron únicamente en una mínima cantidad en algunos racimos, tanto proximales como distales, de las panojas ubicados en la porción terminal, basal o medial de los racimos. Estas espiguillas geminadas son morfológicamente idénticas a las espiguillas normales (solitarias) y no presentan particularidad alguna. Así, estas observaciones constituyeron los primeros registros de espiguillas geminadas para el género. Cabe destacar que se han observado algunas espiguillas geminadas en otras especies de la tribu Paniceae: *Panicum unilineatum* Mez (**Palacios**, 1968), *Panicum missionum* E. Ekman (**Zuloaga, et al.**, 1986, 1994), *Panicum grumosum* Nees (**Zuloaga, et al.**, 1992). Sin embargo, en estas especies las espiguillas geminadas son dimorfas, mientras que las halladas en *Axonopus* son homomorfas.

La presencia de espiguillas trifloras en el género Axonopus. Por otra parte, se encontraron unas pocas espiguillas con dos antecios fértiles, ambos con flores perfectas, en las especies *A. anceps*, *A. schultesii* y *A. scoparius* (Figura 13DS, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/59>). Así, esta situación corresponde al caso de espiguillas trifloras, donde el antecio inferior está representado por la lema inferior (flor inferior neutra), más las dos flores perfectas de sendos antecios. En consecuencia, este hallazgo constituyó el primer registro de espiguillas trifloras en el género *Axonopus*, con el tipo y la distribución de la sexualidad de las flores en espiguillas trifloras de *Panicum sabulorum* Lam., condición previamente descrita por **Morrone & Zuloaga** (1991): flor inferior neutra, flor media perfecta y flor superior perfecta.

Es curioso que **Cialdella & Vega** (1996) no incluyeran en su análisis de la variación estructural de las espiguillas de la tribu Paniceae dos tipos de espiguillas trifloras previamente descritos por **Morrone & Zuloaga** (1989, 1991) [1) flor inferior estaminada, flor media estaminada y flor superior perfecta, en *Paspalum glabrinode* (Hack.) Morrone & Zuloaga; 2) flor inferior neutra, flor media perfecta y flor superior perfecta, en *Panicum sabulorum*] y solo detallaron tres tipos, a saber: 1) flor inferior estaminada, flor media perfecta y flor superior perfecta; 2) flor inferior neutra, flor media estaminada y flor superior perfecta, y 3) flor inferior neutra, flor media neutra y flor superior perfecta (Tabla 3S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/85>). En *A. anceps*, *A. schultesii* y *A. scoparius*, la secuencia de la

sexualidad de las flores en las espiguillas trifloras es: flor inferior neutra, flor media perfecta y flor superior perfecta (Figura 14S, <http://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/downloadSuppFile/48/60>).

La flor superior de las Paniceae y las Paspaleae es siempre perfecta, con algunas excepciones comentadas en **Connor** (1981, 1987) y **Vega** (1996), mientras que la flor inferior es imperfecta o rara vez neutra, condición esta que se encuentra en todas las especies del género *Axonopus*. Según **Cocucci & Anton** (1988), las flores imperfectas se originan por reducción de flores perfectas. Estos autores plantean la hipótesis de que tal reducción se debe a la inhibición ejercida por la pálea sobre el ápice floral; así, siguiendo este razonamiento, la existencia de flores neutras podría explicarse como el resultado de la inhibición extrema del ápice floral (**Cialdella & Vega**, 1996). Esta inhibición trae como resultado una reducción en el número de flores funcionales de la espiguilla. En consecuencia, las espiguillas bifloras (normales) del género *Axonopus* son funcionalmente unifloras, dado que la flor inferior es neutra, o sea, no se desarrolla ni siquiera en forma vestigial.

Al igual que en el caso de las espiguillas geminadas, no se evidenció diferencia alguna entre estos antecios (espiguillas trifloras) y los de las espiguillas normales, lo cual coincide en todos sus aspectos con las características conocidas para los antecios superiores de las tres especies mencionadas. De igual manera, la gluma superior y la lema inferior de las espiguillas trifloras son idénticas a las de las espiguillas normales. Estas espiguillas con dos antecios fértiles se asemejan a las propias del género *Isachne* R. Brown de la tribu Isachneae (**Hsu**, 1965; **Palacios**, 1968; **Connor**, 1987; **Kellogg & Campbell**, 1987; **Zuloaga**, 1987; **Cialdella & Vega**, 1996) y de la subfamilia Micrairoideae (**Sánchez-Ken, et al.**, 2007).

Así pues, este es otro caso de espiguillas trifloras registrado tanto para las Paniceae como para las Paspaleae, ya que estas han sido citadas únicamente para las especies *Anthaenantiopsis perforata* (Nees) Parodi var. *perforata* (**Morrone, et al.**, 1993), *Anthaenantiopsis fiebrigii* Parodi (**Cialdella & Vega**, 1996), *Panicum sabulorum* (**Morrone & Zuloaga**, 1991), *Panicum crateriferum* Sohns, *Panicum quadriglume* (Döll) Hitchc. (**Zuloaga & Sendulsky**, 1988; **Cialdella & Vega**, 1996; **Vega**, 1996), *Panicum grumosum* Nees (**Zuloaga, et al.**, 1992; **Cialdella & Vega**, 1996; **Vega**, 1996), *Paspalum glabrinode* (**Morrone & Zuloaga**, 1989) y para el género *Lasiacis* (**Davidse**, 1978; **Cialdella & Vega**, 1996) (Figura 14S).

Tal como lo comentó **Palacios** (1968) para algunas especies del género *Panicum*, las desviaciones mencionadas no pueden considerarse como malformaciones o casos teratológicos sino como desviaciones de lo normal, lo cual tiene

interés morfológico y, tal vez, incluso filogenético. En estas espiguillas se estarían evidenciando vestigios de miembros ancestrales del género *Axonopus*.

Acerca de la orientación de la espiguilla en *Axonopus*. Las espiguillas del género *Axonopus* son solitarias y adaxiales (posición invertida), mientras que en *Paspalum* puede haber espiguillas solitarias o en pares; así, en *Paspalum*, cuando se presentan solitarias, son abaxiales y pediceladas, y cuando se presentan en pares, la espiguilla pedicelada es abaxial y la subsésil es adaxial (Tabla 2S). Al respecto, **Chase** (1906, 1911), **Webster** (1988), **Giraldo-Cañas** (2007, 2008b) y **Zanotti, et al.**, (2010) notaron que la posición invertida de la espiguilla es una de las diferencias fundamentales entre *Paspalum* y *Axonopus* (Tabla 2S). En este contexto, se han formulado dos hipótesis para darle explicación a los dos tipos de orientación de las espiguillas, adaxial y abaxial (Figuras 10S, 15S, <http://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/downloadSuppFile/48/61> y 16S, <http://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/downloadSuppFile/48/62>); la primera hipótesis contempla que, en términos ontogenéticos, esta diferencia de orientación involucraría una rotación del pedicelo de 180 ° (**Crins**, 1991) y según **Crins** (1991), la base genética de esta característica es crucial para la interpretación de los límites genéricos y las relaciones en la tribu Paspaleae; por el otro lado, la segunda hipótesis establece que hay un truncamiento diferencial de la espiguilla pedicelada. Sin embargo, la primera hipótesis, denominada “hipótesis de rotación” fue cuestionada por **Clifford** (1987) y **Zanotti, et al.**, (2010), ya que carece de soporte morfológico-anatómico. Ahora bien, la segunda hipótesis, denominada “hipótesis de truncamiento diferencial”, se basada en análisis tipológicos (**Cámara-Hernández & Rua**, 1991; **Rua**, 1993; **Giraldo-Cañas**, 2000a), pero sin evidencia de secuencias del desarrollo (**Zanotti, et al.**, 2010).

En el caso de *Axonopus*, la espiguilla solitaria pudo derivarse del truncamiento del eje primario de un paracladio corto de segundo orden, el cual, a su vez, habría perdido la espiguilla terminal. Por tal razón, las espiguillas de *Axonopus* son paracladios cortos (laterales) de segundo grado truncados (denominados “KPC” en terminología tipológica) (**Giraldo-Cañas**, 2000a) (Figura 10S). Una situación similar fue sugerida por **Rua** (1993) para la especie *Paspalidium rarum* (R. Br.) Hughes (Paniceae). Por su parte, **Zanotti, et al.**, (2010) encontraron que las espiguillas solitarias de *Axonopus* son homólogas a las espiguillas subsésiles de *Paspalum simplex* Morong ex Britton, una especie que posee espiguillas en pares, lo que se ajusta a la hipótesis de **Giraldo-Cañas** (2000a), en cuanto a que la espiguilla solitaria de *Axonopus* corresponde al truncamiento del eje primario de un paracladio corto de segundo orden, el cual, a su vez, habría perdido la espiguilla terminal (Figura 10S). Lo anterior muestra que se puede llegar a una misma conclusión

a pesar de que los enfoques contemplados en los análisis, en el caso del género *Axonopus*, el análisis tipológico (Giraldo-Cañas, 2000a) o el análisis de las secuencias del desarrollo (Zanotti, et al., 2010) sean diferentes.

Es necesario destacar que Zanotti, et al., (2010) consideraron la característica de espiguillas solitarias como una condición homoplásica en la tribu Paspaleae, y dicha condición se derivó, al menos, de dos mecanismos genéticos diferentes que, en el caso de *Axonopus*, resultarían en que el control genético afecta sólo los meristemas apicales de un nivel particular de ramificación, lo cual a su vez sugiere que la inhibición del meristema apical es sensible al orden de ramificación (Figuras 15S, 16S). Así, la producción de espiguillas solitarias en *Axonopus* a partir de espiguillas en pares se debe a la inhibición de meristemas apicales de tercer orden (Zanotti, et al., 2010). Dado que los aspectos inherentes a la orientación de la espiguilla en el género *Axonopus* son complejos, son más fáciles de apreciar en imágenes; por lo tanto, en la Figura 15S se muestran y se explican las secuencias del desarrollo de ramificaciones primarias y de un racimo terminal, mientras que en la Figura 16S se muestra y se explica la diferenciación de la espiguilla; en ambas figuras estas se muestran en *Axonopus suffultus* (J. C. Mikan ex Trin.) Parodi.

Fitolitos. Los fitolitos presentaron formas variables, siendo los cuerpos de sílice los más abundantes y diversos, con nueve formas observadas: circulares a redondeados, cruz gruesa, halteriformes complejos regulares de final cóncavo, halteriformes complejos irregulares de final cóncavo, halteriformes simples de centro corto y final convexo, halteriformes simples de centro largo y final convexo, halteriformes simples de centro corto y final cóncavo, de forma intermedia entre halteriforme simple y cruz gruesa, así como trapezoidales (Figuras 17S, <http://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/downloadSuppFile/48/63>, 18S, <http://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/downloadSuppFile/48/64> y 19S, <http://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/downloadSuppFile/48/65>). No obstante, las formas más comunes correspondieron a los halteriformes, tanto simples como complejos. Otros fitolitos se conservaron después de la calcinación de las láminas foliares: células buliformes, células epidérmicas y algunos microtricomos unicelulares e, inclusive en algunas especies, fragmentos de tejido foliar (espodogramas, Figuras 17DS, 17GS y 19CS).

Usos de las especies del género *Axonopus*. Unas pocas especies son de interés práctico, principalmente para céspedes en jardines y campos deportivos; entre las más propagadas en Colombia y en el resto de América, se destacan *A. compressus* (Sw.) P. Beauv. 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, *A. scoparius* y *A. suffultus*. Entre estas, *A. scoparius* es, quizás, la más importante económicamente, tanto en Centroamérica como en el norte de Sudamérica, principalmente en la región andina, ya que se le cultiva como pastura fresca. Sousa Silva (1990) destacó que dos especies de *Axonopus* presentes en el cerrado brasileño, *A. barbiger* (Kunth) Hitchc. (= *A. siccus*) y *A. marginatus* (Trin.) Chase ex Hitchc., están entre las principales gramíneas con valor forrajero. Según Filgueiras (1995), *A. aureus* P. Beauv. y *A. chrysoblepharis* son buenas forrajeras, mientras que *A. brasiliensis* (Spreng.) Kuhl. presenta un valor medio como forrajera. En Brasil se emplean dos especies como ornamentales, *A. aureus* y *A. brasiliensis*, y se les denomina “siemprevivas” (Giulietti, et al., 1996).

En Colombia, además, se usan otras especies de *Axonopus* como ornamentales en jardinería externa por la belleza de sus inflorescencias (*A. aureus*, *A. scoparius*) o como componentes en la elaboración de arreglos florales (*A. aureus*). Asimismo, en el país se usan algunas especies como plantas medicinales; por ejemplo, *A. compressus* se emplea en el Chocó, donde maceran hojas y cañas y las mezclan con caña de azúcar para producir una bebida útil para “refrescar por dentro”. Entre tanto, en la región andina se usa el sumo de hojas y cañas de *A. scoparius* como diurético (García Barriga, 1992; Pérez-Arbeláez, 1996); según Pérez-Arbeláez (1996), esta especie se usa en forma general para aliviar varias enfermedades de los riñones. Al respecto García Barriga (1992) destacó el uso de la decocción de cañas y hojas de *A. micay* García-Barriga (= *A. scoparius*) como un gran diurético y, además, para evitar la albuminuria. Igualmente, García Barriga (1992) consideró a *A. scoparius* como un buen estimulante lactogénico. Es necesario resaltar el potencial de otras especies, quizás como forrajeras [por ejemplo, *A. capillaris* (Lam.) Chase, *A. centralis*, *A. compressus*, *A. morronei*], o como “formadoras” de suelo y estabilizadoras de taludes (por ejemplo, *A. centralis*, *A. compressus*, *A. cuatrecasasii*, *A. fissifolius*, *A. purpusii*), por lo que se hace necesario emprender iniciativas investigativas, con el fin de determinar este potencial.

Clasificación infragenérica. Las especies incluidas en el género *Axonopus* poseen características que permiten reunir las en grupos bien definidos, salvo tres especies transferidas recientemente por López & Morrone (2012) de dos géneros endémicos brasileños (*Centrochloa* y *Ophiochloa*) a *Axonopus*, al no ubicarlas en ninguna de las secciones establecidas para el género; dichas especies son *A. bryoides*, *A. hydrolithicus* y *A. singularis*. En tal sentido, las especies están agrupadas en cuatro secciones (Tabla 4S, <http://www.raccefyfyn.co/index.php/raccefyfyn/article/downloadSuppFile/48/86>): *Axonopus* sect. *Axonopus*, *Axonopus* sect. *Axonopodes* (Nees) Gir.-Cañas, *Axonopus*

sect. *Lappagopsis* (Steud.) Chase y *Axonopus* sect. *Senescentia* Gir.-Cañas. Los caracteres que delimitan las secciones son las siguientes.

***Axonopus* P. Beauv. sect. *Axonopus*.** ESPECIE TIPO: ***Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv.** (= *Milium compressum* Sw.).

Raquis glabro, escabroso o escasamente piloso, los tricomas nunca son de base tuberculada; espiguillas glabras, pilosas o laxamente pubescentes, nunca con tricomas tiesos de base tuberculada; antecio superior pajizo a castaño oscuro, piloso o glabro. Las especies de esta sección están ampliamente distribuidas desde el centro-sur de los Estados Unidos de América hasta la provincia de Buenos Aires, Argentina, la isla de Pascua, Chile, y las islas del Caribe, con algunas especies aparentemente introducidas en Europa (España y Portugal), África, Madagascar, Australia, Asia tropical y subtropical, Filipinas, Indonesia, Macao, Malasia, Sri Lanka, Hawái, Polinesia Francesa, Fiji, Guam, Islas Ryukyu, Islas Salomón, Micronesia, Nueva Caledonia, Papúa Nueva Guinea, Samoa y Tonga. Esta sección es la más homogénea y compleja, y reúne alrededor de 60 especies, de las cuales 16 crecen en Colombia.

***Axonopus* P. Beauv. sect. *Axonopodes* (Nees) Gir.-Cañas, nom. nov.**

Paspalum L. sect. *Axonopodes* Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 78. 1829. *Cabrera* Lag., Gen. Sp. Pl. 5. 1816. *Panicum* L. sect. *Cabrera* (Lag.) Trin., Mem. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersbourg, Ser. 6, Sci. Math., Seconde Pt. Sci. Nat. 3, 1 (2-3): 193, 195. 1834. *Paspalum* L. sect. *Cabrera* (Lag.) Döll, Fl. Bras. 2 (2): 113. 1877. *Axonopus* P. Beauv. sect. *Cabrera* (Lag.) Chase, Proc. Biol. Soc. Wash. 24: 132, 134. 1911. ESPECIE TIPO: ***Axonopus chrysoblepharis* (Lag.) Chase** (= *Cabrera chrysoblepharis* Lag.).

Raquis escasa a densamente piloso, con tricomas tiesos de base tuberculada, dorados, a menudo fasciculados debajo de las espiguillas y ocultándolas; espiguillas glabras o con tricomas simples esparcidos; antecio superior castaño a castaño oscuro, glabro, lustroso. Esta sección está formada por dos especies, las dos presentes en Colombia, *A. aureus* P. Beauv. y *A. chrysoblepharis* (Lag.) Chase. *Axonopus* sect. *Axonopodes* se distribuye desde el sur de México hasta Paraguay y el sur de Brasil.

Observaciones. Dado que *Paspalum* L. sect. *Axonopodes* Nees es el nombre legítimo más antiguo para esta sección, el nombre posterior *Axonopus* P. Beauv. sect. *Cabrera* (Lag.) Chase es ilegítimo. En consecuencia, con base en el principio de prioridad, aquí se propone el nombre *Axonopus* P. Beauv. sect. *Axonopodes* (Nees) Gir.-Cañas para la sección.

***Axonopus* P. Beauv. sect. *Lappagopsis* (Steud.) Chase**, Proc. Biol. Soc. Wash. 24: 132, 135. 1911. *Lappagopsis* Steud., Syn.

Pl. Glumac. 1: 112. 1854. ESPECIE TIPO: ***Axonopus brasiliensis* (Spreng.) Kuhl.** (*Axonopus bijugus* (Steud.) Chase = *Lappagopsis bijuga* Steud. = *Eriochloa brasiliensis* Spreng.).

Raquis y espiguillas cubiertas (o sólo espiguillas) con tricomas tiesos de base tuberculada, blanco-hialinos, nunca dorados; antecio superior castaño a castaño oscuro o negruzco, piloso en la porción distal. Esta sección es endémica de Bolivia, Brasil y Paraguay, y está conformada por sólo tres especies, a saber *A. brasiliensis* (Spreng.) Kuhl., *A. chaseae* G. A. Black y *A. herzogii* (Hack.) Hitchc.

***Axonopus* P. Beauv. sect. *Senescentia* Gir.-Cañas**, Revista Acad. Colomb. Ci. Exact. 24 (91): 185. 2000. ESPECIE TIPO: ***Axonopus senescens* (Döll) Henrard** (= *Paspalum senescens* Döll).

Raquis piloso, con tricomas de base tuberculada, blanquecinos a hialinos; espiguillas glabrescentes o con pilosidad estriado-hirtela a hispídas longitudinalmente entre los espacios internervales, los tricomas simples y cortos; antecio superior pajizo, con penacho distal o sin esteo. Esta sección consta de tres especies [*A. orinocensis* Gir.-Cañas, *A. passourae* G. A. Black y *A. senescens* (Döll) Henrard] y está distribuida en el norte de Sudamérica: Orinoquia colombiana (una especie, *A. orinocensis*), Amapá (Brasil), así como en la Guayana Francesa; posiblemente se le encuentre también en Venezuela.

Clave para diferenciar las secciones del género *Axonopus* P. Beauv.

1. Raquis glabro, raramente piloso, los tricomas simples ***Axonopus* sect. *Axonopus***
- 1' Raquis piloso, los tricomas de base tuberculada
2. Antecio superior pajizo; tricomas del raquis blanquecinos a hialinos..... ***Axonopus* sect. *Senescentia***
- 2' Antecio superior castaño a negruzco; tricomas del raquis blancos o dorados
3. Tricomas del raquis blancos; espiguillas pilosas con tricomas de base tuberculada; antecio superior piloso en la porción distal ***Axonopus* sect. *Lappagopsis***
- 3' Tricomas del raquis dorados; espiguillas glabras o pilosas, los tricomas simples; antecio superior glabro ***Axonopus* sect. *Axonopodes***

Black (1963), reconoció varias series y subseries para ***Axonopus* sect. *Axonopus***. No obstante, la homogeneidad, que dentro de las series es regla en *Axonopus*, conduce a que la organización propuesta por **Black** (1963) sea un tanto arbitraria, principalmente en lo que se refiere a las subseries de ***Axonopus* serie *Barbigeri***, puesto que varias especies son entidades intermedias entre varias subseries y aparecen ubicadas en claves diferentes, que, en teoría, deberían

mantenerse alejadas si se tratara de una clasificación menos artificial (Giraldo-Cañas, 2007, 2008b). Por otra parte, las subseries de *Axonopus serie Barbigeri* no son monofiléticas (Giraldo-Cañas, 2007) y por tal razón, las subseries no se reconocieron ni se aceptaron en la presente monografía.

Clave para diferenciar las series de *Axonopus* P. Beauv. sect. *Axonopus*

- 1. Antecio superior castaño a castaño oscuro.....
Axonopus serie Suffulti
- 1' Antecio superior pajizo a verde claro
- 2. Plantas anuales *Axonopus serie Capillares*
(una sola especie en Colombia, *Axonopus capillaris*)
- 2' Plantas perennes
- 3. Gluma superior largamente ciliada.....
Axonopus serie Fastigiati (esta serie no está representada en Colombia)
- 3' Gluma superior no ciliada
- 4. Gluma superior y lema inferior con nervios marcados, prominentes, el nervio medio frecuentemente prominente
Axonopus serie Barbigeri
- 4' Gluma superior y lema inferior con nervios no marcados, el nervio medio por lo regular ausente
Axonopus serie Axonopus

Clave para diferenciar las especies de *Axonopus* P. Beauv. sect. *Axonopus serie Axonopus* presentes en Colombia

- 1. Articulación pedicelo-espiguilla ligeramente oblicua
- 2. Espiguillas hispídas, 1,5-2 mm de long.; gluma superior 2-nervada; antecio superior piloso en la porción distal
Axonopus purpusii
- 2' Espiguillas glabras a pilosas, nunca hispídas, 1,2-1,4 mm de long.; gluma superior 4-nervada; antecio superior glabro
Axonopus morronei
- 1' Articulación pedicelo-espiguilla horizontal
- 3. Espiguillas 1,5-1,9 mm de long.; lodículas enteras
Axonopus fissifolius
- 3' Espiguillas 2,1-4 mm de long.; lodículas erosas
- 4. Espiguillas elipsoides a ovoides u oblongas; plantas estoloníferas; antecio superior 0,1-0,6 mm más corto que la espiguilla; gluma superior entera.....
Axonopus compressus
- 4' Espiguillas largamente lanceoladas; plantas no estoloníferas; antecio superior 0,7-1,5 mm más corto que la espiguilla; gluma superior erosa en su porción distal.....
Axonopus centralis

Clave para diferenciar las especies de *Axonopus* P. Beauv. sect. *Axonopus serie Barbigeri* G. A. Black presentes en Colombia

- 1. Hojas conspicuamente equitantes
- 2. Plantas robustas; lígula 0,4-1 mm de long.; espiguillas 1,7-3,0 mm de long.; vainas hispídas; antecio superior 0-0,2 mm más corto que la espiguilla.....
Axonopus anceps
- 2' Plantas gráciles; lígula 0,1-0,4 mm de long.; espiguillas 2,6-5 mm de long.; vainas glabras, glabrescentes o pilosas, nunca hispídas; antecio superior 0,2-1,4 mm más corto que la espiguilla
- 3. Pedicelos acetabuliformes, 0,1 mm de long., con la porción distal de bordes simples; antecio superior 0,2-0,5 mm más corto que la espiguilla; anteras 1-1,2 mm de long.; lodículas 0,3 mm de long.; racimos 2-3 por panoja.....
Axonopus zuloagae
- 3' Pedicelos crateriformes, 0,3-1,8 mm de long., con la porción distal de bordes revolutos; antecio superior 0,2-1,4 mm más corto que la espiguilla; anteras 1,7-2 mm de long.; lodículas 0,4 mm de long.; racimos 3-20 por panoja.....
Axonopus schultesii
- 1' Hojas no equitantes
- 4. Plantas robustas; hojas caulinares; entrenudos 2-7; espiguillas 2-3,1 (-3,5) mm de long.
- 5. Lígula 0,2-0,4 mm de long.; antecio superior 0,6-0,9 mm más corto que la espiguilla; pedicelos 0,2-0,5 mm de long.; gluma superior 2-5-nervada.....
Axonopus leptostachyus
- 5' Lígula 0,6-1,2 mm de long.; antecio superior 0,1-0,4 mm más corto que la espiguilla; pedicelos 0,5-4 mm de long.; gluma superior 4-5-nervada.....
Axonopus scoparius
- 4' Plantas gráciles; hojas basales; entrenudos 1-2; espiguillas 2,8-4,2 mm de long.
- 6. Plantas estoloníferas; láminas foliares lanceoladas; inflorescencias maduras exertas; raquis escabriúsculo; anteras 1,5-2,2 mm de long.....
Axonopus casiquiarensis
- 6' Plantas sin estolones, cespitosas; láminas foliares lineares a aciculares; inflorescencias maduras incluidas en el follaje; raquis liso; anteras 0,9-1 mm de long.....
Axonopus triglochinooides

Clave para diferenciar las especies de *Axonopus* P. Beauv. sect. *Axonopus serie Suffulti* G. A. Black presentes en Colombia

- 1. Hojas equitantes; lígula < 0,2 mm de long.; espiguillas 1,2-1,7 mm de long.....
Axonopus flabelliformis

1' Hojas no equitantes, caulinares; lígula > 0,3 mm de long.; espiguillas 1,5-2 mm de long.

2. Raquis de 0,7-0,8 mm de ancho, glabro, escabriúsculo o leve y laxamente piloso; gluma superior 4-nervada; lámina foliar con el ápice navicular..... *Axonopus cuatrecasii*

2' Raquis de 0,4 mm de ancho, piloso; gluma superior 2-nervada; lámina foliar con el ápice acuminado.....
Axonopus pennellii

Clave para diferenciar las especies de *Axonopus* P. Beauv. sect. *Axonopodes* (Nees) Gir.-Cañas presentes en Colombia

1. Raquis 0,4-0,6 mm lat., fértil en toda su extensión; espiguillas no hundidas dentro del raquis; pedicelos acetabuliformes; cariopsis obovada a elíptica; lígula < 0,3 mm long..... *Axonopus aureus*

1' Raquis 1,0-1,5 mm lat., con la porción distal estéril (sin espiguillas); espiguillas hundidas en cavidades cupuliformes dentro del raquis; pedicelos crateriformes; cariopsis ovada; lígula > 0,4 mm long.....
Axonopus chrysolepharis

ESPECIES DE *AXONOPUS* P. BEAUV. SECT. *AXONOPUS* SER. *AXONOPUS*

Axonopus centralis Chase, J. Wash. Acad. Sci. 17: 143. 1927. TIPO: Panamá. Canal Zone, Culebra to Pedro Miguel, among grass, open grassland, along railway, 28 ago 1911, *A. S. Hitchcock 7928* (holotipo US!, isotipo MO!, fotografía del holotipo COL!). (Figura 20S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/104>).

Axonopus columbiensis Henrard, Blumea 5 (1): 278-279. 1942. TIPO: Colombia: Magdalena: Santa Marta, near Bonda, 150 ft., 22 sep 1898-1901, *H. H. Smith 183* (holotipo L, isotipos MO!, NY, US!, fotografías de dos isotipos COL!).

Axonopus rivularis G. A. Black, Mem. New York Bot. Gard. 9 (3): 250. 1957. TIPO: Venezuela. Amazonas: Río Orinoco, Río Cuao, Danta Falls, Danto Paso, wet banks along rocks, alt. 460 ft., 20 nov 1948, *B. Maguire & L. Politi 27349* (holotipo US!, isotipo probablemente en NY, fotografía del holotipo COL!).

Plantas perennes, cespitosas, de 28-55 (-80) cm de altura, con rizomas cortos de 1,5-3,2 cm long., duros, hendidos; catafilos de 0,4-3,2 cm long., con base ancha enangostándose abruptamente hacia su ápice, membranáceos, lustrosos, quebradizos. **Cañas** de 6-30 (-50) cm long., simples, raramente ramificadas; paucinodes, los **entrenudos** glabros, los superiores de 8,5-13,3 cm long., los inferiores de 2,8-16,5 cm long.; **nudos** de 0,7-3 mm long., pilosos, con tricomas cortos hasta de 2,5

mm long., densos a medianamente densos, flexuosos o perpendiculares al nudo. **Hojas** laxas, escasas, caulinares; **vainas** de 1-11,5 (-18,5) cm long., glabras, glabrescentes o pilosas solo hacia la porción distal, muy gruesas en la base, los márgenes enteros, lisos, membranáceos; región ligular poco notoria; cuello glabro a ligeramente piloso; **lígula** de 0,2-0,4 mm long., pestañosa, con tricomas hasta de 0,3 mm long., rígidos, erectos o doblados; **láminas** oblongo-lineales, de 1-22 (-30) cm long. × 5-12 (-15) mm lat., planas, escabriúsculas, espaciadamente pilosas, generalmente los tricomas de la haz más largos que los del envés, ciliadas, o escabriúsculas en los márgenes y ciliadas, o algunas veces pilosas hacia la región ligular, estriadas a fuertemente estriadas; el ápice agudo. **Inflorescencias** 1-3, terminales, exertas; pedúnculos capilares, glabros o irregular y espaciadamente pilosos, de 7-30 (-40) cm de long; **panojas** laxas, de 8-12,5 (-16) cm long.; eje principal de 1-3 (-4,5) cm long., glabro a espaciadamente piloso; **racimos** 2-4, raramente 5, ascendentes, divergentes, alternos, los inferiores de 6-9,5 (-15) cm long., los superiores de 4,5-9 (-12) cm long.; pulvínulos pubérulos a pilosos; **raquis** triquetro, escabriúsculo, glabrescente o con escasos tricomas, rectos o curvos, de 2-2,3 mm long., éstos dispuestos solo hacia la porción basal del racimo; **pedicelos** de 0,2-0,5 mm long., acetabuliformes. **Espiguillas** largamente lanceoladas, de 2,8-4 mm long. × 0,7-1 mm lat., glabras o con pelitos finos fasciculados en la articulación con el pedicelo, otras finamente pubescentes, principalmente en sus márgenes y en la articulación con el pedicelo; el ápice eroso. **Gluma superior** 2-3-nervada, nervios medianamente notorios a muy tenues, lingüiforme, erosa apicalmente, translúcida, brillante, tan larga como la espiguilla; **lema inferior** 2-3-nervada, glumiforme; **antecio superior** elipsoide a ovoide, 0,7-1,5 mm más corto que la espiguilla, coriáceo, glabro, pajizo a dorado, brillante, finamente papiloso en toda su superficie, con un penacho apical de tricomas cortitos laxos o sin él; **lodículas** 2, *ca.* 0,2 mm long., oblongas, erosas, blanquecinas a doradas; **estambres** con anteras de 0,7-0,9 mm long. × 0,2-0,3 mm lat., purpúreas; filamentos de 0,4-0,6 mm long., pajizos a dorados, lustrosos; **estigmas** plumosos, dorados. **Cariopsis** ovoide, pajiza, lustrosa, de 1,2-1,8 mm long. × 0,9-1 mm lat., que conserva los estambres y los estigmas en su ápice.

Distribución y hábitat. *Axonopus centralis* se distribuye en Brasil (Amazonia), Colombia (sólo conocida en la región Caribe), Costa Rica, Ecuador, El Salvador, Guatemala, Honduras, México, Nicaragua, Panamá y Venezuela. Aunque ampliamente distribuida, esta es una especie poco frecuente dada la escasez de las colecciones. Esta especie crece en pastizales, matorrales y terrenos modificados, preferentemente húmedos y sombríos. 0-300 m alt.

Observaciones. Esta especie es clara y fácilmente reconocible por sus espiguillas largamente lanceoladas de 2,8-4,0 mm long., por su gluma superior lingüiforme y por tener el antecio superior notoriamente más corto que la espiguilla (0,7-1,5 mm más corto). *Axonopus centralis* se confunde frecuentemente con *A. compressus*; no obstante, en *A. compressus* las plantas son estoloníferas (sin estolones en *A. centralis*), las espiguillas son elipsoides a ovoides en *A. compressus* (largamente lanceoladas en *A. centralis*) y además, el antecio superior en *A. compressus* es elipsoide a ovoide y 0,1-0,6 mm más corto que la espiguilla (0,7-1,5 mm más corto que la espiguilla en *A. centralis*).

En varios de los ejemplares examinados, se encontraron anteras abortivas (encerradas por el antecio superior y ubicadas sobre la porción distal de la cariopsis), lo cual coincide con las observaciones de **Pohl & Davidse** (1994: 358) para la especie en Mesoamérica e indicaría que esta especie es cleistógama. Por estar ubicadas en panojas exertas (espiguillas expuestas), las espiguillas cleistógamas de *A. centralis* – corresponden al tipo “IV” propuesto por **Campbell, et al.** (1983).

Nombre vernáculo. Pajón (Sucre).

Material adicional examinado (Anexo 1S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/26>).

Axonopus compressus (Sw.) P. Beauv., Ess. Agrostogr.: 12. 1812. *Milium compressum* Sw., Prodr. [Swartz] 24. 1788. *Paspalum compressum* (Sw.) Raspail, Ann. Sci. Nat. (París) 5: 301. 1825, nom. illeg. hom. *Paspalum compressum* (Sw.) Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 23. 1829, isonym. TIPO: Jamaica. India occidentalis, sin localidad, sin fecha, *Shakespear s. n.* (holotipo S, isotipo BM). (Figura 21S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/66>).

Paspalum tristachyon Lam., Tabl. Encycl. 1: 176. 1791. TIPO: Sudamérica. Sin fecha, *L. C. M. Richard s. n.* (holotipo P, isotipo US!).

Paspalum platycaulon Poir., Encycl. 5: 34. 1804. *Digitaria platycaulis* (Poir.) Desv., Mem. Soc. Agric. Angers 1: 166. 1831. *Anastrophus platycaulis* (Poir.) Nash ex Small, Fl. S.E. U.S. 79. 1903. TIPO: Puerto Rico. Sin localidad, sin fecha, *Ledru s. n.* (holotipo P, isotipos US!).

Digitaria uniflora Salzm. ex Steud., Nomencl. Bot. (ed. 2) 1: 508. 1840. TIPO: Brasil. Bahía: años 1827-1830, *P. Salzmann s. n.* (holotipo MO!).

Paspalum uniflorum Salzm. ex Steud., Nomencl. Bot. (ed. 2) 2: 273. 1841, nom. nud.

Paspalum guadaloupense Steud., Syn. Pl. Glumac. 1: 18. 1853. TIPO: Guadalupe (Antillas Menores). Sin fecha, *Duchassing s. n.* (holotipo P).

Paspalum macropodium Steud., Syn. Pl. Glumac. 1: 19. 1853. *Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv. var. *macropodium* (Steud.) G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 82. 1963. TIPO: Ecuador. Guayas: banks of Guayaquil River, sin fecha, *W. Jameson 556* (holotipo P, isotipos K, SI, US!).

Paspalum depressum Steud., Syn. Pl. Glumac. 1: 20. 1853. TIPO: Estados Unidos de América. Louisiana: sin fecha, *F. X. von Hartmann 51* (holotipo P, isotipo US!).

Paspalum filostachyum A. Rich. ex Steud., Syn. Pl. Glumac. 1: 20. 1853. TIPO: Indias Occidentales, sin fecha, *F. W. Sieber 365* (holotipo P, isotipo US!).

Anastrophus compressus Schltr. ex Döll, Fl. Bras. 2 (2): 102. 1877, nom. inval., como sinónimo de *Paspalum platycaulon* Poir.

Axonopus poiophyllus Chase, Proc. Biol. Soc. Washington 24: 133. 1911. *Anastrophus poiophyllus* (Chase) Nash, N. Amer. Fl. 17 (2): 163. 1912. TIPO: Guatemala. Alta Verapaz: Vicinity of Secanquim, altitude 250-600 m, abr 1904, *O. F. Cook & C. B. Doyle 58* (holotipo US!, fotografía del holotipo COL!), **syn. nov.**

Paspalum paschale Stapf, Bull. Misc. Inform. Kew 1913: 117. 1913. *Axonopus paschalis* (Stapf) Pilg., Nat. Hist. Juan Fernández 2: 63. 1922. TIPO: Chile. Easter Island: Common in hill of middle Island, abr 1911, *F. Fuentes 25* (holotipo K, isotipo US!).

Paspalum raunkiaerii Mez, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 15 (418-421): 60. 1917. TIPO: Islas Vírgenes. St. John: Bordeaux Hill, 27 feb 1906, *C. Raunkiaer 1313* (holotipo C, isotipo US!).

Axonopus blakei Hitchc., Proc. Biol. Soc. Wash. 40: 85. 1927. TIPO: Guatemala. Izabal: on an open grassy plain, at Cristina, in tufts, 22 may 1919, *S. F. Blake 7611* (holotipo US!).

Axonopus rhizomatosus Swallen, J. Wash. Acad. Sci. 23 (10): 458. 1933. TIPO: Guatemala. Izabal: on open hillsides wooded with pine, along trail from Los Amates to Izabal, 31 may 1919, *S. F. Blake 7766* (holotipo US!, fotografía del holotipo COL!).

Axonopus arsenei Swallen, J. Wash. Acad. Sci. 23 (10): 459. 1933. TIPO: México. Michoacán: Loma Santa María, vicinity of Morelia, 2050 m, 17 sep 1910, *G. Arsène 6952* (holotipo US!).

Axonopus multipes Swallen, J. Wash. Acad. Sci. 23 (10): 459. 1933. TIPO: México. Veracruz: Veracruz, sandy prairie, sea level, 31 ago 1910, *A. S. Hitchcock 6578* (holotipo US!, fotografía del holotipo COL!).

Axonopus caespitosus Swallen, Ann. Missouri Bot. Gard. 30 (2): 185. 1943. TIPO: Panamá. Panamá: Taboga Island, Gulf of Panamá, large erect bunches, grassy hills, forming bulk

of grass on these hills, 12 sep 1911, *A. S. Hitchcock 8089* (holotipo US!, fotografía del holotipo COL!).

Axonopus compressus (Sw.) P. Beauv. var. *jesuiticus* Araújo, Bol. Secr. Est. Negoc. Agr. Ind. E Com. (Pôrto Alegre, Brasil) 100: 36. 1943. *Axonopus jesuiticus* (Araújo) Valls, Fl. Fanerogam. Estado São Paulo 1: 136. 2001. TIPO: Argentina. Misiones: *sin recolector* [holotipo sin localizar, según Salariato (2012)].

Axonopus reederi G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 45. 1963. TIPO: México. Chiapas: ca. 9 mi S of Comitán in a large open meadow surrounded by pines, in disturbed soil along a drainage ditch, 1760 m, 24 ago 1953, *J. R. Reeder & C. G. Reeder 2103* (holotipo Y, isotipo US!).

Axonopus rosenfurtii G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 64. 1963. TIPO: Uruguay. Paysandú: Isla Queguay en el río Uruguay, de matas cultivadas en Monzón-Heber (Soriano), ene 1944, *B. Rosengurt B-3818 1/2* (holotipo US!, isotipos COL!, SI!).

Axonopus lineatus G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 67. 1963. TIPO: Colombia. Antioquia: Santa Elena, altitude 1500 to 2000 m, 1 ene 1931, *W. W. A. Archer 1250* (holotipo US!, isotipo SI!, fotografía del holotipo COL!).

Axonopus compressus (Sw.) P. Beauv. var. *australis* G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 81. 1963. TIPO: Argentina. Misiones: Posadas, in ruderatis prope "La Granja" frequens, 11 nov 1907, *E. L. Ekman 599* (holotipo US!, isotipo SI, fotografía del holotipo COL!).

Paspalum compressum P. Beauv. ex C. P. Cowan, Listados Floríst. México 1: 117. 1983, cita errónea para *Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv.

Plantas perennes, cespitosas, rizomatosas o estoloníferas, los estolones angulosos, acanalados, glabros. **Cañas** de 4,5-90 cm long., erectas a geniculadas dependiendo de su longitud, raramente ramificadas; paucinodos, los **entrenudos** inferiores de 2,5-13 cm long., los superiores de 6-28 cm long., cilíndricos, aplanados a angulosos, glabros, amarillos, pajizos, blanquecinos o con tintes purpúreos, opacos a lustrosos; **nudos** de 0,5-2 mm long., glabros a pilosos, negruzcos a castaños cuando glabros, pajizos cuando pilosos. **Hojas** caulinares, densas a laxas; **vainas** fasciculadas, comprimidas, aquilladas, de 1,2-25,5 cm long., siendo las superiores más largas, verdes, las inferiores ocasionalmente purpúreas o con tintes purpúreos, glabras a raramente pilosas, venación prominente, ocasionalmente los márgenes membranáceos; **ligula** membranácea-ciliada, de 0,3-0,6 mm long.; cuello distinguible, glabro, glabrescente a raramente piloso; **laminas** subuladas, linear-lanceoladas a lanceoladas, de 1,8-26 cm long. × 2-11 mm lat., de venación tenue a prominente, planas, glabras, glabrescentes, raramente pilosas, pilosas a ciliadas, los tricomas tuberculados de < 2,8 mm long., los márgenes

escabriúsculos y pilosos hacia la región ligular; el ápice agudo a obtuso, glabro a piloso, escabriúsculo, ocasionalmente bífido. **Inflorescencias** 1-5, exertas a subincluidas en las vainas foliares, erectas, terminales, raramente axilares; pedúnculos glabros, lisos a estriados, cilíndricos, ocasionalmente angulosos a acanalados, hasta de 40 cm long.; pulvínulos pubérulos a pilosos, con tricomas de 0,1-2,1 mm long.; eje principal de 0-3 cm long., glabro a raramente piloso, liso, anguloso, estriado; **panojas** laxas, raramente densas, de 2,8-15 cm long.; **racimos** ascendentes, 2-4, raramente 5-6, cuando hay 2 pueden ser conjugados o alternos, cuando son más de 2 entonces los inferiores son alternos u ocasionalmente opuestos, los superiores conjugados, raramente subdigitados a digitados, racimos inferiores de 2,5-14,5 cm long., los superiores de 2,2-11,5 cm long.; **raquis** triquetro, glabro, glabrescente, raramente piloso en algunos sectores, con tricomas de < 2,2 mm long., los márgenes lisos a escabriúsculos; **pedicelos** de < 0,7 mm long., acetabuliformes, escabriúsculos a raramente pilosos, o con escasos tricomas tuberculados de < 1,7 mm long. **Espiguillas** elipsoides a ovoides u oblongas, de 2,1-3,5 mm long. × 0,7-1,3 mm lat., glabras, glabrescentes a esparcidamente pilosas, con hileras de tricomas blanquecinos entre los nervios o con tricomas manifiestos en la base, ápice o a lo largo de los nervios marginales, el ápice agudo a acuminado; **gluma superior** 2-5-nervada, el nervio medio nulo a tenue, nervios laterales tenues a engrosados y próximos a los márgenes, membranácea, traslúcida, pajiza, verde a purpúrea o verde con tintes purpúreos, tan larga como la espiguilla; **lema inferior** 2-5-nervada, glumiforme; **antecio superior** elipsoide a ovoide, 0,1-0,6 mm más corto que la espiguilla, pajizo, blanquecino, dorado a verde claro, lustroso, glabro, piloso sólo en la porción distal, con tricomas escasos y cortos o con un mechón laxo de tricomas blanquecinos, finamente papiloso en toda su superficie, las papilas dispuestas longitudinalmente; el ápice agudo a obtuso; **lodículas** 2, de 0,2-0,3 mm long., oblongas, erosas, pajizas a doradas; **estambres** 3, anteras de < 0,9 mm long., purpúreas, filamentos de < 1,3 mm long., hialinos. **Cariopsis** elipsoide a ovoide, de 1,9 mm long. × 0,7 mm lat., rugosa, verde-ceniza, lustrosa; **hilo** oblongo, subbasal; **embrión** 1/3 del largo de la cariopsis.

Distribución y hábitat. Esta especie es quizás la que presenta la más amplia área de distribución, tanto latitudinal como altitudinal, la cual comprende desde los Estados Unidos de América hasta la Argentina y Uruguay, así como en el Caribe. Dado que recientemente **Giraldo-Cañas** (2008a) propuso reducir *A. paschalis* a la sinonimia de *A. compressus*, el área de la distribución geográfica de esta última debe extenderse a la Isla de Pascua (Chile). Cabe destacar que algunos autores consideran esta especie como cosmopolita (**Zuloaga, et al.**, 1994), hipótesis que no se siguió aquí, ya que *A. compressus* ha sido introducida en

otros continentes (África, Asia y Oceanía, **Giraldo-Cañas**, 2008a) por sus cualidades como forrajera y formadora de céspedes. *Axonopus compressus* crece en suelos húmedos, en sabanas, en arenas blancas, campos de pastoreo, claros de bosque, bordes de camino, terrenos de cultivo, así como en bordes de bosque e, inclusive, en bosques abiertos de coníferas y robles desde 0 a 3.000 m de altitud. Cabe destacar que en el ejemplar *C. Useche & Y. Castañeda 1917* (TOLI) se cita una altitud de 3.530 m para un espécimen recolectado en el Tolima (Cordillera Central andina).

Observaciones. Esta especie es sumamente variable, debido principalmente a su amplia distribución geográfica tanto latitudinal como altitudinal, y a su naturaleza poliploide, lo que se traduce en una morfología muy amplia (**Giraldo-Cañas**, 2008b). Es por esto que *A. compressus* posee numerosos sinónimos (véanse **Zuloaga, et al.**, 2003 y **Giraldo-Cañas**, 2008a), pues frecuentemente se han propuesto binomios con base en esta variación morfológica, los cuales corresponden a poblaciones con extremos morfológicos de la misma entidad biológica. En consecuencia, esta especie es polimorfa y se le interpreta en un sentido amplio. *Axonopus compressus* es muy variable en su pilosidad, tanto de sus estructuras vegetativas como reproductivas, también presenta una gran variación en el tamaño de las espiguillas, en la producción de rizomas y estolones y en la forma de las láminas foliares.

Cabe destacar que *A. compressus* es afín y frecuentemente se le confunde con *A. fissifolius*, de la cual se distingue por el ancho de las láminas, el tamaño de las espiguillas, los pedicelos y el largo relativo entre el antecio superior y la espiguilla (véanse las observaciones hechas sobre *A. centralis*).

Nombres vernáculos. Alfombra (Caldas), caminacompíe, gateadora morada (Chocó), caminante (Santander), grama (Caquetá, Casanare), grama blanca, grama criolla (Casanare), grama dulce, hojancha, hojilarga, horquetilla (región andina), grama extranjera de hoja ancha (Atlántico), grama horquetilla (Chocó), gramilla rastrera (Caldas), guarda rocío (Huila, Tolima), panza de burro (Bolívar), panza'eburro (Bolívar), pasto alfombra, pasto chato, pasto natural (Meta, Tolima), pasto comina (Caldas) y tembladora (Cauca, Nariño). Según **Pérez-Arbeláez** (1996), a esta especie también le atribuyen los nombres cañamazo, cañamazo de sabana y cañamazo macho.

Usos. Céspedes (así como gramilla de canchas de fútbol y campos de golf); forrajera; medicinal (en el Chocó se utiliza la maceración de hojas y cañas mezclada con caña de azúcar y la bebida obtenida se emplea para “refrescar por dentro” (*R. Bernal, et al.*, 3113)).

Material adicional examinado (Anexo 2S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/27>).

Axonopus fissifolius (**Raddi**) **Kuhl.**, Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estraté. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 87. 1922. *Paspalum fissifolium* Raddi, Agrostogr. Bras. 26. 1823. *Axonopus fissifolius* (Raddi) Chase, J. Wash. Acad. Sci. 13 (9): 172. 1923, nom. illeg. superfl. TIPO: Brasil. Rio de Janeiro: Guanabara, sin fecha, *G. Raddi s. n.* (holotipo PI, isotipos BM, FI, US!). (Figura 22S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/67>).

Paspalum compressum (Sw.) P. Beauv. var. *arenarium* Bertoni, Anales Ci. Parag. 2: 153. 1918. TIPO: Paraguay-Argentina. Sin localidad, 19 oct 1908, *M. Bertoni 4866* (holotipo W, isotipo US!).

Axonopus stragalus Chase, Contr. U.S. Natl. Herb. 22 (6): 472. 1922. TIPO: Guyana. Mazaruni-Potaro: vicinity of Penal Settlement, on west side of Essequibo River, near mouth of Mazaruni River, open sandy moist soil along road through forest, growing with *Axonopus compressus*, 3 dic 1919, *A. S. Hitchcock 17065* (holotipo US!, isotipos MO!, US!, fotografías del holotipo y de un isotipo COL!).

Axonopus ater Chase, J. Wash. Acad. Sci. 17: 143. 1927. TIPO: Panamá. Canal Zone: Gatun, moist clay, on side of cut, no runners, 2 sep 1911, *A. S. Hitchcock 7976* (holotipo US!).

Axonopus affinis Chase, J. Wash. Acad. Sci. 28: 180. 1938. TIPO: Estados Unidos de América. Mississippi: Waynesboro, in low moist ground, 2 oct 1896, *T. H. Kearney Jr. 175* (holotipo US!, isotipos MO!, US!).

Axonopus hirsutus G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 55. 1963. TIPO: Bolivia. Santa Cruz: Portachuelo, sin fecha, *J. Steinbach in Hb. Osten 14598 (error en la etiqueta respectiva por 14958)* (holotipo US!, isotipos IAN, R).

Axonopus fissifolius (Raddi) **Kuhl.** var. *coronatus* G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 58. 1963. TIPO: Brasil. Minas Gerais: Diamantina, Serra de San Antonio, wet sandy spot, open campo, 1200-1300 m, 27-30 dic 1929, *A. Chase 10406* (holotipo US!, isotipo MO!, SI, fotografía del holotipo COL!).

Plantas perennes, cespitosas, ocasionalmente estoloníferas. **Cañas** de (5) 19-70 cm long., simples, raramente ramificadas hacia la base, erectas, geniculadas a decumbentes; paucinodos, los **entrenudos** de 1,2-20 cm long., siendo los inferiores más cortos, angulosos a acanalados, glabros, pajizos, verde claros a castaños, lustrosos o no; **nudos** de < 2 mm long., castaño oscuros, raramente castaño claros, glabros a pilosos, con tricomas blanquecinos adpresos. **Hojas** con **vainas** glabras, pilosas en ambas caras, ciliadas, o pilosas en los márgenes hacia la porción distal, los tricomas tuberculados, los márgenes membranáceos, enteros; vainas basales de 1,5-7 cm long., fasciculadas, las superiores

distantes entre sí, de 5-15 cm long.; **lígulas** membranáceo-ciliadas, de 0,2-0,5 mm long.; cuello distinguible, glabro, en ocasiones raramente piloso; **láminas** lineares a lanceoladas, planas a conduplicadas, glabras a pilosas en ambas caras, los tricomas tuberculados; los márgenes enteros a escabriúsculos, glabros o pilosos hacia la región ligular; las láminas basales de 0,5-10 cm long. × 2-6 mm lat., las superiores de 1,5-17 cm long. × 3-9 mm lat.; el ápice obtuso, agudo a apiculado, ocasionalmente bifido, escabroso o no. **Inflorescencias** 1-4, raramente 5, exertas, erectas, terminales, ocasionalmente axilares; pedúnculos glabros, lisos, filiformes, angulosos, surcados, pajizos, verde claros, dorados o con tintes purpúreos, opacos a lustrosos, hasta de 33 cm long., los axilares cortamente exertos a subincluidos en las vainas; pulvínulos cortamente pilosos; eje principal glabro, anguloso, acanalado, de 0-2,2 cm long.; **panojas** laxas a medianamente densas, raramente densas, de 3-10 cm long.; **racimos** 3-6, raramente 2 (conjugados) ó 7-9, ascendentes, alternos, los superiores subopuestos a digitados, racimos inferiores de 3,5-10 cm long., los superiores de 3-6 cm long.; **raquis** triquetro, glabro, escabriúsculo; **pedicelos** acetabuliformes, glabros a glabrescentes, escabrosos, pajizos, de < 0,4 mm long. **Espiguillas** elipsoides a ovoides, de 1,5-1,9 mm long. × 0,6-0,9 mm lat., pajizas, doradas a verde claras o con tintes purpúreos, glabras, glabrescentes a esparcidamente pilosas, o con tricomas fasciculados en la base o con tricomas en el ápice o dispuestos a lo largo de los nervios, éstos blanquecinos y flexuosos; **gluma superior** 2-4-nervada, los nervios marginales engrosados a tenues, los internos, tenues, traslúcida, membranácea, tan larga como la espiguilla; **lema inferior** 2-4-nervada, glumiforme; **antecio superior** elipsoide, 0,1-0,2 mm más corto que la espiguilla o tan largo como esta, pajizo, lustroso, finamente papiloso en toda su superficie, raramente liso, glabro, el ápice con un penacho laxo de tricomas hialinos y cortitos; **lodículas** 2, de 0,2-0,3 mm long., oblongas, enteras, doradas a pajizas; **estambres** 3, anteras de 0,6-0,7 mm long. × 0,2 mm lat, purpúreas, papilosas; filamentos de 0,5-0,8 mm long., hialinos, rectos a flexuosos; **estigmas** dorados a cobrizos. **Cariopsis** elipsoide, de 1-1,2 mm long., verde ceniza, lustrosa, rugosa; **hilo** oblongo, sub-basal; **embrión** de 1/3 del largo de la cariopsis.

Distribución y hábitat. *Axonopus fissifolius* se distribuye desde los Estados Unidos de América hasta la Argentina y Uruguay, así como en el Caribe. Esta especie ha sido introducida en varias regiones tropicales de Asia y Oceanía (Dr. J. F. Veldkamp, Nationaal Herbarium Nederland, com. pers., marzo de 2003), así como en Europa (España y Portugal) (Giraldo-Cañas, 2008a; Romero Buján, 2008). *Axonopus fissifolius* crece en campos inundables o en sabanas secas o húmedas, barrancos arenosos, grietas

de afloramientos rocosos, bordes de camino, claros de bosque y potreros entre 0 y 2.000 m de altitud, raramente puede alcanzar los 2.800 m de altitud en la región andina.

Observaciones. Después de examinar el holotipo de *A. hirsutus* depositado en US, se pudo advertir que no hay diferencias notables ni significativas para mantener a este binomio como especie aparte (situación contraria a la considerada por Salariato, *et al.*, 2011: 250), coincidiendo, así, con Davidse (2004: 52), quien subordinó *A. hirsutus* como un sinónimo más de *A. fissifolius*. Tradicionalmente, la separación entre *A. hirsutus* y *A. fissifolius* se basaba en características vegetativas, principalmente referidas a la pilosidad de las vainas y las láminas foliares, un carácter que tiene una enorme variación, no sólo en las especies de *Axonopus*, sino también en un amplio número de gramineas.

Es necesario destacar la presencia, aunque extremadamente escasa, de varias espiguillas geminadas en algunos racimos, situación solo evidenciada en los ejemplares *A. Dugand 5806* (COL) y *J. Blydenstein & C. Saravia 809* (COL).

Axonopus fissifolius, junto con *A. compressus*, *A. purpusii* y *A. scoparius*, constituyen el grupo de mayor importancia económica del género dadas sus cualidades como plantas forrajeras. Por otra parte, merece destacarse que la información existente indica que *A. fissifolius*, al igual que *A. compressus* y *A. purpusii*, constituyen tres complejos poliploides (Giraldo-Cañas, 2008b). Así, la gran variabilidad morfológica que exhiben estas tres especies podría ser atribuible, en parte, a la poliploidía que presentan. Del mismo modo, el hecho de encontrar altos niveles de ploidía en estas tres especies, nos estaría indicando que se trata de especies paleopoliploides (Giraldo-Cañas, 2008b) (véanse, además, las observaciones hechas sobre *A. compressus*).

Nombre vernáculo. Pasto alfombra (Orinoquia).

Usos. Céspedes; forrajera.

Material adicional examinado (Anexo 3S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/28>).

Axonopus morronei Gir.-Cañas, *Caldasia* 20 (2): 88. 1998. Tipo: Colombia. Guaviare: Municipio de San José del Guaviare, inspección de La Fuga, sabanas naturales de La Fuga, 200 m, mar 1996, D. Giraldo-Cañas & R. López 2624 (holotipo COAH!, isotipos COL!, HUA!, MO!, SI!). (Figura 23S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/68>).

Plantas perennes, cespitosas, de aspecto delicado, con macollas densas, de 6-28 (-40) cm de altura; follaje denso. **Cañas** de 3-20 cm long.; paucinodes, los **entrenudos** de 2-8 (-12) cm long., glabros; **nudos** negros, de 0,4-0,9 mm long., glabros. **Hojas** principalmente basales, numerosas, planas o plegadas, estriadas, escabriúsculas, el ápice

agudo; **vainas** de 1-8 (-12) cm long., ciliadas, glabras, glabrescentes a vilosas; **ligula** de 0,1-0,3 mm long., ciliada, los cilios flexuosos o rectos de 0,1-0,3 mm long.; **láminas** ovoides a lanceoladas, planas, de 1,2-7 (-11) cm de long. × 3-7 mm lat., vilosas, ocasionalmente seríceas hacia la parte apical, con tricomas de 0,2-2 mm long. **Inflorescencias** 1-4, terminales, exertas; pedúnculos capilares, erectos, glabros, de 2,4-20 (-28) cm long.; **panojas** laxas o densas, de 2,5-6,5 cm long.; eje principal glabro, de 0-1,6 cm long.; pulvínulos laxamente pilosos, con tricomas muy cortos; **racimos** 2-5 (-8), erectos, ascendentes, digitados a alternos, de 2-6 cm long.; **raquis** triquetro, escabriúsculo, glabro, con los márgenes sinuosos; **pedicelos** acetabuliformes; articulación pedicelo-espiguilla ligeramente oblicua, glabrescente a espaciadamente pilosa. **Espiguillas** ovadas, subsésiles, de 1,2-1,4 mm long. × 0,5-0,7 mm lat., glabrescentes o finamente pilosas, con tricomas muy cortos y escasos, localizados irregularmente hacia los márgenes y el ápice, otras espiguillas con bandas pilosas muy tenues (en este último caso, los tricomas adpresos orientados distalmente); **gluma superior** 4- nervada, nervios tenues, traslúcida, tan larga como la espiguilla; **lema inferior** 4-nervada, glumiforme; **antecio superior** elipsoide, ligeramente papiloso en toda su superficie, glabro, brillante, pajizo, dorado, amarillento a crema, tan largo como la espiguilla; **lodículas** 2, oblongas, enteras, ca. 0,3 mm long., doradas a cobrizas, traslúcidas; **estambres** 3, anteras de 0,7-0,8 mm long. × ca. 0,2 mm lat., purpúreas; filamentos de 0,4-0,5 mm long., pajizos a cobrizos; **estigmas** plumosos, dorados a cobrizos. **Cariopsis** no vista.

Distribución y hábitat. *Axonopus morronei* es endémica de Colombia; crece en sabanas orinocenses y pastizales amazónicos entre los 150 y los 600 m de altitud.

Observaciones. Especie fenotípicamente similar a *A. capillaris*, de la cual se distingue principalmente por su carácter perenne y por presentar macollas densas, cañas simples y láminas vilosas, y cercana a *A. fissifolius* y a *A. purpusii*. De la primera se diferencia por la forma y pilosidad de sus hojas, por la forma de articulación pedicelo-espiguilla, por el menor tamaño de sus espiguillas y por presentar un antecio superior glabro, mientras que el de *A. fissifolius* presenta un leve penacho apical (véase la clave para diferenciarla de *A. purpusii*). Por su hábito, *A. morronei* podría confundirse con la especie brasileña *A. rupestris* G. Davidse, de la cual se diferencia principalmente por las dimensiones de sus espiguillas (2,9-3,5 mm long. en *A. rupestris* y 1,2-1,4 mm long. en *A. morronei*), por el número de nervios de la gluma superior (5-nervada en *A. rupestris* y 4-nervada en *A. morronei*) y por el tamaño del antecio superior, que en *A. rupestris* es 0,5-0,9 mm más corto que la gluma superior, mientras que en *A. morronei* es tan largo como la gluma superior.

Por su hábito y por la semejanza de sus panojas, *A. morronei* podría confundirse con *A. magallanesiae* Gir.-Cañas (*Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Suffulti*) de la Guayana venezolana. Sin embargo, *A. magallanesiae* presenta espiguillas de 2,2-2,5 mm longitud (1,2-1,4 mm longitud en *A. morronei*), la gluma superior es 4-5-nervada (4-nervada en *A. morronei*) y, además, presenta un antecio superior castaño, carácter propio de los miembros de *Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Suffulti*, mientras que en *A. morronei* es pajizo, dorado, amarillento o crema.

Material adicional examinado (Anexo 4S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/29>).

Axonopus purpusii (Mez) Chase, J. Wash. Acad. Sci. 17: 144. 1927. *Paspalum purpusii* Mez, Bot. Jahrb. Syst. 56 (Beibl. 125): 10. 1921. TIPO: México. Veracruz: Zacuapán, may 1907, C. A. Purpus 2450 (holotipo B, isotipos F, MO!, US!, SI). (Figura 24S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/69>).

Paspalum platycaulon Poir. var. *parviflorum* Döll, Fl. Bras. 2 (2): 102. 1877. TIPO: Guayana Francesa. Cayenne, sin fecha, C. de Jelski s. n. (holotipo W, isotipo US!).

Paspalum flexile Mez, Bot. Jahrb. Syst. 56 (Beibl. 125): 9. 1921. *Axonopus flexilis* (Mez) Henrard, Blumea 4 (3): 510. 1941. TIPO: Brasil. Acre: Serra do Mal, Surumú, Rio Branco, sep 1909, E. Ule 8020 (holotipo B, isotipos BAA, IAN, MP, US!).

Axonopus anomalus Swallen, Contr. U.S. Natl. Herb. 29 (6): 268. 1948. TIPO: Venezuela. Yaracuy: Savanna east of Urachiche, 455 m, 29 may 1944, J. A. Steyermark 56846 (holotipo US!).

Axonopus purpusii (Mez) Chase var. *glabrescens* Valls ex Longhi-Wagner, Iheringia, Bot. 38: 28. 1988, nom. nud.

Plantas perennes, cespitosas, raramente estoloníferas. **Cañas** de 16-75 cm de alto, simples, erectas; paucínodos, los **entrenudos** de 2,5-16 cm long., siendo los inferiores más cortos, angulosos, glabros, pajizos a cobrizos, lustrosos; **nudos** glabros, raramente pilosos, castaño claros a oscuros, de 0,5-2 mm long. **Hojas** principalmente basales, fasciculadas, dísticas; **vainas** glabras, con los márgenes membranáceos, ocasionalmente escabriúsculos, pestañosos hacia la porción distal, los tricomas toberculados; vainas basales de 1,5-9,5 cm long., las superiores distantes entre sí, de 7,6-25 cm long.; **ligulas** membranáceo-ciliadas, de 0,2-0,4 mm long.; cuello distinguible, glabro, ocasionalmente piloso; **láminas** lineares a lanceoladas, planas a conduplicadas, glabras o laxamente pilosas en ambas caras, ciliadas a pestañosas solo hacia la región ligular, los tricomas tuberculados, los márgenes escabriúsculos o no; láminas basales de 1,3-31 cm long. × 4-6 mm lat., las superiores de 1,3-5,5 cm long. × 3-5 mm lat., el ápice obtuso a agudo, ocasionalmente

apiculado, escabroso o no. **Inflorescencias** 1-2, raramente 3, exertas, erectas, terminales; pedúnculos glabros, lisos, filiformes, angulosos, surcados, pajizos, verdes a dorados, opacos a lustrosos, hasta de 45 cm long.; pulvínulos cortamente pilosos, los inferiores ocasionalmente con 1-2 tricomas hasta de 5 mm long.; eje principal glabro a glabrescente, de 0-2,7 cm long.; **panojas** laxas a medianamente densas, de 4-17 cm long.; **racimos** 5-7, raramente 4 u 8-17, ascendentes, divergentes, alternos, los superiores aproximados a conjugados, ocasionalmente 2 inferiores opuestos, racimos inferiores de 4-16 cm long., los superiores de 3,5-11 cm long.; muy raramente los racimos inferiores con ramificaciones de segundo orden; **raquis** triquetro, glabro, glabrescente a raramente piloso, escabriúsculo; **pedicelos** acetabuliformes, de 0,1-0,3 mm long., glabros, glabrescentes a cortamente pilosos, escabriúsculos o no, pajizos, ocasionalmente castaños a dorados; articulación pedicelo-espiguilla ligeramente oblicua. **Espiguillas** elipsoides, de 1,5-2 mm long. × 0,6-0,8 mm lat., de ápice agudo, pajizas, verde claras o con tintes purpúreos, hispídas, con largos tricomas tiesos, pajizos a blanquecino-nacarados, orientados hacia la porción distal, distribuidos hacia la base, el ápice y a lo largo de los nervios; **gluma superior** 2-nervada, nervios tenues a engrosados, traslúcida, membranácea, tan larga como la espiguilla; **lema inferior** 2-nervada, glumiforme; **antecio superior** elipsoide, 0,1-0,2 mm más corto que la espiguilla, pajizo a blanquecino, lustroso, finamente papiloso en toda su superficie, glabro, el ápice agudo con un penacho laxo de tricomas cortitos, blanquecinos y tiesos; **lodículas** 2, oblongas, enteras, de 0,2-0,4 mm long.; **estambres** 3, anteras de 0,4-1,1 mm long. × 0,2-0,3 mm lat., purpúreas, ocasionalmente papilosas; filamentos de 0,8-1 mm long., hialinos, rectos a flexuosos; **estigmas** plumosos, pajizos, dorados a purpúreos, traslúcidos o no. **Cariopsis** no vista.

Distribución y hábitat. *Axonopus purpusii* se distribuye desde México hasta Bolivia y Paraguay; **Renvoize** (1988) la citó para la Argentina, pero hasta el momento no se ha encontrado ningún espécimen que respalde su presencia en dicho país. Esta especie crece en sabanas, pastizales y en áreas con vegetación abierta y secundaria entre los 0 y los 1.000 m de altitud.

Observaciones. *Axonopus purpusii* presenta la inserción espiguilla-pedicelo oblicua; esta característica peculiar, sumada a la pilosidad hispida de sus espiguillas, la distinguen fácilmente de las demás especies de *Axonopus*. Es necesario resaltar que sólo se observó un ejemplar [*J. Blydenstein* & *C. Saravia 1313* (COL)] con un racimo inferior con ramificaciones de segundo orden, condición muy rara no solo en la especie sino en todo el género. Por otra parte, en cuanto a su indumento hispido, las espiguillas

de *A. purpusii* son similares a las de *A. senescens* (Döll) Henrard, una especie del norte de Sudamérica. No obstante, *A. senescens* tiene macrotricomas de base tuberculada en el raquis (característica ausente en *A. purpusii*) y la inserción pedicelo-espiguilla es horizontal (oblicua en *A. purpusii*) (véanse las observaciones hechas sobre *A. fissifolius*).

Cabe destacar que **Nicora & Rúgolo de Agrasar** (1998: 187) consideraron a *Paspalum flexile* como un sinónimo de *A. fissifolius*, pero realmente el material tipo de este binomio se ajusta perfectamente a *A. purpusii*.

Nombres vernáculos. Guaratara (Casanare), pasto gustoso (Vichada).

Usos. Céspedes; forrajera.

Material adicional examinado (Anexo 5S, <http://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/downloadSupFile/48/30>).

ESPECIES DE AXONOPUS P. BEAUV. SECT. AXONOPUS SER. BARBIGERI G. A. BLACK

Axonopus anceps (Mez) Hitchc., Man Grasses W. Ind., U. S. Dept. Agr. Misc. Publ. No. 243: 190. 1936. *Paspalum anceps* Mez, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 15: 61. 1917. TIPO: Brasil. Amazonas: prope Barra ad Rio Negro, ene 1851, *R. Spruce 1259* (*Paspalum* 28) (holotipo K, isotipos B, BM, M, NY!, P, US!). (Figura 25S, <http://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/downloadSupFile/48/70>).

Paspalum scoparium Flüggé var. *parviflorum* Döll, Fl. Bras. 2 (2): 107. 1877. TIPO: Brasil. Amazonas: Manaus, *R. Spruce 1259* (holotipo K).

Axonopus pruinosus Henrard, Blumea 5 (3): 527. 1945. TIPO: Brasil. Amazonas: auf Bergen bei Quarai am oberen Muim, Rio Branco, Surumu, feb 1910, *E. Ule 8022* (holotipo L, isotipos IAN, K, MG, US!, fotografías del holotipo y dos isotipos COL!).

Axonopus caracarahyensis G. A. Black & Fróes, Bol. Técn. Inst. Agron. N. 20: 34. 1950. TIPO: Brasil. Roraima: Território do Rio Branco, campos gerais da região de Caracarahy, 6 feb 1948, *R. L. Fróes 23615* (holotipo IAN, isotipo US!, fotografía del holotipo COL!).

Axonopus erectus Swallen, Fieldiana, Bot. 28 (1): 19. 1951. TIPO: Venezuela. Bolívar: Gran Sabana, between Mission of Santa Teresita de Kavanayén northwest to Río Karuai, on large mesa, 1220 m, 26 oct 1944, *J. A. Steyermark 59400* (holotipo US!, isotipos COL!, F, fotografía del holotipo COL!).

Axonopus aturensis Lucas, Bol. Soc. Venez. Ci. Nat. 15 (80): 23. 1953. TIPO: Venezuela. Amazonas: en la sabana en sitios guijos de Atures, 26 jun 1942, *L. Williams 15928* (holotipo VEN, isotipos US!).

Plantas perennes, robustas, cespitosas, comúnmente rizomatosas, los rizomas breves, robustos; catafilos pajizos, opacos o brillantes, membranáceos, glabros, ocasionalmente con indumento hispido en la porción basal, ápice agudo, de 1-5 cm long. \times 3-12 mm lat. **Cañas** erguidas, pajizas, opacas a levemente lustrosas, ocasionalmente pruinosas, simples, hasta de 1,4 m de altura \times 3-7 mm lat. (raramente hasta de 1,8 m de altura); paucinodos, entrenudos de 10-50 cm long., glabros o cortamente pilosos, lisos a levemente sulcados, cilíndricos a ligeramente comprimidos; nudos castaños, densamente pilosos, los tricomas cortos, adpresos, pajizos y lustrosos. **Hojas** equitantes, firmes y rígidas; **vainas** de 9,5-50 cm long., hasta de 2,4 cm lat., conduplicadas, con la porción basal ocasionalmente pruinosa, cara adaxial glabra, lustrosa, cara abaxial hispida, con tricomas caducos, de base tuberculada, menos frecuentemente glabra; los márgenes enteros, gruesos o membranáceos; **ligulas** pajizas, castañas a doradas, membranáceo-ciliadas, la membrana de 0,4-1 mm long., con tricomas de $<$ 1 mm long.; cuello distinguible, piloso a densamente piloso, con tricomas de $<$ 5 mm long.; **laminas** lanceoladas, de 2,7-65 cm long. \times 2-14 mm lat., planas a conduplicadas, escabriúsculas, glabras, glabrescentes a medianamente pilosas (raramente con una densa pilosidad en ambas caras, principalmente hacia la región ligular, con tricomas hasta de 5 mm long.), entonces los tricomas tiesos, hialinos, de $<$ 2 mm long., de base tuberculada, generalmente orientados hacia la porción distal de la lámina, divergentes u ocasionalmente adpresos; nervio medio prominente, escabriúsculo; márgenes planos o levemente revolutos, escabriúsculos; ápice retuso a obtuso, asimétrico, escabriúsculo. **Inflorescencias** terminales, 1, raramente 2, entonces terminales y axilares, exertas, erectas; pedúnculos glabros, glabrescentes a raramente pilosos, lisos, cilíndricos a levemente angulosos, pajizos, opacos a ligeramente lustrosos, de 40-82 (-100) cm long.; pulvínulos pilosos a densamente pilosos, entonces los tricomas blanquecinos, lustrosos, orientados hacia la porción distal, hasta de 1,5 mm long.; eje principal glabro, glabrescente a puberulento, liso a escabriúsculo, cilíndrico a ligeramente anguloso, de 9-36 cm long.; **panojas** densas, raramente laxas, de 15-45 cm long., ocasionalmente los racimos inferiores se ramifican; **racimos** 20-100, ascendentes, alternos o espiralados, subopuestos a verticilados, los inferiores de 2,5-18 cm long., los superiores de 2,5-12 cm long.; **raquis** triquetro, escabriúsculo, glabrescente a raramente piloso o con escasos tricomas hialinos de $<$ 1,5 mm long., dispuestos cerca de los pedicelos; **pedicelos** de 0,3-2,7 mm long. (generalmente, los pedicelos más largos se localizan en la porción proximal de los racimos inferiores), crateriformes, con la porción basal plana u ocasionalmente cilíndrica y la porción distal revoluta, escabrosos a escabriúsculos, glabrescentes o pilosos o solo pilosos junto a la inserción de la espiguilla, entonces los tricomas escasos, blanquecinos a

pajizos y lustrosos a nacarados, de $<$ 0,6 mm long., aunque ocasionalmente se encuentran tricomas hasta de 1,5 mm long. **Espiguillas** elipsoides a ovoides, de (1,7) 1,9-2,6 (3,0) mm long. \times 0,8-1 mm lat., de ápice agudo, glabrescentes o con hileras de tricomas blanquecinos, cortos y adpresos en los espacios internervales; **gluma superior** tan larga como la espiguilla, 5-nervada, nervios prominentes y escabriúsculos hacia su porción distal, ocasionalmente el nervio medio menos prominente que los laterales, pajiza, verde-clara, castaño-clara, cobriza o con tintes purpúreos, lustrosa a nacarada, traslúcida, membranácea, los márgenes planos a levemente sinuosos; **lema inferior** 5-nervada, glumiforme; **antecio superior** elipsoide, tan largo como la espiguilla o 0,1-0,2 mm más corto que ella, pajizo a cobrizo, lustroso, finamente papiloso en toda su superficie, glabro, con un mechón apical de tricomas cortos, hialinos y lustrosos; **lodículas** 2, de 0,2-0,4 mm long., ovadas a ocasionalmente oblongas, sublobadas en el ápice a raramente enteras, carnosas, pajizas a cobrizas, traslúcidas o no; **estambres** 3, anteras purpúreas, de 0,8-1,3 mm long. \times 0,2-0,3 mm lat., dorsifijas; tecas adnatas y paralelas; filamentos purpúreos a pajizos, de 0,8-1 mm long.; estilos pajizos a cobrizos, lustrosos, ca. 1,2 mm long.; **estigmas** cobrizos a purpúreos. **Cariopsis** no vista.

Distribución y hábitat. *Axonopus anceps* se distribuye en Brasil, Colombia, Guyana, Trinidad y Tobago y Venezuela. Esta especie crece en diferentes tipos de sabana tanto secas como húmedas y arboladas y no arboladas de la Orinoquia y el norte de la Amazonia brasileña, y en praderas, lajas y afloramientos rocosos del Escudo Guayanés. También se le encuentra en los límites con los bosques de galería y en otras formaciones arbóreas secundarias. Es una especie frecuente aunque no dominante y se encuentra entre los 0 y los 500 m de altitud.

Observaciones. Las cañas ocasionalmente muestran alterancia de macroblastos y braquiblastos, de las que nacen a partir de los nudos de estos últimos, hojas de vainas equitantes y flabeladas con algunas raíces desarrolladas en la base del respectivo nudo. Raramente se pueden encontrar algunas espiguillas geminadas o con dos antecios fértiles, ambos con flores perfectas, lo que corresponde con el caso de espiguillas trifloras, un evento muy raro en las Panicoideae (**Giraldo-Cañas**, 2004, 2008b). Cabe destacar que algunas panojas pueden presentar los racimos proximales ramificados.

Por su hábito robusto, sus hojas basales y equitantes y con frecuencia pruinosas, *A. anceps* podría ser confundida con *A. conduplicatus*. No obstante, ambas especies se pueden diferenciar fácilmente por el indumento de las vainas (hispido en *A. anceps* Vs. nunca hispido en *A. conduplicatus*), por la forma de las láminas foliares (lanceoladas en *A. anceps* Vs. oblongo-lineales en *A. conduplicatus*), por el número de racimos de la panoja (20-100 en *A. anceps* Vs. 6-15,

raramente hasta 20 en *A. conduplicatus*), por la longitud de las espiguillas (regularmente 1,9-2,6 mm en *A. anceps* Vs. 2,8-3,4 mm en *A. conduplicatus*), por la pilosidad distal del antecio superior (densamente piloso en *A. anceps* (penacho distal) Vs. laxa y cortamente piloso en *A. conduplicatus*) y por la forma de las lodículas (generalmente sublobadas en *A. anceps* Vs. enteras en *A. conduplicatus*).

Nombres vernáculos. Paja de mojarrita (Casanare), parráboto (lengua guahibo, Vichada), tosepona (lengua guahibo, Casanare).

Material adicional examinado (Anexo 6S, <http://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/downloadSuppFile/48/31>).

***Axonopus casiquiarensis* Davidse**, Ann. Missouri Bot. Gard. 74: 419. 1987. TIPO: Venezuela. Amazonas: Dpto. Atabapo, Cucurital de Caname, S bank of the middle part of Caño Caname, ca. 100 m, *G. Davidse, et al., 16907-A* (holotipo MO!, isotipos K, US!, VEN!, fotografía del holotipo COL!). (Figura 26S, <http://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/downloadSuppFile/48/71>).

Plantas perennes, cespitosas, ocasionalmente estoloníferas, entonces los estolones frecuentemente ramificados; catafilos escasos, coriáceos, opacos en la cara abaxial y lustrosos en la adaxial, hasta de 3,5 cm long. × 4 mm lat. **Cañas** erguidas, simples, de 12-65 (-80) cm de alto, levemente estriadas y lustrosas, pajizas a castaño claras, huecas, glabras; paucinodos, **entrenudos** de 4-27 cm long. × ca. 1 mm lat., siendo los entrenudos inferiores más cortos; **nudos** escasamente pubescentes (entonces los tricomas hialinos, lustrosos, hasta de 1,5 mm long.), a raramente glabros, castaño claros u oscuros. **Hojas** basales, numerosas; **vainas** de 1,5-14 cm long., usualmente glabras, algunas veces pilosas en la base, tricomas auriculares usualmente presentes, de 1-3 mm long.; cuello no diferenciado; **ligulas** membranáceo-ciliadas, la membrana de 0,1-0,2 mm long., los cilios ca. 0,1 mm long.; **laminas** de 2-60 cm long. × 1-3 mm lat., planas a convolutas, comúnmente ciliadas hacia la porción basal, de ápice agudo. **Inflorescencias** 1-2, terminales, raramente axilares, exertas, erectas; pedúnculos de 7-55 cm long., capilares, cilíndricos, glabros, lisos, finamente estriados, pajizos o castaño claros; eje principal glabro y similar al pedúnculo, de 0-3,5 cm long.; pulvínulos rala y densamente pilosos; **panojas** laxas; **racimos** 2-5, ascendentes, alternos o digitados, los inferiores de 2,5-13 cm long., los superiores de 2-9 cm long.; **raquis** triquetro, glabro, escabriuésulo; **pedicelos** glabrescentes, de 0,2-0,7 mm long. **Espiguillas** oblongo-elípticas, de contorno lanceolado, obtusas, de (2,4) 2,8-3,2 (-3,5) mm long. × 0,8-1,0 mm lat.; **gluma superior** tan larga como la espiguilla, 5 (-7)-nervada, glabra a esparcidamente pubescente entre los espacios internervales o hacia su porción basal o hacia su porción distal (entonces los tricomas hialinos a blanquecinos y lustrosos, de < 0,3 mm long.), los nervios

prominentes, nervios laterales submarginales; **lema inferior** levemente más corta que la gluma superior (ca. 0,25 mm), 5 (-7)-nervada, glumiforme; **antecio superior** 0,1-0,5 mm más corto que la espiguilla, pajizo, obtuso, finamente papiloso en toda su superficie, con un penacho apical; **lodículas** 2, oblongas, sublobadas en su porción distal, glabras; **estambres** 3, anteras purpúreas, de 1,5-2,2 mm long.; estilos 2, libres; **estigmas** plumosos, purpúreos. **Cariopsis** ca. 1,5 mm long. × 0,7 mm lat., elíptico-obovada; **embrión** ca. 1/2 de la longitud de la cariopsis.

Distribución y hábitat. *Axonopus casiquiarensis* es endémica del Escudo Guayanés de Colombia y Venezuela; **Davidse** (2004: 50) la citó para Brasil, pero hasta el momento no se han encontrado ejemplares que respalden su presencia en dicho país. Esta especie crece en sabanas húmedas, arboladas y no arboladas, en sustratos de arenas blancas, afloramientos rocosos y en bancos de arena ribereños entre los 80 y los 200 m de altitud.

Observaciones. Esta especie es afín a *A. comans* (Trin. ex Döll) Kuhlm. de Brasil y Paraguay, de la cual se distingue claramente por la formación de estolones, por sus vainas no aquilladas, por sus láminas planas a convolutas y de ápice agudo y por el menor tamaño de sus espiguillas (2,4-3,2 mm long., raramente hasta 3,5 mm en *A. casiquiarensis* Vs. 3,6-5,0 mm en *A. comans*).

Material adicional examinado (Anexo 7S, <http://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/downloadSuppFile/48/32>).

***Axonopus leptostachyus* (Flüggé) Hitchc.**, Contr. U.S. Natl. Herb. 22 (6): 471. 1922. *Paspalum leptostachyum* Flüggé, Gram. Monogr., *Paspalum*: 122. 1810. TIPO: Venezuela. Sin localidad, sin fecha, *F. W. H. A. von Humboldt & A. J. A. Bonpland s. n.* (holotipo B-W, isotipo US!). (Figura 27S, <http://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/downloadSuppFile/48/72>).

Axonopus macrostachyus Hitchc. & Chase, Contr. U.S. Natl. Herb. 18 (7): 301. 1917. TIPO: Trinidad y Tobago. Trinidad: Pitch Lake and vicinity, low open ground, 7 dic 1912, *A. S. Hitchcock 10093* (holotipo US!, fotografía del holotipo COL!).

Axonopus paranaensis Parodi, Revista Arg. Agron. 28 (3-4): 111. 1961. *Axonopus paranaensis* Parodi ex G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 87. 1963, nom. illeg. superfl. TIPO: Argentina. Misiones: río Paraná, puerto "La Mina", abundante en praderas bajas, 22 ene 1922, *L. R. Parodi 4266* (holotipo BAA, isotipos IAN, SI, US!, fotografía del holotipo COL!).

Plantas perennes, cespitosas, ocasionalmente rizomatosas, robustas; catafilos glabros, lustrosos, quebradizos, de 0,5-4,5 cm long. × 3-5 mm lat. **Cañas** cilíndricas, erguidas, simples,

hasta de 170 cm de alto \times 3-8 mm lat.; plurinodos, **entrenudos** glabros, finamente estriados, pajizos a castaño claros, levemente lustrosos, sulcados o comprimidos y acanalados a angulosos, de 6-40 cm long., siendo los entrenudos inferiores más cortos; **nudos** castaños, negruzcos o pajizos, glabros o pilosos, los tricomas hialinos a blanquecinos, adpresos, de $< 1,4$ mm long. **Hojas** caulinares, rígidas, escasas; **vainas** de 8-42 cm long., glabras, ligeramente pilosas hacia la porción distal, sus márgenes enteros, lisos, membranáceos o gruesos; **ligulas** membranáceo-ciliadas, la membrana de 0,2-0,4 mm long., los tricomas blanquecinos y lustrosos, de 0,1-0,2 mm long.; cuello distinguible o no, castaño claro, raramente castaño oscuro, glabro o cortamente piloso; **láminas** de 3,5-55 cm long. \times 3-10 (-13) mm lat., lanceoladas a lineares, planas a conduplicadas, vena media prominente, glabras a glabrescentes, ocasionalmente pubérulas, entonces los tricomas purpúreos, muy cortos; márgenes glabros o ligeramente pilosos hacia la región ligular, escabriúsculos o lisos, engrosados, el ápice agudo u obtuso, raramente retuso, escabroso a escabriúsculo. **Inflorescencias** 1-4, exertas, erectas, terminales, raramente axilares; pedúnculos de 30-75 cm long., glabros, lisos, finamente estriados, cilíndricos a angulosos, sulcados, pajizos, ocasionalmente verdes, opacos; pulvínulos cortamente pilosos; eje principal de 1,5-13 cm long., glabro, cilíndrico o anguloso y acanalado; **panojas** de 17-35 cm long., densas a medianamente densas (ocasionalmente laxas); **racimos** 5-27, ascendentes, alternos, subpuestos u ocasionalmente fasciculados en la porción basal, racimos inferiores de 11-26,5 cm long., los superiores de 9-25 cm long.; **raquis** triquetro, glabro a glabrescente, escabriúsculo; **pedicelos** escabrosos, de 0,2-0,7 mm long. **Espiguillas** elipsoides, de contorno lanceolado, de (2,2-) 2,6-3 (-3,5) mm long. \times 0,8-1 mm lat., el ápice agudo a acuminado, glabras o pilosas, con tricomas cortos hacia la base, el ápice y a lo largo de los nervios, ocasionalmente con tricomas fasciculados en la articulación con el pedicelo; **gluma superior** tan larga como la espiguilla, 2-5-nervada, nervios prominentes, escabriúsculos o no, a veces el nervio medio nulo o tenue, los nervios laterales submarginales, pajiza, hialina o cobriza, ocasionalmente con tintes purpúreos, translúcida, membranácea, delicada, de ápice escabroso o no; **lema inferior** 2-5- nervada, levemente más corta que la gluma superior (ca. 0,25 mm más corta), glumiforme; **antecio superior** ovoide, 0,7-1 mm más corto que la espiguilla, ca. 0,8 mm lat., pajizo a dorado, ocasionalmente verde claro, algunas veces blanquecino 1/5 hacia su porción basal, lustroso, finamente papiloso en toda su superficie, glabro o con pocos pelitos hialinos y brillantes en su ápice; **lodículas** 2, sublobadas en su porción distal, de 0,25-0,40 mm long., pajizas a castaño claras o cobrizas, lustrosas, carnosas; **estambres** 3, anteras de 0,8-1 mm long. \times ca. 0,2 mm lat., dorsifijas, de color purpúrea intenso a negruzcas;

tecas adnatas y paralelas; filamentos de 0,6-0,8 mm long., rectos, pajizos a rosa claro; **estigmas** cobrizos a purpúreos. **Cariopsis** no vista.

Distribución y hábitat. *Axonopus leptostachyus* se distribuye en el nordeste de la Argentina (Corrientes, Formosa, Misiones), región oriental de Bolivia, Brasil, llanos de Colombia y Venezuela, Escudo Guayanés (Colombia, Guyanas y Venezuela) y Paraguay. Aunque ampliamente distribuida, *A. leptostachyus* es una especie poco frecuente que crece en lugares bajos e inundables, orillas y bancos de arena de ríos y, en sabanas secas o húmedas, arboladas o no. Ocasionalmente se le encuentra en bordes de bosque y en afloramientos rocosos. Crece entre los 0 y los 500 m de altitud.

Observaciones. *Axonopus leptostachyus* es afín a *A. scoparius*, de la cual se distingue, principalmente, por las dimensiones de su ligula (0,2-0,4 mm long. en *A. leptostachyus* y 1,0-3,0 mm long. en *A. scoparius*), inflorescencia simple en *A. leptostachyus*, mientras que en *A. scoparius* es compuesta por la relación del antecio superior con respecto a la espiguilla, en tanto que en *A. leptostachyus* el antecio es 0,6-1,0 mm más corto que la espiguilla y 0,10-0,35 mm más corto en *A. scoparius*, y por el ancho de la lámina, que corresponde a 3-10 (-13) mm en *A. leptostachyus* y 5-37 mm en *A. scoparius*.

Por sus características exomorfológicas (plantas robustas, perennes, cespitosas, rizomatosas, raquis glabro y escabriúsculo, gluma superior 2-5-nervada y nervios marcados), *A. leptostachyus* debe ser ubicada en *Axonopus* serie *Barbigeri*, contrario a la ubicación dada por **Black** (1963) y **Anton** (1982, 1986), quienes la ubicaron en *Axonopus* serie *Axonopus*. Esta nueva ubicación se vio incluso más respaldada con los análisis filogenéticos presentados por **Giraldo-Cañas** (2007), pues en todos los cladogramas siempre aparecía formando un subgrupo con *A. scoparius*. Al respecto, **Henrard** (1942) ya había sugerido la relación de *A. leptostachyus* con otras especies de *Axonopus* serie *Barbigeri* (*A. pubivaginatus* y *A. surinamensis*).

En ocasiones, el antecio superior de *A. leptostachyus* es dorado, lo que se prestaría a confusión con los miembros de *Axonopus* serie *Suffulti*, aunque en esta serie el antecio superior es castaño y, además, los nervios de la gluma superior en los representantes de *Axonopus* serie *Suffulti* son débiles.

Material adicional examinado (Anexo 8S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/33>).

***Axonopus schultesii* G. A. Black**, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 123. 1963. TIPO: Colombia. Vaupés: quartzite savanna near head waters, Yapoboda, Río Kuduyari (tributary of Río Vaupés), 270-300 m, abr 1953, *R. E. Schultes & I. Cabrera*

20011 (holotipo US!, isotipo MO!, fotografía del holotipo COL!). (Figura 28S, <http://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/downloadSuppFile/48/73>).

Plantas perennes, cespitosas, ocasionalmente estolo-níferas; raíces gruesas, rígidas y numerosas; raramente con catafilos coriáceos, hasta de 3 cm long. × 6 mm lat. **Cañas** hasta de 1 m de alto, erguidas, pajizas a doradas, opacas a levemente lustrosas o con aspecto aceitoso, simples; paucinodes, **entrenudos** de 9-25 cm long. × 1,5-4 mm lat., glabros, lisos a levemente sulcados, cilíndricos a comprimidos o angulosos; **nudos** pajizos a castaños, mediana a densamente pilosos, los tricomas hialinos, lustrosos, cortos y adpresos, ocasionalmente glabrescentes. **Hojas** equitantes, subrígidas, pajizas, verde claras a oliváceas; **vainas** de 2,5-34 cm long., rígidas o frágiles y quebradizas, glabras, opacas a lustrosas, lisas a ligeramente sulcadas, sus márgenes por lo regular membranáceos, pajizos a cobrizos; **ligulas** membranáceo-ciliadas, la membrana de 0,2-0,4 mm long., pajizas, doradas a cobrizas, los tricomas de < 0,1 mm long.; cuello distinguible, castaño, glabro o piloso, entonces los tricomas blanquecinos, lustrosos, hasta de 3 mm long.; **láminas** lanceoladas, de 1-27 cm long. × 3-7 mm lat., siendo más cortas las láminas de las hojas de las innovaciones fértiles, planas a conduplicadas, glabras o ciliadas hacia la región ligular, entonces los tricomas débiles, flexuosos, hialinos, lustrosos, numerosos, hasta de 6 mm long., raras veces espaciadamente ciliadas en toda su extensión o hacia la porción distal, entonces los tricomas de base tuberculada; ápice retuso, simétrico o no, escabriúsculo o ciliado, entonces los tricomas ralos y numerosos. **Inflorescencias** 1-2, largamente exertas, erectas, terminales, raramente axilares; pedúnculos hasta de 80 cm long., glabros, pajizos a oliváceos, opacos a lustrosos, lisos, cilíndricos, comprimidos o angulosos, simples; pulvínulos laxa a densamente pilosos, los tricomas muy cortos y adpresos; eje principal de 1-16 cm long., de características similares a las del pedúnculo; **panojas** densas a laxas de 7-25 cm long., ocasionalmente ramificadas hacia su porción basal; **racimos** 3-20, ascendentes, alternos, subopuestos u opuestos, los inferiores de 5,5-17 cm long., los superiores de 2-12 cm long.; **raquis** triquetro, escabriúsculo, glabro a glabrescente; **pedicelos** de 0,3-1,8 (-3) mm long., crateriformes, con la porción distal revoluta, escabriúsculos, glabrescentes a rala o densamente pilosos. **Espiguillas** elipsoides, de contorno lanceolado, de (2,9-) 3-4 (-5) mm long. × ca. 1 mm lat., de ápice agudo y escabriúsculo, glabrescentes a leve y cortamente pilosas entre los espacios internervales marginales, o hacia la inserción con el pedicelo, los tricomas adpresos o no; **gluma superior** tan larga como la espiguilla, 5-nervada, los nervios prominentes; los nervios laterales cercanos entre sí y próximos al margen; pajiza, traslúcida, lustrosa; **lema inferior** 5-nervada, glumiforme (algunas veces un poco más corta que la gluma superior, ca. 0,2 mm),

ocasionalmente solo esta pilosa, entonces los tricomas de longitud similar a los de la porción distal y hasta 3 veces más largos que los de la basal; **antecio superior** elipsoide, 0,2-1,4 mm más corto que la espiguilla, pajizo a cobrizo, finamente papiloso en toda su superficie, el ápice densamente piloso; **lodículas** 2, ca. 0,4 mm long., pajizas a cobrizas, erosas, delgadas y angostas o carnosas y tan largas como anchas; **estambres** 3, anteras purpúreas a negruzcas, de 1,7-2 mm long. × 0,2-0,3 mm lat., dorsifijas, tecas adnatas y paralelas; filamentos pajizos a cobrizos, lustrosos, flexuosos, ca. 1 mm long.; estilos pajizos a cobrizos; **estigmas** cobrizos a purpúreos. **Cariopsis** no vista.

Distribución y hábitat. *Axonopus schultesii* se distribuye en la Guayana colombo-venezolana; **Davidse** (2004: 53) la citó para Brasil, pero hasta el momento no se han encontrado ejemplares que respalden su presencia en dicho país. Esta especie es muy abundante en las sabanas herbáceas, herbáceo-arbustivas y arboladas de areniscas, en arbustales, en bordes de bosque y en afloramientos rocosos del occidente del Escudo Guayanés entre los 50 y los 800 m de altitud.

Observaciones. Cabe destacar que **Anton** (1982), **Zuloaga, et al.** (2003, 2008) y **Quattrocchi** (2006) consideraron a *A. schultesii*, así como a *A. conduplicatus* G. A. Black, en la sinonimia de *A. laxiflorus* (Trin.) Chase (estas dos últimas especies son endémicas de Brasil), propuesta que no se siguió aquí, ya que las tres entidades son muy diferentes. En cuanto a *A. schultesii* se refiere, esta tiene espiguillas elipsoides (elíptico-oblancheoladas en *A. laxiflorus*), de (2,9-) 3,0-4,0 (-5,0) mm long. (2,5-2,7 mm en *A. laxiflorus*), glabrescentes a leve y cortamente pilosas entre los espacios internervales marginales o hacia la inserción con el pedicelo (glabras a glabrescentes en *A. laxiflorus*), y su antecio superior es 0,2-1,4 mm más corto que la espiguilla (0,3-0,5 mm más corto en *A. laxiflorus*), y es densamente piloso en su porción distal (glabro en toda su extensión en *A. laxiflorus*). No obstante, es innegable que *A. laxiflorus* es muy cercana a *A. schultesii*, y quizás la característica más importante para distinguirlas tiene que ver con la naturaleza del antecio superior, una estructura clave en el reconocimiento de las especies del género (**Giraldo-Cañas**, 2008b), toda vez que este es glabro en *A. laxiflorus* (situación destacada por Trinius (1834), al referirse a su antecio superior como *flosculus prorsus homogeneis*), mientras que en *A. schultesii*, así como en *A. conduplicatus*, éste es siempre piloso en su extremo distal.

En cuanto a *A. conduplicatus* se refiere, esta tiene pedicelos de 0,6-1,0 (-1,6) mm long. (1,5-2,0 mm long. en *A. laxiflorus*), presenta espiguillas ovoides a elipsoides (elíptico-oblancheoladas en *A. laxiflorus*), de (2,6-) 2,8-3,4 (-3,7) mm long. (2,5-2,7 mm en *A. laxiflorus*), pilosas (glabras a glabrescentes en *A. laxiflorus*), su gluma superior posee

nervios escabridísculos (lisos en *A. laxiflorus*), y el antecio superior es tan largo como la espiguilla o 0,1-0,3 mm más corto que esta (siempre más corto en *A. laxiflorus*), y es piloso en la porción distal de la lema superior (glabro en toda su extensión en *A. laxiflorus*). Cabe resaltar que se estudió el material tipo y numerosos ejemplares de *A. schultesii* (Colombia y Venezuela), de *A. conduplicatus* (Brasil) y de *A. laxiflorus* (Brasil) (véanse las observaciones hechas sobre *A. comatus*).

Material adicional examinado (Anexo 9S, <http://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/downloadSuppFile/48/34>).

Axonopus scoparius (Flüggé) Kuhl., Relat. Commiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 45. 1922. *Paspalum scoparium* Flüggé, Gram. Monogr., *Paspalum*: 124. 1810. *Axonopus scoparius* (Flüggé) Hitchc., Contr. U.S. Natl. Herb. 22 (6): 471. 1922, isonym. TIPO: Venezuela. Sin localidad, sin fecha, *F. W. H. A. von Humboldt & A. J. A. Bonpland s. n.* (holotipo P-BONPL, isotipo US!). (Figura 29S, <http://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/downloadSuppFile/48/74>).

Paspalum iridifolium Poepp., Reise Chile 2: 324. 1836. *Axonopus iridifolius* (Poepp.) G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 125. 1963. TIPO: Perú. In *Collibus sylvaticis ad Cochero*, año 1828, *E. F. Poeppig 24* (holotipo W, isotipos COL!, LE, US!).

Paspalum oryziformis Steud. ex Döll, Fl. Bras. 2 (2): 106. 1877, nom. inval.

Panicum columbiense Kuntze, Rev. Gen. 3 (3): 360. 1898. *Anthaenantia columbiensis* (Kuntze) Schum., Just's Bot. Jahresber. 261: 329. 1900. TIPO: Colombia. Antioquia: Medellín, *A. Posada Arango 11* (holotipo B).

Paspalum elatum Hack. ex Sodiro, Anales Univ. Centr. Ecuador 3 (25): 477. 1889, nom. inval.

Axonopus deludens Chase, Proc. Biol. Soc. Wash. 24: 134. 1911. TIPO: México. Jalisco: Barranca near Guadalajara, 20 oct 1903, *C. G. Pringle 8761* (holotipo US!, isotipos CM, MO!, fotografía del holotipo COL!).

Paspalum founrierianum Ricker & Schell., Mém. Soc. Sci. Neuchâtel 5: 344. 1913, nom. nud.

Paspalum founrierianum Ricker & Schell. var. *maximum* Thell., Mém. Soc. Sci. Neuchâtel 5: 344. 1913. TIPO: Colombia. Antioquia: ago, sin año, *P. F. Mayor 394* (holotipo no localizado, isotipo US!).

Paspalum mathewsii Mez, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 15: 62. 1917. *Axonopus mathewsii* (Mez) Hitchc., Contr. U.S. Natl. Herb. 24: 432. 1927. Sintipos: 1 de 2. Perú. Sin localidad, sin fecha, *W. Mathews 3239* (sintipo B, isosintipos GH, K, US!). 2 de 2. Ecuador. In jugo centrali Andunum, 2200 m, *André 4322* (sintipo no localizado).

Paspalum tripinnatum Mez, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 15: 64. 1917. TIPO: Bolivia. La Paz: Yungas austr., Sirupaya, Yanacachi, sin fecha, *O. Buchtien 410* (holotipo B, isotipo US!).

Axonopus scoparius (Flüggé) Kuhl. f. *matogrossense* Kuhl., Relat. Commiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 46. 1922. TIPO: Brasil. Margens do Rio Juruena, abaixo do barra do Camararé, ene 1912, *F. C. Hoechne 5297 (134)* (holotipo no localizado).

Axonopus scoparius (Flüggé) Kuhl. var. *glabriusculus* Kuhl., Relat. Commiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 46. 1922. TIPO: Brasil. Minas Gerais: Sabará, Minas, ene 1916, *F. C. Hoechne 6676* (holotipo no localizado).

Axonopus micay Flüggé ex Hitchc. ex Pérez Arbeláez, Pl. Útil. Colombia (ed. 2): 113. 1947, nom. nud.

Axonopus scoparius (Flüggé) Kuhl. fo. *typica* Kuhl., Relat. Commiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67: 53. 1948, nom. inval. TIPO: Brasil. Exp. Arinos-Tapajós, Rio Arinos, ene 1915, *J. G. Kuhlmann 79-80* (holotipo no localizado).

Axonopus micay García-Barriga, Caldasia 8: 432. 1960. TIPO: Colombia. Antioquia: Medellín, “yerba micay”, ca. 1500 m, 11 jun 1930, *W. W. A. Archer 99* (holotipo COL!, isotipos MO!, US!).

Axonopus mexicanus G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 144. 1963. TIPO: México. Sinaloa: About 47 miles east of Villa Union (1 mile east of Santa Lucía) on the road from Villa Unión to Durango, 1280 m, 27 sep 1953, *J. R. Reeder & C. G. Reeder 2445* (holotipo IAN, isotipo US!).

Axonopus piccae Gir.-Cañas, Caldasia 21 (2): 133. 1999. TIPO: Colombia. Guzainía: Laja with indian clearing opposite the junction of the Río Negro, brazo Casiquiare and Río Guainía, weedy area on Laja, 65 m, 25 jun 1984, *G. Davidse & J. S. Miller 26620* (holotipo COL!, isotipos COL!, MO!, VEN!), **syn. nov.**

Axonopus micay García-Barriga var. *purpurea* García-Barriga, nom. nud. (in sched.).

Plantas perennes, cespitosas, estoloníferas o rizomatosas, vigorosas; ocasionalmente con catafilos glabros, lustrosos, membranáceos, de 0,5-7,8 cm long. × 3-12 mm lat. **Cañas** erguidas o decumbentes, raramente ramificadas, hasta de 2 m long. × 2-11 mm de diámetro; paucinodes a más comúnmente plurinodes, **entrenudos** glabros, pajizos a verde claros o castaño claros, raramente purpúreos, opacos o lustrosos, cilíndricos o comprimidos, acanalados, sulcados levemente, de 1-40 cm long., siendo los entrenudos inferiores los más cortos; **nudos** castaño claros u oscuros, de 2-10 mm, glabros, ocasionalmente pilosos, los tricomas cortos,

adpresos, blanquecinos a hialinos. **Hojas** caulinares, en ocasiones equitantes; **vainas** de 6-33 cm long., glabras, ligera a medianamente pilosas hacia la porción distal, raramente vilosas, sus márgenes enteros, membranáceos o no; **lígulas** membranáceo-ciliadas, de 0,6-2,0 mm long.; cuello distinguible, glabro o piloso, entonces los tricomas hasta de 3 mm long., castaño a ferrugíneo; **láminas** de 3,3-60 cm long. × 5-30 (-37) mm lat., lanceoladas, subuladas, planas, estriadas o no, reticuladas o no, vena media generalmente fuerte, glabras en el envés (ocasionalmente pilosas), glabras, glabrescentes a esparcidamente pilosas en la haz, los tricomas tuberculados, blanquecinos a hialinos; los márgenes lisos o escabrosos; el ápice agudo, obtuso a retuso, escabriúsculo a escabroso. **Inflorescencias** 1-2, raramente 3, erectas, exertas, terminales y axilares; pedúnculos de 6-54 (70) cm long., glabros, lisos, ocasionalmente escabriúsculos, cilíndricos a angulosos, levemente sulcados, pajizos a verde claros, opacos; pulvinulos pilosos; eje principal de 5-30 cm long., glabro a glabrescente, liso o escabroso, cilíndrico a anguloso, levemente sulcado, acanalado o no; **panojas** de 10,5-40 cm long., densas, medianamente densas o laxas, comúnmente ramificadas en su porción basal; **racimos** 9-104, raramente < 9, ascendentes, alternos, subopuestos a verticilados, los inferiores de 3,5-22 cm long., los superiores de 2,5-13 cm long.; **raquis** triquetro, glabro a glabrescente, ocasionalmente con pocos tricomas hasta de 2 mm long., escabroso a escabriúsculo; **pedicelos** acetabuliformes, raramente crateriformes, glabros, glabrescentes a cortamente pilosos, lisos, escabrosos o escabriúsculos, de < 0,7 mm long., raramente las espiguillas basales de los racimos inferiores largamente pediceladas, los pedicelos hasta de 4 mm long. **Espiguillas** elipsoides a ovoides, de (2,0-) 2,2-2,7 (-3,2) mm long. × 0,8-1 mm lat., el ápice agudo, glabrescentes o pilosas, densa a esparcidamente adpreso pilosas; **gluma superior** tan larga como la espiguilla, 4-5-nervada, nervios prominentes, raramente tenues, ocasionalmente el nervio medio nulo a tenue, raramente los nervios laterales submarginales, pajiza o con tintes purpúreos, hialina, traslúcida, lustrosa, raras veces completamente purpúrea, membranácea; **lema inferior** 4-5-nervada, glumiforme, raramente más corta que la gluma superior (< 0,4 mm); **antecio superior** elipsoide a ovoide, 0,10-0,35 (0,50) mm más corto que la espiguilla, pajizo, verde claro a blanquecino, raramente cobrizo o dorado, lustroso, finamente papiloso en toda su superficie, glabro o cortamente piloso en el ápice (penacho); **lodículas** 2, de 0,2-0,4 mm long., oblongas, carnosas, pajizas a verde claras, raramente cobrizas o purpúreas; **estambres** 3, anteras purpúreas, ocasionalmente cobrizas o negruzcas, de 0,7-1,3 mm long. × 0,2-0,4 mm lat., dorsifijas; tecas adnatas y paralelas; filamentos de (0,2) 0,7-0,9 mm long., rectos, verde claros, pajizos, hialinos, ocasionalmente rosa claros o purpúreos; **estigmas** purpúreos, raramente cobrizos. **Cariopsis** no vista.

Distribución y hábitat. *Axonopus scoparius* se distribuye en México, Centroamérica, Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela, y solo se le conoce como planta cultivada o ruderal. Esta especie crece en orillas de caminos, campos abandonados, pastizales, áreas degradadas y en bordes de bosque entre los 0 y los 2.800 m de altitud.

Observaciones. Esta especie es sumamente variable, tanto en su hábito (altura, número y tamaño de las hojas, vigor de las cañas, tamaño de las inflorescencias, número y longitud de los racimos por inflorescencia) como en la coloración de sus espiguillas; así, se reconocen dos formas, una más baja, denominada vulgarmente como “pasto micay”, y otra de hábito robusto y generalmente con mayor número de racimos por inflorescencia, denominada principalmente como “pasto imperial”. El número de racimos por inflorescencia es ampliamente variable, incluso en un mismo individuo puede haber 3 a 27, 24 a 81 o 43 a 95 racimos por inflorescencia. Esta variación se da incluso en miembros de una misma población establecida en un área que varía ambientalmente en muy cortas distancias. Es por esto que la amplia variación exhibida por esta especie se debe más a la adaptación por plasticidad que a diferencias genéticas entre poblaciones (Giraldo-Cañas, 2008b).

Pohl & Davidse (1994: 358) destacaron que esta especie nunca, o raramente, produce semillas, lo que concuerda con las recientes observaciones, ya que nunca se ha observado una cariopsis. Pocas veces se pueden encontrar algunos racimos proximales con unas pocas espiguillas geminadas, o algunas espiguillas con dos antecios fértiles, ambos con flores perfectas, lo que se corresponde con el caso de espiguillas trifloras (Giraldo-Cañas, 2004, 2008b) (véanse las observaciones hechas sobre *A. leptostachyus*).

Nombres vernáculos. Cunia (lengua cubeo, Vaupés), pasto chigüiro (Arauca), gramalote blanco, gramalote colorado, pasto imperial, pasto micay, pasto mical, pasto jaragua (región andina), gramalote (Nariño), imperial, micay (región andina), imperial rojo (Tolima), pasto elefante (Amazonas), pasto negro (Meta), pasto de corte (Cauca), pasto de trenza (Cundinamarca), telembi (Cauca, Nariño).

Usos. Jardinería externa; forrajera; medicinal (diurética, para aliviar diferentes enfermedades de los riñones).

Material adicional examinado (Anexo 10S, <http://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/downloadSuppFile/48/35>).

Axonopus triglochoides (Mez) Dedecca, Bragantia 15: 280. 1956. *Paspalum triglochoides* Mez, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 15: 61. 1917. TIPO: Colombia. Guainía: (“Brasilía: Prov. Amazonas ad Casiquiare fluvii ostia”) ad flum. Guainía, Rio Negro supra ostium fluminis Casiquiare, insula arenosa inundata fl. Guainía, año 1854, *R. Spruce 3756* (holotipo no localizado, probablemente en B, isotipos

BR, G-Bois, K, US!, W). (Figura 30S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/75>).

Plantas perennes, cespitosas, hasta de 28 cm de altura, de aspecto delicado. **Cañas** paucinodes, entrenudos glabros, de < 1,7 cm long., nudos glabros, de 0,7-1 mm long. **Hojas** basales, fasciculadas, numerosas, densas; región ligular indistinta o apenas diferenciada por una tenue rugosidad; **vainas** de 5,3-8 cm long., glabras, raramente ciliadas; cuello glabro; **lígulas** de 0,1-0,2 mm long., engrosadas, ciliadas, con tricomas muy cortos; **láminas** de 8-20 cm long. × 1,5-1,9 mm lat., lineares a aciculares, plegadas, con venación prominente, los márgenes levemente escabriúsculos, glabras o ciliadas, con tricomas planos tuberculados y sigmoides, de 0,1-2 mm long., localizándose los tricomas más largos hacia la región ligular; el ápice acuminado, escabriúsculo o liso. **Inflorescencias** 1-2, terminales, raramente axilares, incluidas en el follaje; pedúnculos de 6-6,7 cm long., capilares, glabros, erectos; **panojas** de 6-8 cm de longitud; eje principal menor de 7 mm long.; pulvínulos pilosos; **racimos** 2-3, de 5,2-8 cm long., alternos a subconjugados, erectos, ascendentes, divergentes; **raquis** triquetro, glabro, el margen entero, liso; **pedicelos** de 0,5-0,8 mm long., escabrosos, pilosos, con tricomas laxos y escasos menores de 0,3 mm long., articulación pedicelo-espiguilla con tricomas un poco más largos que los del pedicelo. **Espiguillas** elipsoides, de contorno lanceolado, con ápice acuminado y contorte, de 3-4,4 (-4,7) mm long. × 0,6-0,9 mm lat., glabras, ocasionalmente con un penacho apical denso o laxo de tricomas cortitos o el ápice escabroso; **gluma superior** tan larga como la espiguilla, 5-7-nervada, nervio medio y los adyacentes tenues, los marginales engrosados, traslúcida; **lema inferior** 5-7-nervada, glumiforme; **antecio superior** elíptico, 0,2-0,5 mm más corto que la espiguilla, finamente papiloso en toda su superficie, pajizo a amarillento, con un penacho apical de tricomas densos y cortos; lema superior con asperezas marginales (vistas a gran aumento), principalmente distribuidas en la porción distal; **lodículas** 2, ca. 0,3 mm long., oblongas, pajizas, hialinas; **estambres** 3, anteras dorsifijas, de 0,9-1 mm long. × 0,2 mm lat., reticuladas, doradas a cobrizas; filamentos de 0,5-0,6 mm long., dorados a cobrizos; tecas adnatas y paralelas; **estigmas** plumosos, dorados a cobrizos. **Cariopsis** no vista.

Distribución y hábitat. Esta especie crece en una pequeña porción guayanesa (área amazónica) compartida por Brasil, Colombia y Venezuela. *Axonopus triglochinooides* habita en suelos arenosos o rocosos a orillas de ríos y lajas. Esta especie es poco frecuente, dada la escasez de sus colecciones. Se encuentra entre los 50 y los 150 m de altitud.

Observaciones. Por su hábito (plantas de aspecto delicado, hojas basales, fasciculadas, numerosas), por sus inflorescencias no exertas y por el tamaño de sus espiguillas (3,0-4,7

mm long.), *A. triglochinooides* es fácilmente distinguible de las restantes especies. Sin embargo, Davidse (1987) la relaciona con la especie *A. rupestris* Davidse de Goiás (Brasil), la cual pertenece a *Axonopus* serie *Axonopus*. De esta se distingue, principalmente, por la longitud del pedicelo (0,5-0,8 mm en *A. triglochinooides* Vs. 0,1 mm en *A. rupestris*), por el mayor tamaño de las espiguillas (3,0-4,7 mm long. Vs. 2,9-3,5 mm en *A. rupestris*), por sus espiguillas glabras (prominentemente pubescentes en *A. rupestris*), por la longitud de la lema inferior (tan larga como la gluma superior en *A. triglochinooides* Vs. más corta, 0,2-0,3 mm, que la gluma superior en *A. rupestris*) y por el penacho apical de su antecio superior (antecio superior glabro en *A. rupestris*).

Por otra parte, *A. triglochinooides* es la única en el género que presenta la lema superior con asperezas marginales. Con base en las numerosas observaciones realizadas en otros géneros de las Panicoideae y en la revisión de la abundante bibliografía, se podría concluir que la presencia de estas asperezas marginales en la lema superior sería única en dicha subfamilia. *Axonopus triglochinooides* es la especie que presenta el mayor número de autapomorfias entre todas las especies de *Axonopus* serie *Barbigeri*, lo que reflejaría una larga historia de divergencia del resto de las especies del género (Giraldo-Cañas, 2007).

Es necesario destacar que **Luces** (1942: 91), consideró en la sinonimia de *A. longispicus* a *A. triglochinooides* (como *Paspalum triglochinooides*), planteamiento que no se comparte aquí, ya que ambas especies son totalmente diferentes y por ningún motivo se prestan a confusión alguna, toda vez que *A. triglochinooides* corresponde a plantas gráciles (plantas robustas en *A. longispicus*), posee un follaje basal fasciculado (follaje dispuesto a lo largo de las cañas en *A. longispicus*), lígulas de 0,1-0,2 mm (de más de 1 mm en *A. longispicus*), láminas foliares lineares a aciculares (lanceoladas en *A. longispicus*), pedúnculos de 6-7 cm long. (de 35-70 cm en *A. longispicus*), panojas de 6-8 cm long. (de 10-30 cm en *A. longispicus*), 2-3 racimos por panoja (2-15 racimos en *A. longispicus*), pedicelos de 0,5-0,8 mm long. (de 0,2-0,4 mm en *A. longispicus*), gluma superior con el nervio medio y los adyacentes tenues y los marginales engrosados (todos los nervios prominentes en *A. longispicus*), antecio superior elíptico y 0,2-0,5 mm más corto que la espiguilla (ovoide y 0,9-1,4 mm más corto que la espiguilla en *A. longispicus*), lodículas oblongas (sublobadas en *A. longispicus*) y anteras doradas a cobrizas (purpúreas a negruzcas en *A. longispicus*).

Material adicional examinado (Anexo 11S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/36>).

Axonopus zuloagae Gir.-Cañas, *Caldasia* 20 (2): 89. 1998. TIPO: Colombia. Guaviare: Municipio de San José del Guaviare, serranía La Lindosa (Formación Araracuara), Ciudad de Piedra, 250 m, mar 1996, *D. Giraldo-Cañas*

& *R. López 2588* (holotipo COAH!). (Figura 31S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/105>).

Plantas perennes, cespitosas, de 9-32 cm de altura; catafilos membranosos, escasos, de < 1,5 cm long.; follaje laxo; **Cañas** paucinodos; **entrenudos** de 2-5 cm long., glabros; **nudos** de 1-1,2 mm long., pilosos, con tricomas rectos, rígidos, densos, unos adpresos otros dispuestos en un ángulo de 45 grados, de 0,5-1,8 mm long. **Hojas** equitantes, escasas; **vainas** de 1,5-4,5 cm long., raramente hasta de 7 cm long., glabras, enteras, estriadas; **lígulas** membranáceo-ciliadas, de 0,1-0,3 mm long., con tricomas frágiles, densos; **láminas** lineares a lanceoladas, de 0,8-13 cm long. × 1,5-2,4 mm lat., estriadas, glabras, ocasionalmente ciliadas sólo cerca de la región ligular, con tricomas frágiles, flexuosos, escasos, de 1-4 mm long., planas o plegadas, algunas revolutas, escabriúsculas; el ápice navicular, escabroso. **Inflorescencias** 1-2, erectas, terminales, raramente axilares, exertas, cuando son 2 entonces una tiene cerca de la mitad de la longitud de la otra; pedúnculos capilares, glabros, erectos; pedúnculo de 6-22,5 cm long.; pulvínulo piloso; eje principal de 0-1,5 cm long.; **panojas** laxas, delicadas; **racimos** 2 (conjugados) a 3, de 1,8-4 cm long.; **raquis** triquetro, muy delgado y flexuoso, glabro, escabriúsculo; **pedicelos** acetabuliformes, escabriúsculos. **Espiguillas** elipsoides, subsésiles, de 2,6-3,8 mm long. × 0,9-1,1 mm lat., con ápice agudo y escabriúsculo, glabras, o pilosas con tricomas de 0,1-1 mm long., principalmente en sus bases, márgenes y porción apical, siendo los tricomas de esta última medianamente densos, frágiles, hialinos, casi adpresos y, en general, un poco más largos que los del resto de la espiguilla; algunas espiguillas presentan, en los espacios internervales más externos, tricomas de 0,2-0,5 mm long. muy espaciados y orientados hacia diferentes posiciones; **gluma superior** tan larga como la espiguilla, 5-nervada, nervios engrosados o tenues, traslúcida; **lema inferior** 5-nervada, glumiforme; **antecio superior** elipsoide, 0,2-0,5 mm más corto que la espiguilla, levemente sulcado, finamente papiloso en toda su superficie, glabro, pajizo, lustroso, con un penacho apical de tricomas laxos, de 0,1-0,3 mm long., siendo los tricomas superiores más largos; **lodículas** 2, ca. 0,3 mm long., pajizas; **estambres** 3, anteras dorsifijas de 1-1,2 mm long. × 0,4 mm lat., reticuladas, purpúreas; filamentos ca. 1 mm long., pajizos; tecas adnatas y paralelas; **estigmas** plumosos, cobrizos. **Cariopsis** no vista.

Distribución y hábitat. *Axonopus zuloagae* es endémica de la Guayana colombiana; crece en sabanas y herbazales de ambientes rocosos (lajas) y arenas blancas entre los 200 y los 400 m de altitud.

Observaciones. Esta especie es afín a *A. schultesii* y *A. triglochinosoides*. De la primera se distingue principalmente por presentar pedúnculos capilares cortos, escasos racimos,

pedicelos acetabuliformes y espiguillas subsésiles y más pequeñas. De *A. triglochinosoides* se diferencia principalmente por las características de su follaje.

Material adicional examinado (Anexo 12S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/37>).

ESPECIE DE AXONOPUS P. BEAUV. SECT. AXONOPUS SER. CAPILLARES G. A. BLACK

Axonopus capillaris (Lam.) Chase, Proc. Biol. Soc. Wash. 24: 133. 1911. *Paspalum capillare* Lam., Tabl. Encycl. 1: 176. 1791. *Anastrophus capillaris* (Lam.) Nash, N. Amer. Fl. 17 (2): 161. 1912. TIPO: Guayana Francesa. Cayenne, sin fecha, *J. B. Leblond s. n.* (holotipo P-LA, isotipo US!). (Figura 32S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/76>).

Paspalum extenuatum Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 25. 1829. *Axonopus extenuatus* (Nees) Kuhlman, Relat. Commiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 87. 1922. TIPO: Brasil. Bahia: Joazeiro et Terram Novam, mar, *K. F. P. von Martius s. n.* (holotipo M, isotipos LE-TRIN, US!).

Paspalum minutum Trin., Linnaea 10 (3): 293. 1836. TIPO: Perú. Ad Cuchero in cultis vulgaris, 1829, *E. F. Poeppig s. n.* (holotipo LE-TRIN, isotipos SI, US!).

Axonopus laxis Lucas, Bol. Soc. Venez. Ci. Nat. 15 (80): 20. 1953. TIPO: Venezuela. Aragua: Maracay, sabana del valle de El Limón, 25 sep 1947, *Z. Lucas 299* (holotipo VEN, isotipo US!, fotografías del holotipo y el isotipo COL!).

Plantas anuales, cespitosas, de aspecto delicado. **Cañas** de 1,8-30 cm long., erectas a geniculadas cuando se presentan de mayor tamaño, ramificadas en los nudos medios y superiores; paucinodos, los **entrenudos** glabros, los superiores de 2-9 cm long. y los inferiores de 1,5-5 cm long.; **nudos** glabros u ocasionalmente los nudos inferiores con tricomas cortos de 0,3 mm long., escasos, esparcidos. **Hojas** caulinares; **vainas** de 2-6,5 cm long., ciliadas en un margen, o en ocasiones con tricomas pequeños y escasos, esparcidos en la cara ventral de la vaina; **lígula** de 0,5 mm long., irregular, membranáceo-ciliada a pestañosa, con tricomas ca. 0,2 mm long., ligeramente más gruesos que los de los márgenes de las vainas; cuello distinguible, glabro; **láminas** subuladas, planas, de 2-7 cm long. × 2-5 mm lat., estriadas, glabras o con tricomas esparcidos cerca de la región ligular, hasta de 0,7 mm long., los márgenes escabriúsculos, el ápice agudo. **Inflorescencias** 1-4, terminales, exertas; pedúnculos capilares, erectos, glabros a glabrescentes, de 3-24 cm long.; panojas de 1-5 cm long., medianamente densas; eje principal glabro a glabrescente, de 0-0,8 cm long.; **racimos** 2-5, comúnmente 2 (conjugados) o 3, ascendentes, alternos, subdigitados a digitados, los racimos inferiores de 1,6-3 cm long. y los superiores de 1,5-3,5 cm long.; pulvínulo pubérulo;

raquis triquetro, escabriúsculo en los márgenes; **pedicelos** apenas perceptibles. **Espiguillas** ovoides a elipsoides, éstas desde la base del racimo, subsésiles, de 1,1-1,5 mm long. × 0,4-0,6 mm lat., diminutas e irregularmente puberulentas, ocasionalmente algunas espiguillas presentan una pilosidad estriado-hirtela longitudinalmente con dos bandas pilosas en los espacios internervales; **gluma superior** 2-4-nervada, nervio medio débil o nulo, tan larga como la espiguilla, traslúcida; **lema inferior** 2-4-nervada, glumiforme; **antecio superior** tan largo como la espiguilla, de 0,3-0,5 mm lat., elipsoide, glabro, finamente papiloso en toda su superficie, pajizo, brillante; **lodículas** 2, ca. 0,2 mm long., pajizas a doradas, lustrosas, hialinas; **estambres** 3, anteras purpúreas, de 0,3-0,4 mm long. × 0,2 mm lat.; filamentos de 0,4-0,5 mm long., papilosos, pajizos, hialinos, lustrosos; tecas connatas y paralelas; **estigmas** plumosos, purpúreos. **Cariopsis** no vista.

Distribución y hábitat. Esta especie se encuentra desde el estado de Veracruz (México) hasta Bolivia y Brasil. *Axonopus capillaris* crece en rastrojos de zonas bajas, así como en campos, cerrados, pastizales, áreas rocosas, claros y sabanas, desde los 0 hasta los 1.100 m de altitud.

Observaciones. Esta especie es fácilmente distinguible por su hábito y por su carácter anual. No obstante, bajo un examen ligero, *A. capillaris* puede ser confundida con una especie del género *Paspalum* L. (*P. orbiculatum* Poir., situación frecuente en los ejemplares de herbario, observación personal), pues presentan un aspecto semejante en sus estructuras vegetativas y reproductivas; además, ninguna de ellas posee gluma inferior y ambas comparten una distribución geográfica similar en el continente americano. Sin embargo, *A. capillaris* se diferencia de la segunda por la posición y la forma de las espiguillas (espiguillas bi-convexas con el dorso de la lema superior hacia afuera del raquis, características propias del género *Axonopus*, Vs. espiguillas plano-convexas con el dorso de la lema superior hacia adentro del raquis, características del género *Paspalum*). Además, *A. capillaris* se diferencia fácilmente por su carácter anual, por su hábito cespitoso (estolonífero en *P. orbiculatum*), por su raquis triquetro (angostamente alado en *P. orbiculatum*) y por el tamaño y la forma de las espiguillas (1,0-1,5 mm long. y ovoides a elipsoides en *A. capillaris* Vs. 0,8-1,2 mm long. y suborbiculares y obtusas en *P. orbiculatum*).

Material adicional examinado (Anexo 13S, <http://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/downloadSuppFile/48/38>).

ESPECIES DE AXONOPUS P. BEAUV. SECT. AXONOPUS SER. SUFFULTI G. A. BLACK

Axonopus cuatrecasasii G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 147. 1963. Tipo: Colombia. Arauca: Los Llanos, río Casanare, Esmeralda, woods and savanna, 130 m, 19-20 oct 1938, *J. Cuatrecasas 3882* (holotipo US!, isotipo SI!, fotografía del holotipo COL!). (Figura 33S, <http://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/downloadSuppFile/48/77>).

Plantas perennes, laxamente cespitosas, estoloníferas, de 70-90 cm de altura. **Cañas** rectas o geniculadas, cilíndricas, simples, a veces ramificadas en los nudos proximales, levemente acanaladas, glabras en los entrenudos, pajizas, paucinodos; follaje laxo a medianamente denso; **entrenudos** muy cortos, los proximales más cortos que los distales; **nudos** castaños, ligeramente comprimidos, densamente vilosos en toda la superficie del nudo o solo en su base; **Hojas** principalmente basales; **vainas** longitudinalmente estriadas, glabras o vilosas en su porción abaxial, a veces solo los márgenes así como el nervio medio densamente vilosos hacia la región ligular; región ligular conspicua, glabra o vilosa; **lígulas** membranáceo-ciliadas, castañas, de 0,5-1,0 mm long.; **lámimas** lineares-lanceoladas, rígidas, de 18-27 cm long. × 2-4 mm lat.; plegadas o planas, ápice navicular, estriadas en ambas caras. **Inflorescencias** 1-2, terminales, exertas; pedúnculo cilíndrico, ligeramente comprimido, estriado o liso, glabro; **panojas** laxas, simples; eje principal de 2,5-3,8 cm long., glabro; **racimos** 3-9, de 6-15 cm long., ascendentes a erectos; **raquis** triquetro, pajizo, glabro, escabriúsculo o leve y laxamente piloso, recto a ligeramente ondulado, de 0,7-0,8 mm lat.; **pedicelos** aplanados, ca. 0,2 mm long., glabros. **Espiguillas** oblongo-elípticas u ovadas, de 1,6-1,9 mm long. × ca. 0,7 mm lat., verdosas a cobrizas; **gluma superior** y **lema inferior** subiguales, tan largas como la espiguilla, glabras o con escasos tricomas en los espacios internervales así como en las márgenes, 4-nervadas, los nervios submarginales, tenues; **antecio superior** oblongo-elíptico u ovado, 1,5-1,9 mm long. × ca. 0,6 mm lat., castaño, a veces blanquecino hacia su extremo distal, brillante, glabro, papiloso en toda su superficie; **lodículas** 2, ca. 0,2 mm long., pajizas, lustrosas; **estambres** 3, anteras ca. 1 mm long. × ca. 0,3 mm lat.; **estigmas** plumosos. **Cariopsis** no vista.

Distribución y hábitat. Esta especie sólo se conoce en Bolivia, Colombia y Venezuela. *Axonopus cuatrecasasii* crece en sabanas de suelos arenosos o rocosos. De Colombia sólo se conoce el material tipo, el cual procede de la Orinoquia (departamento de Arauca), entre los 100 y 200 m de altitud.

Observaciones. Es necesario resaltar que el ejemplar *J. Cuatrecasas 3882* (**holotipo US-1797918!**), corresponde claramente a *A. cuatrecasasii*. No obstante, en US hay un ejemplar con la misma serie (*J. Cuatrecasas 3882*, **US-2780372!**), el cual corresponde, sin duda alguna, a la especie *A. purpusii*. Por lo tanto, este último ejemplar no puede considerarse como un isotipo de *A. cuatrecasasii*. *A. cuatrecasasii* se reconoce fácilmente por su hábito cespitoso, por sus estolones y por su antecio superior castaño.

Axonopus flabelliformis Swallen, Bull. Torrey Bot. Club 75 (1): 82. 1948. Tipo: Guyana. Half-way station between Wismar and Rockstone, Demerara River, in sandy soil, 30 dic 1919-

ene 1920, *A. S. Hitchcock 17275* (holotipo US!, fotografía del holotipo COL!). (Figura 34S, <http://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/downloadSuppFile/48/78>).

Axonopus purpurellus Swallen, Bull. Torrey Bot. Club 75 (1): 83. 1948. TIPO: Surinam. Vicinity Sectie O, km 68, on wet sandy soil, 19 oct 1944, *B. Maguire & G. Stahel 24997* (holotipo US!, isotipos MO!, NY, fotografía del holotipo COL!).

Axonopus kaietukensis Swallen, Bull. Torrey Bot. Club 75 (1): 83. 1948. TIPO: Guyana. Kaieteur Plateau, Kaieteur Savannahs, locally frequent, rocky dry ground, 14 may 1944, *B. Maguire & D. B. Fanshawe 23454* (holotipo US!, isotipos F, NY, fotografía del holotipo COL!).

Axonopus tamayonis Lucas, Bol. Soc. Venez. Ci. Nat. 15 (80): 21. 1953. TIPO: Venezuela. Bolívar: Gran Sabana, Santa Elena, en el cerro Okurimá, 11 feb 1946, *F. Tamayo 2747* (holotipo VEN!, isotipos F, MO!, US!, fotografías del holotipo y de dos isotipos COL!).

Axonopus flabelliformis Swallen var. *camporum* G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 145. 1963. TIPO: Guayana Francesa. Estrada Sinnamary-Iracoubo, km 13, campo, 29 oct 1954, *G. A. Black & R. M. Klein 54-17390* (holotipo IAN, isotipos CAY, US!, fotografía del holotipo COL!).

Axonopus flabelliformis Swallen var. *decipiens* G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 146. 1963. TIPO: Surinam. Poika Savanna, 4 jul 1951, *A. T. Semple 381* (holotipo US!, fotografía del holotipo COL!).

Plantas perennes, cespitosas, hasta de 95 cm de altura. **Cañas** simples, delicadas; follaje denso, lateralmente comprimido; paucinodes a plurinodes, los **entrenudos** son muy cortos; **nudos** oscuros, ligeramente comprimidos, glabros o vilosos. **Hojas** equitantes, firmes; **vainas** de 3,3-22 cm long., pilosas o glabras hacia la porción basal y en la cara dorsal, pilósulas hacia la región ligular en la cara ventral, con tricomas de 2-4 mm long.; **lígula** de 0,1-0,2 mm long., ciliada; **láminas** lanceoladas, planas o conduplicadas, de 4,2-37 cm long. × 6-23 mm lat., glabras o ciliadas a pubescentes, entonces el indumento piloso a tomentoso, tanto en la haz como en el envés, con tricomas tuberculados de 2-5 mm long., los márgenes escabriúsculos; el ápice acuminado. **Inflorescencias** 1-3, terminales, exertas; pedúnculo glabro, erecto, comprimido, hasta de 55 cm long.; **panojas** de 7,5-18 cm long., laxas, simples, ocasionalmente los racimos proximales ramificados; eje principal glabro, de 1-4 (-9) cm long.; pulvínulos pilosos; **racimos** (3-) 7-19 (-30), divergentes, alternos, los inferiores de 5,3-19 cm long., los superiores de 2,3-11 cm long.; **raquis** triquetro, escabriúsculo. **Espiguillas** ovoides u oblongo-elípticas, subsésiles, de 1,2-1,7 mm long. × 0,6-0,8 mm lat., glabrescentes, unas con pocos tricomas débiles, adpresos, esparcidos irregularmente, principalmente

en los espacios internervales, o bien con pilosidad en su ápice; **gluma superior** 2-5-nervada, traslúcida, delgada y frágil; **lema inferior** 2-5-nervada, glumiforme; **antecio superior** ovoide, tan largo como la espiguilla o levemente mayor (0,1-0,2 mm), glabro en toda su extensión, finamente papiloso en toda su superficie, brillante, café en su totalidad o café con las regiones basal y apical blanquecinas, el ápice agudo; **lodículas** 2, ca. 0,2 mm long., pajizas a amarillentas, lustrosas; **estambres** 3, anteras purpúreas, reticuladas, de 0,8-1 mm long. × 0,3-0,4 mm lat.; filamentos pajizos, hialinos, de 0,3-0,5 mm long.; **estigmas** plumosos, purpúreos, cobrizos a dorados. **Cariopsis** no vista.

Distribución y hábitat. *Axonopus flabelliformis* es una especie sudamericana (Bolivia, Brasil, Colombia, Guayana Francesa, Guyana, Surinam y Venezuela); cabe resaltar que **Quattrocchi** (2006: 260) citó a esta especie para Centroamérica, pero en realidad *A. flabelliformis* es exclusiva de Sudamérica (**Giraldo-Cañas**, obs. pers.; **Cialdella, et al.**, 2006). Crece en sabanas, en afloramientos rocosos con vegetación abierta y en herbazales de arenas blancas, desde los 200 y los 900 m de altitud.

Observaciones. Por su hábito y su aspecto flabeliforme, *A. flabelliformis* podría ser confundida con *A. pubivaginatus* Henrard (serie *Barbigeri*, una especie de Brasil, Guayana Francesa, Guyana y Surinam). De ésta se diferencia fácilmente por el tamaño de la espiguilla (1,2-2,0 mm en *A. flabelliformis*, 2,7-3,5 mm en *A. pubivaginatus*) y por la coloración del antecio superior (café en *A. flabelliformis*, pajizo en *A. pubivaginatus*). Además, en *A. flabelliformis* la gluma superior y la lema inferior son escariosas y 2-3-nervadas (membranáceas y 3-5-nervadas en *A. pubivaginatus*), su antecio superior es tan largo o levemente más largo que su respectiva espiguilla (más corto en *A. pubivaginatus*) y es glabro (a veces con unos pocos microtricomas distales, pero sin llegar nunca a constituir un penacho), mientras que *A. pubivaginatus* presenta un denso penacho de macrotricomas en su antecio superior.

Por otra parte, *A. flabelliformis* es cercana a la especie venezolana *A. magallanesiae* Gir.-Cañas, en razón a su hábito y sus hojas conspicuamente equitantes. No obstante, las dos especies se pueden separar por el tamaño de las espiguillas (2,2-2,5 mm long. en *A. magallanesiae* vs. 1,2-2,0 mm long. en *A. flabelliformis*), por la gluma superior (4-5-nervada en *A. magallanesiae* Vs. 2-3-nervada en *A. flabelliformis*), por el cuello de las hojas (conspicuo en *A. magallanesiae* Vs. imperceptible en *A. flabelliformis*), por la longitud de la lígula (0,5 mm en *A. magallanesiae* Vs. 0,3 mm en *A. flabelliformis*), por el número de racimos por panoja (3-5 racimos en *A. magallanesiae* Vs. (3-) 7-19 (-30) racimos en *A. flabelliformis*) y por el ancho del raquis (0,4-0,5 mm lat. en *A. magallanesiae* Vs. 0,5-1,2 mm en *A. flabelliformis*).

Axonopus flabelliformis es una especie muy variable en cuanto a la pilosidad de sus hojas, las cuales pueden variar de glabras a hirsutas. Esta variación se verificó en ejemplares de Brasil, Colombia, Guayana Francesa, Guyana, Surinam y Venezuela.

Material adicional examinado (Anexo 14S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/39>).

Axonopus pennellii G. A. Black, *Advancing Frontiers Pl. Sci.* 5: 142. 1963. TIPO: Colombia. Meta: Villavicencio, sandy open hillside near Río Guatiquía, 700-900 m, 26-31 ago 1917, F. W. Pennell 1539 (holotipo US!, isotipos COL!, NY!, fotografía del holotipo COL!). (Figura 35S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/79>).

Plantas perennes, cespitosas, de 70-85 cm de altura; catafilos glabros, membranosos, adpresos, de 0,5-5 cm long. × 1,4-6 mm lat. **Cañas** simples, aplanadas. **Hojas** basales y caulinares, escasas; paucinodos, los **entrenudos** glabros, glabrescentes o laxamente pilosos a muy pubescentes cerca de los nudos, de 10-20 cm long.; **nudos** de 1-3 mm long., glabros a pilosos, con tricomas adpresos de < 2 mm long.; **vainas** de 10,5-15 cm long., estriadas, con márgenes enteras, siendo las vainas de las hojas caulinares glabras en la cara dorsal y pilosas en la ventral, mientras que las vainas de las hojas basales son glabras, glabrescentes o laxamente pilosas y más delgadas que las caulinares; región ligular poco notoria; **ligula** de 0,3-0,6 mm long., ciliada, con tricomas de < 0,2 mm long.; **láminas** lanceoladas, de 8-30 cm long. × 1-14 mm de lat., planas a plegadas, estriadas, pilosas (aunque esta característica varía en la densidad y longitud de los tricomas, inclusive en una misma lámina), siendo la cara dorsal más pilosa que la ventral, los márgenes escabriúsculos, con ápice acuminado; las láminas de las hojas de las cañas floríferas más pequeñas, de 0,7-4,8 cm long. × 1-1,5 mm lat. y con ápice navicular. **Inflorescencias** 1-4, terminales, exertas, erectas o geniculadas; pedúnculos de 15-42 cm long., capilares, estriados o levemente estriados, acanalados, unos glabros, algunos laxamente pilosos solo cerca al eje, con tricomas tuberculados y flexuosos de < 2 mm long., u otros pedúnculos pilosos, con tricomas tuberculados y perpendiculares a su punto de origen, de 0,5-1,5 mm long.; **panojas** densas a medianamente densas, de 7,0-20,5 cm long.; pulvínulos densa o laxamente pilosos, con tricomas de < 1 mm long.; ejes glabros o laxamente pilosos, de 0,1-3 cm long.; **racimos** (2) 3-29, digitados, subdigitados a alternos, ascendentes, flexuosos, los inferiores de 6-15 cm long., los superiores de 4-10,5 cm long.; **raquis** escabriúsculo, glabrescente, puberulento o laxamente piloso, con tricomas flexuosos de 0,1-0,7 mm long.; **pedicelos** de < 0,3 mm long., escabrosos. **Espiguillas** ovoides, de 1,5-2,0 mm long. × 0,5-0,8 mm lat., pajizas, raramente con tintes purpúreos, glabras a puberulentas con dos hileras de tricomas adpresos en los espacios internervales; **gluma superior** 2-3-nervada, nervios

tenues, los laterales submarginales, el central, cuando está presente, inconspicuo, traslúcida, ciliada, tan larga como la espiguilla o hasta ca. 0,2 mm más corta que el antecio superior; **lema inferior** 2-3-nervada, nervios tenues, los laterales submarginales, el central, cuando está presente, inconspicuo glumiforme; **antecio superior** ovoide a elipsoide, glabro, finamente papiloso en toda su superficie, brillante, café o cobrizo (pajizo en inflorescencias inmaduras) en toda su extensión o con las regiones basal y distal blanquecinas, raramente blanquecino solo hacia la base, tan largo como la espiguilla a levemente más corto que ella, ca. 0,1 mm más corto; **lodículas** 2, ca. 0,2 mm long., pajizas, hialinas, lustrosas; **estambres** 3, anteras de 0,9-1,3 mm long. × 0,2-0,4 mm lat., purpúreas, reticuladas a papilosas; filamentos de 0,4-0,7 mm long., pajizos; **estigmas** plumosos, dorados a cobrizos, raramente pajizos. **Cariopsis** no vista.

Distribución y hábitat. Esta especie fue citada para Brasil por Zuloaga, *et al.* (2003) y Filgueiras (2010), pero solo se conoce de los departamentos de Casanare, Huila y Meta (Colombia) (Giraldo-Cañas, obs. pers.), mientras que Cialdella, *et al.* (2006) la citaron para el estado Barinas de Venezuela. *Axonopus pennellii* crece en sabanas de suelos arenosos, así como en escarpes rocosos, entre los 200 y los 1.100 m de altitud.

Observaciones. *Axonopus pennellii* es afín a la especie brasileña *A. hoehnei* G. A. Black, de la cual se diferencia, principalmente, por la longitud de su ligula (0,3-0,6 mm en *A. pennellii*, 0,1 mm en *A. hoehnei*), por el ancho del raquis (0,4 mm en *A. pennellii*, 0,6-0,8 mm en *A. hoehnei*) y por la pilosidad de las espiguillas, las que son densamente pilosas en *A. hoehnei* y puberulentas en *A. pennellii*.

Material adicional examinado (Anexo 15S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/40>).

ESPECIES DE *AXONOPUS* P. BEAUV. SECT. *AXONOPODES* (NEES) GIR.-CAÑAS

Axonopus aureus P. Beauv., *Ess. Agrostogr.*: 12. 1812. 1812. *Paspalum aureum* (P. Beauv.) Kunth, *Nov. Gen. Sp.* 1: 93. 1816. *Digitaria aurea* (P. Beauv.) Spreng., *Syst. Veg.* 1: 272. 1825. *Panicum aureum* (P. Beauv.) Trin., *Mem. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersbourg, Ser. 6., Sci. Math., Seconde Pt. Sci. Nat.* 3,1 (2-3): 196. 1834. Neotipo (designado por Garófalo-Spalding, *Fl. Guianas, Ser. A.: Phan., Fasc. 8:* 88. 1990): Guayana Francesa. Savanne Corossony, PK 111 de la route Cayenne-St. Laurent, 27 dic 1986, G. Cremers 9571 (neotipo US!, isoneotipos B, BR, CAY, INPA!, MG, MO!, MY, NY, P, PORT, U, VEN). (Figura 36S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/80>).

Paspalum chrysostachyum Schrad., *Mant.* 2: 176. 1824. *Panicum chrysostachyum* (Schrad.) Trin., *Mem. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersbourg, Ser. 6., Sci. Math., Seconde*

Pt. Sci. Nat. 3,1 (2-3): 196. 1834. *Axonopus chrysostachyus* (Schrad.) Pilg., Nat. Pflanzenfam., ed 2, 14E: 54. 1940. TIPO: Brasil. Bahia: Comechativá, in campis ad Vals, sin fecha, *M. A. P. zu Wied Neuwied s. n.* (holotipo B, isotipos BAA, NY, US!).

Paspalum canescens Nees ex Trin., Gram. Panic.: 89. 1826. *Axonopus canescens* (Nees ex Trin.) Pilg., Nat. Pflanzenfam., ed 2, 14E: 55. 1940. TIPO: Brasil. Sin localidad, sin fecha, *G. H. von Langsdorff s. n.* (holotipo LE-TRIN, isotipos B, K, SI, US!).

Paspalum pulchrum Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 79. 1829, como "*Paspalus pulcher*". *Panicum pulchrum* Willd. ex Spreng., Syst. Veg. (ed. 16) 1: 272. 1824, pro syn., nom. nud. *Axonopus pulcher* (Nees) Kuhlm., Relat. Commiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 88. 1922. LECTOTIPO (designado por Garófalo-Spalding, Fl. Guianas, Ser. A.: Phan., Fasc. 8: 89. 1990): América del Sur. Sin localidad, sin fecha, *F. W. H. A. Humboldt s. n.* (lectotipo B, isolectotipo BM).

Paspalum ramosissimum Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 80. 1829, como "*Paspalus ramosissimus*". *Axonopus ramosissimus* (Nees) Pilg., Nat. Pflanzenfam., ed 2, 14E: 55. 1940. SINTIPOS: 1 de 2. Brasil. Habitat in Brasilia australiori, sin fecha, *F. Sellow s. n. [277]* (sintipo B-W, isosintipos BAA, L, US!); 2 de 2. Brasil. In campis 1690-1800 ped. atis ad Taubaté, prov. S. Pauli, ad Formigas, in monte Serra do Gram Mogol, prov. Minarum, sin fecha, *K. F. P. von Martius s. n.* (sintipo M).

Paspalum chrysocomum Trin ex Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 81. 1829, nom. inval.

Paspalum exasperatum Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 81. 1829, como "*Paspalus exasperatus*", nom. illeg. superfl. *Axonopus exasperatus* (Nees) G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 168. 1963, nom. illeg. TIPO: Brasil. Bahia: ad margines sylvarum prope Ferradas prov. Bahiensis, in via Felisbertiana, quae decendit e Minis, dic, *K. F. P. von Martius s. n.* (holotipo M, isotipos LE-TRIN, P, US!).

Panicum holochrysum Trin., Mem. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersbourg, Ser. 6., Sci. Math., Seconde Pt. Sci. Nat. 3,1 (2-3): 195. 1834. *Axonopus holochrysum* (Trin.) Henrard, Blumea 4 (3): 509. 1941. SINTIPOS: 1 de 2. Brasil. S. da Chapada, in saxosis, rupibus, may 1827, *sin datos del recolector* (sintipo no localizado, isosintipo LE-TRIN); 2 de 2. Brasil. Scora da Chapada, in saxosis rupibusque, año 1829, *G. H. von Langsdorff s. n.* (sintipo LE-TRIN, isosintipo US).

Paspalum radiatum Trin., Mem. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersbourg, Ser. 6., Sci. Math., Seconde Pt. Sci. Nat. 3,1 (2-3): 195. 1834, nom. inval. *Axonopus radiatus* (Trin.)

Kuhlm., Relat. Commiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 87. 1922.

Panicum chrysodactylon Trin., Mem. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersbourg, Ser. 6., Sci. Math., Seconde Pt. Sci. Nat. 3,1 (2-3): 197. 1834. *Paspalum chrysodactylon* (Trin.) Döll, Fl. Bras. 2 (2): 118. 1877. *Axonopus chrysodactylus* (Trin.) Kuhlm., Relat. Commiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 87. 1922. TIPO: Brasil. "V. spp. Bras.", sin más datos.

Panicum chrysites Steud., Syn. Pl. Glumac. 1: 38. 1853. *Paspalum chrysites* (Steud.) Döll, Fl. Bras. 2 (2): 117. 1877. *Axonopus chrysites* (Steud.) Kuhlm., Relat. Commiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 88. 1922. TIPO: Guayana Francesa. Sin localidad, año 1838, *M. Leprieur s. n.* (holotipo P, isotipos BM, MO!, SI, US!).

Paspalum gnaphalioideum Müll. Hal., Bot. Zeitung (Berlín) 19 (45): 332. 1861. TIPO: Surinam. In arenosis prope Jodensavanne, nov 1845, *Kegel s. n.* (holotipo B).

Paspalum pulchrum Nees var. *angustifolium* Döll, Fl. Bras. 2 (2): 116. 1877. TIPO: Surinam. Feb-abr 1844, *A. Kappler 1524* (holotipo P, isotipos US).

Paspalum chrysodactylon (Trin.) Döll var. *glabratum* Döll, Fl. Bras. 2 (2): 118. 1877. *Axonopus sprucei* G. A. Black var. *glabratus* (Döll) G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 173. 1963. LECTOTIPO (designado por Giraldo-Cañas, Revista Acad. Colomb. Ci. Exact. 36 (140): 354. 2012): Brasil. In saxosis prope Cuiabá et ad Hytú, sin fecha, *L. Riedel s. n. [921]* (US!, fotografía COL!).

Paspalum chrysodactylon (Trin.) Döll var. *psilachne* Döll, Fl. Bras. 2 (2): 118. 1877. *Axonopus canescens* (Nees ex Trin.) Kuhlm. var. *psilachne* (Döll) G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 167. 1963. TIPO: Brasil. Bahia: sin localidad, sin fecha, *J. Blanchet 2443* (holotipo LE, isotipos BM, IAN, MO!, US!).

Paspalum chrysodactylon (Trin.) Döll var. *villosum* Döll, Fl. Bras. 2 (2): 118. 1877. *Axonopus sprucei* G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 172. 1963. *Axonopus carinato-vaginatatus* (Mez) H. Scholz var. *sprucei* (G. A. Black) H. Scholz, Willdenowia 8 (1): 95. 1977. TIPO: Brasil. Pará: Santarém, sin fecha, *Spruce 661* (holotipo US, isotipo K).

Paspalum carinato-vaginatatum Mez, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 15: 31. 1917. *Axonopus carinato-vaginatatus* (Mez) H. Scholz, Willdenowia 8 (1): 95. 1977. TIPO: Brasil. Goiás: sin localidad, años 1894-1895, *A. F. M. Glaziou 22406* (holotipo ?, isotipo US!).

Paspalum holochrysum Henrard, Blumea 4 (3): 509. 1941, nom. nud.

Axonopus minutus Luces, Bol. Soc. Venez. Ci. Nat. 15 (80): 22. 1953. TIPO: Venezuela. Amazonas: Sierra de Marahuaca, Alto Orinoco, sin fecha, *Barnes 28* (holotipo VEN, isotipo US!, fotografía del holotipo COL!).

Axonopus burchellii G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 165. 1963. TIPO: Brasil. Goiás: Porto Real, sin fecha, *W. J. Burchell 8661* (holotipo US!, isotipos GH, K, US!).

Axonopus paucisetosus G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 170. 1963. TIPO: Brasil. Maranhão: Carolina to San Antonio de Balsas, among rocks, top of rocky hill, 20-25 mar 1934, *J. R. Swallen 4053* (holotipo US!, isotipo NY!, fotografía del holotipo COL!).

Axonopus tenuis Renvoize, Kew Bull. 39 (1): 182. 1984. TIPO: Brasil. Bahía: Serra do Sincorá, Lagoa Encantada, 19 km N.E. of Iboicoara near Brejão, lake side marsh, with some standing water, and disturbed vegetation near cultivation, 1000 m, 1 feb 1974, *R. M. Harley et al. 15788* (holotipo CEPEC, isotipos COL!, K, MO!, US!).

Plantas perennizantes, cespitosas; catafilos numerosos, densos, coriáceos, lustrosos, venación fuertemente impresa. **Cañas** erguidas, simples o ramificadas hacia los nudos intermedios, hasta de 0,8 m de alto; paucinodes a plurinodes, los **entrenudos** glabros, pajizos a dorados, lustrosos, lisos a levemente surcados, cilíndricos a comprimidos, raramente acanalados, de 0,5-20 cm long., siendo los entrenudos inferiores los más cortos; **nudos** castaño oscuros a negruzcos, ocasionalmente castaño claros, glabros. **Hojas** caulinares, laxas a medianamente densas; **vainas** de 1-19 cm long., rígidas, medianamente estriadas, lustrosas en la cara adaxial, sus márgenes coriáceos a membranáceos, glabras (ciliadas hacia la porción distal, los tricomas blanquecinos, numerosos, flexuosos, de < 1,5 mm long.) a tomentosas o velutinas; **lígula** pestañosa, ca. 0,2 mm long., castaña a pajiza, los cilios blanquecinos, lustrosos, de ca. 0,2 mm long.; **láminas** lanceoladas a lineares, de 1-31 cm long. × 1-9 mm lat., planas a conduplicadas, lisas, estriadas a escabriúsculas, glabras a leve o mediana e irregularmente pubescentes (los tricomas blanquecinos, de base tuberculada, adpresos a medianamente ascendentes), ciliadas hacia la región ligular (los tricomas de base tuberculada, blanquecinos a hialinos, lustrosos, rígidos, hasta de 5 mm long.) a tomentosas o velutinas; nervios notorios y escabriúsculos; sus márgenes levemente dentados; el ápice largamente acuminado. **Inflorescencias** 1-2, erectas, largamente exertas, terminales y axilares; pedúnculos capilares, glabros (pilosos solo hacia la porción distal), lisos, cilíndricos a acanalados, dorados a castaño claros, lustrosos, de 16-38,5 cm long.; pulvínulos pilosos; eje principal piloso, escabriúsculo, de 0-1,8 cm long.; **panojas** laxas a medianamente densas, de 2,5-14 cm long.; **racimos** 2-15, ascendentes, alternos, simples, raramente los racimos inferiores ramificados, subpuestos, cuando dos, entonces

digitados, los inferiores de 2-14 cm long., los superiores de 2,5-13 cm long.; **raquis** triquetro, escabriúsculo, ciliado, los tricomas dorados, lustrosos, traslúcidos, de base tuberculada, rígidos, solitarios a más comúnmente fasciculados cerca a la inserción de la espiguilla, numerosos, hasta de 3,5 mm long.; **pedicelos** acetabuliformes. **Espiguillas** subsésiles, elípticas a ovadas, de 1,1-1,9 mm long. × 0,6-0,9 mm lat., glabras, glabrescentes o con varias filas de tricomas entre los nervios, los tricomas hasta de 0,7 mm long., blanquecinos a cremas, lustrosos, orientados hacia la porción distal; el ápice obtuso; **gluma superior** 2-3-nervada, los nervios tenues a moderadamente marcados, membranácea, quebradiza, hialina, traslúcida, dorada a nacarada; **lema inferior** 2-3-nervada, glumiforme; **antecio superior** elíptico a ovado, tan largo como la espiguilla 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 long., oblongas, enteras, pajizas a doradas, lustrosas; **estambres** 3, anteras purpúreas, de 0,6-1,3 mm long. × ca. 0,3 mm lat.; filamentos hialinos, lustrosos; estilos cobrizos, purpúreos a pajizos; **estigmas** purpúreos a cobrizos. **Cariopsis** no vista.

Distribución y hábitat. *Axonopus aureus* se distribuye desde el sur de México y las islas del Caribe hasta el sur de Bolivia y el sur de Brasil. Crece en sabanas de tierras bajas y ocasionalmente se le encuentra en altitudes bajas y medias en ambientes montanos. Muy abundante en las sabanas de los llanos de Colombia y Venezuela, así como en los campos y los 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, entre los 0 y los 2.100 m de altitud.

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, que permite que en los extremos ambientales se seleccionen 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; también muestra un gradiente altitudinal amplio. Entre las características más destacables está la pubescencia de sus estructuras vegetativas o reproductivas, la cual podría modificar el balance energético de la planta y 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 espectro de ambientes. Otra de las características con alto grado de variación tiene que ver

con las dimensiones de las plantas y de sus espiguillas, al igual que la forma del antecio superior. *Axonopus aureus* puede presentar individuos anuales o perennes, lo que puede interpretarse como una importante estrategia de la especie para sobrevivir en un ambiente particular.

En este estudio se ha preferido considerar a *A. aureus* como una entidad polimorfa en la que los extremos de variación, interpretados anteriormente como nuevos taxones, se reconocen aquí como meras variantes continuas en respuesta a condiciones ambientales locales. Por esta razón, se propusieron nuevos sinónimos para esta especie (Giraldo-Cañas, 2001), con base en la creencia de que las modificaciones de este tipo (fenotípicas) responden, antes que a verdaderas diferencias genotípicas, a factores ecológicos o climáticos. También el análisis de gran número de ejemplares de todo el continente americano resultó coadyutorio en tal sentido. Otra de las razones que sustenta la sinonimia propuesta para esta especie es el estudio de las características del ornamento del antecio superior (Giraldo-Cañas, 2001, 2008b), las cuales exhiben una mínima variación, lo que impide que sean usadas con fines diagnósticos para reconocer varias especies. Además, la forma del antecio superior es muy variable en *A. aureus*.

Nombres vernáculos. Dendeha jujuva (lengua sáliva, Casanare), neuthu bosó (lengua guahibo, Casanare), paja ciempiés (Casanare), pasto cango (Meta), sabanita (La Guajira).

Usos. Arreglos florales; jardinería externa; forrajera.

Material adicional examinado (Anexo 16S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/41>).

Axonopus chrysolepharis (Lag.) Chase, Proc. Biol. Soc. Wash. 24: 134. 1911. *Cabrera chrysolepharis* Lag., Gen. Sp. Pl. 5. 1816. *Panicum chrysolephare* (Lag.) Steud., Syn. Pl. Glumac. 1: 38. 1855. *Paspalum chrysolephare* (Lag.) Döll, Fl. Bras. 2 (2): 119. 1877. TIPO: Panamá. Sin localidad, sin fecha, *L. Neé s. n.* (holotipo MA, isotipo BAA). (Figura 37S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/81>).

Paspalum excavatum Nees ex Trin., Gram. Panic.: 88. 1826. *Axonopus excavatus* (Nees ex Trin.) Henrard, Blumea 4 (3): 509. 1941. TIPO: Brasil. Minas Gerais: sin localidad, sin fecha, *K. F. P. von Martius s. n.* (holotipo M, isotipos BM, SI, US!).

Paspalum immersum Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 82. 1829. *Panicum immersum* (Nees) Trin., Mem. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersbourg, Ser. 6., Sci. Math., Seconde Pt. Sci. Nat. 3,1 (2-3): 197. 1834. *Axonopus immersus* (Nees) Kuhl., Relat. Commiss. Linhas Telegr. Estraté. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 87. 1922. SINTIPOS: 1 de 3. Brasil. Minas Gerais: sin localidad, sin fecha, *K. F. P. von Martius 549* (sintipo ?, isosintipos LE, US!); 2 de 3. Brasil. Minas

Gerais: sin localidad, sin fecha, *K. F. P. von Martius s. n.* (sintipo US!); 3 de 3. Brasil. Minas Gerais: sin localidad, sin fecha, *L. Riedel s. n.* (sintipo US!), nom. illeg. superfl., como *Paspalus immersus*.

Paspalum appendiculatum J. Presl, Reliq. Haenk. 1 (4-5): 211. 1830. *Axonopus appendiculatus* (J. Presl) Hitchc. & Chase, Contr. U.S. Natl. Herb. 18 (7): 300. 1917. TIPO: Panamá. Sin localidad, sin fecha, *T. Haenke s. n.* (holotipo PR, isotipo US!).

Paspalum immersum Nees var. *pilosum* Döll, Fl. Bras. 2 (2): 114. 1877. *Axonopus aureus* P. Beauv. var. *pilosus* (Döll) Henrard, Blumea 4 (3): 510. 1941. TIPO (probable): Brasil. Goiás: sin fecha, *W. J. Burchell 6847 ó 6875* (holotipo probablemente en US).

Panicum savannarum Schlttdl. ex G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 161. 1963, nom. inval.

Plantas perennizantes, cespitosas. Cañas erguidas a decumbentes dependiendo de su longitud, simples o ramificadas hacia los nudos inferiores, hasta de 1 m long.; paucinodos a plurinodos, los entrenudos glabros, amarillos a castaños, lustrosos, lisos, cilíndricos, raramente acanalados, de 2,5-10 cm long., siendo los entrenudos inferiores los más cortos; nudos castaño oscuro, glabros, o rala y laxamente pilosos (entonces los tricomas pajizos y adpresos) a densamente pilosos (entonces los tricomas dorados, hasta de 4 mm long., perpendiculares a su base, la base de los tricomas es tuberculada). Hojas caulinares, laxas; vainas de 4-10,8 cm long., lisas a medianamente estriadas, glabras a hirsutas, los tricomas de < 2 mm long., de base tuberculada; lígula membranaceo-ciliada, de 0,4-0,9 mm long., castaña a pajiza, los cilios pajizos, de < 0,5 mm long.; láminas lineares a linear-lanceoladas, de 2-14,5 cm long. × 4-12 mm lat., planas, glabras, ciliadas a hirsutas, los tricomas de base tuberculada, generalmente de < 1 mm long., ocasionalmente hasta de 2 mm; nervios notorios, el nervio medio más grueso; el ápice agudo a acuminado. Inflorescencias 1-2, erectas, exertas, terminales y axilares; pedúnculos glabros, lisos, cilíndricos a angulosos, amarillos a dorados, de 8-29 cm long.; pulvínulos pilosos, los tricomas dorados o blanquecinos, no tuberculados, más delgados que los del raquis, de < 2 mm long.; eje principal raramente piloso, escabriúsculo, anguloso, de 0-0,9 cm long.; panojas laxas a densas, de 3,6-9 cm long.; racimos 3-12, ascendentes, alternos, subopuestos a digitados, de ápice acuminado, terminando o no en una espiguilla, los inferiores de 3,4-7,1 cm long., los superiores de 3,1-6,8 cm long.; raquis triquetro, dorsiventral, escabriúsculo, ciliado, los tricomas dorados, lustrosos, traslúcidos, de base tuberculada, rígidos, solitarios o fasciculados cerca a la inserción de la espiguilla, hasta de 3,5 mm long.; el raquis con una cara aplanada de 1-1,5 mm lat., glabra, las

restantes caras con dos hileras de cavidades cupuliformes donde se disponen las espiguillas; **pedicelos** crateriformes. **Espiguillas** subsésiles, ovadas a elipsoides, hundidas dentro del raquis, de 1,2-1,8 mm long. \times 0,6-0,7 mm lat., glabras a glabrescentes, de ápice obtuso a agudo; **gluma superior** 2-nervada, los nervios tenues y próximos a los márgenes, membranácea, quebradiza, hialina, traslúcida, pajiza, raramente purpúrea en los márgenes; **lema inferior** 2-3-nervada, 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** elipsoide a fusiforme, tan largo como la espiguilla o ligeramente más corto que ella, glabro, finamente papiloso en toda su superficie, lustroso, castaño a dorado, ocasionalmente pajizo o con la porción distal pajiza; **lodículas** 2, ca. 0,2 mm long., pajizas, lustrosas; **estambres** 3, anteras purpúreas, de 0,7-1,3 mm long. \times ca. 0,3 mm lat.; filamentos hialinos, lustrosos; estilos cobrizos, purpúreos a pajizos; **estigmas** purpúreos a cobrizos. **Cariopsis** no vista.

Distribución y hábitat. *Axonopus chrysolepharis* se distribuye desde Guatemala hasta Bolivia, Paraguay y el sur de Brasil. Esta especie fue citada para México por **Garfalo** (1988, aunque sin mencionar especímenes, pero la consideró en su mapa de distribución (Fig. 71) para el sur de México) y **Zuloaga, et al.** (2003). No obstante, a pesar de que se ha estudiado una gran cantidad de ejemplares de numerosos herbarios de todo el continente, nunca se ha encontrado un espécimen perteneciente a esta especie que respalde su presencia en la flora mexicana (**Giraldo-Cañas**, 2012b); así, se coincide con la distribución dada para esta especie por **Renvoize** (1988). *Axonopus chrysolepharis* crece en diferentes tipos de sabana o pastizales de tierras bajas; ocasionalmente se le encuentra en bajas y medianas alturas en regiones montañosas. Aunque ampliamente distribuida, es una especie poco frecuente, crecen entre los 0 y los 1.600 m de altitud.

Observaciones. *Axonopus chrysolepharis* es una especie fácilmente distinguible por la disposición de sus espiguillas (las cuales están hundidas en depresiones del raquis) y por el ancho del raquis (1,0-1,5 mm lat.). Entre las especies de *Axonopus* estudiadas, esta es la única que presenta diferencias marcadas entre la gluma superior y la lema inferior en cuanto al número de nervios y su posición e intensidad. Además, en *A. chrysolepharis* los racimos presentan una prolongación estéril, en la cual se evidencian cicatrices de espiguillas o espiguillas reducidas a su gluma superior y lema inferior justo en la porción terminal, mientras que en el resto del género los racimos son fértiles en toda su extensión y rematan en una espiguilla fértil (**Giraldo-Cañas**, 2000a), excepto en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*. Por otra parte, esta especie es la que presenta el mayor número de autapomorfias dentro

del género *Axonopus* (seguida por *A. triglochoides*), lo que reflejaría una larga historia de divergencia del resto de las especies del género (**Giraldo-Cañas**, 2007).

En lo que se refiere a las características del antecio superior en las dos especies de *Axonopus* sect. *Axonopodes*, estas son muy similares, diferenciándose básicamente por la densidad de papilas (14-19 papilas/10.000 μm^2 en *A. aureus*, 18-22 papilas/10.000 μm^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. Por otra parte, 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.

Material adicional examinado (Anexo 17S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/42>).

ESPECIE DE *AXONOPUS* P. BEAUV. SECT. *SENESENTIA* GIR.-CAÑAS

Axonopus orinocensis Gir.-Cañas, Caldasia 35 (2): 301. 2013. TIPO: Colombia. Casanare (Boyacá): Llanos Orientales, al sur de El Yopal, sabana de *Trachypogon*, piedemonte, abanico inferior, 9 jul 1963, *J. Blydenstein* & *C. Saravia 1098* (holotipo COL). (Figura 38S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/82>).

Plantas perennes, cespitosas. **Cañas** hasta de 50 cm de alto, erectas; paucinodos, los **entrenudos** hasta de 22 cm long., glabros, con aspecto brillante-aceitoso; **nudos** velutinos, de 3 mm long. **Hojas** equitantes o no, escasas, principalmente basales; **vainas** 7-16 (25) cm long., con venación prominente, brillante-aceitosas, ciliadas, con tricomas tuberculados de 0,5-3 mm long., cara ventral glabra o con escasos tricomas distribuidos irregularmente, cara dorsal glabra; **lígula** de 0,7-1 mm long., membranácea-ciliada, con tricomas tiesos; cuello piloso, con tricomas de 1,5-5 mm long.; **lámimas** lanceoladas, planas, de (1,6) 6-22 cm long. \times 3-9 mm lat., de ápice agudo, cara ventral glabra o con escasos tricomas hialinos de base tuberculada, de 1-2 mm long., esparcidos irregularmente, cara dorsal glabra, los márgenes escabriúsculos y ciliados, con tricomas hialinos tuberculados de 1-3 mm long. **Inflorescencias** 2-3, terminales, exertas; pedúnculos acanalados, erectos, glabros, de 35-53 cm long.; **panojas** laxas, de 12-16 cm long.; eje principal glabro, estriado, escabriúsculo, de 0,2-2,1 cm long.; pulvínulos pilosos; **racimos** 5-8, simples, ascendentes, flexuosos, los inferiores de 8-15,5 cm long., los superiores de 8,3-12 cm long.; **raquis** triquetro, escabriúsculo en los márgenes, laxamente piloso, los tricomas hialinos de base tuberculada, tiesos, de 0,3-1,5 (2,1) mm long., los cuales son más

numerosos y largos cerca de los pedicelos; **pedicelos** 0,1-0,2 mm long., cupuliformes, escabrosos; articulación pedicelo-espiguilla horizontal. **Espiguillas** ovoides a elipsoides, de 2,3-2,6 mm long. × 0,9-1,1 mm lat., subsésiles, laxamente pilosas en los espacios internervales, con tricomas cortos, frágiles, hialinos, generalmente plegados, hasta de 0,3 mm long., raramente glabrescentes; **gluma superior** 5-nervada, nervios laterales prominentes, nervio medio tenue, escabrosa en su porción distal, los márgenes escabriúsculos, traslúcida, ocasionalmente con tintes purpúreos, tan larga como la espiguilla; **lema inferior** 5-nervada, glumiforme; **antecio superior** ovoide, finamente papiloso en toda su superficie, pajizo, brillante, levemente más corto que la espiguilla (ca. 0,2 mm más corto), con un penacho apical laxo de tricomas cortitos hialinos, los cuales solo se presentan en la lema superior; **lodículas** 2, de 0,2-0,3 mm long., pajizas, hialinas, lustrosas; **estambres** 3, anteras de 1,3-1,6 mm long. × 0,3-0,4 mm lat., purpúreas; filamentos de 0,7-0,8 mm long., blanquecinos, lustrosos; **estigmas** plumosos, purpúreos. **Cariopsis** no vista.

Distribución y hábitat. *Axonopus orinocensis* es endémica de Colombia, crece en sabanas del piedemonte de la vertiente oriental de la Cordillera Oriental andina, área perteneciente a la Orinoquia colombiana, y se le encuentra en medio de pastizales dominados por varias especies de los géneros *Trachypogon* Nees, *Panicum* L., *Paspalum* L., *Andropogon* L. y *Axonopus* P. Beauv. *Axonopus orinocensis* es una especie poco frecuente, dada la escasez de sus colecciones, crece entre los 400 y 500 m de altitud.

Observaciones. Esta especie debe ser ubicada en *Axonopus* sect. *Senescentia*, en vista de las características del raquis, el cual presenta tricomas hialinos, unicelulares y de base tuberculada, y del antecio superior, toda vez que este es papiloso, pajizo y con un penacho apical laxo de tricomas cortitos.

Material adicional examinado (Anexo 18S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/43>).

TAXONES EXCLUIDOS DE LA FLORA DE COLOMBIA

***Axonopus laxiflorus* (Trin.) Chase**, Proc. Biol. Soc. Wash. 24: 133. 1911. *Paspalum laxiflorum* Trin., Mem. Acad. Imp. Sci. Saint-Peterbourg, Ser. 6, Sci. Math., Seconde Pt. Sci. Nat. 3, 1 (2-3): 148. 1834. *Anastrophus laxiflorus* (Trin.) Nash, N. Amer. Fl. 17 (2): 163. 1912. TIPO: Brasil. Minas Gerais: Serra da Lapa, in saxosis pratisque humidis, nov 1824, *G. H. von Langsdorff* s. n. (holotipo LE-TRIN, isotipos COL!, US!).

Distribución. *Axonopus laxiflorus* es endémica de Brasil (Giraldo-Cañas, 2012a). Chase (1911) y Nash (1912, tratada como *Anastrophus laxiflorus*) la citaron para Guatemala y México [con base en el ejemplar de Guatemala *S. F. Blake 7766* (US!), el cual fue determinado por Agnes Chase como

A. laxiflorus, espécimen que a su vez es el holotipo de *A. rhizomatosus* Swallen (= *A. compressus*)], pero realmente *A. laxiflorus* es exclusiva de la Serra da Lapa, en el estado de Minas Gerais (Giraldo-Cañas, 2012a).

Observaciones. Cabe destacar que Anton (1982), Zuloaga, et al. (2003, 2008) y Quattrocchi (2006) consideraron a *A. conduplicatus* (una especie endémica de Brasil) y a *A. schultesii* (una especie endémica de la Guayana colombio-venezolana) en la sinonimia de *A. laxiflorus*, propuesta que no se siguió aquí, ya que las tres entidades son muy diferentes (Giraldo-Cañas, 2012a). *Axonopus conduplicatus* tiene pedicelos de 0,6-1,0 (-1,6) mm long. (1,5-2,0 mm long. en *A. laxiflorus*), presenta espiguillas ovoides a elipsoides (elíptico-oblancooladas en *A. laxiflorus*), de (2,6-) 2,8-3,4 (-3,7) mm long. (2,5-2,7 mm en *A. laxiflorus*), pilosas (glabras a glabrescentes en *A. laxiflorus*), su gluma superior posee nervios escabriúsculos (lisos en *A. laxiflorus*), y el antecio superior es tan largo como la espiguilla o 0,1-0,3 mm más corto que esta (siempre más corto en *A. laxiflorus*), y es piloso en la porción distal de la lema superior (glabro en toda su extensión en *A. laxiflorus*). Por todo lo anterior, recientemente se restableció el estatus de especie para *A. conduplicatus* (Giraldo-Cañas, 2012a).

En cuanto a *A. schultesii* se refiere, esta tiene espiguillas elipsoides (elíptico-oblancooladas en *A. laxiflorus*), de (2,9-) 3,0-4,0 (-5,0) mm long. (2,5-2,7 mm en *A. laxiflorus*), glabrescentes a leve y cortamente pilosas entre los espacios internervales marginales o hacia la inserción con el pedicelo (glabras a glabrescentes en *A. laxiflorus*), y su antecio superior es 0,2-1,4 mm más corto que la espiguilla (0,3-0,5 mm más corto en *A. laxiflorus*), y es densamente piloso en su porción distal (glabro en toda su extensión en *A. laxiflorus*). No obstante, es innegable que *A. laxiflorus* es muy cercana a *A. schultesii*, pero quizás la característica más importante para separarlas tiene que ver con la naturaleza del antecio superior, una estructura clave en el reconocimiento de las especies del género (Giraldo-Cañas, 2008b), toda vez que este es glabro en *A. laxiflorus* [situación destacada por Trinius (1834), al referirse a su antecio superior como “*flosculus prorsus homogeneis*”], mientras que en *A. schultesii*, así como en *A. conduplicatus*, este es siempre piloso en su extremo distal. Cabe resaltar que se estudió el material tipo y numerosos ejemplares de *A. schultesii* (Colombia y Venezuela) y de *A. conduplicatus* (Brasil). Por lo señalado antes, recientemente se restableció el estatus de especie para *A. schultesii* (Giraldo-Cañas, 2012a).

Por otra parte, Nash (1912: 163) mencionó que el antecio superior de *A. laxiflorus* (citado como *Anastrophus laxiflorus*) tenía un penacho de tricomas en el ápice, quizás porque sus observaciones se basaron en el ejemplar de Guatemala *S. F. Blake 7766* (US!), el cual fue determinado por Agnes Chase

como *A. laxiflorus*, espécimen que a su vez es el holotipo de *A. rhizomatosus* (= *A. compressus*), y dicha característica del antecio superior es propia de *A. compressus* (observaciones personales).

Axonopus longispicus (Döll) Kuhlmann, Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 87. 1922. *Paspalum longispicum* Döll, Fl. Bras. 2 (2): 105. 1877. TIPO: Brasil. Amazonas: Manaus, ene 1851, *R. Spruce 1382* (*Paspalum* 33) (holotipo K, isotipos BR, FREI, GH, M, P, US!).

Axonopus hitchcockii G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 106. 1963. TIPO: Guyana. Vicinity of Tumatumari, on Potaro River, 3-4 ene 1920, *A. S. Hitchcock 17364* (holotipo US!, fotografía del holotipo COL!).

Distribución. *Axonopus longispicus* se distribuye en el norte de Brasil, así como en la Guayana Francesa, Guyana y Venezuela (Giraldo-Cañas, 2008b). Esta especie fue citada para Colombia por Judziwicz (1990), Zuloaga, et al. (2003), Davidse (2004) y Salariato, et al. (2011), pero a pesar de haber examinado numerosos ejemplares de un gran número de herbarios, aún no se han detectado especímenes colombianos.

Observaciones. Esta especie es afín a *A. leptostachyus*, de la cual se separa fácilmente, ya que *A. longispicus* tiene espiguillas de 3,4-4 mm long. (2,2-3,5 mm en *A. leptostachyus*) y antecio superior 0,9-1,4 mm más corto que la espiguilla (0,7-1,0 mm más corto en *A. leptostachyus*).

Axonopus pubivaginatus Henrard, Blumea 5 (1): 276. 1942. TIPO: Surinam. Boven Sipaliwini, Kamp B, 20 ene 1936, *H. E. Rombouts 395 H* (holotipo L, isotipos COL!, IAN, K, MO!, U, US!, fotografías del holotipo y de un isotipo COL!).

Axonopus maguirei G. A. Black, Mem. New York Bot. Gard. 9: 252. 1957. TIPO: Brasil. Território do Rio Branco, Serra Tepequem, valley woodland south of airstrip, elev. 700 m, 29 nov 1954, *B. Maguire & C. K. Maguire 40108* (holotipo US!, isotipo probablemente en NY, fotografía del holotipo COL!).

Axonopus sulcatus G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 94. 1963. TIPO: Brasil. Pará: Macapá, planta do campo a sombra de diversos arvores, 24 abr 1924, *J. G. Kuhlmann 2073* (holotipo US!, isotipo probablemente en R, fotografía del holotipo COL!).

Axonopus pubivaginatus Henrard var. *tomentosus* G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 110. 1963. TIPO: Brasil. Pará: Vigia, Campina do Pahla, 21 ene 1950, *G. A. Black 50-8687* (holotipo IAN, isotipos COL!, US!, fotografía del holotipo COL!).

Axonopus pubivaginatus Henrard var. *limae* G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 111. 1963. TIPO: Brasil. Pará: Ilha do Marajó, Rio Camará, vegetação herbacea dos campos da fazenda Santa Rita, Retiro Pau Grande, mar 1950, *R. Lima 53* (holotipo IAN, isotipos COL!, R!, US!).

Distribución. *Axonopus pubivaginatus* se distribuye en Brasil, Guayana Francesa, Guyana y Surinam (Giraldo-Cañas, 2008b). Esta especie fue citada para Colombia por Black (1963), Judziwicz (1990), Zuloaga, et al. (2003) y Quattrocchi (2006) sobre la base del ejemplar *H. H. Smith 2* (NY!), pero realmente dicho ejemplar corresponde a la especie *A. scoparius* (Giraldo-Cañas, obs. pers.).

Observaciones. Por su hábito, *A. pubivaginatus* podría ser confundida con *A. flabelliformis* (*Axonopus* serie *Suffulti*), de la cual se diferencia fácilmente por el tamaño de la espiguilla (en *A. flabelliformis* la espiguilla mide 1,2-1,5 mm long.) y por la coloración del antecio superior, ya que *A. flabelliformis* posee un antecio café, color que no se presenta en ninguna especie de *Axonopus* serie *Barbigeri*. Además, en *A. flabelliformis* la gluma superior y la lema inferior son muy frágiles y 2-nervadas, mientras que su antecio superior es tan largo o levemente más largo que su respectiva espiguilla y no presenta penacho.

Axonopus pubivaginatus presenta una gran variación en la pilosidad de sus hojas, producto quizás de su amplio espectro ambiental, puesto que la presencia de tricomas modifica el balance energético de la planta, y reduce el intercambio de calor y la difusión del vapor de agua. Así, los extremos ambientales explicarían esta plasticidad fenotípica en el indumento de la hoja.

Axonopus senescens (Döll) Henrard, Blumea 5 (3): 529. 1945. *Paspalum senescens* Döll, Fl. Bras. 2 (2): 119. 1877. *Axonopus canescens* Döll ex Henrard (error por *Axonopus senescens*), Blumea 4 (3): 509. 1941. TIPO: Guayana Francesa. Sin localidad, año 1838, *F. R. LePrieur 264* (holotipo P, isotipos COL!, K, MO!, US!).

Distribución. *Axonopus senescens* se distribuye en Amapá (Brasil) y la Guayana Francesa y crece en diferentes tipos de sabanas. Esta es una especie poco frecuente, dada la escasez de sus colecciones. Esta especie se había citado para Colombia por un error en la mezcla de varios ejemplares colombianos y guayanenses franceses (Giraldo-Cañas, 2000b).

Observaciones. Las espiguillas de *A. senescens* son similares a las de *A. purpusii*, en cuanto a su indumento hispido. No obstante, *A. senescens* tiene macrotricomas de base tuberculada en el raquis (característica ausente en *A. purpusii*) y la inserción pedicelo-espiguilla es horizontal (oblicua en *A. purpusii*).

Los taxones excluidos de este tratamiento se pueden consultar en el Anexo 19S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/44>; los nombres vernáculos de las especies presentes en Colombia se encuentran detallados en el Anexo 20S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/45>; y los binomios aceptados y sus sinónimos se relacionan en el Anexo 21S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/48/46>.

Información suplementaria

Figura 1S. Géneros con los cuales se confunde frecuentemente a *Axonopus* P. Beauv. **A.** *Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv.; **B.** *Paspalum clavuliferum* C. Wright (izquierda), *Paspalum multicaule* Poir. (porción central y porción inferior derecha) y *Paspalum parviflorum* Rhode ex Flügge (porción superior derecha); **C.** *Digitaria longiflora* (Retz.) Pers. (tomadas con permiso de *Fieldiana Botany, Flora Costaricensis: Gramineae*, vol. 4, 1980).

Tabla 1S. Número de especies reconocidas por diferentes agrostólogos para el género *Axonopus* P. Beauv. (Poaceae: Panicoideae: Paspaleae) en Colombia.

Figura 2S. Géneros con los cuales se confunde frecuentemente a *Axonopus* P. Beauv. **A.** *Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv.; **B.** *Paspalum dilatatum* Poir.; **C.** *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop. (tomadas de Watson & Dallwitz, 1992).

Figura 3S. Géneros con los cuales se confunde frecuentemente a *Axonopus* P. Beauv. **A.** *Streptostachys asperifolia* Desv. Nótese a la derecha de **A** la raquilla engrosada y la cariopsis con hilo linear, características propias de *Streptostachys*; **B.** *Mesosetum chaseae* Luces (A y B tomadas con permiso de *Flora of the Venezuelan Guayana*, vol. 8, 2004); **C.** *Spheneria kegelii* (Müll. Hal.) Pilg. Nótese en **C** las espiguillas turbinadas, característica propia de *Spheneria* (*G. A. Black & R. L. Fróes 51-12361*, COL).

Figura 4S. Características morfológicas generales de *Axonopus* P. Beauv. **A.** Porción de un racimo de *Axonopus anceps* (Mez) Hitchc. (*S. Lægaard & N. C. Mayorga 17500*, COL); **B.** Racimo de *Axonopus morronei* Gir.-Cañas (*D. Giraldo-Cañas 2624*, COAH); **C.** Porción basal de una espiguilla de *Axonopus morronei* Gir.-Cañas, (*D. Giraldo-Cañas 2624*, COAH); **D.** Espiguilla de *Axonopus leptostachyus* (Flügge) Hitchc. (*S. Lægaard & N. C. Mayorga 17467*, COAH). Nótese en **C** y **D** la ausencia de gluma inferior, característica del género *Axonopus*; **E** y **F.** Antecio superior de *Axonopus singularis* (Swallen) A. López & O. Morrone, visto desde el lado de la lema superior (*J. R. Swallen 3704*, US).

Figura 5S. Géneros con los cuales se confunde frecuentemente a *Axonopus* P. Beauv. **A.** Racimo de *Paspalum decumbens* Sw. (*D. Giraldo-Cañas et al. 2716*, COAH); **B.** Detalle de la gluma inferior de *Paspalum decumbens* Sw. (*D. Giraldo-Cañas et al. 2716*, COAH); **C.** Racimo de *Paspalum conjugatum* P. J. Bergius (*E. Zardini & P. Aquino 34273*, SI); **D.** Porción medial de un racimo de *Paspalum virgatum* L. (tomada con permiso de *Flora of the Venezuelan Guayana*, vol. 8, 2004).

Tabla 2S. Comparación de *Axonopus* P. Beauv. con los géneros relacionados tanto filogenética como fenéticamente

Figura 6S. Géneros con los cuales se confunde frecuentemente a *Axonopus* P. Beauv. *Spheneria kegelii* (Müll. Hal.) Pilg. **A.** Espiguilla, vista desde el lado de la gluma superior; **B.** Porción

distal de la espiguilla, desde el lado de la gluma superior; **C** y **D.** Antecio superior, visto desde el lado de la pálea superior, nótese que la pálea superior está casi completamente cubierta por la lema superior (**A**, **B**, **C** y **D** de *G. T. Prance et al. 4844*, US); *Mesosetum* sp. **E.** Porción de un racimo (de *D. Giraldo-Cañas & R. López 2579*, COAH).

Figura 7S. Géneros con los cuales se confunde frecuentemente a *Axonopus* P. Beauv. **A.** Espiguilla de *Digitaria bicornis* (Lam.) Roem. & Schult., vista desde el lado de la gluma inferior (*D. Giraldo-Cañas 3303*, COL); **B.** Porción basal de una espiguilla de *Digitaria cardenasiana* Gir.-Cañas, vista desde el lado de la gluma inferior (*J. O. Rangel & J. Espina 1418*, COL); **C.** Antecio superior de *Digitaria horizontalis* Willd., visto desde el lado de la lema superior (*J. L. Fernández-Alonso 6886*, COL); **D.** Porción distal del antecio superior de *Digitaria bicornis* (Lam.) Roem. & Schult., visto desde el lado de la lema superior (*D. Giraldo-Cañas 3303*, COL); **E.** Porción distal del antecio superior de *Digitaria rangelii* Gir.-Cañas, visto desde el lado de la lema superior (*C. Fuentes & J. Amaya 764*, COL); **F.** Porción basal del antecio superior de *Digitaria violascens* Link, visto desde el lado de la porción de germinación (*D. Giraldo-Cañas 3299*, COL). Nótese en **A** y **B** la presencia de gluma inferior reducida.

Figura 8S. (continuación). Anatomía foliar (corte transversal) de géneros con los cuales se confunde frecuentemente a *Axonopus* P. Beauv. **E.** *Paspalum dilatatum* Poir.; **F.** *Streptostachys asperifolia* Desv.; **G.** *Digitaria brownii* (Roem. & Schult.) Hughes (**E**, **F** y **G** tomadas de Watson & Dallwitz, 1992).

Figura 9S. Espiguillas de varias especies de *Axonopus* P. Beauv. en antesis. **A.** *Axonopus* sp. (fotografía de Keith A. Bradley, fuente: Gann, G.D., K.A. Bradley & S.W. Woodmansee. 2001-2014. The Floristic Inventory of South Florida Database Online. The Institute for Regional Conservation. Delray Beach, Florida, EE.UU.); **B** y **C.** *Axonopus fissifolius* (Raddi) Kuhl. (**B**: tomada de www.flickr.com/photos/73840284@N04/6951377803; **C**: tomada de www.flickr.com/photos/73840284@N04/7117318527); **D.** *Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv. (tomada de www.flickr.com/photos/73840284@N04/7104100739).

Figura 10S. Estructura de la espiguilla del género *Axonopus* P. Beauv. Nótese que el dorso de la gluma superior y de la lema superior están opuestos al raquis (posición invertida de la espiguilla), lo que se denomina como “*espiguilla adaxial*”. Las brácteas delgadas indican una consistencia membranacea; las brácteas gruesas indican una consistencia crustácea o cartilaginosa. Nótese que la flor inferior es neutra (no hay pálea inferior ni vestigios de la misma, ni flor inferior, ni ninguna otra estructura correspondiente al antecio inferior, por lo que dicho antecio inferior está representado únicamente por la lema inferior). Referencias: **fp** = flor superior perfecta; **gs**

= gluma superior; **li** = lema inferior; **ls** = lema superior; **ps** = pálea superior; = la espiguilla pedicelada terminal de un paracladio corto de segundo orden está truncada; nótese que la gluma inferior está ausente, característica de todas las especies de *Axonopus*.

Figura 11S. Variación de la región distal del antecio superior de varias especies *Axonopus* P. Beauv., vistas desde el lado de la lema superior. **A.** *Axonopus caulescens* (Mez) Henrard (*O. Huber 9707*, MO); **B.** *Axonopus chimantensis* Davidse (*O. Huber & J. Steyermark 7043*, MO); **C.** *Axonopus conduplicatus* G. A. Black (*H. Irwin et al. 23465*, NY); **D.** *Axonopus eminens* (Nees) G. A. Black (*S. Mori et al. 16638*, CEPEC); **E.** *Axonopus equitans* Hitchc. & Chase (*T. Soderstrom 1009*, NY); **F.** *Axonopus longispicus* (Döll) Kuhl. (*A. Hitchcock 17114*, MO).

Figura 12S. Variación de la región distal del antecio superior de varias especies *Axonopus* P. Beauv., vistas desde el lado de la pálea superior. **A.** *Axonopus aureus* P. Beauv., nótese el aspecto casi liso de la epidermis de la pálea superior (*D. Giraldo-Cañas & R. López 2591*, COAH); **B.** *Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv., nótese el aspecto rugoso de la epidermis de la pálea superior conferido por la abundancia y el tamaño de las papilas (*W. R. Archer 1250*, US); **C.** *Axonopus leptostachyus* (Flüggé) Hitchc. (*F. Hermann 10950*, US); **D.** *Axonopus schultesii* G. A. Black (*D. Giraldo-Cañas & R. López 2551*, COAH); **E.** *Axonopus siccus* (Nees) Kuhl., nótese en esta especie que la lema superior cubre gran parte de la pálea superior (*D. Giraldo-Cañas & F. Biganzoli 2803*, SI); **F.** *Axonopus steyermarkii* Swallen, nótese que el extremo distal de la pálea superior está completamente encerrado por la lema superior (*R. Liesner 17607*, MO).

Figura 13S. Espiguillas geminadas y trifloras en el género *Axonopus* P. Beauv. **A.** Espiguillas geminadas en *Axonopus anceps* (Mez) Hitchc. (*B. Maguire 33667*, NY); **B** y **C.** Espiguillas geminadas de *Axonopus scoparius* (Flüggé) Kuhl. (*T. Plowman et al. 2290*, COL); **D.** Espiguilla triflora de *Axonopus schultesii* G. A. Black, nótese dos antecios maduros completamente desarrollados (*D. Giraldo-Cañas & R. López 2551*, COAH).

Tabla 3S. Tipos de espiguillas trifloras en las tribus Paniceae y Paspaleae y distribución de la sexualidad de las flores. (1): tomado de **Morrone & Zuloaga** (1989); (2): tomado de **Cialdella & Vega** (1996); (3): tomado de **Morrone & Zuloaga** (1991); (4): el presente trabajo; (5): tomado de **Giraldo-Cañas** (2004)

Figura 14S. Estructura de las espiguillas trifloras en las tribus Paniceae y Paspaleae y secuencia de la sexualidad de las flores. **A.** Flor inferior estaminada, flor media perfecta, flor superior perfecta [e.g. en algunos individuos de *Anthaenantiopsis perforata* (Nees) Parodi var. *perforata* y *Anthaenantiopsis fiebrigii* Parodi]; **B.** Flor inferior neutra, flor media estaminada, flor superior perfecta (e.g. en algunos individuos de *Lasiacis anomala* Hitchc., *Panicum crateriferum* Sohns y *Panicum grumosum* Nees); **C.** Flor inferior neutra, flor media neutra, flor

superior perfecta [e.g. *Panicum quadriglume* (Döll) Hitchc. y *Lasiacis anomala* Hitchc.]; **D.** Flor inferior neutra, flor media perfecta, flor superior perfecta [en algunos individuos de *Axonopus anceps* (Mez) Hitchc., *Axonopus schultesii* G. A. Black y *Axonopus scoparius* (Flüggé) Kuhl.]. Las líneas delgadas indican las brácteas de consistencia membranácea, las líneas gruesas indican las brácteas de consistencia crustácea o cartilaginosa, los rectángulos indican flores neutras, los círculos sin rellenar indican flores estaminadas, los círculos rellenos indican flores perfectas. A, B y C de Cialdella & Vega (1996); D de este trabajo.

Figura 15S. Desarrollo de la ramificación primaria y de un racimo terminal en *Axonopus suffultus* (J. C. Mikan ex Trin.) Parodi. **A.** Iniciación durante la fase vegetativa de la primera ramificación primaria más basal (barra = 100 μ m); **B.** Iniciación acrópeta de ramificaciones primarias después de la elongación del meristemo apical (barra = 200 μ m); **C.** Estado tardío de desarrollo (el primordio foliar que estaba cubriendo el meristemo de la ramificación primaria fue removido para facilitar la observación; barra = 100 μ m); **D.** Comienzo de la diferenciación de las ramificaciones primarias (elongación y compresión) (los primordios foliares fueron removidos; barra = 100 μ m); **E.** Diferenciación acrópeta de ramificaciones primarias basales (barra = 200 μ m); **F.** Iniciación de ramificaciones secundarias de la primera ramificación primaria más basal (barra = 200 μ m); **G.** Diferenciación acrópeta de la primera ramificación primaria más basal (barra = 500 μ m); **H.** Iniciación de primordios de ramificaciones secundarias de las ramificaciones primarias basales (barra = 500 μ m); **I.** Comienzo de la diferenciación de las ramificaciones secundarias de la primera ramificación primaria más basal (el perfilo fue removido para facilitar la observación, véase la flecha; barra = 200 μ m); **J.** Diferenciación acrópeta de las segundas ramificaciones primarias sobre la primera ramificación primaria más basal (el perfilo fue removido para facilitar la observación, véase la flecha; barra = 500 μ m) (tomadas con permiso de Zanotti *et al.*, 2010). Referencias: Am = meristemo apical; Br = bráctea; Co = constricción; Fpb = primera ramificación primaria más basal; L = primordio foliar; Pb = ramificación primaria; Pbp = primordio de una ramificación primaria; Pr = perfilo de la primera ramificación primaria más basal; Psb = primordios de ramificaciones secundarias; Sb = ramificaciones secundarias de la primera ramificación primaria más basal; Sb2 = ramificación secundaria de ramificaciones primarias basales; Tr = racimo terminal.

Figura 16S. Diferenciación de la espiguilla en *Axonopus suffultus* (J. C. Mikan ex Trin.) Parodi. **A.** Iniciación acrópeta de la gluma superior, rodeando el meristemo floral (la flecha indica un meristemo que se origina en posición adaxial); **B.** Desarrollo tardío de la lema inferior y la lema superior, rodeando el meristemo floral; **C.** Iniciación de los estambres; **D.** Iniciación del gineceo (en todas la barra es igual a 200 μ m) (tomadas con permiso de Zanotti *et al.*, 2010). Referencias: Fm = meristemo floral; Ug = gluma superior; Ll = lema inferior; Ul = lema superior; Up = pálea superior; Sp = primordio estaminal; Gp = primordio del gineceo.

Figura 17S. Diversidad de fitolitos en el género *Axonopus* P. Beauv. **A, B, C y D.** *Axonopus aureus* P. Beauv. **A.** Fitolito halteriforme simple de centro corto y final convexo (longitud mayor: 18,6 mm, longitud central: 2,9 mm, diámetro: 9,8 mm); **B.** Fitolitos halteriformes simples de centro corto y final cóncavo (longitud mayor: 15,6 mm, longitud central: 2,9 mm, diámetro: 12,7 mm); **C.** Célula buliforme (largo: 55,2 mm, ancho: 36 mm); **D.** Espodograma con la disposición epidérmica de los fitolitos halteriformes simples (*D. Giraldo-Cañas & R. López 2591*, COAH); **E, F, G y H.** *Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv. **E.** Fitolito halteriforme simple de centro corto y final cóncavo (longitud mayor: 18,6 mm, longitud central: 3,9 mm, diámetro: 11,7 mm); **F.** Fitolito trapezoidal (longitud de la base: 14,7 mm, altura: 4,9 mm); **G.** Espodograma con la disposición epidérmica de los fitolitos halteriformes simples; **H.** Célula epidérmica larga de paredes sinuosas (longitud mayor: 67,2 mm, ancho: 14,4 mm) (*D. Giraldo-Cañas 2639*, COL).

Figura 18S. Diversidad de fitolitos en el género *Axonopus* P. Beauv. **A, B, C y D.** *Axonopus fissifolius* (Raddi) Kuhl. **A y B.** Fitolitos halteriformes simples de centro corto y final cóncavo (**A.** Longitud mayor: 17,6 mm, longitud central: 4,9 mm, diámetro: 11,2 mm; **B.** Longitud mayor: 23,5 mm, longitud central: 3,9 mm, diámetro: 11,7 mm); **C.** Fitolito halteriforme complejo regular y final cóncavo (longitud mayor: 36,2 mm, longitud central: 2,9 mm, diámetro: 10,7 mm); **D.** Fitolito trapezoidal (longitud de la base: 11,7 mm, altura: 5,8 mm) (*G. Davidse & J. S. Miller 26583*, COL); **E, F, G y H.** *Axonopus schultesii* G. A. Black. **E y G.** Fitolitos halteriformes simples de centro corto y final cóncavo (**E.** Longitud mayor: 17,6 mm, longitud central: 3,9 mm, diámetro: 10,7 mm; **G.** Longitud mayor: 19,6 mm, longitud central: 3,9 mm, diámetro: 10,7 mm); **F.** Fitolito trapezoidal (base: 9,8 mm, altura: 4,9 mm); **H.** Fitolitos halteriformes complejos irregulares y final cóncavo (longitud mayor: 22,5 mm, longitud central: 2,9 mm, diámetro 7,8 mm) (*D. Giraldo-Cañas 2565*, COL).

Figura 19S. Diversidad de fitolitos en el género *Axonopus* P. Beauv. **A, B y C.** *Axonopus leptostachyus* (Flüggé) Hitchc. **A.** Fitolitos halteriformes simples de centro corto y final convexo (longitud mayor: 36 mm, longitud central: 3,6 mm, diámetro: 12 mm); **B.** Fitolitos halteriformes simples de centro corto y final convexo y complejo irregular (longitud mayor: 33,6 mm, longitud central: 6 mm, diámetro: 13,2 mm); **C.** Espodograma con la disposición de fitolitos halteriformes simples de centro corto y final convexo (*M. Gutiérrez 201*, COL). **D, E y F.** *Axonopus morronei* Gir.-Cañas. **D.** Fitolito halteriforme simple de centro corto y final cóncavo (longitud mayor: 11,7 mm, longitud central: 3,4 mm, diámetro: 6,8 mm); **E.** Fitolitos halteriformes simples de centro corto y final convexo y células epidérmicas de paredes sinuosas; **F.** Célula epidérmica larga de paredes sinuosas (longitud mayor: 115,2 mm, longitud central: 9,8 mm) (*D. Giraldo-Cañas & R. López 2624*, COAH). **G y H.** *Axonopus purpusii* (Mez) Chase. **G.** Fitolito halteriforme simple de centro corto y final cóncavo (longitud mayor: 17,6 mm, longitud central: 3,9 mm, diámetro:

10,7 mm); **H.** Fitolito de forma intermedia entre halteriforme y cruz gruesa (longitud mayor: 11,7 mm, longitud central: 5,8 mm) (*D. Giraldo-Cañas 2625*, COL).

Tabla 4S. Características de las subdivisiones infragenéricas de *Axonopus* P. Beauv. (Poaceae: Panicoideae: Paspaleae). Cabe destacar que aquí no se siguieron las subdivisiones a nivel de subserie propuestas por **Black** (1963), toda vez que estas son muy ambiguas y, además, dichas subseries no son monofiléticas (**Giraldo-Cañas**, 2007). **: Recientemente, **López & Morrone** (2012) transfirieron tres especies de dos géneros endémicos brasileños (*Centrochloa* Swallen y *Ophiochloa* Filg., Davidse & Zuloaga) al género *Axonopus*. No obstante, dichos autores no ubicaron las tres especies en ninguna de las secciones establecidas para el género: *Axonopus bryoides* (G. H. Rua, R. C. Oliveira & Valls) A. López & O. Morrone, *Axonopus hydrolithicus* (Filg., Davidse & Zuloaga) A. López & O. Morrone y *Axonopus singularis* (Swallen) A. López & O. Morrone; dichas especies y sus características no están incluidas en esta tabla.

Figura 20S. *Axonopus centralis* Chase. **A.** Hábito; **B.** Porción de un racimo; **C.** Espiguilla vista desde el lado de la gluma superior (nótese que la gluma superior es mucho más larga que el antecio superior); **D.** Antecio superior visto desde el lado de la lema superior; **E.** Antecio superior visto desde el lado de la pálea superior (todo de *A. Dugand 5817*, COL).

Anexo 1S. Material adicional examinado de *Axonopus centralis* Chase.

Figura 21S. *Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv. **A.** Hábito; **B.** Porción de un racimo; **C.** Espiguilla vista desde el lado de la gluma superior; **D.** Antecio superior visto desde el lado de la lema superior; **E.** Antecio superior visto desde el lado de la pálea superior (todo de *J. P. Jorgenson 32*, COL).

Anexo 2S. Material adicional examinado de *Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv.

Figura 22S. *Axonopus fissifolius* (Raddi) Kuhl. **A.** Hábito; **B.** Porción de un racimo; **C.** Espiguilla vista desde el lado de la gluma superior; **D.** Antecio superior visto desde el lado de la lema superior; **E.** Antecio superior visto desde el lado de la pálea superior (todo de *F. Cortés 6*, COL).

Anexo 3S. Material adicional examinado de *Axonopus fissifolius* (Raddi) Kuhl.

Figura 23S. *Axonopus morronei* Gir.-Cañas. **A.** Hábito; **B.** Porción de un racimo; **C.** Espiguilla vista desde el lado de la gluma superior; **D.** Antecio superior visto desde el lado de la lema superior; **E.** Antecio superior visto desde el lado de la pálea superior (todo de *D. Giraldo-Cañas & R. López 2644*, COL).

Anexo 4S. Material adicional examinado de *Axonopus morronei* Gir.-Cañas.

Figura 24S. *Axonopus purpusii* (Mez) Chase. **A.** Hábito; **B.** Porción de un racimo; **C.** Pedicelo (nótese que su porción distal es ligeramente oblicua); **D.** Espiguilla vista desde el lado de la

lema inferior; E Antecio superior visto desde el lado de la lema superior; F. Antecio superior visto desde el lado de la pálea superior (todo de *J. Blydenstein 1837*, COL).

Anexo 5S. Material adicional examinado de *Axonopus purpusii* (Mez) Chase.

Figura 25S. *Axonopus anceps* (Mez) Hitchc. **A.** Hábito; **B.** Porción de un racimo; **C.** Espiguilla vista desde el lado de la gluma superior; **D.** Antecio superior visto desde el lado de la lema superior; **E.** Antecio superior visto desde el lado de la pálea superior (A de *B. Maguire et al. 32000*, NY; B, C, D y E de *I. Cabrera 1461*, COL).

Anexo 6S. Material adicional examinado de *Axonopus anceps* (Mez) Hitchc.

Figura 26S. *Axonopus casiquiarensis* Davidse. **A.** Hábito; **B.** Porción de un racimo; **C.** Espiguilla vista desde el lado de la gluma superior; **D.** Antecio superior visto desde el lado de la lema superior; **E.** Antecio superior visto desde el lado de la pálea superior (todo de *A. Rudas et al. 7101*, COL).

Anexo 7S. Material adicional examinado de *Axonopus casiquiarensis* Davidse.

Figura 27S. *Axonopus leptostachyus* (Flüggé) Hitchc. **A.** Hábito; **B.** Porción de un racimo; **C.** Espiguilla vista desde el lado de la gluma superior; **D.** Antecio superior visto desde el lado de la lema superior; **E.** Antecio superior visto desde el lado de la pálea superior (todo de *M. Gutiérrez & W. Ladino 201*, COL).

Anexo 8S. Material adicional examinado de *Axonopus leptostachyus* (Flüggé) Hitchc.

Figura 28S. *Axonopus schultesii* G. A. Black. **A.** Hábito; **B.** Porción de un racimo; **C.** Antecio superior visto desde el lado de la pálea superior (todo de *D. Giraldo-Cañas 2565*, COL).

Anexo 9S. Material adicional examinado de *Axonopus schultesii* G. A. Black.

Figura 29S. *Axonopus scoparius* (Flüggé) Kuhl. **A.** Hábito; **B.** Porción de un racimo; **C.** Espiguilla vista desde el lado de la gluma superior; **D.** Antecio superior visto desde el lado de la lema superior; **E.** Antecio superior visto desde el lado de la pálea superior (todo de *D. Giraldo-Cañas et al. 2702*, COAH).

Anexo 10S. Material adicional examinado de *Axonopus scoparius* (Flüggé) Kuhl.

Figura 30S. *Axonopus triglochinooides* (Mez) Dedecca. **A.** Hábito (nótense las inflorescencias incluidas en el follaje); **B.** Porción de un racimo; **C.** Espiguilla vista desde el lado de la gluma superior; **D.** Antecio superior visto desde el lado de la lema superior; **E.** Antecio superior visto desde el lado de la pálea superior (A y B tomados con permiso de *Flora of the Venezuelan Guayana*, vol. 8, 2004; C, D y E tomados de *R. Echeverry 5073*, COL).

Anexo 11S. Material adicional examinado de *Axonopus triglochinooides* (Mez) Dedecca.

Figura 31S. Hábito de *Axonopus zuloagae* Gir.-Cañas (de *D. Giraldo-Cañas & López 2588*, COAH).

Anexo 12S. Material adicional examinado de *Axonopus zuloagae* Gir.-Cañas.

Figura 32S. *Axonopus capillaris* (Lam.) Chase. **A.** Hábito; **B.** Porción de un racimo; **C.** Espiguilla vista desde el lado de la gluma superior; **D.** Antecio superior visto desde el lado de la lema superior; **E.** Antecio superior visto desde el lado de la pálea superior (todo de *H. García-Barriga 4588*, COL).

Anexo 13S. Material adicional examinado de *Axonopus capillaris* (Lam.) Chase.

Figura 33S. *Axonopus cuatrecasasii* G. A. Black. **A.** Hábito; **B.** Detalle de la región ligular; **C.** Detalle de una porción del raquis; **D.** Espiguilla vista del lado de la gluma superior; **E.** Espiguilla vista del lado de la lema inferior; **F.** Antecio superior visto del lado de la lema superior; **G.** Antecio superior visto del lado de la pálea superior (tomada con permiso de *Cialdella et al., 2006*) (todo de *S. Renvoize & Cope 3994*, MO).

Figura 34S. *Axonopus flabelliformis* Swallen. **A.** Hábito; **B.** Porción de un racimo; **C.** Espiguilla vista desde el lado de la gluma superior; **D.** Antecio superior visto desde el lado de la lema superior; **E.** Antecio superior visto desde el lado de la pálea superior (todo de *W. Philipson 2392*, COL).

Anexo 14S. Material adicional examinado de *Axonopus flabelliformis* Swallen.

Figura 35S. *Axonopus pennellii* G. A. Black. **A.** Hábito; **B.** Porción de un racimo; **C.** Antecio superior visto desde el lado de la lema superior (todo de *C. Saravia 2672*, COL).

Anexo 15S. Material adicional examinado de *Axonopus pennellii* G. A. Black.

Figura 36S. *Axonopus aureus* P. Beauv. **A.** Hábito; **B.** Inflorescencia; **C.** Porción de un racimo; **D.** Espiguilla vista desde el lado de la gluma superior; **E.** Antecio superior visto desde el lado de la lema superior; **F.** Antecio superior visto desde el lado de la pálea superior (todo de *S. Læggaard & C. Mayorga 17581*, COL).

Anexo 16S. Material adicional examinado de *Axonopus aureus* P. Beauv.

Figura 37S. *Axonopus chrysoblepharis* (Lag.) Chase. **A.** Hábito; **B.** Inflorescencia; **C.** Porción de un racimo (vistas ventral y dorsal; nótense el ancho del raquis en la vista ventral); **D.** Espiguilla vista desde el lado de la gluma superior; **E.** Antecio superior visto desde el lado de la lema superior; **F.** Antecio superior visto desde el lado de la pálea superior (todo de *M. Lindig 1078*, COL).

Anexo 17S. Material adicional examinado de *Axonopus chrysoblepharis* (Lag.) Chase.

Figura 38S. *Axonopus orinocensis* Gir.-Cañas. **A.** Hábito; **B.** Porción de un racimo; **C.** Espiguilla vista desde el lado de la

gluma superior; **D.** Antecio superior visto desde el lado de la lema superior; **E.** Antecio superior visto desde el lado de la pálea superior (todo de *J. Blydenstein & C. Saravia 1098*, COL).

Anexo 18S. Material adicional examinado de *Axonopus orinocensis* Gir.-Cañas.

Anexo 19S. Taxones excluidos del tratamiento taxonómico

Anexo 20S. Lista de nombres vernáculos e indígenas y su asignación taxonómica

Anexo 21S. Lista de los binomios aceptados y los sinónimos

Agradecimientos

Al Instituto de Ciencias Naturales y a la Universidad Nacional de Colombia, por las facilidades que me brindó para la preparación de este trabajo. A todo el personal científico y técnico de los diferentes herbarios, por su valioso apoyo durante la visita a sus instalaciones o por el préstamo de colecciones. A la Red Latinoamericana de Botánica RLB (Santiago, Chile), por la financiación inicial de la investigación del género *Axonopus* (beca de perfeccionamiento 96-P4) y por la financiación del viaje al herbario MEXU (México D. F.). Al Jardín Botánico de Nueva York (EE.UU.), por financiar el viaje y la estadía en la ciudad de Nueva York. A la Fundación para la Promoción de la Investigación y la Tecnología (Banco de la República, Colombia), por financiar dos viajes y las estadías en los EE.UU. Al Herbario Nacional de los Estados Unidos de América (US) (Washington D.C., EE.UU.), a los herbarios del Jardín Botánico Rancho Santa Ana (RSA) (Claremont, California, EE.UU.), al Jardín Botánico de Missouri (MO) (St. Louis, Missouri, EE.UU.) y al Instituto de Botánica Darwinion (SI) (Buenos Aires, Argentina), por las facilidades económicas brindadas para las visitas a sus instalaciones. La Universidad Nacional de Colombia financió la visita al herbario INPA (Manaos, Brasil). A la Asociación Colombiana de Herbarios (ACH), por la financiación total de varios viajes a diferentes herbarios colombianos. A los doctores F. O. Zuloaga (SI), O. Morrone (SI), P. M. Peterson (US), R. Sorong (US), S. Lægaard (AAU) y J. F. Veldkamp (L), por su valiosa colaboración, por la información brindada y por sus enriquecedores comentarios. Al Prof. Gaspar Morcote (COL), por su valiosa ayuda en la obtención de los fitolitos. Al Dr. Dairon Cárdenas (director-curador del Herbario COAH), por el obsequio de valiosa bibliografía y por todas las facilidades brindadas para estudiar las colecciones de COAH. Al Lic. Juan Camilo Ospina González (SI), por el obsequio de valiosa bibliografía y por la consecución de variado material biológico. A Valeria Cadena Morgante (COL), Marcela Morales (COL), Juan Carlos de las Casas (COL), Juan Carlos Pinzón (COL) y Carlos Bernal (COL), por la elaboración de la mayoría de las ilustraciones. Por gentileza de los doctores Christine Niezgodá y Throsten Lumbsch, la revista *Fieldiana Botany* del *Field Museum of Natural History of Chicago* (EE.UU.) autorizó el uso de las ilustraciones de numerosas especies, las cuales

aparecieron publicadas en el número 4 (Nueva Serie) del año 1980, correspondientes a la *Flora Costaricensis* (familia 15: Gramineae), cuyo autor es R. W. Pohl. *The Missouri Botanical Garden Press* (St. Louis, EE.UU.) autorizó, por intermedio de las doctoras Allison Brock y Kay Yatskievych, el empleo de todas las imágenes de Poaceae aparecidas en el volumen 8 de *Flora of the Venezuelan Guayana*, así como las ilustraciones de *Axonopus* y *Ophiochloa* aparecidas en *Ann. Missouri Bot. Gard.* 93: 592-633 (2006) y en *Novon* 3: 360-366 (1993), respectivamente. Asimismo, *The Botanical Society of America* y su revista *American Journal of Botany*, por medio de la Dra. Amy McPherson, me permitieron usar las figuras del artículo “Zanotti, C. A., R. Pozner & O. Morrone. 2010. Understanding spikelet orientation in Paniceae (Poaceae). *Amer. J. Bot.* 97 (5): 717-729”. La presente monografía es una contribución derivada del proyecto “Estudios morfológicos, anatómicos y taxonómicos en gramíneas neotropicales (Fase II)”, de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá D. C. Quiero agradecer muy especialmente a Bibiana Dimaté, Carolina Acosta y a todos los miembros del Comité Editorial de la Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, por su permanente colaboración y valiosa gestión. A los evaluadores anónimos por sus acertados comentarios, sugerencias y correcciones.

Bibliografía

- Agababian, M., D. Agosti, M. H. Alford, A. Crespo, J. V. Crisci, L. J. Dorr, Z. Ferencová, D. Frodin, D. V. Geltman, N. Kilian, H. P. Linder, L. G. Lohmann, C. Oberprieler, L. Penev, G. F. Smith, W. Thomas, M. Tulig, N. Turland & X.-C. Zhang.** 2013. The future of Botanical Monography: Report from an international workshop, 12-16 March 2012, Smolenice, Slovak Republic. *Taxon* 62: 4-20.
- Aliscioni, S. S.** 2002. Contribución a la filogenia del género *Paspalum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 89: 504-523.
- Aliscioni, S. S., L. M. Giussani, F. O. Zuloaga & E. A. Kellogg.** 2003. A molecular phylogeny of *Panicum* (Poaceae: Paniceae): Tests of monophyly and phylogenetic placement within the Panicoideae. *Amer. J. Bot.* 90: 796-821.
- Anton, A. M.** 1982. *Las especies de Axonopus sección Axonopus: sinopsis morfológica y taxonómica*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba (Argentina) (inérita).

- Anton, A. M.** 1986. Contribución al conocimiento de la anatomía foliar del género *Axonopus* (Poaceae). *Darwiniana* **27**: 157-168.
- Anton, A. M. & M. Astegiano.** 1973. Notas sobre la morfología floral de gramíneas. *Kurtziana* **7**: 49-53.
- Assis, L. C. S.** 2009. Coherence, correspondence, and the renaissance of morphology in phylogenetic systematics. *Cladistics* **25**: 528-544.
- Black, G. A.** 1963. Grasses of the genus *Axonopus* (a taxonomic treatment). *Advancing Frontiers Pl. Sci.* **5**: 1-186.
- Bridson, D. & L. Forman** (eds.). 1992. *The herbarium handbook*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Brummitt, R. K. & C. E. Powell.** 1992. *Authors of plant names*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Cámara-Hernández, J. & G. H. Rúa.** 1991. The synflorescence of Poaceae. *Beitr. Biol. Pflanzen* **66**: 297-311.
- Campbell, C., J. Quinn, G. Cheplick & T. Bell.** 1983. Cleistogamy in grasses. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **14**: 411-441.
- Chase, A.** 1906. Notes on genera of Paniceae, I. *Proc. Biol. Soc. Wash.* **19**: 183-192.
- Chase, A.** 1911. Notes on genera of Paniceae, IV. *Proc. Biol. Soc. Wash.* **24**: 103-160.
- Cialdella, A. M., O. Morrone & F. O. Zuloaga.** 2006. Revisión de las especies de *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae), serie *Suffulti*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **93**: 592-633.
- Cialdella, A. M. & A. S. Vega.** 1996. Estudios sobre la variación estructural de las espiguillas en géneros de la tribu Paniceae (Poaceae). *Darwiniana* **34**: 173-182.
- Clayton, W. D. & S. A. Renvoize.** 1999. *Genera Graminum: Grasses of the World*. Kew Bull., Additional series **13**: 1-389. Royal Botanic Gardens, Kew, 3^{era} edición.
- Clifford, H.** 1987. Spikelet and floral morphology. En: T. Soderstrom, K. Hilu, C. Campbell & M. Barkworth (eds.), *Grass systematics and evolution*: 21-30. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.
- Cocucci, A. E.** 1980. Precisiones sobre la terminología sexológica aplicada a angiospermas. *Bol. Soc. Argent. Bot.* **19**: 75-81.
- Cocucci, A. E. & A. M. Anton.** 1988. The grass flower: Suggestions on its origin and evolution. *Flora* **181**: 353-362.
- Connor, H.** 1979. Breeding systems in the grasses. *New Zealand J. Bot.* **17**: 547-574.
- Connor, H.** 1981. Evolution of reproductive systems in the Gramineae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **68**: 48-74.
- Connor, H.** 1987. Reproductive biology in the grasses. En: T. Soderstrom, K. Hilu, C. Campbell & M. Barkworth (eds.), *Grass systematics and evolution*: 117-132. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.
- Crins, W.** 1991. The genera of Paniceae (Gramineae: Panicoideae) in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor., suppl. ser.* **1**: 171-312.
- Crisci, J.** 1994. La especie: realidad y conceptos. En: J. Llorente Bousquets & I. Luna (compiladores), *Taxonomía biológica*: 53-64. Universidad Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica, México D. F.
- Davidse, G.** 1978. A systematic study of the genus *Lasiacis* (Gramineae: Paniceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* **65**: 1133-1254.
- Davidse, G.** 2004. *Axonopus* P. Beauv. *Fl. Venezuelan Guayana* **8**: 45-62.
- Dedecca, D. M.** 1956. As espécies brasileiras do gênero *Axonopus* (Gramineae). *Bragantia* **15**: 251-296.
- do Carmo Bastos, M.** 1991. A flora rupestre da serra de Carajás (Gramineae). II. Gênero *Axonopus* P. Beauv. *Bol. Mus. Para. Emilio Goeldi, sér. Bot.* **7**: 473-483.
- Döll, J. C.** 1877. Gramineae I. Paniceae. *Fl. Bras.* **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**: 641-671.
- Erra, G.** 2010. Asignación sistemática y paleocomunidades inferidas a partir del estudio fitolítico de sedimentos cuaternarios de Entre Ríos, Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* **45**: 309-319.
- Filgueiras, T. S.** 1995. *Flora dos estados de Goiás e Tocantins*, vol. **17**: Gramineae (Poaceae). Coleção Rizzo, Goiânia.
- Filgueiras, T. S.** 2010. *Axonopus*. En: R. Campostrini Forzza & P. Leitman (coordinadoras), *Catálogo de Plantas e Fungos do Brasil* **2**: 1470-1472. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Filgueiras, T. S., G. Davidse & F. Zuloaga.** 1993. *Ophiochloa*, a new endemic serpentine grass genus (Poaceae: Paniceae) from the Brazilian Cerrado vegetation. *Novon* **3**: 360-366.
- Flüggé, J.** 1810. *Graminum monographiae. Pars I.* Paspalus. Reimaria. Impensis F. Perthes et J. H. Besser, Hamburgo.
- García Barriga, H.** 1992. *Flora medicinal de Colombia. Botánica médica*. Tomo primero. Tercer Mundo Editores, Bogotá D. C., 2^a edición.
- García Santos, C. A.** 2007. *Revisão de Axonopus serie Suffulti G. A. Black (Poaceae: Paniceae) para o Brasil*. Tesis de Doctorado, Departamento de Botânica, Instituto de Biociências, Universidad de São Paulo, São Paulo.
- Garofalo, B. M.** 1988. *Systematics of the genus Axonopus section Cabrera (Gramineae: Paniceae)*. Thesis Master of Science, Iowa State University, Ames (inérita).
- Giraldo-Cañas, D.** 2000a. Estudios sobre la variación estructural de las sinflorescencias del género *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae): tipología y tendencias evolutivas. *Darwiniana* **38**: 209-218.
- Giraldo-Cañas, D.** 2000b. Una nueva sección del género *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.* **24** (91): 183-191.

- Giraldo-Cañas, D.** 2001. Sinopsis de la sección *Cabrera* del género neotropical *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.* **25** (95): 207-223.
- Giraldo-Cañas, D.** 2002. Las especies de la sect. *Lappagopsis* del género neotropical *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.* **26** (98): 13-23.
- Giraldo-Cañas, D.** 2004. Características micromorfológicas y anatómicas de la espiguilla y el antecio superior del género *Digitaria* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Caldasia* **26**: 1-35.
- Giraldo-Cañas, D.** 2005. Las especies colombianas del género *Digitaria* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Caldasia* **27**: 25-87.
- Giraldo-Cañas, D.** 2007. Análisis filogenético del género neotropical *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) con base en caracteres morfológicos y anatómicos. *Biodiversidad* **26**: 9-27.
- Giraldo-Cañas, D.** 2008a. Revisión del género *Axonopus* (Poaceae: Paniceae): Primer registro del género en Europa y novedades taxonómicas. *Caldasia* **30**: 301-314.
- Giraldo-Cañas, D.** 2008b. Sistemática del género *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) y revisión de las especies de la serie *Barbigeri*. Serie Biblioteca José Jerónimo Triana **17**: 1-211. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C.
- Giraldo-Cañas, D.** 2010. Novedades taxonómicas en *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae) para Brasil. *Rodriguésia* **61**: 137-142.
- Giraldo-Cañas, D.** 2011a. Catálogo de la familia Poaceae en Colombia. *Darwiniana* **49**: 139-247.
- Giraldo-Cañas, D.** 2011b. Una nueva especie de *Arthropogon* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) y primer registro del género en Colombia. *Caldasia* **33**: 397-412.
- Giraldo-Cañas, D.** 2012a. Las especies del género *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paspaleae) en Brasil. *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.*: **36** (140): 317-364.
- Giraldo-Cañas, D.** 2012b. Las especies del género *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paspaleae) en México. *Caldasia* **34**: 325-346.
- Giraldo-Cañas, D.** 2012c. Primer registro de *Chrysopogon aciculatus* (Poaceae: Panicoideae: Andropogoneae) en Sudamérica. *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.* **36** (138): 5-14.
- Giraldo-Cañas, D.** 2013a. *Las gramíneas en Colombia. Riqueza, distribución, endemismo, invasión, migración, usos y taxonomías populares*. Biblioteca José Jerónimo Triana **26**: 1-382. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C.
- Giraldo-Cañas, D.** 2013b. Las especies del género *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paspaleae) en Venezuela. *Pittieria* **37**: 53-114.
- Giraldo-Cañas, D. & P. M. Peterson.** 2009a. Revisión de las especies del género *Sporobolus* (Poaceae: Chloridoideae: Sporobolinae) del noroeste de Sudamérica: Perú, Ecuador, Colombia y Venezuela. *Caldasia* **31**: 41-76.
- Giraldo-Cañas, D. & P. M. Peterson.** 2009b. El género *Muhlenbergia* (Poaceae: Chloridoideae: Cynodonteae: Muhlenbergiinae) en Colombia. *Caldasia* **31**: 269-302.
- Giraldo-Cañas, D., P. M. Peterson & I. Sánchez Vega.** 2012. *The genus Eragrostis (Poaceae: Chloridoideae) in northwestern South America (Colombia, Ecuador, and Peru): Morphological and taxonomic studies*. Biblioteca José Jerónimo Triana **24**: 1-195. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C.
- Giulietti, A. M., M. G. L. Wanderley, H. Longhi-Wagner, J. R. Pirani & L. Parra.** 1996. Estudos em "sempre-vivas": taxonomia com ênfase nas espécies de Minas Gerais, Brasil. *Acta Bot. Brasileira* **10**: 329-377.
- Giussani, L. M., J. H. Cota-Sánchez, F. O. Zuloaga & E. A. Kellogg.** 2001. A molecular phylogeny of the grass subfamily Panicoideae (Poaceae) shows multiple origins of C₄ photosynthesis. *Amer. J. Bot.* **88**: 1993-2012.
- Giussani, L. M., F. O. Zuloaga, C. L. Quarín, J. H. Cota-Sánchez, K. Ubayasena & O. Morrone.** 2009. Phylogenetic relationships in the genus *Paspalum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae): An assessment of the Quadrifaria and Virgata informal groups. *Syst. Bot.* **34**: 32-43.
- Gómez-Martínez, R. & A. Culham.** 2000. Phylogeny of the subfamily Panicoideae with emphasis on the tribe Paniceae: Evidence from the trnL-F cpDNA region. En: S. Jacobs & J. Everett (eds.), *Grasses: Systematics and evolution*: 136-140. CSIRO, Melbourne.
- Gould, F. W. & R. B. Shaw.** 1992. *Gramíneas. Clasificación Sistemática*. AGT Ed., S.A., México D. F.
- Hackel, E.** 1887. Gramineae. En: A. Engler & K. Prantl (eds.), *Die natürlichen Pflanzenfam.* **2**: 1-97.
- Hackel, E.** 1890. *The true grasses*. Henry Holt & Company, Nueva York.
- Henrard, J. T.** 1942. Some new species of *Axonopus* (Gramineae). *Blumea* **5**: 274-279.
- Hernández Camacho, J., A. Hurtado Guerra, R. Ortiz Quijano & T. Walschburger.** 1992. Unidades biogeográficas de Colombia. *Acta Zool. Mexic. s.n. (edición especial)*: 105-151.
- Hitchcock, A. S.** 1908. Types of American grasses: A study of the American species of grasses described by Linnaeus, Gronovius, Sloan, Swartz and Michaux. *Contr. U.S. Natl. Herb.* **12**: 11-158.
- Holmgren, P., N. Holmgren & L. Barnett.** 1990. *Index Herbariorum. Part I: The Herbaria of the World*. The New York Botanical Garden, Nueva York.
- Hsu, C.** 1965. The classification of *Panicum* (Gramineae) and its allies, with special reference to the characters of lodicule, style-base and lemma. *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, sec. III*, **9**: 43-150.

- Johnston, I. M.** 1941. *Preparación de ejemplares botánicos para herbario*. Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán.
- Judziewicz, E. J.** 1990. Family 187. Poaceae (Gramineae). A. Gorts-van Rijn (ed.), *Flora of the Guianas, Series A, Phanerogams* 8: 1-727. Koeltz Scientific Books, Königstein.
- Kellogg, E. A. & C. Campbell.** 1987. Phylogenetic analyses of the Gramineae. En: T. Soderstrom, K. Hilu, C. Campbell & M. Barkworth (eds.), *Grass systematics and evolution*: 310-322. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.
- 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, Paris.
- López, A. & O. Morrone.** 2012. Phylogenetic studies in *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae) and related genera: Morphology and molecular (nuclear and plastid) combined analyses. *Syst. Bot.* 37: 671-676.
- Lot, A. & F. Chiang** (compiladores). 1986. *Manual de herbario. Administración y manejo de colecciones, técnicas de recolección y preparación de ejemplares botánicos*. Consejo Nacional de la Flora de México, México D. F.
- Luces, Z.** 1942. *Géneros de las gramíneas venezolanas*. Boletín Técnico No. 4, Ministerio de Agricultura y Cría, Tipografía Garrido, Caracas.
- Luces de Febres, Z.** 1963. *Las gramíneas del Distrito Federal*. Instituto Botánico, Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas.
- Machado de Campos, S. & M. Salgado Labouriau.** 1962. Pollen grains of plants of the "Cerrado". III. Grasses. *Ann. Acad. Brasileira Ci.* 34: 101-110.
- Madella, M., A. Alexandre & T. Ball.** 2005. International code for phytolith nomenclature 1.0. *Annals of Botany* 96: 253-260.
- Martínez-Laborde, J. B., F. Chiang & R. Kiesling.** 2002. Presentación a la edición en español. Págs. ix-xiv. En: R. Kiesling (ed.), *Código Internacional de Nomenclatura Botánica (Código de Saint Louis)*. Edición en español, Instituto de Botánica Darwinion-Missouri Botanical Garden, Buenos Aires.
- Mayo, S. J., R. Allkin, W. Baker, V. Blagoderov, I. Brake, B. Clark, R. Govaerts, C. Godfray, A. Haigh, R. Hand, K. Harman, M. Jackson, N. Kilian, D. W. Kirkup, I. Kitching, S. Knapp, G. P. Lewis, P. Malcolm, E. von Raab-Straube, D. M. Roberts, M. Scoble, D. A. Simpson, C. Smith, V. Smith, S. Villalba, L. Walley & P. Wilkin.** 2008. Alpha E-Taxonomy: Responses from the systematics community to the biodiversity crisis. *Kew Bull.* 63: 1-16.
- McClure, F. & T. Soderstrom.** 1972. The agrostological term Anthecium. *Taxon* 21: 153-154.
- McNeely, J. A., K. R. Miller, W. V. Reid, R. A. Mittermeier & T. B. Werner.** 1990. *Conserving the world's biological diversity*. IUCN-WWF, Gland.
- Mez, C.** 1917a. Generis *Paspali* species novae. XIII. *Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* 15: 60-76.
- Mez, C.** 1917b. Generis *Paspali* species novae. VIII. *Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* 15: 27-32.
- Mez, C.** 1921. Neue gramineen. *Bot. Jahrb. Syst.* 56 (Beibl. 125): 1-12.
- Morrone, O., L. Aagese, M. A. Scataglini, D. L. Salariao, S. S. Denham, M. A. Chemisquy, S. M. Sede, L. M. Giussani, E. A. Kellogg & F. O. Zuloaga.** 2012. Phylogeny of the Paniceae (Poaceae: Panicoideae): Integrating plastid DNA sequences and morphology into a new classification. *Cladistics* 28: 333-356.
- Morrone, O., T. Filgueiras, F. O. Zuloaga & J. Dubcovsky.** 1993. Revision of *Anthaenantiopsis* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Syst. Bot.* 18: 434-453.
- Morrone, O., M. A. Scataglini & F. O. Zuloaga.** 2007. *Cyphonanthus*, a new genus segregated from *Panicum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) based on morphological, anatomical and molecular data. *Taxon* 56: 521-532.
- Morrone, O., A. S. Vega & F. O. Zuloaga.** 1996. Revisión de las especies del género *Paspalum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae), grupo *Dissecta* (s. str.). *Candollea* 51: 103-138.
- Morrone, O. & F. O. Zuloaga.** 1989. Sobre la posición sistemática de *Brachiaria glabrinodis* (Poaceae: Paniceae). *Darwiniana* 29: 261-268.
- Morrone, O. & F. O. Zuloaga.** 1991. Estudios morfológicos en el subgénero *Dichantherium* de *Panicum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae), con especial referencia a *Panicum sabulorum*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 78: 915-927.
- Nash, G. V.** 1912. Poales. Poaceae (pars). *N. Amer. Fl.* 17: 99-196.
- Nees ab Esenbeck, C. G.** 1829. *Agrostologia brasiliensis*. En: C. F. P. Martius (ed.), *Fl. Bras. Enum. Pl.* 2 (1): 1-608.
- Nicora, E. G. & Z. E. Rúgolo de Agrasar.** 1987. *Los géneros de gramíneas de América austral*. Ed. Hemisferio Sur, Buenos Aires.
- Nicora, E. G. & Z. E. Rúgolo de Agrasar.** 1998. Tipos de Gramineae conservados en el herbario Gaspar Xuárez, Buenos Aires (BAA) procedentes de Berlín (B). *Darwiniana* 36: 163-199.
- Palacios, R.** 1968. Variaciones en la estructura de las espiguillas en algunas especies argentinas de *Panicum*. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 12: 38-43.
- Palmer, M. W., G. L. Wade & P. Neal.** 1995. Standards for the writing of floras. *BioScience* 45: 339-345.
- Pérez-Arbeláez, E.** 1996. *Plantas útiles de Colombia*. 5ª ed., Fondo FEN Colombia, Bogotá D. C.
- Peterson, P. M. & D. Giraldo-Cañas.** 2011. Las especies de *Muhlenbergia* (Poaceae: Chloridoideae) de Argentina. *Caldasia* 33: 21-54.

- Peterson, P. M. & D. Giraldo-Cañas.** 2012. *Eragrostis*. En: F. O. Zuloaga, Z. E. Rúgolo & A. M. Anton (eds.), Flora Argentina. Flora Vascular de la República Argentina, Volumen 3 - Tomo 1: 178-203, Monocotyledoneae-Poaceae: Aristidoideae a Pharoideae. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria INTA – IMBIV CONICET – Instituto de Botánica Darwinion IBODA, Córdoba (Argentina).
- Pinto-Escobar, P.** 1963. Catálogo de los géneros de las gramíneas de Colombia. Revista Acad. Colomb. Ci. Exact. **45**: 95-117.
- Pinto-Escobar, P.** 2002. Las gramíneas en Colombia. Revista Acad. Colomb. Ci. Exact. **98**: 59-68.
- Pinto-Nolla, J.** 1997. Notas sobre la tribu Paniceae R. Br. (Gramineae) y clave para sus géneros en Colombia. Revista Acad. Colomb. Ci. Exact. **80**: 217-223.
- Pohl, R. W.** 1980. Family 15. Gramineae. Flora Costaricensis. Fieldiana, Bot. (New Series) **4**: 1-608.
- Pohl, R. W. & G. Davidse.** 1994. *Axonopus* P. Beauv. Fl. Mesoamericana **6**: 356-359.
- Prance, G. T.** 1985. Monographing in the 1980s. Aliso **11**: 231-242.
- Quattrocchi, U.** 2006. *CRC World dictionary of grasses. Common names, scientific names, eponyms, synonyms, and etymology*. Vol. I. CRC Press - Taylor & Francis Group, Boca Ratón (Florida, EE. UU.).
- Raddi, G.** 1823. *Paspalus*. Agrostogr. Bras. **3**: 23-30.
- Rangel-Ch., J. O.** 2006. La biodiversidad de Colombia. Palimpsesto **5**: 292-304.
- Renvoize, S. A.** 1988. *Hatschbach's Paraná grasses*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Romero Buján, M. I.** 2008. *Catálogo da flora de Galicia*. Instituto de Biodiversidade Agraria e Desenvolvimento Rural IBADER, Lugo.
- Rua, G. H.** 1993. The synflorescence of *Paspalidium rarum* (Poaceae) and an alternative hypothesis about the evolution of some poaceous inflorescences. Austral. Syst. Bot. **6**: 261-267.
- Rua, G. H., R. C. Oliveira & J. F. M. Valls.** 2006. *Ophiochloa bryoides* (Poaceae, Paniceae), a new grass species from Central Brazil. Syst. Bot. **31**: 493-496.
- Salariato, D. L., F. O. Zuloaga & O. Morrone.** 2011. Contribución al conocimiento de las especies del género *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae) para Sudamérica austral. Ann. Missouri Bot. Gard. **98**: 228-271.
- Sánchez-Ken, J. G., L. G. Clark, E. A. Kellogg & E. E. Kay.** 2007. Reinstatement and emendation of subfamily Micrairoideae (Poaceae). Syst. Bot. **32**: 71-80.
- Scholz, H.** 1977. Notizen zu einigen *Axonopus*-Arten (Gramineae-Paniceae) nach Berliner Typenmaterial. Willdenowia **8**: 93-99.
- Schönenberger, J. & M. von Balthazar.** 2012. Modern plant morphological studies. Bot. J. Linnean Soc. **169**: 565-568.
- Sede, S. M., O. Morrone, L. M. Giussani & F. O. Zuloaga.** 2008. Phylogenetic studies in the Paniceae (Poaceae): a realignment of section *Lorea* of *Panicum*. Syst. Bot. **33**: 284-300.
- Sede, S. M., O. Morrone, S. S. Aliscioni, L. M. Giussani & F. O. Zuloaga.** 2009. *Oncorachis* and *Sclerochlamys*, two new segregated genera from *Streptostachys* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae): a revision based on molecular, morphological and anatomical characters. Taxon **58**: 365-374.
- Sousa da Rocha, A. & R. Secco.** 2004. Contribuição à taxonomia de *Axonopus* P. Beauv. (Poaceae) no Estado do Pará, Brasil. Acta Bot. Bras. **18**: 295-304.
- Sousa Silva, C.** 1990. Botanical resources from Neotropical savannas. En: G. Sarmiento (compilador), *Las sabanas americanas: aspecto de su biogeografía, ecología y utilización*: 126-140. Centro de Investigaciones Ecológicas de los Andes Tropicales, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida.
- Souza-Chies, T. T., L. Essi, G. H. Rua, J. F. M. Valls & R. B. Miz.** 2006. A preliminary approach to the phylogeny of the genus *Paspalum* (Poaceae). Genetica **126**: 15-32.
- Steudel, E. G.** 1853-1855. Synopsis Plantarum Graminearum. En: E. G. Steudel (ed.), Synopsis Plantarum Glumacearum **1**: 1-475.
- Stuessy, T. F.** 1975. The importance of revisionary studies in plant systematics. Sida **6**: 104-113.
- Stuessy, T. F.** 1993. The role of creative monography in the biodiversity crisis. Taxon **42**: 313-321.
- Stuessy, T. F. & H. W. Lack.** 2011. The future of botanical monography. Págs. 205-216. En: T. F. Stuessy & H. W. Lack (eds.), *Monographic plant systematics: Fundamental assessment of plant biodiversity*. Regnum Vegetabile 153. Gantner, Ruggell.
- Swallen, J. R.** 1935. *Centrochloa*, a new genus of grasses from Brazil. J. Wash. Acad. Sci. **25**: 190-193.
- Thomas, W. W.** 2005. Flora Neotropica-monographs as inventories. Acta Univ. Upsal. Symb. Bot. Upsal. **33**: 187-192.
- Thomas, W. W., R. C. Forzza, F. A. Michelangeli, A. M. Giulletti & P. M. Leitman.** 2012. Large-scale monographs and floras: the sum of local floristic research. Plant Ecology & Diversity **5**: 217-223.
- Thomas, W. W. & B. M. Thiers.** 2011. From manuscript to the public: Modes of monographic publication. Págs. 193-204. En: T. F. Stuessy & H. W. Lack (eds.), *Monographic plant systematics: Fundamental assessment of plant biodiversity*. Regnum Vegetabile 153. Gantner, Ruggell.
- Trinius, C. B.** 1820. *Fundamenta Agrostographiae*. J. G. Heubner, Viena.
- Trinius, C. B.** 1826. *De Graminibus Paniceis: Disertatio botanica altera*. Impensis Academiae Imperialis Scientiarum, Petropolis (San Petersburgo).

- Trinius, C. B.** 1828. *Species Graminum. Iconibus et descriptionibus illustravit*. Vol. 1. Impensis Academiae Imperialis Scientiarum, Petropolis (San Petersburgo).
- Trinius, C. B.** 1834. Panicearum genera retractavit speciebusque compluribus illustravit. Mem. Acad. Imp. Sci. Saint-Peterbourg, Ser. 6, Sci. Math., Seconde Pt. Sci. Nat. **3**, 1 (2-3): 90-355.
- Uribe Meléndez, J.** 2008. Monografía de *Frullania* subgénero *Meteoriopsis* (Frullaniaceae, Marchantiophyta). *Caldasia* **30**: 49-94.
- Vega, A. S.** 1996. Biología reproductiva de *Panicum spathelosum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Darwiniana* **34**: 199-211.
- Vogt, L., T. Bartolomaeus & G. Giribet.** 2010. The linguistic problem of morphology: Structure versus homology and the standardization of morphological data. *Cladistics* **26**: 301-325.
- Watson, L. & M. J. Dallwitz.** 1992 (onwards). *The grass genera of the world: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval; including synonyms, morphology, anatomy, physiology, phytochemistry, cytology, classification, pathogens, world and local distribution, and references*. Versión: 18 de diciembre de 2012. <http://delta-intkey.com>
- Webster, R. D.** 1988. Genera of the North American Paniceae (Poaceae: Panicoideae). *Syst. Bot.* **13**: 576-609.
- Webster, R. D.** 1992. Character significance and generic similarities in the Paniceae (Poaceae: Panicoideae). *Sida* **15**: 185-213.
- Wood, J.R.I. & Scotland, R.** 2012. Foundation Monographs, a new initiative from Oxford Plant Sciences. *Oxford Pl. Syst.* **18**: 5-6.
- Zanotti, C. A., R. Pozner & O. Morrone.** 2010. Understanding spikelet orientation in Paniceae (Poaceae). *Amer. J. Bot.* **97**: 717-729.
- 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**: 151-172.
- Zuloaga, F. O.** 1987. Systematics of New World species of *Panicum* (Poaceae: Paniceae). En: T. Soderstrom, K. Hilu, C. Campbell & M. Barkworth (eds.), *Grass systematics and evolution*: 287-306. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.
- Zuloaga, F. O., J. Dubcovsky & A. Sáenz.** 1987. Estudio exomorfológico e histofoliar de las especies americanas del género *Acroceras* (Poaceae: Paniceae). *Darwiniana* **28**: 191-217.
- Zuloaga, F. O., R. Ellis & O. Morrone.** 1992. A revision of *Panicum* subgenus *Phanopyrum* section *Laxa* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* **79**: 770-818.
- Zuloaga, F. O., L. M. Giussani & O. Morrone.** 2007. *Hopia*, a new monotypic genus segregated from *Panicum* (Poaceae). *Taxon* **56**: 145-156.
- Zuloaga, F. O., O. Morrone, G. Davidse, T. S. Filgueiras, P. M. Peterson, R. J. Soreng & E. J. Judziewicz.** 2003. Catalogue of New World grasses (Poaceae): III. Subfamilies Panicoideae, Aristoideae, Arundinoideae, and Danthonioideae. *Contr. U.S. Natl. Herb.* **46**: 1-662.
- Zuloaga, F. O., O. Morrone & L. Giussani.** 2000. A cladistic analysis of the Paniceae: A preliminary approach. En: S. Jacobs & J. Everett (eds.), *Grasses: Systematics and evolution*: 123-135. CSIRO, Melbourne.
- Zuloaga, F. O., O. Morrone, S. Nozawa & M. Ramia.** 2008. Poaceae. En: O. Hokche, P. E. Berry & O. Huber (eds.), *Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela*: 789-818. Fundación Instituto Botánico de Venezuela "Dr. Tobías Lasser", Caracas.
- Zuloaga, F. O., O. Morrone, Z. E. Rúgolo de Agrasar, A. M. Anton, M. O. Arriaga & A. M. Cialdella.** 1994. Gramineae V. Fl. Paraguay **23**: 1-327.
- Zuloaga, F. O., A. Sáenz & O. Morrone.** 1986. El género *Panicum* (Poaceae: Paniceae) sect. *Cordovensia*. *Darwiniana* **27**: 403-429.
- Zuloaga, F. O., M. A. Scataglini & O. Morrone.** 2010. A phylogenetic evaluation of *Panicum* sects. *Agrostoidea*, *Megista*, *Prionitia* and *Tenera* (Panicoideae, Poaceae): Two new genera, *Stepostachys* and *Sorengia*. *Taxon* **59**: 1535-1546.
- Zuloaga, F. O. & T. Sendulsky.** 1988. A revision of *Panicum* subgenus *Phanopyrum* section *Stolonifera* (Poaceae: Paniceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* **75**: 420-455.
- Zuloaga, F. O. & T. Soderstrom.** 1985. Classification of the outline species of New World *Panicum* (Poaceae: Paniceae). *Smithsonian Contr. Bot.* **59**: 1-63.

Tráfico de partes e individuos del oso andino *Tremarctos ornatus* en el Perú

Judith Figueroa

Grupo de Investigación de Zoología de Vertebrados, Universidad de Alicante, España
Asociación para la Investigación y Conservación de la Biodiversidad (AICB), Lima, Perú

Resumen

Entre el 2002 y el 2007 se registró la venta de partes y productos derivados del oso andino *Tremarctos ornatus* en 27 de los 45 mercados, ubicados en 14 de las 24 regiones visitadas en el Perú. Las regiones que presentaron mayor volumen de ventas de partes fueron Lambayeque (32,7 %), Piura (17,3 %), San Martín (13,5 %), Cajamarca (11,5 %) y Amazonas (5,8 %). Los principales productos a la venta fueron la llamada “frotación de oso” (grasa de oso mezclada con hierbas) (38,4 %), la grasa (17,4 %), las patas (14 %), la piel (10,5 %) y los huesos (8,1 %). Las partes procedían principalmente de osos cazados en Amazonas (27,6 %), Lambayeque (20,7 %) y San Martín (13,8 %). La venta de partes de oso se hace localmente para usos curativos, mágicos, afrodisíacos y alimenticios, aunque también se registró la venta de vesícula biliar a personas de origen asiático en Amazonas y Cusco; en esta última región, el valor de este producto fue de US\$ 580. Se registró, igualmente, la venta de oseznos a precios entre US\$ 29 y 1.000, dependiendo del lugar de la venta.

Palabras clave: CITES, fauna silvestre, oso andino, Perú, tráfico, *Tremarctos ornatus*.

Traffic of parts and individuals of Andean bear *Tremarctos ornatus* in Perú

Abstract

Between 2002 and 2007, the sale of parts and derivatives of the Andean bear *Tremarctos ornatus* was registered in 27 of the 45 markets located in 14 of 24 regions visited in Peru. The regions with the highest sales of bear parts were Lambayeque (32.7%), Piura (17.3%), San Martín (13.5%), Cajamarca (11.5 %) and Amazonas (5.8 %). The main products on sale were bear fat cream (38.4%), fat (17.4 %), paws (14 %), leather (10.5 %) and bones (8.1 %). The parts came mainly from bears hunted in Amazonas (27.6 %), Lambayeque (20.7 %) and San Martín (13.8 %). Bear parts are sold locally mainly for magical and curative uses, although they are also offered as aphrodisiac or food. However, the sale of gallbladder to Asians was registered in Amazonas and Cusco, location where the price was US\$ 580. Bear cubs prices fluctuated between US\$ 29 and 1,000, depending on the area.

Key words: Andean bear, CITES, Perú, traffic, wildlife, *Tremarctos ornatus*.

Introducción

El tráfico ilegal de vida silvestre es una de las actividades criminales más lucrativas del mundo, tanto que ocupa el quinto lugar entre estas y solo lo supera el tráfico de drogas, el de personas, el de petróleo y la falsificación, con ingresos entre US\$ 7 y 10 mil millones al año (IFAW, 2013). El Perú cuenta con 11 ecorregiones conformadas por 84 zonas de vida de las 117 reconocidas en el mundo y con 28 de los 32 tipos de clima, lo que determina su gran biodiversidad. Hasta el momento, se han identificado 508 especies de mamíferos, 1.835 de aves, 421 de reptiles, 538 de anfibios y 1.064 de peces de aguas continentales, ubicando al Perú como el tercer país con mayor diversidad de especies animales en América y el quinto en el mundo (Villena

Arboccó, 2013). Además, el país cuenta con más de 4.400 especies de plantas nativas con propiedades conocidas y 128 especies nativas domesticadas, ocupando el primer lugar en el mundo en estas categorías. En su territorio también hay 4.000 especies de orquídeas y 600 especies forestales y concentra 7,8 % de las plantas cultivables y 10 % de las especies de flora del planeta. Asimismo, ocupa el noveno lugar en endemismo de flora y fauna silvestre (MINAG, 2013).

Correspondencia:

Judith Figueroa, aicb.peru@gmail.com

Recibido: 21 de octubre de 2013

Aceptado: 10 de mayo de 2014

Como lo señalan **Mancera Rodríguez & Reyes García** (2008) con relación a Colombia, esta gran biodiversidad ha convertido al Perú en un centro de comercio ilegal de vida silvestre y, pese a la legislación existente y a las medidas adoptadas hasta ahora para fomentar su uso sostenible y garantizar su protección, se presume que el volumen del tráfico ilegal sigue siendo de gran magnitud. Debido a la naturaleza ilícita de esta actividad, así como a las pocas cifras disponibles sobre extracción y comercialización de fauna en el país, y al mal uso que las autoridades ambientales dan a sus recursos económicos, se carece de parámetros que permitan establecer, cualitativa o cuantitativamente, el impacto biológico en cada especie, así como el impacto sobre los ecosistemas.

En el caso específico del oso andino *Tremarctos ornatus* hay leyes y normas que lo protegen. A nivel internacional, *T. ornatus* está incluido en el Apéndice I de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres como especie en peligro de extinción, que está o puede verse afectada por el comercio de todas sus partes y derivados (**CITES**, 2013). Además, la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza lo ha clasificado como especie en situación vulnerable (**IUCN**, 2013). En el Perú el oso comenzó a protegerse legalmente desde la década de 1970, específicamente mediante la Resolución Ministerial N° 5056-70-AG de 1970, que vedó indefinidamente su caza; mediante el Decreto Ley N° 21080 de 1975 se le incorporó a la CITES; en la Resolución Ministerial N° 1710-77-AG de 1977 y en la N° 01082-90-AG de 1990, se le categorizó en situación vulnerable (**Pulido**, 1991); posteriormente, en el Decreto Supremo N° 013-99-AG de 1999 se le clasificó como especie en vías de extinción y en el N° 034-2004-AG de 2004, como especie en peligro, prohibiéndose su caza, captura, tenencia, transporte o exportación con fines comerciales (**MINAG**, 2004). El artículo 176 del Reglamento de la Ley Forestal y de Fauna Silvestre (Ley N° 27308) de 2001, promulgado mediante el Decreto Supremo N° 014-2001-AG, y el artículo 94 de la Ley Forestal y de Fauna Silvestre N° 29763 de 2011, señalan que no puede autorizarse la cría de las especies incluidas en el Apéndice I de la CITES y de otras especies amenazadas en zoológicos, que son establecimientos para el manejo *ex situ* de fauna silvestre con fines comerciales y para la producción de bienes y servicios (**Congreso de la República**, 2011).

A pesar de esta normativa legal, la venta de las partes del oso se registra en todos los países donde este se distribuye: Venezuela (**Herrera, et al.**, 1994), Colombia (**Orejuela & Jorgenson**, 1996), Ecuador (**Peyton, et al.**, 1998; **WSPA**, 2002a), Perú (**Figuroa & Stucchi**, 2002; **Figuroa**, 2003; **Amanzo, et al.**, 2007a, 2007b; **Figuroa, et al.**, 2013) y Bolivia (**Salazar & Anderson**, 1990; **Paisley**, 2001). Sin embargo,

se desconoce el alcance de este comercio. El presente estudio tuvo el objetivo de determinar quiénes, dónde, cómo y qué motiva el comercio de partes y de individuos de oso andino en los principales mercados del Perú.

Metodología

Entre febrero de 2002 y noviembre de 2007 se visitaron y entrevistaron a vendedores de 45 mercados en 24 regiones del Perú (Figura 1, Tabla 1). Se hicieron las siguientes preguntas sobre las partes del oso: ¿cuál es su costo?, ¿se puede hacer algún pedido específico?, y ¿de dónde provienen? Además, se preguntó específicamente la edad de los individuos.

Para una mejor caracterización, las partes observadas se clasificaron de la siguiente manera: hueso peneano: este se vende de forma independiente debido a su demanda como afrodisíaco para los hombres; otros huesos: partes de huesos o estructura completa del omóplato, del radio, del húmero, del fémur, etc.; grasa de oso: de consistencia compacta y color beige, se le llama manteca o sebo, y se vende como aceite después de derretirla; garra: uña, parte dura, de naturaleza córnea, que crece en las extremidades de los dedos del oso; pata: pie, parte terminal del miembro posterior o anterior; “frotación de oso”: según se indica en el producto, es una mezcla de grasa de oso andino y hierbas medicinales a la que se le atribuyen propiedades curativas.

Resultados

La venta de partes del oso andino y de frotación de oso se encontró en 27 (60 %) mercados de 14 regiones del Perú. En Lima se registró el 42,4 % de la venta de la frotación de oso y el 3,8 % de la venta de partes de oso. Por el contrario, en Lambayeque, el 32,7 % correspondió a la venta de partes de oso y el 3,0 % a la de frotación de oso (Tabla 2). En Chiclayo (Lambayeque), se encontró la mayor cantidad y variedad de partes del oso andino en venta en el Perú, que se renuevan constantemente según se constató en las seis visitas realizadas. De acuerdo a uno de los vendedores, esto se debe a la demanda de los curanderos y de los habitantes de la zona, quienes las usan con fines medicinales. Además de Lambayeque, los mercados con mayor venta de partes de oso también se ubicaron en el norte: Piura, San Martín, Cajamarca y Amazonas, con 17,3, 13,5, 11,5 y 5,8 %, respectivamente.

Las partes procedían principalmente de osos cazados en Amazonas (27,6 %), Lambayeque (20,7 %) y San Martín (13,8 %) (Tabla 3). En Amazonas, los lugares específicos de procedencia fueron Santa María de Nieva, Chiriaco, Imacita, Quijalca, Valle de los Chilchos y Lajasbamba; en Ayacucho, San Francisco; en Cajamarca, las zonas limítrofes con Amazonas; en Cusco, Quillabamba; en Huánuco, Carpath y Divisoria Padre Abad; en Junín, Satipo, San Ramón y La Merced; en Lambayeque, Salas, Chongoyape, Oyotún, Colán y Pampa Grande; en Piura, Huancabamba y Ayabaca; en Puno,



Figura 1. Ubicación de las regiones visitadas en el Perú

Tabla 1. Mercados visitados en el Perú entre el 2001 y el 2007

Nº	Región	Localidades	Año	Mercados visitados	Venta de partes de oso	Venta de frotación de oso
1	Amazonas	Chachapoyas	2002	2	2	1
2	Ancash	Huaraz	2002	2	0	2
3	Apurímac	Abancay	2002	1	0	0
4	Arequipa	Arequipa	2003	1	1	1
5	Ayacucho	San Miguel	2005	1	1	0
6	Cajamarca	Cajamarca, Cutervo	2002	2	2	0
7	Cusco	Cusco, Písaq	2001, 2003	2	2	1
8	Huancavelica	Huancavelica	2007	1	0	0
9	Huánuco	Huánuco, Tingo María	2002, 2007	4	0	3
10	Ica	Ica	2005	1	0	0
11	Junín	Huancayo	2003, 2007	1	1	1
12	La Libertad	Trujillo	2002	2	1	1
13	Lambayeque	Chiclayo, Oyotún, Motupe	2002, 2003	4	4	0
14	Lima	Lima	2007	1	1	1
15	Loreto	Iquitos	2005	1	0	0
16	Madre de Dios	Puerto Maldonado	2003	1	0	0
17	Moquegua	Moquegua	2003	1	0	0
18	Pasco	Oxapampa, Villa Rica, Cerro de Pasco	2003, 2005, 2007	4	0	0
19	Piura	Morropón, Sullana	2007	3	3	1
20	Puno	Puno, Juliaca, Sandía	2006	3	0	0
21	San Martín	Tarapoto, Moyobamba, Nueva Cajamarca	2002	3	3	0
22	Tacna	Tacna	2003	1	0	0
23	Tumbes	Tumbes	2004	1	0	0
24	Ucayali	Pucallpa	2002, 2007	2	1	0

Tabla 2. Mercados con venta de partes y frotación de oso andino

Mercado	Venta (%)		Mercado	Venta (%)	
	Parte de oso	Frotación de oso		Parte de oso	Frotación de oso
Amazonas	5,8	3,0	Junín	1,9	9,1
Ancash	--	6,1	La Libertad	1,9	3,0
Arequipa	1,9	9,1	Lambayeque	32,7	3,0
Ayacucho	3,8	--	Lima	3,8	42,4
Cajamarca	11,5	6,1	Piura	17,3	6,1
Cusco	1,9	6,1	San Martín	13,5	--
Huánuco	1,9	6,1	Ucayali	1,9	--
Total				61,2	38,8

Sandía, San Gabán, Patambuco y Putina, y en San Martín, las áreas colindantes con el Bosque de Protección Alto Mayo. Juzgando por el número de pieles a la venta, se debieron cazar al menos 20 osos para el comercio de sus partes.

La frotación de oso fue el producto más comúnmente encontrado en los mercados visitados (38,4 %) (Figura 1S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/>

[downloadSuppFile/62/90](http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/62/90)), seguido de la grasa (17,4 %) (Figura 2S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/62/91>), las patas (14 %) (Figura 3S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/62/92>), la piel (10,5 %), los huesos (8,1 %) y el hueso peneano (4,7 %) (Figura 4S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/62/93>) (Tabla 4). A pesar de que los empaques de la frotación de oso presentaban en la etiqueta imágenes del oso polar *Ursus maritimus*, del oso pardo *Ursus arctos*, del oso negro americano *Ursus americanus* y del panda *Ailuropoda melanoleuca*, los vendedores aseguraron que la mezcla estaba hecha con la grasa del oso andino.

En los mercados visitados, 10 ml de aceite costaban entre US\$ 0,4 y 3,0. Cada garra se ofrecía a un precio entre US\$ 1,5 y 14,5, dependiendo del tamaño, y la pata completa, entre US\$ 4,3 y 17,4. La carne de oso solo se ofrecía en venta en los mercados de Chiclayo, Chachapoyas (Amazonas) y Sullana (Piura), a un precio entre US\$ 8,5 a 10,0, aunque debía solicitarse con días o semanas de anticipación y asegurar su compra por medio de un adelanto. También en la feria de Oyotún (Lambayeque) un cazador reportó la

Tabla 3. Procedencia de las partes del oso andino que se encontraron a la venta

Mercado	Procedencia de las partes del oso (%)									
	Amazonas	Ayacucho	Cajamarca	Cusco	Huánuco	Junín	Lambayeque	Piura	Puno	San Martín
Amazonas	100									
Arequipa									100	
Ayacucho		100								
Cajamarca	50		50							
Cusco				100						
Huánuco					100					
Junín						100				
La Libertad	50						50			
Lambayeque	16,7		16,7				66,7			
Lima							50		50	
Piura	33,3							33,3		33,3
San Martín	33,3									66,7
Ucayali					100					
Total	27,6	3,4	6,9	3,4	6,9	3,4	20,7	6,9	6,9	13,8

Tabla 4. Partes de oso y derivados a la venta en los mercados visitados

Mercado	Partes del oso andino que se venden en los mercados visitados (%)									
	Grasa	Frotación de oso	Sangre	Hueso peneano	Otros huesos	Cráneo	Pata y garra	Vesícula biliar	Piel	Carne
Amazonas	40	20							40	
Ancash		100								
Arequipa	25	75								
Ayacucho	50								50	
Cajamarca	25	25		12,5	12,5		12,5		12,5	
Cusco		66,7					33,3			
Huánuco		66,7							33,3	
Junín	25	75								
La Libertad		50					50			
Lambayeque	11,1	5,6		11,1	22,2	5,6	22,2	5,6	5,6	11,1
Lima	6,3	87,5					6,3			
Piura	36,4	18,2			9,1		18,2		9,1	9,1
San Martín	14,3			14,3	14,3		28,6		28,6	
Ucayali			100							
Total	17,4	38,4	1,2	4,7	8,1	1,2	14	1,2	10,5	3,5

venta eventual de la carne de oso a US\$ 1,7 por kilo. Solo se encontró la venta de una vesícula biliar deshidratada en el mercado de Chiclayo, cuyo precio era de US\$ 5,8 (Figura 5S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/62/94>) (Tabla 5); sin embargo, se obtuvo información de dos casos de venta de hígado y vesícula a personas de origen asiático, en Amazonas y Cusco. En este último lugar, el comprador pidió la oreja del oso para comprobar su origen; el costo fue de US\$ 580.

En Challabamba (Cusco) se registró la venta de dos pieles de osos cazados en la margen izquierda del río Yavero, en la zona de amortiguamiento del Parque Nacional del Manu; las pieles estaban siendo ofrecidas directamente por los cazadores a US\$ 29 en el poblado, a US\$ 34,8 en el mercado de Sicuani y a US\$ 100 en el mercado de Cusco. En Ayabaca (Piura), se encontró una piel de oso cazado en Yanta que iba a ser comercializada (Alejandro Zegarra, comunicación personal, 2006). Asimismo, se tiene el reporte de que una

Tabla 5. Precio de venta (US\$) de partes y frotación de oso andino

Mercado	Grasa (ml)							Frotación de oso (g)				Sangre (ml)	
	5	10	20	30	50	100	250	1000	15	20	28	30	180
Amazonas	1,5									1,5			
Ancash									9-1,16				
Arequipa	0,9								0,6			1,16	
Ayacucho							1,16						
Cajamarca	1,5		0,9						0,6				
Cusco									0,7-0,9				
Huánuco									0,7		1,5		
Junín	0,58								0,3				
La Libertad										0,6			
Lambayeque	0,58		0,9			5,8							
Lima				3,5					0,15-0,3		0,7		
Piura		1,7		1,7	7			5	0,7		1,5		
San Martín				2,9									
Ucayali													14,5

Mercado	Hueso							Pata	Garra	Vesícula biliar	Piel	Carne (kg)
	Fémur	Omóplato	Cráneo	Carpó	Peneano	Radio	Otros					
Amazonas											29	
Ancash												
Arequipa												
Ayacucho											29	
Cajamarca					1,5		1,5	8,7			4,3 (25 cm ²)	
Cusco								29	14,5			
Huánuco											29-43,5	
Junín												
La Libertad								4,4				
Lambayeque	11,6	7,25	23,2	5,8	14,5			5,8-17,4	*72,5	5,8	34,8	1,7-10
Lima												
Piura							1,7			7	70	8,5-10
San Martín					0,3			2,9	8,7-29	1,5	23,2-43,5	
Ucayali												

*Estructura conformada por pata de oso y espada de bronce usada por los curanderos de la zona norte en sus ritos.

persona llevó al mercado de Juliaca (Puno) una piel de oso cazado en Sandía (Puno) para ofrecerla al público, pero nadie se interesó en comprarla por su alto precio y porque no le encontraron utilidad (Trinidad Tapia, comunicación personal, 2007).

También se observó la venta de partes de otros ejemplares de fauna en peligro. En Písaq (Cusco) se encontraron patas y plumas del cóndor andino *Vultur gryphus* a US\$ 34,8 y US\$ 5,8, respectivamente, y una piel de pingüino de Humboldt *Spheniscus humboldti* a US\$ 2,9. En Tingo María (Huánuco) se vendían pieles del oso hormiguero gigante *Myrmecophaga tridactyla* a US\$ 30; en Trujillo

(La Libertad), uñas del tapir amazónico *Tapirus terrestris*, cada una a US\$ 5; en Chiclayo (Lambayeque), se registró el ofrecimiento de la mitad del cuerpo de un cóndor andino a US\$ 72, de un gallito de las rocas *Rupicola peruviana* a US\$ 20 (Figura 6S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/62/95>), de las patas del tapir de páramo *Tapirus pinchaque* a US\$ 14,5 (Figura 7S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/downloadSuppFile/62/96>) y de la piel de un puma *Puma concolor*. En Tarapoto y Nueva Cajamarca (San Martín), se encontraron pieles de jaguar *Panthera onca* y de puma, y patas de tapir amazónico. En Pucallpa (Ucayali), se

registró la venta de pieles de tapir amazónico, de jaguar, de puma, de oso hormiguero gigante, de huangana *Tayassu pecari*, de nutria de río *Lontra longicaudis*, de lobo de río *Pteronura brasiliensis* y de pacarana *Dinomys branickii* (Figura 8S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/download/SuppFile/62/97>).

Aunque solo se reportó el caso de un oseznó vendido en el mercado de Mochoqueque (Lambayeque) en el año 2001, se obtuvieron registros de ventas directas por parte de los cazadores, principalmente de oseznos menores de un año de edad, en las comunidades de Achamal y La Jalca (Amazonas) en el 2001 y el 2002; en Mochumí (Lambayeque), donde se encontró una osezná mantenida en condiciones precarias que iba a ser vendida en Chiclayo a US\$ 500 (Figura 9S, <http://www.raccefyn.co/index.php/raccefyn/article/download/SuppFile/62/98>); en Mal Paso (Pasco), en donde en el 2003 un poblador propuso la venta de dos oseznos de cuatro meses provenientes de Quitasol-Layahuas a US\$ 29 cada uno (de no lograrse la venta, estos serían llevados al Mercado Central de Huánuco); en Sandía (Puno), en donde en el 2006 se trató de vender un oseznó de seis meses cazado en Quiaca a US\$ 50, pero como su venta resultó difícil, fue criado como mascota; en Mariano Melgar (Arequipa), donde se vendieron dos oseznos provenientes de Madre de Dios a US\$ 1.000 cada uno, y en la feria de Motupe (Lambayeque), en el 2002, se vendió un oso de tres años a US\$ 87.

Discusión

Venta de partes

En los países asiáticos existe un mercado organizado de partes de osos. En Indonesia y Singapur se ha reportado la venta de partes del oso malayo *Helarctos malayanus* como la vesícula biliar, las garras, la piel y los dientes a manera de *souvenir* para los turistas. En Singapur, las garras del oso malayo se venden entre US\$ 1,4 y 6,6, las patas, a US\$ 11,1 y los caninos entre US\$ 2,2 y 11 (WSPA, 2002b). Además, la carne y las patas de oso se consumen en restaurantes de China, Hong Kong y Japón, entre otros (Mills & Servheen, 1994). En Indonesia, una porción de sopa hecha con patas de oso malayo o del oso negro asiático *Ursus thibetanus* para 10 personas tiene un costo de US\$ 220,2 y, en algunos casos, se debe hacer el pedido con 15 días de anticipación (WSPA, 2002b).

Con respecto al oso andino, se ha señalado como una amenaza adicional para su conservación el tráfico ilegal de partes, en particular de garras, dientes y vesículas biliares, de gran demanda en los países asiáticos (Peyton, *et al.*, 1998). En Colombia no se ha podido determinar el alcance de este mercado, pero no se le considera un problema serio (Orejuela & Jorgenson, 1996). En Mérida (Venezuela) algunas partes de osos que se emplean como productos

curativos o como amuletos se venden directamente y, en otros casos, deben pedirse con anticipación (Herrera, *et al.*, 1994), y en Bolivia, en el Mercado de las Brujas de La Paz, se ha registrado la venta de talismanes con pequeñas porciones de huesos o lengua, así como grasa sólida para curar el reumatismo a US\$ 2,3 (Paisley, 2001).

A pesar de que el tráfico de fauna silvestre es el resultado de un fenómeno de escala mundial que se lleva a cabo en países en desarrollo en respuesta a las dinámicas de la demanda en los países desarrollados (Moyle, 1998), el tráfico de partes de oso tiene una demanda básicamente local, a excepción de los escasos registros de venta de vesícula biliar a personas de origen asiático en Ecuador y en el Perú, caso que se discute más adelante.

En los mercados visitados, el costo de las partes variaba considerablemente dependiendo del tipo de comprador (local o foráneo, en especial de la capital). Por ejemplo, la pata del oso en Piura tenía un precio entre US\$ 7,14 y 28,5 (Amanzo, *et al.*, 2007a), en Lambayeque, entre US\$ 5,8 a 17,4, en La Libertad, de US\$ 4,4, en San Martín, entre US\$ 8,7 a 29, en Cajamarca, de US\$ 8,7 y en Cusco, de US\$ 29.

La venta de partes se encuentra estrechamente relacionada con su uso curativo. En el Perú, este uso parece remontarse a la época inca, con los Qallahuayas (curanderos, chamanes, brujos, magos y médicos), quienes continuaron curando con los mismos métodos en la época colonial. Esta medicina se basaba principalmente en un proceso de sugestión que se valía de las “fuerzas espirituales” para dominar la enfermedad o el espíritu maligno que la engendraba, lo que explica el uso de amuletos y talismanes con partes de osos dotados de “fuerza curativa” (Cavero, 1988). En otros casos, se empleaba la grasa del oso para curar los tumores (Baumann, 1966) y hasta fines del siglo XVIII las partes del oso seguían usándose como medicinas (Lequanda, 1793a, 1793b). A pesar de los siglos que han transcurrido, estas influencias culturales continuaron actuando en el siglo XX (Valdizán & Maldonado, 1922), y persisten entre los pobladores rurales y urbanos actuales, quienes compran las partes del oso andino con el fin de curar sus enfermedades, alejar a los “malos espíritus”, o como afrodisíaco o sustancia fortificante (Figueroa, 2003, 2008), uso que se incrementa debido a la insuficiencia y la ineficacia de la atención médica formal.

A la grasa se le atribuye la propiedad de curar enfermedades en los pulmones, los riñones, el hígado y los huesos, los dolores musculares, el “susto” y el herpes, así como la de cicatrizar heridas, entre otras. También la aplican para que los niños crezcan “fuertes y sanos” y los hombres tengan “más fuerza”. A la sangre también se le da este uso, por lo que se toma fresca. Los huesos son utilizados en el tratamiento de la artritis, como fuente de calcio y para mantener en buen

estado el útero; el hueso peneano se usa específicamente como afrodisíaco, al igual que los testículos, en tanto que la garra se usa para curar la epilepsia, la piel para problemas de reumatismo y dislocaduras, y la hiel para curar el paludismo y la epilepsia, mientras que el concentrado de la cabeza hervida del oso se toma para aliviar los calambres y los espasmos musculares (**Figueroa & Stucchi, 2013**).

El hecho de que el mayor volumen de venta de partes se de en los mercados de las regiones del norte (Lambayeque, Piura, San Martín y Cajamarca) coincide con la circunstancia de ser estas las áreas donde las personas dicen conocer una gran cantidad de sus propiedades curativas. Además, en el norte existe una gran influencia de los curanderos, quienes usan partes de animales en sus tratamientos (**Figueroa, 2003**). Para el caso particular de Lambayeque, el mayor volumen de ventas de partes también se relacionaría con la larga historia de caza del oso (**Baca, 1957**), y con sus usos alimenticios y medicinales, difundidos por los indígenas y asimilados por los españoles y sus descendientes (**Lequanda, 1793b**). Asimismo, en la región confluyen las principales vías terrestres de acceso a Amazonas, San Martín y Cajamarca, donde también existe una importante población de esta especie, y de donde proceden las partes de oso para la venta en los mercados de Chiclayo (Lambayeque), los cuales se reabastecen cada cierto tiempo debido a la demanda. Chiclayo también ha sido identificado como centro de acopio del comercio de otras especies de fauna silvestre en el norte del Perú (**Ríos, et al., 2008**).

A pesar de las leyes peruanas e internacionales que protegen al oso andino, el comercio de sus partes continúa realizándose en los principales mercados del país de forma continua y extensiva. En un estudio reciente en Cajamarca y Amazonas, se pudo encontrar que el mercado de las partes del oso y de otras especies en peligro, como el cóndor andino, continúa abasteciéndose (**Figueroa, et al., 2013**). Por otro lado, la venta de partes del cóndor andino también se viene realizando en algunos mercados de Cusco (**Williams, et al., 2011**).

Venta de vesícula biliar del oso andino

La vesícula del oso y sus derivados, tales como el “polvo seco de bilis”, los “cristales de bilis”, las pastillas y los tónicos, tienen una gran demanda en diversos países del mundo como Rusia (**Chestin, 1998**), Canadá, EE.UU., Indonesia, Japón, Malasia, Singapur, Taiwán y Australia (**WSPA, 2002b**) (Figura 2). Estos productos se consumen para prevenir enfermedades y, además, se les atribuyen propiedades curativas para la conjuntivitis, el asma, los cálculos, la hepatitis, la sinusitis, las hemorroides, la sífilis, el cáncer (de pulmón, hígado, intestino, estómago y útero), las fiebres altas, las convulsiones y el parasitismo (**Servheen, 1990; Highley & Chang, 1994; Mills, et al., 1995; Baik, 2001; Ge Gabriel, 2001; Lee, 2001; Govind & Ho, 2001;**

Dainobu, et al., 2002). Según algunas investigaciones, las propiedades curativas de la bilis se basan en la acción del ácido tauroursodesoxicólico (AUDC), que se encuentra en casi todas las especies de úrsidos a excepción del panda gigante, aunque con niveles más altos en los osos negros, los pardos y los polares (**Baik, 2001**). Con el objetivo de obtener una mayor cantidad de bilis para cubrir la demanda internacional, en 1984 Corea del Norte creó granjas de osos con el fin de extraerles continuamente la bilis, principalmente de osos negros asiáticos (**Raloff, 2005**). Este mecanismo llegó rápidamente a China, país que se convirtió en el principal extractor de bilis mediante este método en el mundo (**Fan & Song, 2001**).

Sin embargo, aunque los osos presentan el AUDC en niveles significativos, este puede sintetizarse a partir del ácido cólico, abundante en otras especies como cerdos y vacas (de donde lo extraen las marcas Actigall, Deursil, Ursosan, Ursofalk, Urso y UrsoForte) (**Foley, et al., 2011**), obteniendo los mismos resultados con menores costos y, sobre todo, sin disminuir las poblaciones silvestres de osos (**Baik, 2001**). Otra alternativa es el uso de hierbas medicinales como *Lobelia chinensis* (Campanulaceae), *Hedyotis diffusa* (Rubiaceae), *Patrinia scabiosifolia* (Caprifoliaceae), *Taraxacum mongolicum* (Asteraceae) y *Viola yedoensis* (Violaceae), entre otras (**Pong, et al., 2001; WSPA, 2005**).

Se sabe que el comercio local de partes de oso tiene una larga historia en los Andes, pero la evidencia de la demanda de los mercados asiáticos es reciente. En Ecuador se tienen reportes de compradores coreanos de vesícula del oso andino en Cambaye-Coca y Cotacachi-Cayapas, quienes ofrecieron US\$ 115 por cada una en la ocasión reseñada (**Peyton, et al., 1998; WSPA, 2002a**). En el Perú, su venta en los mercados se ha dado muy raramente, en este estudio solo se encontró una vesícula deshidratada en Chiclayo, lo que se relaciona con el escaso uso que le dan los pobladores a esta parte del oso. Solo tres personas señalaron haber usado la bilis para curar la epilepsia, los ataques cardíacos y el paludismo en San Martín, La Libertad y Lambayeque, respectivamente (**Figueroa, 2008**). Sin embargo, como ya se mencionó, sí se obtuvieron dos reportes de su venta a compradores asiáticos en Amazonas y Cusco. No sería la primera vez que se relaciona la compra de partes de fauna silvestre en el Perú con compradores provenientes de Asia. Por ejemplo, se sabe que en el 2004 compradores coreanos contrataron a pescadores de Ica para la cacería del lobo marino chusco *Otaria flavescens* en la isla San Gallán, con el fin de extraerle el hueso peneano para su uso como afrodisíaco (personal de la Reserva Nacional de Paracas, comunicación personal, 2005).

Con base en la información obtenida por los vendedores, los precios de la vesícula en el Perú serían muy variables: desde US\$ 5,8 en Lambayeque hasta US\$ 580 en Cusco (Tabla 6).

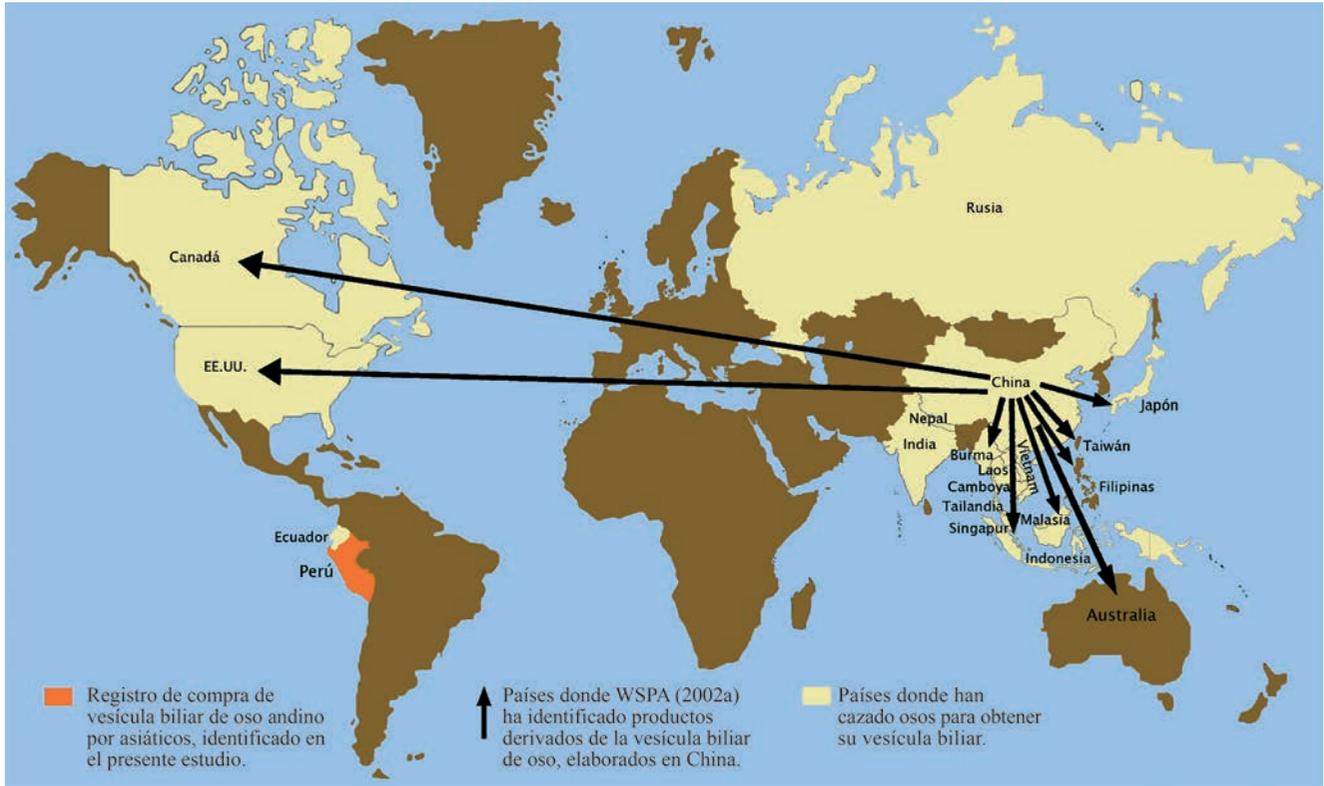


Figura 2. Comercio de la vesícula biliar de osos (Fuente: editado de WSPA, 2002a).

Tabla 6. Comparación de los costos de la vesícula biliar de osos en diversos países

País	Mayor precio (US\$)	Menor precio (US\$)	País	Mayor precio (US\$)	Menor precio (US\$)
Perú‡	580	5,8	Taiwan*	1.000	60
Ecuador§	115		Malasia*	5.263	8,15
Canadá y EE.UU.*	650	50	Singapur*	290	8,25
Australia*	10,9		China*	50	30
Japón*	168	25	Indonesia*	111	8,3

Fuentes: * = WSPA, 2002b; § = Peyton, et al., 1998; ‡ = Presente estudio

En un estudio se encontró el mismo fenómeno en los países del este y sudeste asiático, donde los precios por gramo de vesícula biliar de oso fluctuaban entre US\$ 3 y 210 en 1990 y 1991 (Mills & Servheen, 1994). Una posible explicación sería que en algunas ocasiones se venden vesículas de cerdo o vaca como si fueran de oso, ya que son similares (Highley & Chang, 1994; Chestin, 1998); además, en el caso del Perú, el costo en Lambayeque se debería a la poca demanda local.

Productos elaborados bajo el nombre de frotación de oso

A diferencia de los países asiáticos donde se elaboran diversos productos a base de vesícula biliar, en el Perú se encontró una pomada conocida como frotación de oso, que es un producto

común en la medicina tradicional. De las 16 diferentes presentaciones observadas, el 81,2 % no llevaba ningún registro de inscripción o era falso según la Superintendencia Nacional de Administración Tributaria (SUNAT, 2008), mientras que en el 18,8 % sí se verificó la existencia del registro. Uno de ellos remitía a una empresa de Lima, y dos, a personas naturales de Lima y Junín. Según el código de la Clasificación Industrial Internacional Uniforme (CIU), este tipo de registro corresponde a “venta al por mayor de otros productos” (CIU 51906) y a “otros tipos de venta al por menor” (CIU 52391), por lo que es probable que la SUNAT de Perú no tuviera conocimiento sobre la venta de la frotación de oso por parte de estas personas naturales

y de la empresa. Es presumible que estos productos sean elaborados en la capital y luego se distribuyan a otras áreas del país. El mercado La Parada de Lima es uno de los principales centros de acopio de todo tipo de productos en el Perú; según los vendedores de este establecimiento, los dos mercadillos “Hierba Santa 1 y 2”, que albergan aproximadamente 100 puestos de venta de productos de medicina tradicional, abastecen a su vez a las tiendas más pequeñas, principalmente en la capital, y a los curanderos más famosos del país.

Debido a que la frotación de oso se elabora en Lima, su costo en la capital fue el más bajo y fluctuó entre US\$ 0,15 y 0,3 (15 g) y US\$ 0,7 (28 g), mientras que este mismo producto en otras regiones tuvo un costo más elevado. Los precios de la presentación de 15 g fueron de US\$ 0,9 a 1,16 en Ancash, de US\$ 0,6 en Arequipa y Cajamarca, de US\$ 0,7 en Piura y Huánuco y de US\$ 0,7 a 0,9 en Cusco, en tanto que la de 28 g fue de US\$ 1,5 en Piura y Huánuco.

En los productos así llamados de frotación de oso, el componente principal es la grasa de oso, la cual se mezcla con alcanfor, mentol, salicilato de metilo y excipientes. Su bajo costo (15 g a US\$ 0,15 y 0,9), y sus características físicas (color, olor, textura) iguales a otras pomadas que dicen contener grasa de mula, culebra o iguana, indicarían que se trata de falsificaciones. De todos estos productos, incluida la frotación de oso, se asegura que curan problemas de artritis, reumatismo, dislocaduras, fracturas, “recalco”, relajamiento muscular, lumbago, bronquitis, tos, resfrío, várices, hematoma, calambre, “choques de aire”, inflamación de los ovarios y amígdalas, dolores de cabeza, de espalda, de pecho, de huesos y musculares. Todo esto indica que la frotación de oso usa el nombre de la especie como un “gancho”, debido a la gran fama de la grasa del oso como sustancia medicinal. Además de su bajo precio, la gran demanda de la frotación de oso se debe a la extensa lista de enfermedades que cura, entre las que se destacan las infecciones de las vías respiratorias, las cuales son una de las principales causas de mortalidad en el Perú (19 % de los casos) (MINSA, 2013). Es posible que la frotación de oso ocasione algún tipo de disminución del dolor, ya que entre sus componentes principales está el salicilato de metilo, un éster empleado como agente aromatizante que se absorbe a través de la piel, se hidroliza y se transforma en ácido salicílico, el cual actúa como analgésico. Además, contiene extracto de árnica, que tiene propiedades de antiséptico, astringente, antiinflamatorio, anticoagulante y estimulador de la circulación y posiblemente también contenga extractos de otras plantas con propiedades antiinflamatorias. Sin embargo, su uso podría ser contraproducente para la persona que presenta alguna enfermedad, porque, lejos de curarla, funcionaría solo como un paliativo.

Venta de oseznos

Existen reportes del comercio de oseznos de oso malayo y oso negro asiático en países como Laos, Camboya, Myanmar y Vietnam (Kemf, *et al.*, 1999). Otras personas adquieren osos con el fin de usarlos en exhibiciones públicas como los “osos danzantes” en Bulgaria, las peleas de osos y perros en Pakistán, y también como atractivo para que los turistas se tomen fotografías en Rusia, o para que ejecutan piruetas en los circos (Kemf, *et al.*, 1999).

Desde inicios del siglo XX distintas especies de osos han sido utilizadas como atracción pública en el Perú, entre ellos el oso andino (Figueroa & Stucchi, 2013). Comúnmente las crías son atrapadas después de la cacería de la madre. En algunos casos, los mismos cazadores se las quedan como mascotas o las venden a circos, a coleccionistas particulares y a zoológicos (Figueroa & Stucchi, 2005; La República, 2012; Figueroa, *et al.*, 2013; Inkaterra Asociación, 2013). Este hecho pone en evidencia la violación de la Ley N° 29763, Forestal y de Fauna Silvestre, en cuyas disposiciones complementarias finales se prohíbe la exhibición y empleo de especímenes de fauna silvestre, nativas y exóticas en espectáculos circenses itinerantes (Congreso de la República, 2011).

Cuando los oseznos son criados como mascotas, entre el tercer y cuarto año son sacrificados para el consumo (principalmente en los pueblos más alejados de las ciudades) o vendidos, pues su mantenimiento se encarece y también porque quienes los tienen temen que les hagan daño (Figueroa & Stucchi, 2005). Los casos que aquí se reseñan fueron reportados en Cutervo (Cajamarca), Pozuzo (Pasco), Lucmabamba (Cusco) y Chachapoyas (Amazonas); en los dos primeros casos, los animales fueron sacrificados, el tercero fue decomisado y el último se vendió en el mercado de Chiclayo (Figueroa, *et al.*, 2013). Lo mismo ocurre con el oso malayo en Singapur: una vez adquirido, el dueño lo mantiene como mascota hasta que se convierte en una molestia debido a su tamaño y a sus crecientes necesidades de alimentación. Por este motivo los matan y extraen la vesícula biliar para su uso como medicina (WSPA, 2002b). En Ecuador se han realizado decomisos de osos andinos cuyo destino final suelen ser los mercados locales donde, en muchos de los casos, se comercializa su carne (El Telégrafo, 2012).

Los precios de los oseznos en los mercados visitados variaban mucho: en Arequipa costaban US\$ 1.000, en Mochumí (Lambayeque), US\$ 500, en Motupe (Lambayeque), US\$ 87, en Mal Paso (Pasco), US\$ 29 y en Sandía (Puno), US\$ 50. La diferencia entre los precios de Arequipa y Mochumí y los de los demás lugares puede deberse a que en los dos primeros sitios los oseznos iban a ser vendidos en grandes ciudades (Arequipa y Chiclayo), donde existe un mayor

movimiento económico y, en cambio la venta en Motupe, Mal Paso y Sandia se realizó cerca al área de extracción. Un caso similar ocurre con los osos malayos, los cuales se venden como mascotas entre los 3 y los 24 meses de edad a precios que varían dependiendo de quien realice la venta. Si son vendidos directamente por el cazador, el precio puede ser entre US\$ 11 y 67 por animal, y si se venden en una tienda, su valor asciende hasta US\$ 222 (WSPA, 2002b).

Problemática del tráfico de fauna silvestre en el Perú

Actualmente, en el Perú solo se conoce el valor aproximado de la exportación legal de fauna silvestre (categoría 0106, según las Estadísticas de Comercio para el Desarrollo Internacional de las Empresas, animales vivos), en el transcurso de los años, pasando de US\$ 436.000 en el 2011 a US\$ 733.000 en el 2012. La demanda principal se ha concentrado en China (69,4 %), España (9,4 %), EE.UU. (7,5 %) y Tailandia (2,9 %). Los grupos que más se exportaron fueron los reptiles (62,1 %), las aves (5,7 %) y los primates (2,1 %) (International Trade Center, 2014). Sin embargo, se desconoce el alcance del comercio de partes y ejemplares de la fauna silvestre tanto en el mercado nacional como en el internacional, pero si nos basamos en los datos de Colombia, un país de gran biodiversidad donde se presume que el volumen del tráfico ilegal es de gran magnitud y solo se decomisa entre 1 y 10 % del total (Baptiste, *et al.*, 2002), en el Perú dicho tráfico tendría un alcance similar. De igual manera, el impacto de este comercio sobre la fauna silvestre sería muy significativo si se toma en cuenta que por cada animal vivo que llega a una plaza de mercado en EE.UU., 10 han sido capturados en estado silvestre (Aguirre, 2000). En el Perú, el Instituto Nacional de Recursos Naturales (Ríos, *et al.*, 2008) calculó que nueve de cada 10 aves (loros, pericos, paseriformes) capturadas y trasladadas de manera inadecuada mueren antes de llegar a su destino, mientras que cuatro de cada cinco primates pequeños mueren bajo circunstancias similares. Asimismo, los cazadores extraen a pedido de los vendedores un número adicional de animales, a manera de consignación, para compensar los animales muertos o decomisados (Ríos, *et al.*, 2008).

Como se ha señalado en varias oportunidades, este comercio se realiza ante la vista y la indiferencia de las autoridades y la población civil, lo que podría deberse a la suma de varios factores: la mala administración de los recursos económicos, lo que conlleva a una escasa supervisión; la falta de personal capacitado tanto en la Policía Ecológica como en las áreas ambientales de los Gobiernos Regionales (debido, en estas últimas, a la descentralización que les confiere la facultad de tomar decisiones sobre qué hacer con los animales incautados); el limitado control policial

en los aeropuertos y terminales terrestres; la falta de programas de sensibilización y educación ambiental en torno a estos temas; la impunidad de los traficantes en los procesos judiciales debido a la ignorancia de los jueces sobre el tema, a pesar de que desde el 2008 se crearon las Fiscalías Especializadas en Materia Ambiental (Resolución de la Junta de Fiscales Supremos N° 038-2008-MP-FN-JFS); los actos de corrupción en que se ha visto involucrado personal del Estado, tal como sucede en el tráfico ilegal de madera; el hecho de que los traficantes siempre están ideando nuevas modalidades; la falta de centros de rescate y rehabilitación, y el conocimiento insuficiente para caracterizar, analizar y evaluar la estructura y la dinámica del tráfico ilegal de especies silvestres y así tomar medidas de protección efectivas.

En el caso del oso andino, su comercio pone en evidencia la violación de las regulaciones de la CITES, así como del artículo 308 del Título XIII del Código Penal, y del Decreto Legislativo N° 635 de 1991 relativo a los delitos contra los recursos naturales y el medio ambiente, donde se señala una pena privativa de libertad no menor de uno ni mayor de tres años para los infractores. Sin embargo, a diferencia de otros países donde los traficantes son arrestados y enjuiciados por el comercio de individuos y partes de oso (Williamson, 2002; Kishor Gupta, *et al.*, 2007), en el Perú no ha sucedido así.

Conclusiones

La compra de las partes del oso andino se hace básicamente a nivel local, tanto por parte de pobladores rurales como urbanos, con fines curativos, mágicos, afrodisíacos y alimenticios. Se obtuvieron, además, dos registros de compra de vesícula biliar por parte de personas de origen asiático en Cusco y Amazonas.

El mayor volumen de venta de partes se registró en los mercados de las regiones del norte, Lambayeque, Piura, San Martín y Cajamarca, en sitios que coinciden con las áreas en donde las personas dicen conocer una gran cantidad de sus propiedades medicinales y afrodisíacas. En el caso particular de Lambayeque, allí confluyen las principales vías terrestres de acceso desde Amazonas, San Martín y Cajamarca, además de ser una zona con una población significativa de esta especie desde la cual se envían las partes del oso para su venta en los mercados de Chiclayo.

Existen al menos diez leyes peruanas expedidas desde el año 1970 que protegen al oso andino, además de las normas internacionales de la IUCN y la CITES. Sin embargo, el comercio de sus partes se realiza en los principales mercados del país ante la vista de las autoridades, quienes poco han podido hacer para contrarrestar este problema.

Información suplementaria

Figura 1S. Empaques de la “frotación de oso” a la venta en diversos mercados del Perú (Foto: Judith Figueroa)

Figura 2S. Grasa y aceite de oso a la venta en diversos mercados del Perú (Foto : Judith Figueroa)

Figura 3S. Pata posterior de un oso andino a la venta en Cajamarca (Foto: Judith Figueroa)

Figura 4S. Hueso peneano y testículos de un oso andino a la venta en Nueva Cajamarca, San Martín (Foto: Judith Figueroa)

Figura 5S. Vesícula biliar deshidratada de un oso andino a la venta en Chiclayo, Lambayeque (Foto: Judith Figueroa)

Figura 6S. Partes de un gallito de las rocas, de un cóndor andino y un pico de tucán *Ramphastos* sp. a la venta en Chiclayo, Lambayeque (Foto: Judith Figueroa)

Figura 7S. Patas de tapir de páramo a la venta en Chiclayo, Lambayeque (Foto: Judith Figueroa)

Figura 8S. Pieles de mamíferos a la venta en Pucallpa, Ucayali (Foto: Judith Figueroa)

Figura 9S. Osezna decomisada en Mochumí, Lambayeque (Foto: Judith Figueroa)

Agradecimientos

Un agradecimiento especial a Marcelo Stucchi, por su apoyo en las entrevistas en los mercados. A Siegfried Kastl, de la Cooperación Técnica Alemana, por el financiamiento del presente estudio. A Trinidad Tapia y Alejandro Zegarra, por la información brindada. A Víctor Watkins, de la World Society for the Protection of Animals, y a Lorena Hidalgo, de Traffic América del Sur, por el envío de bibliografía. A Roxana Rojas-Vera Pinto, por la elaboración de la Figura 1.

Conflicto de interés

La autora declara que no tiene conflicto de interés.

Bibliografía

- Aguirre, A.** 2000. El comercio ilegal de fauna silvestre y técnicas forenses aplicadas. p. 249–254. En: F. Nassar-Montoya & R. Crane (eds.). Actitudes hacia la fauna en Latinoamérica. Humane Society Press, Washington, USA.
- Amanzo, J., Chung, C., Zagal, M. & Pacheco, V.** 2007a. Evaluación del oso andino *Tremarctos ornatus* en Piura y Cajamarca. Serie de Publicaciones de Flora y Fauna Silvestre, Instituto Nacional de Recursos Naturales. Lima, Perú.
- Amanzo, J., Mendoza, W., Chung, C. & Villalobos, M.** 2007b. Evaluación de oso andino *Tremarctos ornatus* en Amazonas. Serie de Publicaciones de Flora y Fauna Silvestre, Instituto Nacional de Recursos Naturales. Lima, Perú.
- Baca, V.** (1957, enero, 15). Recuerdos de un Cazador. Diario “El País”. Chiclayo, Perú.
- Baik, K.** 2001. New developments in the use of synthesised bear bile in medicine. En D. Williamson & M. J. Phipps (eds.). Proceedings of the Third International Symposium on the Trade in Bear Parts. Traffic East Asia. Seoul, Republic of Korea.
- Baptiste, L. G., Polanco, R., Hernández, S. & Quiceno, M. P.** 2002. Fauna silvestre de Colombia: historia económica y social de

un proceso de marginalización. p. 295–340. En: A. Ulloa (ed.). Rostros culturales de la fauna. Las relaciones entre los humanos y los animales en el contexto colombiano. Instituto Colombiano de Antropología e Historia–ICANH. Bogotá DC.

- Baumann, H.** 1966. Oro y dioses del Perú. Editorial Juventud. Barcelona, España.
- Cavero, G.** 1988. Supersticiones y Medicina Quechuas. Editorial Libertad EIRL. Trujillo, Perú.
- Chestin, I. E.** 1998. Trade in Brown Bear Gall Bladders in Russia. *Ursus*, **10**: 161–166.
- Congreso de la República.** 2011. Ley Forestal y de Fauna Silvestre. Ley N° 29763. Diario Oficial El Peruano, Normas Legales: 446980 - 447004.
- Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres - CITES.** 2013. Apéndices I, II y III. Disponible en <http://www.cites.org/esp/app/2013/S-Appendices-2013-06-12.pdf>
- Dainobu, N., Togawa, K., Sakamoto, M.** 2002. Japan’s illegal trade in bear products. Japan Wildlife Conservation Society. Japón.
- El Telégrafo.** (2012, octubre, 21). Morona y Zamora emprenden lucha contra tráfico de especies. Disponible en: <http://www.telegrafo.com.ec/regionales/regional-sur/item/morona-y-zamora-emprenden-lucha-contra-trafico-de-especies.html>
- Fan, Z. & Song, Y.** 2001. The development of bear farming in China. En D. F. Williamson & M. J. Phipps (eds.). Proceedings of the Third International Symposium on the Trade in Bear Parts. (pp. 100–109). Traffic East Asia. Seoul, Republic of Korea.
- Figueroa, J.** 2003. Cacería del oso andino en el Perú: etnozoología y comercio. Cooperación Técnica Alemana - GTZ/ FANPE, Proyecto Oso Andino Perú. Lima, Perú.
- Figueroa, J.** 2008. Cacería del oso andino en el Perú. Memoria para la obtención del Diploma de Estudios Avanzados. Centro

- Iberoamericano de la Biodiversidad - CIBIO, Universidad de Alicante. Alicante, España.
- Figueroa, J. & Stucchi, M.** 2002. Situación actual del oso andino en el Santuario Histórico de Machu Picchu y zonas adyacentes. Cusco, Perú. Cooperación Técnica Alemana GTZ-FANPE, Proyecto Oso Andino Perú. Lima, Perú.
- Figueroa, J. & Stucchi, M.** 2005. Registro del oso andino en cautiverio en el Perú y algunos alcances para su mantenimiento. Reporte de Investigación N° 2. Asociación Ucumari. Lima, Perú.
- Figueroa, J. & Stucchi, M.** 2013. Visión histórica de la cacería del oso andino en América del Sur. En J. Figueroa (ed.). El hermano oso andino. Su presencia en la cultura de América. (pp. 57–84). Asociación para la Investigación y Conservación de la Biodiversidad (AICB). Lima, Perú.
- Figueroa, J., Stucchi, M. & Rojas-VeraPinto, R.** 2013. Redes de conectividad: el oso andino como una especie importante en la conservación del bosque seco del Marañón (Cajamarca y Amazonas, Perú). Cooperación Internacional Alemana - GIZ, Asociación para la Investigación y Conservación de la Biodiversidad - AICB. Lima, Perú.
- Foley, K. E., Stengel, C. J. & Shepherd, C.R.** 2011. Pills, powders, vials and flakes: The bear bile trade in Asia. TRAFFIC Southeast Asia, Petaling Jaya, Selangor, Malaysia.
- Ge Gabriel, G.** 1999. A bitter medicine: The use of bear bile in China. En D. F. Williamson & M. J. Phipps (eds.). Proceedings of the Third International Symposium on the Trade in Bear Parts. (pp. 116-120). Traffic East Asia. Seoul, Republic of Korea.
- Govind, V. & Ho, S.** 2001. Report on the trade in bear gall bladder and bile products in Singapore. Animal Concerns Research and Education Society - ACRES, World Society for the Protection of Animals - WSPA.
- Herrera, A. M., Nassar, J., Michelangeli, F., Rodríguez, J. & Torres, D.** 1994. The spectacled bear in the Sierra Nevada National Park of Venezuela. International Conference on Bear Research and Management, 9(1): 149–156.
- Highley, K. & Chang, S.** 1994. Bear farming and trade in China and Taiwan. Earthtrust Taiwan for the Humane Society of the United States and Humane Society International.
- Inkaterra Asociación.** 2013. Arribo de dos hembras de oso de anteojos a Machu Picchu. Disponible en: <https://www.facebook.com/media/set/?set=a.571877236195904.1073741825.139271279456504&type=3>.
- International Fund for Animal Welfare - IFAW.** 2013. Seven tons of seized ivory add up to bloody few weeks for elephants. Disponible en: <http://www.ifaw.org/united-states/news/seven-tons-seized-ivory-adds-bloody-few-weeks-elephants>.
- International Union for Conservation of Nature - IUCN.** 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.1. Disponible en: <http://www.iucnredlist.org/details/22066/0>
- International Trade Center.** 2014. Trade Map. Estadísticas de comercio para el desarrollo internacional de las empresas. Disponible en: http://www.trademap.org/Country_SelProductCountry.aspx
- Kemf, E., Wilson, A., Servheen, C.** 1999. Bears in the wild. WWF Species Status Report.
- Kishor Gupta, B., Singh, R., Satyanarayan, K. & Seshamani, G.** 2007. Trade in bears and their parts in India: Threats to conservation of bears. En D. F. Williamson (ed.). Proceedings of the Fourth International Symposium on the Trade in Bear Parts. (pp. 50–60). Traffic East Asia. Tokio, Japón.
- La República.** (2012, noviembre, 15). Lambayeque: oso de anteojos fue rescatado de cautiverio. Disponible en: <http://www.larepublica.pe/15-11-2012/lambayeque-oso-de-anteojos-fue-rescatado-de-cautiverio#!foto1>.
- Lee, Y.** 2001. The use of bear bile as medicine versus tonic. En D. F. Williamson & M. J. Phipps (eds.). Proceedings of the Third International Symposium on the Trade in Bear Parts. (pp. 122–126). Traffic East Asia. Seoul, Republic of Korea.
- Lequanda, de J. I.** 1793a. Continuación de la descripción geográfica de la ciudad y partido de Truxillo. Tomo VIII, N° 249, folios 52-59. Mercurio Peruano, 23 de mayo de 1793. Lima, Perú.
- Lequanda, de J. I.** 1793b. Continuación de la descripción geográfica del Partido de Piura perteneciente a la Intendencia de Truxillo. Tomo VIII, N° 264, folios 175-182. Mercurio Peruano, 14 de julio de 1793. Lima, Perú.
- Mancera Rodríguez, N. J. & Reyes García, O.** 2008. Comercio de fauna silvestre en Colombia. Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín, 61(2): 4618–4645.
- Mills, J. A. & Servheen, C.** 1994. The Asian trade in bears and bear parts: Impacts and conservation recommendations. International Conference on Bear Research and Management, 9(1): 161-167.
- Mills, J. A., Chan, S., Ishihara, A.** 1995. Species in danger. The bear facts: The East Asian market for bear gall bladder. World Wide Fund for Nature, Washington, D.C., USA.
- Ministerio de Agricultura - MINAG.** 2004. Aprueban categorización de especies amenazadas de fauna silvestre y prohíben su caza, captura, tenencia, transporte o exportación con fines comerciales. Decreto Supremo N° 034-2004-AG. Diario Oficial El Peruano, Normas Legales: 276853–276856.
- Ministerio de Agricultura - MINAG.** 2013. Nueva ley forestal y de fauna silvestre. Por un aprovechamiento sostenible, equitativo y competitivo de los bosques en el Perú. Lima, Perú.
- Ministerio de Salud - MINSa.** 2013. Principales causas de mortalidad por sexo, Perú - año 2011. Disponible en: <http://www.minsa.gob.pe/estadisticas/estadisticas/Mortalidad/Macros.asp?00>.
- Moyle, B.** 1998. The bioeconomics of illegal wildlife harvesting: An outline of the issues. Journal of International Wildlife Law and Policy, 1(1): 95–111.

- Orejuela, J. & Jorgenson, J.** 1996. Plan de acción del oso andino. Encuentro nacional sobre conservación y manejo del oso andino. Ministerio del Medio Ambiente. Bogotá, Colombia.
- Paisley, S.** 2001. Andean bears and people in Apolobamba, Bolivia: Culture, conflict and conservation. A thesis submitted for the degree of Doctor of Philosophy. Durrell Institute of Conservation and Ecology. University of Kent, Canterbury, UK.
- Peyton, B., Yerena, E., Rumiz, D., Jorgenson, J. & Orejuela, J.** 1998. Status of wild Andean bears and policies for their management. *Ursus*, **10**: 87–100.
- Pong, S., Lo, Y. W., Ho, K. C.** 2001. Herbal alternatives to bear bile. En D. F. Williamson & M. J. Phipps (eds.). Proceedings of the Third International Symposium on the Trade in Bear Parts. (pp. 154–1579. Traffic East Asia. Seoul, Republic of Korea.
- Pulido, V.** 1991. El libro rojo de la fauna silvestre del Perú. Instituto Nacional de Investigación Agraria y Agroindustrial. Lima, Perú.
- Raloff, J.** 2005. A galling business: The inhumane exploitation of bears for traditional Asian medicine. *Science News*, **168**(16): 250–252.
- Ríos, L., Riva, F., Canaquire, L.** 2008. Reporte situacional del tráfico ilegal de fauna silvestre en la región nororiental del Perú. ProNaturaleza. Lima, Perú.
- Salazar, J. & Anderson, S.** 1990. Informe sobre el estado actual del conocimiento del oso andino en Bolivia. *Ecología en Bolivia*, **15**: 3–23.
- Servheen, C.** 1990. The status and conservation of the bears of the world. VIII International Conference of Bear Research and Management. Victoria, British Columbia, Canada.
- Superintendencia Nacional de Administración Tributaria - SUNAT.** 2008. Consulta RUC. Disponible en: <http://www.sunat.gob.pe/cl-ti-itmconsruc/jcrS00Alias>.
- Valdizán, H. & Maldonado, A.** 1922. La medicina popular peruana. Tomo I. Consejo Indio de Sudamérica- CISA. Imprenta Torres Aguirre. Lima, Perú.
- Villena Arbocó, M.** 2013. Tráfico ilegal de fauna silvestre en el Perú. *Revista Virtual FaunaVet-Perú*, **3**(1): 1-3.
- Williams, R. S. R., Jara, J. L., Matsufuji, D. & Plenge, A.** 2011. Trade in Andean condor *Vulture gryphus* feathers and body parts in the city of Cusco and the Sacred Valley, Cusco region, Peru. *Vulture News*, **61**: 16–26.
- Williamson, D. F.** 2002. In the Black: Status, management, and trade of the American Black Bear (*Ursus americanus*) in North America. TRAFFIC North America, World Wildlife Fund. Washington, D. C., USA.
- World Society for the Protection of Animals (WSPA).** 2002a. *Animals International*, **65**:21–25.
- World Society for the Protection of Animals (WSPA).** 2002b. The bear bile business: The global trade in bear products from China to Asia and beyond. London, UK.
- World Society for the Protection of Animals (WSPA).** 2005. Finding herbal alternatives to bear bile. Seattle, USA.

New records of *Macrobrachium digueti* (Bouvier, 1895) for Colombia (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae)

Martha R. Campos

Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia

Abstract

New records of *Macrobrachium digueti* (Bouvier, 1895) from Acandí, corregimiento Sapzurro and inspección Capurganá, department of Chocó, Colombia, are presented. The diagnosis, description and illustrations of this species, based on the morphology of the rostrum, the telson and the second pair of pereopods, are included. The geographical distribution of *M. digueti* is analyzed taking into account that the new records extend the distribution from the Pacific to the Caribbean region.

Key words: Freshwater shrimp, *Macrobrachium digueti*, new registers, Caribbean region, Colombia.

Nuevos registros de *Macrobrachium digueti* (Bouvier, 1895) para Colombia (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae)

Resumen

Se presentan nuevos registros de *Macrobrachium digueti* (Bouvier, 1895) de Acandí, corregimiento de Sapzurro e inspección de Capurganá, departamento de Chocó, Colombia. Se incluye la diagnosis, la descripción e ilustraciones de la especie con base en la morfología del rostro, el telson y el segundo par de pereopodos. Se analiza la distribución geográfica de *M. digueti*, teniendo en cuenta que los nuevos registros extienden su distribución desde la región Pacífica a la región Caribe.

Palabras clave: camarón de agua dulce, *Macrobrachium digueti*, nuevos registros, región Caribe, Colombia.

Introduction

The family Palaemonidae Rafinesque, 1815, belongs to one of the decapod shrimp groups that have colonized sea, estuary and river environments in subtropical and tropical regions. The family is composed of two subfamilies: Pontoniinae and Palaemoninae, the former includes only marine species and the latter, marine, estuarine and freshwater species. The subfamily Palaemoninae comprises 17 genera, 10 of which are present in the Americas. The genus *Macrobrachium* includes approximately 200 species and has the largest number of species of all Palaemonid genera. Its distribution is pantropical, covering the lowlands of Africa, Asia, Oceania, North, Central and South America. **Valencia & Campos** (2007) registered 20 species of this genus for Colombia.

M. digueti is distributed from Baja California to Perú (**Holthuis**, 1952; **Wicksten & Hendrickx**, 2003, **Hernández, et al.**, 2007), along the Pacific region. **Villalobos** (1969) considered *M. digueti* within the species-complex integrated by *Macrobrachium olfersii* (**Wiegmann**, 1836), *Macrobrachium crenulatum* Holthuis, 1950, *Macrobrachium hancocki* Holthuis, 1950 and *Macrobrachium acanthochirus* Villalobos, 1967, because they share similar morphological characters,

particularly in the second pair of pereopods. Based on this assumption, **Rossi** (2012) conducted a morphological and molecular analysis for this species-complex and she concluded that the identities of all the species are valid. **Holthuis** (1952) presented the first record of *M. digueti* for Colombia, at San José, southwest Colombia, but without giving a precise location. Later, **Prahl, et al.** (1984) recorded this species for the Calima River, department of Valle del Cauca, on the Pacific region. The material (2 males and 3 females) was deposited at the Museo de Biología Marina, Universidad del Valle, Cali (CRBMUV). **Valencia & Campos** (2007) examined the CRBMUV collection, but the specimens of *M. digueti* could not be found. The present contribution corresponds to new registers of *M. digueti* from Acandí, in Sapzurro, Capurganá, which is located on the north end of the department of Chocó, northwest of Colombia, and belong to the Caribbean region. These new records extend the distribution of *M. digueti* from the Pacific to the Caribbean region.

Correspondencia:

Martha R. Campos, mhrochad@unal.edu.co

Recibido: 23 de abril de 2014

Aceptado: 12 de junio de 2014

Materials and methods

During surveys in Acandí, corregimiento Sapzurro, inspección Capurganá, department of Chocó, two specimens of *M. digueti* (Bouvier, 1895) were collected. The specimens were identified by using the key given by **Valencia & Campos** (2007), in which the taxonomic identification of species of *Macrobrachium* is based on morphological features of the rostrum, the telson and the second pair of pereopods of adult males.

The material recorded in this paper was deposited in the reference collection of the Museo de Historia Natural, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá (ICN-MHN). The abbreviations TL and CL stand for total length and carapace length, respectively. The total length was taken from the anterior extreme of the rostrum to the posterior extreme of the telson, and the carapace length, from the posterior margin of the orbit to the posterior margin of the carapace.

Results

Macrobrachium digueti (Bouvier, 1895)

Palaemon digueti Bouvier, 1895: 159.

Macrobrachium digueti, Holthuis, 1952: 103.—Rodríguez, 1981: 47.—Prahl, *et al.*, 1984: 52.—Abele & Kim, 1989:9.—Wicksten, 1989: 13.—Wicksten & Hendrickx, 2003: 61.—Valencia & Campos, 2007: 18.—Hernández, *et al.*, 2007: 356.

Macrobrachium digueti, Méndez, 1981: 73.

(For detailed synonymy see **Holthuis**, 1952, **Hernández, et al.**, 2007).

Material examined

Chocó, Acandí, Corregimiento Sapzurro, quebrada del Acueducto, alt. 32 m, 8° 39' 13" N, 77° 21' 43.62" W, Sep 22 2013, leg. G. F. Medina, 1 male, ICN-MHN-CR 2749.

Chocó, Acandí, Inspección Capurganá, río Capurganá, alt. 45 m, 8° 37' 18.29" N, 77° 21' 34.62" W, Jun 23 2011, leg. C. Escobar, 1 male, ICN-MHN-CR 2757.

Diagnosis

Rather shallow rostrum, almost reaching the end of the antennular peduncle, upper margin with 13 to 18 teeth regularly spaced, including four to seven teeth, completely post orbital, lower margin with two to four teeth; carapace, smooth; abdomen, smooth; telson, terminal margin ending in sharp midpoint, flanked by two pairs of spinules, internal pair overreaching midpoint and external pair. First pair of pereopods overreaching scaphocerite with distal portion of carpus. Second pair of pereopods strongly different in shape and size; the larger second pereopod overreaching the

scaphocerite with distal portion of merus; merus as long as or slightly shorter than carpus; carpus more than two times as long as wide, shorter than palm length; palm, strongly compressed, the ventral margin straight or slightly convex, with large, thickly pubescent area on lateral surface, 1.7 times as long as high; fingers strongly gaping when closed, cutting edges thickly pubescent, as long as palm, with a prominent tooth on the proximal portion of each cutting edge, followed by one to two small teeth to base of finger, and nine to 12 placed up to tips. This diagnosis is based on **Holthuis**, 1952 and **Valencia & Campos**, 2007.

Description

Rostrum, shallow with distal portion slightly recurved upward, shorter than scaphocerite, as long as antennular peduncle, upper margin with 13 teeth regularly spaced, including four teeth completely post orbital, lower margin with four teeth; carapace, smooth; abdomen, smooth; pleura of fourth and fifth segments with semi-acute tips; pleura of sixth segment ends subtriangular with acute tip; the sixth segment corresponds to 1.7 times the length of the fifth and 0.7 times the telson length; terminal margin of telson rounded at end, flanked by two pairs of spinules, with numerous setae at posterior margin, external pair as long as terminal margin and internal pair widely overreaching the terminal margin; first pair of pereopods overreaching scaphocerite with 2/3 of carpus, fingers as long as palm; carpus 1.9 times the chela length and 1.1 times the merus length; scattered large setae in all segments; second pair of pereopods different in shape and size; the large second pereopod overreaches scaphocerite with distal portion of merus; merus slightly shorter than carpus, carpus 2.3 times as long as wide and shorter than palm length, internal surfaces of merus and carpus with rows of conspicuous acute spines, which increase in size distally, and external surfaces with irregular rows of acute spinules; palm 1.6 times as long as high, strongly compressed, dorsal margin nearly straight with a row of conspicuous acute spines, which decrease in size distally, convex ventral margin with rows of minute spinules, external surface with rows of conspicuous acute spines, central rectangular area devoid of spines, covered by short setae, internal surface with large thickly pubescent area and few rows of minute spinules; fingers as long as palm, strongly gaping when closed, each cutting edge with a prominent tooth on proximal portion of each cutting edge, behind which, three to four smaller teeth are placed, and distally of the large teeth are small rounded teeth placed from base to tips and tufts of conspicuous setae, external surface of fingers covered with numerous rows of conspicuous spinules; the smaller second pereopod overreaches scaphocerite with half portion of carpus; merus slightly longer than carpus; carpus 1.1 times the palm length, fingers 1.3 times the palm length, strongly gaping when closed, each cutting edge with three median teeth in

proximal portion followed by a series of smaller rounded teeth and tufts of conspicuous setae; the spinulation of the smaller second pereopod is similar to the larger second pereopod, but less conspicuous.

Size. Male, TL 42.5 mm, CL 14.8 mm, (ICN-MHN-CR 2749); male TL 53.5 mm, CL 17.0 mm, (ICN-MHN-CR 2757).

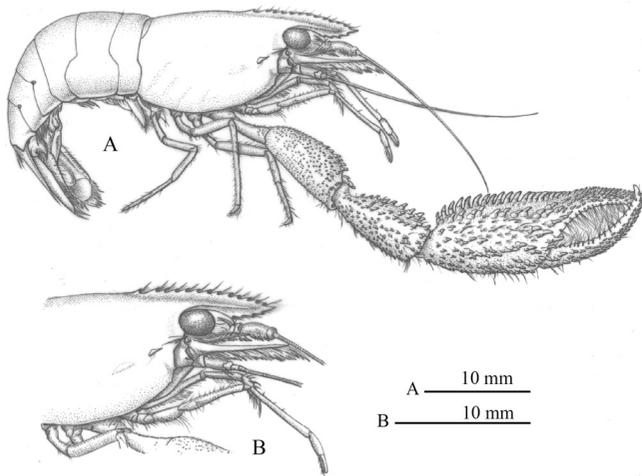


Figure 1. *Macrobrachium digueti* (Bouvier, 1895), male, ICN-MHN-CR 2749. **A.** Complete body, lateral view; **B.** Detail of anterior part of body, lateral view.

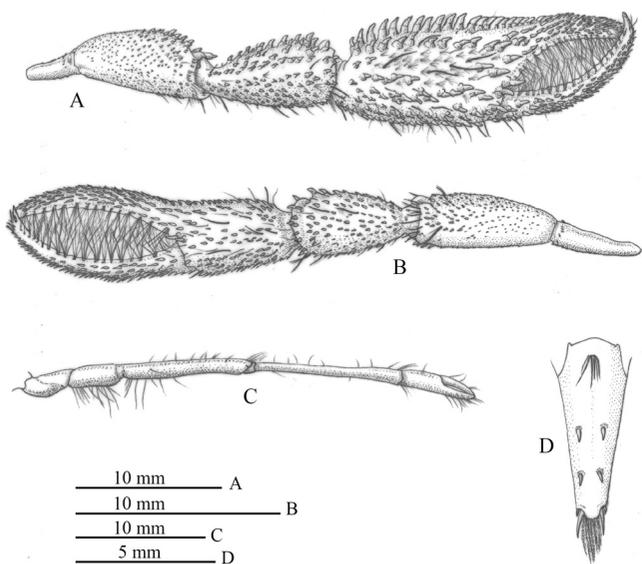


Figure 2. *Macrobrachium digueti* (Bouvier, 1895), male, ICN-MHN-CR 2749. **A.** Large second pereopod, lateral view; **B.** Small second pereopod, lateral view; **C.** First pereopod, lateral view; **D.** Telson, dorsal view.

Remarks

Holthuis (1952) based the description of *Macrobrachium digueti* on material examined at the U. S. National Museum, particularly from Mexico, Guatemala, Panamá, Colombia and Ecuador. The main differences among the specimens examined by **Holthuis** (1952), the ones registered by **Prahl, et al.** (1984), the specimen described herein (ICN-MHN-CR 2749) and the additional specimen examined (ICN-MHN-CR 2757) are the following:

(Holthuis, 1952), the upper margin of the rostrum displays 13 to 18 teeth, including four to seven teeth behind the orbit, the lower margin shows two to four teeth, generally three. Prahl, *et al.* (1984), the upper margin of the rostrum exhibits between 11 and 16 teeth, generally 15, including five to seven teeth behind the orbit, the lower margin shows two to four teeth. (ICN-MHN-CR 2749), the upper margin has 13 teeth, including four teeth behind the orbit, the lower margin shows four teeth, and in the specimen (ICN-MHN-CR 2757), the upper margin exhibits 12 teeth, including five teeth behind the orbit, and the lower margin shows four teeth.

The terminal margin of telson ends in sharp midpoint in (Holthuis, 1952), whereas in the specimens (ICN-MHN-CR 2749, 2757) it is rounded at the end.

In the specimens examined by **Holthuis** (1952), the fingers of the second pereopods are strongly gaping when closed, which are similar in the specimen described herein, while in the specimen (ICN-MHN-CR 2757), they are only slightly gaping when closed.

The fingers of the smaller second pereopod reached 0.75 of the length of the palm in (Holthuis, 1952), while in specimen (ICN-MHN-CR 2749) they surpass 1.3 times the palm length.

M. digueti closely resembles *M. olfersii* (Wiegmann, 1836). The two species can be distinguished in adult males by differences in the second pair of pereopods: (a) the largest second pereopod overreaches the scaphocerite with ca. 1/4 of the merus length in *M. olfersii*, whereas in *M. digueti* it overreaches the distal portion of merus; (b) the palms of the large chela are compressed in *M. digueti*, whereas they are strongly swollen in *M. olfersii*.

Discussion

Seven species are recorded for the Pacific region of Colombia: *Macrobrachium americanum* Bate, 1868, *M. digueti*, *Macrobrachium hancocki* Holthuis, 1950, *Macrobrachium panamense* Rathbun, 1912, *Macrobrachium rathbunae* Holthuis, 1950, *Macrobrachium tenellum* (Smith, 1871) and *Macrobrachium transandicum* Holthuis, 1950.

M. digueti is distributed from Baja California to Perú (**Wicksten & Hendrickx, 2003, Hernández, et al., 2007**). According to the literature, the records for Colombia are: San

José, Southwest Colombia, and Calima River, department of Valle del Cauca, Colombia (Holthuis, 1952, Prah, *et al.*, 1984). The new records included herein are: Acandí, corregimiento Sapzurro and inspección Capurganá, which are located in the north end of the department of Chocó, northwest of Colombia, Caribbean region. The Acandí region is characterized by a high diversity of shrimp species of the genus *Macrobrachium*. According to Valencia & Campos (2007), three species are known from this region: *Macrobrachium carcinus* (Linné, 1758), *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1836) and *Macrobrachium crenulatum* Holthuis, 1950. Thus, these species co-occur with *M. digueti*. The distribution of *M. digueti* can be explained by the fact that the Atrato River forms a natural canal between the Pacific Ocean and the Caribbean Sea during the rainy season.

Acknowledgements

The author is very grateful to Guido F. Medina for capturing the Sapzurro specimen, and to Cesar Escobar, for the Capurganá specimen. I would also like to thank the reviewers for their valuable comments on the manuscript. The illustrations were prepared by Domingo Vega.

Disclosure

Author report no conflicts of interest in this work.

References

- Abele, L.G. & W. Kim. 1989. The decapod crustaceans of the Panama Canal. Smithsonian Contributions to Zoology, **482**: 1-50.
- Bate, C.S. 1868. On a new genus, with four new species, of freshwater prawns. Proceedings of the Zoological Society of London, **1868**: 363-368.
- Bouvier, E. L. 1895. Sur les palémons recueillis dans le eaux douces de la Basse-Californie par M. Diguét. Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle, **1**: 159-162.
- Hernández, L., G. Murugan, G. Ruiz-Campos & A. M. Maeda-Martínez. 2007. Freshwater shrimp of the genus *Macrobrachium* (Decapoda: Palaemonidae) from the Baja California Peninsula, México. Journal of Crustacean Biology, **27**(2): 351-369.
- Holthuis, L.B. 1950. Preliminary descriptions of twelve new species of Palemonid prawns from American waters (Crustacea: Decapoda). Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, **53**: 93-99.
- Holthuis, L.B. 1952. A general revision of the Palaemonidae (Crustacea: Decapoda: Natantia) of the Americas. II. The subfamily Palaemoninae. Allan Hancock Foundation Publications, Occasional Papers, **12**: 1-396.
- Méndez, M. 1981. Claves de identificación y distribución de los langostinos y camarones (Crustacea: Decapoda) del mar y ríos de la costa del Perú. Boletín del Instituto del Mar, Callao, Perú, **5**: 1-170.
- Prah, H., C. Caicedo & R. Ríos. 1984. Camarones Palaemonidos (Crustacea, Caridea, Palaemonidae) de agua dulce y salobre del departamento del Valle del Cauca. Cespedesia, **13**: 45-58.
- Rafinesque, L.S. 1815. Analyse de la nature, ou tableau de l'univers et des corps organisés, 1-224.
- Rathbun, M. J. 1912. New Decapod Crustaceans from Panama. Smithsonian Miscellaneous Collections, **59**: 1-3.
- Rodríguez, G. 1981. Decapoda. In: Hurlbert, S. H., Rodríguez, G. & Santos, N. D. (Eds.). Aquatic Biota of Tropical South America, Part I: Arthropoda. San Diego State University, San Diego, California, pp. 41-51.
- Rossi, N. 2012. Revisão das espécies de *Macrobrachium*, Bate, 1868, pertencentes ao complexo *M. olfersii* (Crustacea, Palaemonidae): análises morfológicas e moleculares. Tese (Mestrado-Programa de Pós-Graduação em Ciências). Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, 1-135.
- Smith, S. I. 1871. List of the Crustacea collected by J. A. McNeil in Central America. Annual Report of the Peabody Academy of Science, **1869**: 87-98.
- Valencia D.M. & M. R. Campos. 2007. Freshwater prawns of the genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) of Colombia. Zootaxa, **1456**: 1-44.
- Villalobos, F. A. 1967. Estudio de los Palaemonidae de México. I. *Macrobrachium acanthochirus* n. sp., del suroeste de México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional de México, **37**: 167-173.
- Villalobos, F. A. 1969. Problemas de especiación en América de un grupo de Palaemonidae del género *Macrobrachium*. Proceedings of the World Scientific Conference on the Biology and Culture of Shrimps and Prawns. FAO Fisheries Reports, **57**(3): 1055-1066.
- Wicksten, M. K. 1989. A Key to the Palaemonid Shrimp of the Eastern Pacific Region. Bulletin Southern California Academy of Science, **88**: 11-20.
- Wicksten, M. K. & M. E. Hendrickx. 2003. An updated checklist of benthic marine and brackish water shrimps (Decapoda: Penaeoidea, Stenopodidea, Caridea) from the Eastern Tropical Pacific. Contributions to the Study of East Pacific Crustaceans, **2**: 49-76.
- Wiegmann, A.F. 1836. Beschreibung einiger neuen Crustaceen des Berliner Museums aus Mexico und Brasilien. Archiv für Naturgeschichte, **2**: 145-151.

Propagación de especies nativas de la microcuenca del río La Vega, Tunja, Boyacá, con potencial para la restauración ecológica

Angélica María Acero-Nitola^{1,*}, Francisco Cortés-Pérez¹

Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Grupo de Investigación en Ecología de Bosques Andinos Colombianos-EBAC, Tunja, Colombia

Resumen

El objetivo de este trabajo fue identificar y propagar las especies nativas más importantes para la restauración ecológica de la microcuenca del río La Vega. Para identificar estas especies se usó una matriz de criterios con la que fueron seleccionadas las siguientes: *Xylosma spiculifera*, *Croton purdiei*, *Baccharis macrantha*, *Verbesina centroboyacana*, *Duranta mutisii*, *Lupinus bogotensis* y *Dodonaea viscosa*. Con estas especies se probaron dos técnicas de propagación, la de propagación sexual (semillas), en la cual se implementó un diseño en bloques completos al azar con dos tratamientos: el de control y el T1, consistente en aplicar enfriamiento a 5 °C durante 15 días, y la de rescate de plántulas, en la que se utilizaron plántulas de entre 20 y 40 cm de altura y se aplicaron tres tratamientos: el T0, es decir, control sin poda, el T1, con poda de raíces, y el T2, con poda foliar. En general, la propagación mediante el rescate de plántulas con poda fue más efectiva que la propagación mediante semillas.

Palabras clave: vegetación de alta montaña, propagación vegetal, semillas, rescate de plántulas, germinación, supervivencia.

Propagation of native species from the basin of La Vega River, Tunja, Boyacá, with potential for ecological restoration

Abstract

The main objective of this paper was to identify and propagate the most important native species for ecological restoration in the basin of La Vega River. Species were identified and selected by using a criteria matrix through which we obtained the following species: *Xylosma spiculifera*, *Croton purdiei*, *Baccharis macrantha*, *Verbesina centroboyacana*, *Duranta mutisii*, *Lupinus bogotensis* and *Dodonaea viscosa* on which two techniques of propagation were assayed. The first, a sexual propagation technique (seeds) where we used a random blocks design with two treatments: seeds cooled at 5 °C for 15 days, and the second, rescue of seedlings employing 20 to 40-cm high seedlings and three treatments: T0, seedling without pruning; T1, seedlings with root pruning, and T2, seedlings with leaf pruning. In general, propagation through seedling rescue with pruning proved to be more effective than the sexual propagation technique.

Key words: High mountain vegetation, plant propagation, seed, seedling rescue, germination, survival.

Introducción

La restauración ecológica es el proceso que ayuda al restablecimiento de un ecosistema degradado, dañado, transformado o destruido con la meta de recuperar su salud, integridad y sostenibilidad (SER, 2004). La restauración ecológica en ecosistemas riparios y microcuencas busca restablecer las áreas de protección, aumentar la cobertura vegetal nativa, mantener las relaciones ecológicas y contribuir a la interacción de los componentes bióticos y abióticos. Un ejemplo de ello es la vegetación riparia de orillas de los ríos, que desempeña funciones ecológicas y ofrece servicios ambientales importantes en el ecosistema,

como son aumentar la cantidad y la calidad del agua, reducir los sedimentos que llegan al cauce, controlar y regular el flujo del agua, recuperar el hábitat para los animales, restablecer corredores biológicos de flora y fauna, recuperar las interacciones bióticas, aumentar la conectividad y contribuir al mejoramiento estético y visual del entorno (Morales, et al., 2002; Jarro, 2004).

*Correspondencia:

Angélica María Acero-Nitola, angelmaracenito3@gmail.com

Recibido: 23 de abril de 2014

Aceptado: 11 de junio de 2014

Para la recuperación de ecosistemas degradados se han utilizado especies exóticas debido a su facilidad de propagación y rápido crecimiento, las cuales, sin embargo, presentan algunas desventajas a largo plazo como la desecación de la tierra por la extracción de agua, el reemplazo de especies nativas, la pérdida de hospederos y nichos para insectos y otra fauna (**Godínez & Flores, 1999; Segura, 2005**). Por el contrario, el uso de especies nativas, en particular las especies arbustivas pioneras, pueden ayudar en la formación posterior de un dosel arbóreo, así como a la creación de micrositios favorables para el establecimiento de especies tolerantes a la sombra, a la producción y acumulación de biomasa aérea y al recambio de nutrientes entre el suelo y la vegetación (**Cardona, 2008**), lo que permite mantener la estructura y la función de los ecosistemas (**Barrera, et al., 2010**).

La recuperación de la estructura y la función de los ecosistemas nativos en una microcuenca dependen de las estrategias de restauración ecológica que se puedan implementar. La identificación y propagación de especies nativas con potencial para la restauración ecológica es una fase previa que contribuye a la ejecución y al éxito de los proyectos de restauración de áreas degradadas (**Vargas & Lozano, 2008**).

En muchas especies la propagación por semillas es difícil o incierta, ya que está relacionada con la dispersión y la disponibilidad de sitios seguros para su establecimiento y desarrollo, sitios que pueden tener semillas de corta viabilidad que tienden a ser predadas rápidamente después de su dispersión o que tienen dificultades para permanecer en el ecosistema, y más aun si está intervenido (**Cardona, 2008**). En este sentido, la técnica de rescate de plántulas puede ser una alternativa, ya que con ella se extraen plántulas de bordes de camino o de interior de bosque, aunque teniendo cuidado de no afectar las poblaciones naturales de las especies, y se les da un manejo adecuado en el vivero para lograr su supervivencia y su crecimiento, con el fin de hacerlas útiles en los programas de restauración ecológica (**Vargas & Lozano, 2008**).

La microcuenca del río La Vega se encuentra afectada por la deforestación, la introducción de especies exóticas, el uso del suelo para la agricultura, la ganadería y el pastoreo, las explotaciones mineras a cielo abierto y la expansión y el crecimiento urbano en sus riberas. Estas actividades ocasionan graves alteraciones en el suelo, el agua, la vegetación y la fauna, generando cambios en la red de drenaje del suelo, aumento de la escorrentía superficial por procesos de compactación, pérdida de la capacidad de infiltración del agua, de la regulación hídrica y de las oscilaciones del caudal, pérdida de la cobertura vegetal nativa protectora de la ronda y contaminación del agua.

Estos usos del territorio de la microcuenca y las alteraciones que han causado han facilitado la ocurrencia de catástrofes naturales como los deslizamientos y el desbordamiento del río La Vega, incluidas las inundaciones del área urbana del municipio de Tunja en los años 2010 y 2011. Ello demuestra que hay relación entre el deterioro de los ecosistemas de la microcuenca del río La Vega y el impacto negativo en las especies, el suelo y la población humana, por lo que es necesario solucionar esta problemática mediante estrategias de restauración ecológica.

El objetivo de la presente investigación fue identificar y propagar las especies nativas importantes para la restauración ecológica de la microcuenca del río La Vega. Igualmente, se propuso aportar conocimiento esencial para aprovechar las especies nativas, propagándolas en vivero, con la expectativa de incorporarlas a los ecosistemas del río La Vega, especialmente en sus áreas riparias, donde se requerirán otros componentes que ayuden a restaurar la estructura y las funciones de la microcuenca.

Materiales y métodos

Área de estudio

La microcuenca del río La Vega (Figura 1) se localiza en la cordillera oriental colombiana, en los municipios de Tunja y Motavita, departamento de Boyacá, entre los 2.000 y los 3.250 m de altitud y en las coordenadas 5° 36' 36" N y 73° 26' 24" O, las cuales corresponden a la zona de vida de bosque andino (**Rangel, 1997**). La temperatura media anual en el municipio de Tunja es de 13,2 °C, la humedad relativa de 80 % y la precipitación media anual de 702,9 mm, con un régimen bimodal que presenta picos en los meses de abril y mayo y de octubre y noviembre (Centro de Información Meteorológica, UPTC). El principal afluente de esta microcuenca es el río La Vega, que nace en la parte norte del municipio de Motavita, en la vereda El Frutillal, a 3.250 m de altitud.

Identificación de las especies más útiles en la restauración ecológica de la microcuenca

Se hicieron recorridos en la microcuenca del río La Vega y se localizaron cuatro tipos de vegetación: matorral bajo, pastizal, plantaciones de especies exóticas y vegetación de ribera. Durante dichos recorridos se hallaron 136 especies de plantas vasculares, de las cuales 16 presentaron atributos vitales de potencial utilidad para la restauración ecológica (**Gutiérrez & Gómez, 2013**). Estas 16 especies se analizaron mediante una matriz de criterios de selección (**Cardona, 2008**), con la cual se evaluó la representación y cuatro atributos vitales: el ambiente, la competencia, la colonización y la persistencia, y se estableció el orden de importancia de las especies para los procesos de restauración (Tabla 1S, <http://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/downloadSuppFile/76/143>).

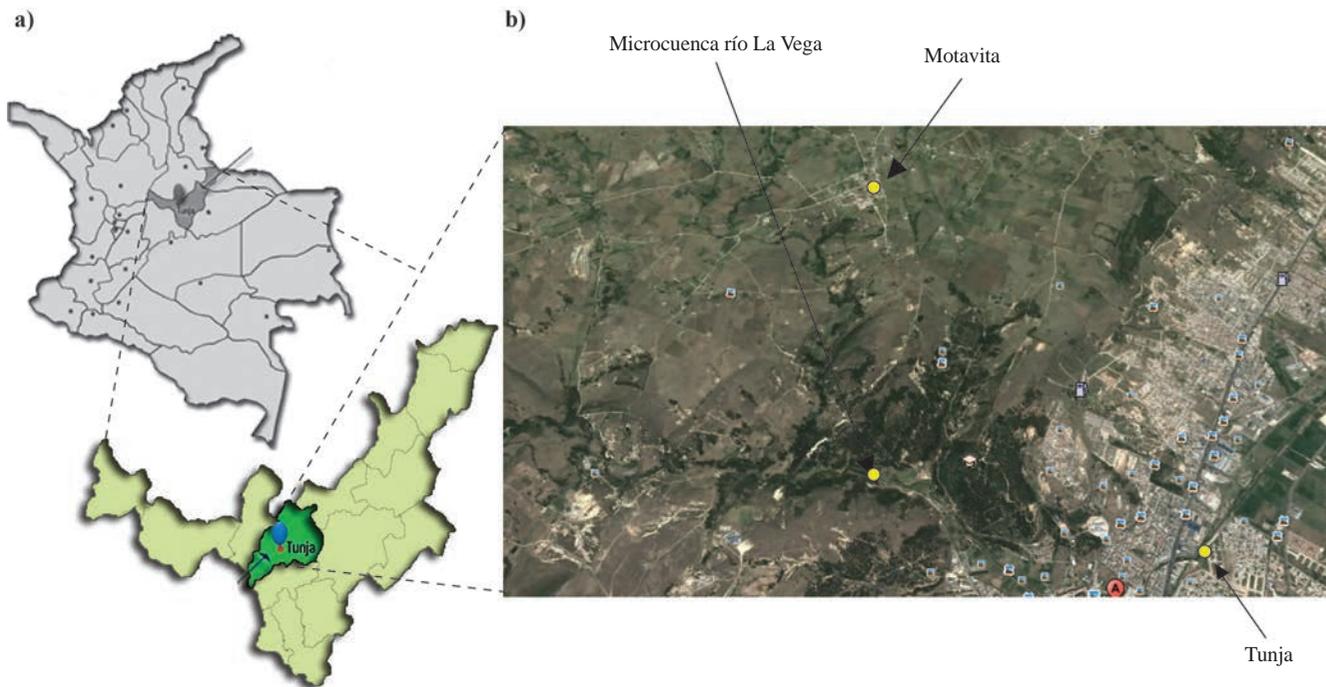


Figura 1. Localización del área de estudio: a) mapas de Colombia y el departamento de Boyacá y b) imagen satelital de la microcuenca del río La Vega (Google Earth, 2013).

Con base en este dato y la disponibilidad de las especies en campo, se seleccionaron siete de ellas para la aplicación de las técnicas a evaluar.

Aplicación de las técnicas de propagación

Propagación sexual (semillas). Para evaluar esta técnica se seleccionaron las especies *Croton purdiei*, *Duranta mutisii* y *Xylosma spiculifera*, de hábito arbóreo, y *Verbesina centroboyacana* y *Dodonaea viscosa*, de hábito arbustivo. De cada especie se tomaron frutos maduros de 2 a 10 individuos sanos de entre 2 y 5 metros de altura y 2 y 7,5 m² de cobertura, los cuales se guardaron en bolsas con cierre sellado etiquetadas con la fecha de recolección después de verificar su buen estado fitosanitario. En el laboratorio se extrajeron y se contaron las semillas de los frutos, y se hizo su descripción morfológica utilizando estereoscopio. Se seleccionaron las semillas que presentaban las mejores condiciones morfológicas y se evaluó su viabilidad con dos pruebas indirectas: la prueba de remojo y la prueba de observación del tamaño, la forma y el color (Mulawarman, *et al.*, 2003).

Se estableció un diseño en bloques completos al azar con dos tratamientos y cuatro repeticiones de cada uno: un tratamiento de control (T0) o siembra directa y un tratamiento pregerminativo de enfriamiento (T1) aplicado a las semillas tratadas con vitavax® 300 a 5 °C durante 15 días. Cada repetición se hizo en lotes de 50 semillas para un total de 200

semillas por especie. El procedimiento de siembra se realizó en bandejas de germinación de 60 cm x 40 cm en sustrato de tierra negra y cascarilla en relación de tres a uno (Trujillo, 2009). Los semilleros se mantuvieron en condiciones de invernadero, a una temperatura de 18 a 24 °C y con riego diario. El seguimiento y la evaluación del porcentaje de germinación se hicieron observando la emergencia de la radícula y la aparición de plántulas semanalmente durante tres meses.

Propagación mediante la técnica de rescate de plántulas. Para este experimento se seleccionó la especie *C. purdiei*, de hábito arbóreo, y *D. viscosa*, *V. centroboyacana*, *Baccharis macrantha* y *Lupinus bogotensis*, de hábito arbustivo. Se recolectaron plántulas sanas de entre 20 y 40 cm de altura, en bordes de camino y al interior de arbustales. La extracción y el traslado se hicieron teniendo cuidado de no afectar su sistema radicular y evitando una posible deshidratación (Lugano, 2002; Vargas & Lozano, 2008). Las plántulas se llevaron al vivero Puente Restrepo de la UPTC, donde se realizó el trasplante a bolsas de polietileno de 2 kilos, con tierra negra y cascarilla de arroz en relación de tres a uno.

Se estableció un diseño en bloques completos al azar con dos tratamientos y un control, T1: plántulas con poda del 30 % de la raíz, T2: plántulas con poda del 100 % del follaje, y el control T0, con trasplante directo de plántulas. Se emplearon de 10 a 15 individuos de cada especie por tratamiento para un

total de 175 individuos. Las plántulas se mantuvieron durante tres semanas en periodo de aclimatación, bajo condiciones de sombra y con riego cada dos días. Después del periodo de aclimatación se realizó una distribución aleatoria de cada plántula en un área de 26 m² y se evaluó su respuesta a las condiciones de trasplante mediante el seguimiento de la altura, tomada en centímetros desde la base hasta la yema terminal de la rama más alta de la plántula, de la cobertura, midiendo la copa de cada plántula y aplicando la fórmula de la elipse aproximada (Ramírez, 2006), y del estado fitosanitario según la categorización establecida por Rojas (2002). Se hizo seguimiento durante 65 días, registrando las variables cada tres semanas, es decir a los 22, 44 y 65 días. Durante este periodo las plántulas se mantuvieron cubiertas con polisombra al 65 % y con riego diario.

Análisis de datos

Probabilidad de supervivencia. Con el programa PASW-Statistics Versión 18 (Nie, et al., 1968), se calculó la probabilidad de supervivencia de las plántulas rescatadas utilizando el método no paramétrico de Kaplan-Meier (Aguayo & Lora, 2007) para así estimar la probabilidad de supervivencia individual acumulada a lo largo del periodo de seguimiento comprendido entre la fase de aclimatación y la fase de respuesta al trasplante, o sea, a los 22, 44 y 65 días.

Tasa de crecimiento relativo. Con los datos de altura y cobertura de las plántulas rescatadas se calculó la tasa de crecimiento relativo (TCR) en sus dos componentes: la tasa de crecimiento relativo según la altura (TCRA) y la tasa de crecimiento relativo según la cobertura (TCRC), aplicando una modificación a la fórmula propuesta por Hastwell & Faccelli (2003):

$$TCR = \frac{Mt - M(t-1)}{t},$$

dónde Mt corresponde a la altura (cm) o cobertura final (cm²), M (t-1), a la altura (cm) o cobertura inicial (cm²) y t al tiempo (días) transcurrido entre la fase de aclimatación y cada medición.

Se utilizó el programa estadístico R, versión 3.0 (Guisande, et al., 2011), para hacer los análisis de varianza (ANOVA) de las medidas repetidas usando los datos de la TCRA y la TCRC registrados en los tres periodos de seguimiento (22, 44 y 65 días) y verificar si existía influencia del tiempo. Con los datos de la TCRA y la TCRC tomados a los 65 días se hicieron análisis estadísticos con el fin de establecer las diferencias significativas entre los tratamientos para cada especie y entre las especies para cada tratamiento. Se aplicó la prueba de Shapiro-Wilk y la de Kolmogorov-Smirnov-Lilliefors para comprobar el supuesto de normalidad. En los casos en los que hubo normalidad, se aplicaron los ANOVA y en aquellos en que no, se aplicó la prueba de Kruskal-Wallis.

Evaluación del estado fitosanitario

Este se realizó considerando las categorías propuestas por Rojas (2002): estado fitosanitario 1 = plántula completamente sana sin ningún problema fitosanitario visible, de buen color y vigor; estado fitosanitario 2 = plántula relativamente sana, con alguna evidencia de problemas fitosanitarios, pero que no corre riesgo de morir al no presentarse en más de un 50 % del follaje ni haber provocado heridas graves en el tallo; estado fitosanitario 3 = plántula enferma, con problemas fitosanitarios que afectan su desarrollo normal tales como pérdida del eje dominante o del follaje y, en general, daños visibles en más del 50 % de la planta.

Resultados

La tabla 1S muestra las 16 especies evaluadas aplicando los criterios de Cardona (2008), y el orden de prioridad para su uso en la restauración ecológica de la microcuenca del río La Vega. Atendiendo a ese orden, y considerando la disponibilidad de material vegetal, se escogieron las siguientes especies: *X. spiculifera*, *C. purdiei*, *B. macrantha*, *V. centroboyacana*, *D. mutisii*, *L. bogotensis* y *D. viscosa*. Además de cumplir con los criterios anotados, las especies seleccionadas tienen otras características que influyeron en su escogencia: tener un grado de desaparición bajo, tener capacidad de adaptación a, por lo menos, dos o tres de los ecosistemas censados, presentar dispersión ornitócora o anemócora y tener la habilidad de persistir o de tolerar disturbios.

Propagación sexual de plántulas

Las semillas de *D. viscosa*, *C. purdiei*, *D. mutisii*, *V. centroboyacana* y *X. spiculifera* son pequeñas y con testa dura, características que dificultan su germinación; además, algunas de las semillas de *D. viscosa*, *C. purdiei* y *D. mutisii* tenían hongos y larvas de insectos al momento de realizar su recolección en campo. Por otra parte, las pruebas de viabilidad indirecta mostraron que el 100 % de las semillas de *D. mutisii* eran viables, seguidas de las de *C. purdiei* (94 %), de *V. centroboyacana* (70 %) y de *D. viscosa* (25 %).

El seguimiento de la germinación de las plántulas de control y de las sometidas a tratamiento de enfriamiento se muestra en la Figura 1S, <http://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/downloadSuppFile/76/139> para las especies *D. viscosa*, *C. purdiei*, *V. centroboyacana* y *D. mutisii*. El porcentaje de germinación total fue mayor en las plántulas de control (38 %) que en las sometidas al tratamiento de enfriamiento (14,5 %). En general, los porcentajes de germinación de las especies fueron bajos, siendo *D. viscosa* la que obtuvo el máximo porcentaje de germinación con 21 % en las plántulas de control y 10 % en las sometidas a tratamiento de enfriamiento.

Las líneas de tendencia muestran que con el tratamiento de enfriamiento aplicado a *D. viscosa* se explica ($R^2=0,87$) mejor el porcentaje de germinación según la relación lineal de su tiempo de germinación con el tratamiento de control. Con el tratamiento de control de *C. purdiei*, *V. centroboyacana* y *D. mutisii* se explica más claramente ($R^2=0,83$, $R^2=0,72$ y $R^2=0,79$) el porcentaje de germinación según la relación lineal de su tiempo de germinación con el tratamiento de enfriamiento. La germinación de las semillas con siembra directa ocurrió durante los primeros 15 días, lo que en el caso de *D. mutisii* continuó hasta los 71 días. La germinación de las semillas con el tratamiento de enfriamiento (T1) ocurrió a partir de los 28 días y se detuvo a los 43 días. El porcentaje de germinación de las semillas de *X. spiculifera* fue el más bajo, con 0,5 % con los dos tratamientos (ver Anexo 1S, <http://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/downloadSuppFile/76/137>).

Propagación por la técnica de rescate de plántulas

Supervivencia. La probabilidad de supervivencia global obtenida al finalizar el periodo de seguimiento (65 días) fue de 0,91 (91,45 %), con 160 plántulas vivas de las 175 rescatadas. La figura 2S a, b, c, d, <http://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/downloadSuppFile/76/140> muestra la supervivencia de las especies con cada tratamiento. En el tratamiento de control se obtuvo una probabilidad de supervivencia global de 0,96 (96,2 %), siendo *B. macrantha*, *C. purdiei* y *D. viscosa* las especies que tuvieron la mayor probabilidad de supervivencia (100 %), seguidas de *V. centroboyacana* con 0,95 (95 %) y *L. bogotensis* con 0,85 (85,4 %) (Figura 2S a). Con el T1 (poda de raíces), la probabilidad de supervivencia global fue de 1 (100 %), por lo que no se graficó. Con el T2 (poda de hojas), la probabilidad de supervivencia global fue de 0,94 (94,7 %), siendo *C. purdiei* la especie que obtuvo la mayor probabilidad de supervivencia (100 %), seguida de las especies *D. viscosa* y *V. centroboyacana* con 0,97 (97,5 %), *B. macrantha* con 0,96 (96,4 %) y *L. bogotensis* con 0,81 (81,2 %) (Figura 2S b).

La figura 2S c, d y e muestra de manera global los tratamientos en los que hubo mortalidad de las plántulas de cada especie. Así, *B. macrantha* y *D. viscosa* solo registraron mortalidad en el T2, lo que supone una probabilidad de supervivencia de 0,96 (96,4 %) y 0,97 (97,5 %), respectivamente (Figura 2S c). *L. bogotensis* presentó mortalidad en T0 y T2, con una probabilidad de supervivencia de 0,85 (85,4 %) y 0,81 (81,3 %), respectivamente (Figura 2S d), y una supervivencia global de 0,83 (83,3 %), en tanto que *V. centroboyacana* presentó mortalidad con los mismos tratamientos, con una probabilidad de supervivencia de 0,95 (95 %) y 0,97 (97 %), respectivamente (Figura 2S e), y una supervivencia global de 0,96 (96,3 %).

Crecimiento. El ANOVA de medidas repetidas indicó diferencias significativas en la tasa de crecimiento relativo en altura a lo largo del periodo entre los 22 y 44 días ($p=0,014$) y entre los 22 y los 65 días de seguimiento ($p=0,005$). La tasa de crecimiento relativo en altura no presentó diferencias significativas entre especies ($p=0,675$) ni entre tratamientos ($p=0,926$) a lo largo del tiempo. La tasa de crecimiento en cobertura presentó diferencias a lo largo del periodo entre los 22 y los 44 días ($p=0,032$) y entre los 22 y los 65 días ($p=0,013$). La tasa de crecimiento en cobertura presentó diferencias entre especies ($p=2,17e-05$), pero fue igual entre tratamientos ($p=0,225$).

El análisis de varianza simple mostró que solo hubo diferencias significativas entre tratamientos en la especie *C. purdiei* ($p=0,028$), siendo mayor la tasa de crecimiento relativo en cobertura (TCRC) en el tratamiento con poda foliar (T2) que en el tratamiento con poda de raíces (T1) ($p=0,022$). La diferencia entre los tratamientos de control y con poda de raíces (T1) no fue significativa ($p=0,058$) en cuanto al crecimiento en altura de la especie *C. purdiei*, sin embargo, se acercó al límite de significación ($p=0,05$), lo que indica que con el tratamiento de control se presentó un mayor crecimiento en altura que en el tratamiento con poda de raíces (T1). El valor de p para la especie *L. bogotensis* ($p=0,066$) se acercó al límite de significación, indicando que el crecimiento en cobertura fue mayor con el tratamiento de poda de raíces que con el de poda foliar (Tabla 2S, <http://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/downloadSuppFile/76/144>).

La prueba de Kruskal-Wallis indicó que las tasas de crecimiento relativo en altura y cobertura fueron diferentes entre las especies con cada uno de los tratamientos (Tabla 3S, <http://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/downloadSuppFile/76/145>).

Los análisis de varianza mostraron que *L. bogotensis* tuvo mayor crecimiento en altura con el tratamiento control (T0) y con los tratamientos (T1) y (T2) comparada con las otras especies (Figura 3S a, <http://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/downloadSuppFile/76/141>), así como mayor crecimiento en cobertura con el control (T0) y con el tratamiento de poda foliar (T2) que las demás especies. Los valores de p que aparecen encima de cada barra en la figura 3S a y b se muestra que las diferencias de crecimiento de *L. bogotensis* frente a las otras especies fueron altamente significativas y, además, que *C. purdiei* presentó mayores tasas de crecimiento en cobertura con poda foliar (T2) que *D. viscosa* (Figura 3S b). La comparación entre las demás especies no mostró diferencias significativas en las tasas de crecimiento.

Estado fitosanitario. Durante el periodo de aclimatación (tres semanas) las 175 plántulas rescatadas no evidenciaron ningún problema fitosanitario y durante los 65 días de seguimiento

los porcentajes de plántulas enfermas o con algún problema fitosanitario fueron bajos (Figura 4S, <http://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/downloadSuppFile/76/142>). A medida que transcurrió el tiempo todas las especies estudiadas mejoraron su estado fitosanitario, presentándose los mayores porcentajes en la categoría 1 a los 65 días (Figura 4S) (ver el Anexo 2S, <http://www.racefyn.co/index.php/racefyn/article/downloadSuppFile/76/138>).

Discusión

Identificación de las especies más importantes para su uso en la restauración ecológica de la microcuenca del río La Vega

Las especies nativas que mostraron mayor eficacia para la restauración ecológica en la microcuenca del río La Vega fueron *X. spiculifera*, *C. purdiei*, *B. macrantha*, *V. centrobayacana*, *D. mutisii*, *L. bogotensis* y *D. viscosa*. En el estudio realizado en los alrededores del embalse de Chisacá, **Cardona** (2008) utilizó la misma matriz de criterios y obtuvo otras especies como *Escallonia paniculata*, *Hesperomeles goudotiana*, *Oreopanax mutisianum*, *Pentacalia ledifolia* y *Vallea stipularis*. Las especies registradas en cada sitio son diferentes, pero pueden compartir atributos que las hacen útiles en procesos de restauración; en este caso, las especies encontradas en este estudio y en el del **Cardona** (2008) tienen buena capacidad de adaptación a los diferentes tipos de vegetación, habilidad para competir por espacio, luz y nutrientes, así como para atraer agentes dispersores y persistir y tolerar disturbios en los sitios bajo estudio.

Según **Cardona** (2008), la identificación y la selección de las especies nativas es uno de los primeros pasos de la restauración ecológica, lo que logra conociendo los rasgos de la historia de vida de las especies tal como lo ratifican **Cárdenas & Vargas** (2008), **Montenegro & Vargas** (2008), **Arroyave, et al.**, (2011) y **Gómez & Vargas** (2011), quienes indican que los rasgos de la historia de vida permiten un mejor entendimiento de las características ecológicas de las especies de interés y una mayor comprensión de cómo se agrupan, interactúan y funcionan en comunidades. **Vázquez, et al.**, (1999) amplían estos conceptos, señalando que las especies útiles en restauración ecológica deben tener características como el rápido crecimiento, la fácil propagación, la resistencia a condiciones limitantes y la buena producción de materia orgánica; así mismo, deben permitir el establecimiento de otras especies de flora y fauna nativas y reducir el de las especies invasoras (**Scott, et al.**, 2012). En este trabajo se encontró que el uso de *B. macrantha*, *L. bogotensis* y *D. viscosa* en la microcuenca del río La Vega sería apropiado porque dichas especies presentan las características con las que podrían alcanzarse las metas de restauración de las áreas degradadas, coincidiendo en esto con **Mahecha, et al.**, (2004) y **Barrera, et al.**, (2010), quienes

también subrayan la importancia de utilizar estas especies en áreas disturbadas, destacando los aspectos ecológicos y los usos que podrían favorecer el ecosistema afectado.

La identificación de estas especies es una herramienta útil para el éxito de proyectos futuros si se emplean en estrategias de plantación como lo indican **Annick, et al.**, (2013), quienes mencionan que la siembra directa de árboles con características útiles en restauración es apropiada en campos abandonados. **Vargas & Lozano** (2008) señalan que después de la identificación de las especies es importante considerar la cantidad de material vegetal necesario, recurriendo a técnicas de propagación con las que se obtenga menor pérdida y mayores tasas de germinación y desarrollo de las plántulas.

Propagación sexual de plántulas

En general, las semillas de las especies que se seleccionaron para los ensayos de germinación son de tamaño pequeño. A este respecto, en un estudio llevado a cabo en Quebec, Canadá, **Annick, et al.**, (2013) concluyeron que el tamaño de las semillas era un factor que influía en la tasa de germinación de las especies, pues las semillas de tamaño grande como las de *Quercus rubra* tuvieron un mayor porcentaje de germinación (57 %) en relación con las semillas pequeñas; además, indican que la emergencia de las plántulas disminuye por la falta de humedad en el suelo y que las semillas más grandes pueden germinar en una gama más amplia de temperaturas que las especies de semillas más pequeñas. Probablemente los factores mencionados también influyeron en la germinación de las semillas en el presente estudio; además, es posible que el riego suministrado no haya sido suficiente y las plántulas estuvieron sometidas a temperaturas mayores en el invernadero.

Algunas de las semillas que se recolectaron en este trabajo estaban afectadas por larvas de insectos y hongos, por lo que no se utilizaron en los ensayos. Esto es similar a lo encontrado por **Godínez & Flores** (1999), quienes mencionan que a pesar de que las condiciones eran óptimas para la mayoría de las semillas de las 32 especies con utilidad para la restauración ecológica de la costa de Guerrero, en Petacalco, México, algunas estaban afectadas por insectos, incluso infestadas de insectos depredadores. En este estudio se verificó la calidad de las semillas, pero aun así, los porcentajes de germinación fueron bajos. Por otro lado, **Hauser** (1994) menciona que la presencia de brúquidos en las semillas favorece la germinación, pues hacen un orificio en la testa que propicia la emergencia rápida de la radícula, lo cual puede ser cierto para las semillas que tienen testa dura, pero no para las de testa blanda, ya que en ellas podrían ocasionar daños en el embrión, como se observó en algunas semillas de testa blanda (*D. viscosa*) desechadas en nuestro estudio.

Las pruebas de viabilidad indirecta mostraron mayores porcentajes de germinación con respecto a lo obtenido experimentalmente (Figura 2S). **Pérez, et al.**, (2011) emplearon las pruebas de flotación y de observación de daño visible recomendadas por **Mulawarman, et al.**, (2003) porque con estas aumenta la posibilidad de usar semillas viables y obtener buenos porcentajes de germinación; sin embargo, estos autores indican que las pruebas indirectas dan una estimación mayor de lo obtenido con la germinación. **Socolowski, et al.**, (2012) evaluaron la viabilidad de las semillas de *Xylopia aromatica*, especie nativa de Brasil, utilizando rayos X y pruebas de tetrazolio, y determinaron que dichas pruebas permiten evaluar el potencial fisiológico y el tipo de dormancia de las semillas, ya que se pueden mostrar embriones con latencia morfofisiológica.

El porcentaje de germinación de las semillas ensayadas fue muy bajo, inferior al 22 %, lo que hace que esta técnica sea más difícil de implementar en la propagación de especies nativas; un ejemplo de esta limitación lo dan **Ramos, et al.**, (2012), quienes indican que especies como *D. viscosa* son muy difíciles de propagar por semilla. En el mismo sentido, **Muszyńska, et al.**, (2013) indican que la contaminación por metales pesados en los órganos generativos de las semillas dificulta su germinación, reduciendo el éxito reproductivo, y que ello ocurre en ambientes perturbados; sin embargo, es improbable que esto esté ocurriendo en el área de estudio porque no hay reportes de la presencia de metales pesados en dichos ecosistemas. Probablemente, los bajos porcentajes de germinación de las otras especies probadas indican que su propagación por semillas no es efectiva con los tratamientos aplicados, por lo que en próximos estudios se deberían considerar otros aspectos como la época de recolecta de los frutos y el tipo de latencia de las semillas de las especies estudiadas, así como comprobar la aplicación de tratamientos pregerminativos que incluyan la escarificación mecánica o ácida, como lo hicieron **Martínez, et al.**, (2006) con buenos resultados en los porcentajes de germinación.

Con el tratamiento de control, es decir, la siembra directa de *D. viscosa*, *C. purdiei*, *V. centrobayacana* y *D. mutisii*, se obtuvieron los mejores porcentajes de germinación y en un tiempo menor comparado con el tratamiento de enfriamiento; no obstante, consideramos que los porcentajes de germinación de este último tratamiento podrían mejorar porque la altitud de la microcuenca del río La Vega (2.800 m) estaría regulando la fisiología reproductiva de las semillas mediante una disminución del nivel de ácido abscísico, tal como lo confirma **Pérez** (2002). Sin embargo, el choque térmico inhibió o retardó el proceso de germinación de las semillas en nuestros ensayos. **Godínez & Flores** (1999), **Castañeda, et al.**, (2007), **Navarro & González** (2007), **Hermosillo, et al.**, (2008) y **Rodríguez, et al.**, (2012) mencionan que

es necesario implementar un tratamiento pregerminativo para obtener mejores porcentajes de germinación y que, igualmente, se debe considerar el tamaño de la semilla, la dureza de la testa y la fisiología de las semillas para activarlas por diferencias de temperatura, así como tener información sobre la biología de las especies para romper el tipo de latencia que pueda estar presente. Los resultados obtenidos en el presente estudio fueron similares a los de **Godínez & Flores** (1999), debido a que la aplicación del tratamiento de enfriamiento no fue efectiva para romper una probable latencia fisiológica de las semillas en especies de la familia Leguminosae y Asteraceae. Dadas las bajas tasas de germinación logradas, es necesario aplicar otros tratamientos que puedan estimular la germinación de las semillas (**Martínez, et al.**, 2006), así como realizar ensayos con diferentes sustratos, aplicar inoculantes fúngicos que promuevan la germinación de las semillas, como lo indican **Delgado, et al.**, (2013), o realizar la siembra directa en campo como lo hicieron **Pérez, et al.**, (2011), para conocer la influencia de otros factores en condiciones *in situ*.

Propagación mediante la técnica de rescate de plántulas

La elevada supervivencia de las plántulas rescatadas (91,45 %) fue de un nivel similar al obtenido por **Vargas & Lozano** (2008), en cuyo estudio se alcanzó una supervivencia promedio de las plántulas rescatadas de 90,39 %. La supervivencia obtenida en este estudio se asoció al cuidado que se tuvo para no afectar el sistema radicular de las plántulas durante su extracción y trasplante a bolsa. A pesar de que la mortalidad fue baja, se deben incrementar los cuidados de vivero para fomentar la resistencia al estrés, incluida la inoculación de hongos micorrízicos, la aplicación de reguladores de crecimiento, el uso de fertilizantes y el manejo del riego, entre otros, todo lo cual reduce la mortalidad de las plántulas, como lo mencionan **Lui, et al.**, (2012).

En el presente trabajo la técnica de rescate de plántulas resultó efectiva en la propagación de *C. purdiei*, *D. viscosa*, *V. centrobayacana*, *B. macrantha* y *L. bogotensis*. **Gil & Pardo** (1997) indican que el trasplante de plántulas a raíz desnuda genera una situación de estrés en la planta porque con su extracción ocurren daños mecánicos de la raíz, hay cambios en la temperatura y la radiación y se suprime temporalmente el aporte de agua, además de que puede verse afectada por bacterias o parásitos que penetran en la raíz debido a los traumatismos que haya podido sufrir. Sin embargo, se encontró que, a pesar de que la extracción y el trasplante a bolsa son procesos en los que la planta sufre cambios a nivel morfológico y fisiológico, las plántulas de las especies ensayadas respondieron favorablemente al estrés durante el periodo de aclimatación y acondicionamiento en vivero.

El tratamiento con poda de raíces fue el más efectivo en la supervivencia de las plantas que rescatamos. **Grossnickle** (2005) indica que el crecimiento de las raíces es fundamental en el establecimiento de las plántulas y que, por lo tanto, es importante que aun antes de realizar la siembra en el sitio definitivo, las plántulas logren desarrollar un buen sistema radicular en vivero para evitar el estrés y mantener un adecuado equilibrio hídrico. El tratamiento con poda de raíces influyó en el nuevo crecimiento de raíces, el cual es importante en la supervivencia de las plántulas, como lo confirman **Gil & Pardos** (1997) y **Grossnickle** (2005).

Según **Gil & Pardos** (1997), cuando la transpiración supera el proceso de absorción, se altera el balance hídrico, las raíces detienen su crecimiento, los pelos radiculares mueren y se reduce la capacidad meristemática de generar nuevos ápices radiculares, lo que conduce a una baja absorción de agua y de nutrientes. Esto puede ocurrir cuando se realiza poda de raíces, porque se genera un desequilibrio entre las masas radicular y foliar; sin embargo, se encontró aquí que la poda de raíces en un 30 % por plántula estimuló la supervivencia y permitió superar el estrés inicial como lo confirmó el mejoramiento del estado fitosanitario.

El tratamiento con poda de hojas fue efectivo en la supervivencia y el crecimiento de la mayoría de las plántulas de *C. purdiei*, *D. viscosa* y *V. centroboyacana*, ya que como lo señalan **Casanova, et al.**, (2010), el aumento de la biomasa aérea por el efecto de poda podría estar asociado con un estímulo en el cambio de asignación de recursos para la formación de rebrotes. Además, la eliminación de las hojas provoca que durante el desarrollo de nuevos foliolos se disminuya en la planta el proceso de transpiración y el sistema radicular continúe su crecimiento para mantener posteriormente el equilibrio hídrico (**Falcón, et al.**, 2013). Con la poda de hojas se reduce la transpiración y disminuye el proceso fotosintético, la planta no usa las reservas de hidratos de carbono, sino que las almacena para utilizarlas cuando se forme el sistema foliar requerido para emplearlas, y se dedica a la formación del sistema radicular (**Gil & Pardos**, 1997).

El crecimiento en altura y cobertura de las plántulas fue notorio a partir de los 22 días del trasplante a bolsa; los tratamientos no implicaron ninguna diferencia en el crecimiento de las plántulas, pero las especies sí presentaron un crecimiento diferente, lo que indica que cada una responde de maneras diferentes a las condiciones en vivero, como lo indican **Vargas & Lozano** (2008).

A pesar de que no hubo diferencias significativas entre tratamientos en lo referente al crecimiento de las especies, algunas de ellas, como *L. bogotensis*, presentaron mayor crecimiento en cobertura con la poda de raíces, y otras, como *C. purdiei*, con la poda de hojas. La poda de raíces, que se hizo sin afectar los nódulos de *L. bogotensis*, estimuló el crecimiento de las plántulas, ya que estos nódulos permiten que la planta asimile mayor cantidad de nitrógeno para proporcionar un rápido crecimiento a la planta (**Ávila & Vargas**, 2009). Respecto a *C. purdiei*, esta es una especie de la que se conoce poco, sin embargo, fue la que presentó el más rápido desarrollo de rebrotes y de nuevas hojas entre las especies que se ensayaron.

La técnica de rescate de plántulas tratadas con poda de raíces y con poda de hojas resultó muy efectiva en este trabajo y podría ser muy útil en investigaciones posteriores con otras especies útiles en la restauración ecológica; sin embargo, se deben tener en cuenta las consecuencias que esto puede tener sobre el equilibrio de los bosques y las poblaciones de las especies con baja densidad o de aquellas con hábitos muy específicos, como lo mencionan **Vargas & Lozano** (2008).

Así pues, el procedimiento mencionado fue el más efectivo en la propagación de especies potenciales para la restauración ecológica en la microcuenca del río La Vega. *C. purdiei* y *L. bogotensis* fueron las especies con mejor desempeño en los experimentos, pues la primera obtuvo los mejores indicadores en supervivencia, la mayor cobertura con poda foliar y el mayor número de plántulas sanas, y la segunda, la mayor tasa de crecimiento relativo en altura y cobertura con poda de raíces. Por esto, se recomiendan para su propagación y potencial uso en proyectos de restauración ecológica en esta microcuenca.

Información suplementaria

Tabla 1S. Valoración de los criterios de selección para establecer el nivel de prioridad de las especies útiles en procesos de restauración ecológica de la microcuenca del río La Vega (Cardona, 2008)

Figura 1S. Porcentaje de germinación a) *D. viscosa* control= 21% ±1,78 T1=10% ± 1,69 b) *C. purdiei* control=8%

±1,24, T1=2% ±0,36 c) *V. centroboyacana* control=3% ±0,52 T1=0% ±0 d) *D. mutisii* Control= 5,5% ± 0,77 T1=2% ± 0,32

Anexo 1S. Seguimiento de la emergencia de plántulas

Figura 2S. Curvas de supervivencia no paramétricas obtenidas por el método Kaplan-Meier. a) De las especies en el control. b)

De las especies en el T2. c) De los tratamientos en donde hubo mortalidad de *B. macrantha* y *D. viscosa*. d) De los tratamientos en donde hubo mortalidad de *L. bogotensis* e) De los tratamientos en donde hubo mortalidad de *V. centroboyacana*

Tabla 2S. Valores de significancia (*p*-valor) según las tasas de crecimiento en altura y cobertura obtenidas para cada especie (comparación entre tratamientos)

Tabla 3S. Valores de significancia (*p*-valor) según las tasas de crecimiento en altura y cobertura obtenidas para cada tratamiento (comparación entre especies)

Figura 3S. Tasa de crecimiento relativo a) *altura* y b) *cobertura* con los valores de *p* para las combinaciones de especies que presentaron diferencias significativas en cada tratamiento.

Figura 4S. Porcentaje de plántulas en estado fitosanitario 1, 2 y 3 durante el periodo de seguimiento.

Anexo 2S. Plántulas después de 65 días del trasplante a bolsa.

Agradecimientos

Al programa de Jóvenes Investigadores e Innovadores “Virginia Gutiérrez de Pineda” de Colciencias, por la cofinanciación de esta investigación. A la Dirección de Investigaciones de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, por su colaboración. A la Secretaría de Desarrollo Rural de la Alcaldía Municipal de Tunja, por el aporte en materiales y herramientas utilizadas en la investigación. A los integrantes del Grupo de Investigación en Ecología de Bosques Andinos Colombianos, por su colaboración, asesoría y acompañamiento durante el trabajo de campo. A los biólogos Daniel Humberto Galindo y Oscar Mauricio Roa Casas por su asesoría y colaboración en el manejo estadístico de los datos. Al coordinador Pedro Chaparro y a los operarios del vivero Puente Restrepo de la UPTC.

Conflicto de interés

Los autores declaran no tener ningún conflicto de interés

Referencias

- Aguayo, C. & Lora, M.** 2007. Cómo hacer “paso a paso” un Análisis de Supervivencia con SPSS para Windows. DOCUWEB FABIS-Fundación Andaluza Beturia para la investigación en salud.
- Annick, D., Messier, C. & Kneeshaw, D.** 2013. Seed Size, the Only Factor Positively Affecting Direct Seeding Success in an Abandoned Field in Quebec, Canada. *Revista Forests* **4**: 500-516.
- Arroyave M. P., Uribe, D.M. & Posada, M. I.** 2011. Restauración ecológica de la zona de ribera del río La Miel (Departamento De Caldas, Colombia. En Vargas, O. (ed.). *La restauración ecológica en la Práctica: Memorias del I Congreso Colombiano de Restauración Ecológica*: 252-259. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Ávila, L. & Vargas, O.** 2009. Formación de núcleos de restauración de *Lupinus bogotensis* dentro de claros en plantaciones de *Pinus patula* y *Cupressus lusitanica*. En: Vargas, O.,

León & Díaz, A. (Eds.) *Restauración ecológica en zonas invadidas por retamo espinoso y plantaciones forestales de especies exóticas*: 234-262. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.

- Barrera, J. I., Contreras, S. M., Garzón, N., Moreno, A. C., Montoya, S.P.** 2010. Manual para la restauración ecológica de los ecosistemas disturbados del distrito capital. Primera Edición. Bogotá: Pontificia Universidad Javeriana.
- Cárdenas, G. & Vargas, J. O.** 2008. Rasgos de historia de vida de especies en una comunidad vegetal alterada en un páramo húmedo (Parque Nacional Natural Chingaza). *Caldasia* **30**: 245-264.
- Cardona, A.** 2008. Propagación vegetativa de cinco especies potencialmente importantes para la restauración ecológica del bosque antioqueño. En: Vargas, O. (ed.). *Restauración ecológica del bosque altoandino. Estudios diagnósticos y experimentales en los alrededores del Embalse de Chisacá (Localidad de Usme, Bogotá D.C.)*: 497-516. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Casanova, F., Ramírez, L. & Solorio, F.** 2010. Efecto del intervalo de poda sobre la biomasa foliar y radical en árboles forrajeros en monocultivo y asociados. *Journal Tropical and Subtropical Agroecosystems*, **12**: 657 -665.
- Castañeda, S., Garzón, Á., Cantillo, M., Torres, M. & Silva, L.** 2007. Análisis de la respuesta de ocho especies nativas del bosque alto andino ante dos métodos de propagación. *Revista Colombia Forestal* **10**: 79-90.
- Delgado, P., Jiménez, J., Guerrero, M., & Flores, J.** 2013. Effect of fungi and light on seed germination of three *Opuntia* species from semiarid lands of central Mexico. *Revista Plant Research* **126**:643–649.
- Falcón, E., Riera, M. & Rodríguez, O.** 2013. Efecto de la inoculación de hongos micorrizógenos sobre la producción de posturas forestales en dos tipos de suelos. *Revista Cultivos Tropicales* **34**: 32-39.
- Gil, L. & Pardos, J.** 1997. Aspectos funcionales del arraigo. La calidad fisiológica de la planta forestal. Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales **4**: 27-33.

- Godínez, H. & Flores, A.** 1999. Germinación de semillas de 32 especies de plantas de la costa de Guerrero: su utilidad para restauración ecológica. *Polibotánica* **11**: 1-19.
- Gómez, P & Vargas O.** 2011. Grupos funcionales de especies promisorias para la restauración ecológica con base en sus rasgos de historia de vida en la Reserva Natural Ibanasca (Ibagué, Tolima, Colombia). En: Vargas O. & Reyes S. (eds.). La restauración ecológica en la práctica: Memorias del I Congreso Colombiano de Restauración Ecológica y II Simposio Nacional de Experiencias en Restauración Ecológica: 239-247. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Grossnickle, S.** 2005. Importance of root growth in overcoming planting stress. *Revista New Forests* **30**: 273–294.
- Guisande, C., Vaamonde, A. & Barreiro, A.** 2011. Tratamiento de datos con R, Statística y SPSS. Ediciones Díaz de Santos. Madrid- España.
- Gutiérrez, G. E. & Gómez, N. L.** 2013. Aplicación de compost para la inducción de la sucesión vegetal en un área afectada por minería a cielo abierto en la microcuenca del río La Vega, Tunja Boyacá. Manuscrito inédito. Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja Colombia.
- Hastwell, G. T. & Facelli, J. M.** 2003. Differing effects of shade-induced facilitation on growth and survival during the establishment of a chenopod shrub. *Journal of Ecology*: **91**: 941–950.
- Hauser, P.T.** 1994. Germination, predation and dispersal of Acacia albida seeds. *OIKOS*, **71**: 421-426.
- Hermosillo, Y., Aguirre, J., Rodríguez, R., Aguirre, C., Gómez, A. & Magaña R.** 2008. Métodos inductivos para maximizar la germinación de semilla de germoplasma nativo en vivero para sistemas silvopastoriles en Nayarit, México. *Revista Zootecnia Tropical* **26**: 355-358.
- Jarro, E.** 2004. Conceptos generales. En: Montoya, S. (ed.). Guía técnica para la restauración de áreas de rondas y nacederos del Distrito Capital: 7-13. Bogotá, Departamento Técnico Administrativo del Medio Ambiente (Dama).
- Liu, Y., Bai, S., Zhu, Y., Li, G. & Jiang, P.** 2012. Promoting seedling stress resistance through nursery techniques in China. *Revista New Forests* **43**: 639–649.
- Lugano, L.** 2002. Cosecha de plantines para forestar. Manuscrito inédito. Núcleo de Extensión Forestal Patagonia Proyecto Forestal de Desarrollo SAGP y A – BIRF Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria.
- Mahecha, G., Ovalle, E., Escobar, A., Camelo, D., Rozo, A. & Barrero, D.** 2004. Vegetación del Territorio CAR-450 especies de sus llanuras y montañas. Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca-CAR.
- Martínez, G., Orozco, A. & Martorell, C.** 2006. Efectividad de algunos tratamientos pre-germinativos para ocho especies leñosas de la Mixteca Alta oaxaqueña con características relevantes para la restauración. *Boletín de la Sociedad Botánica de México. Sociedad Botánica de México* **79**: 9-20.
- Montenegro A. L. & Vargas O.** 2008. Atributos vitales de especies leñosas en bordes de bosque altoandino de la Reserva Forestal de Cogua (Colombia). *Rev. Biología Tropical* **56**: 705-720.
- Morales, J., Carneiro, C. M. & Serrano, O.** 2002. Estado de la información forestal en Colombia. Comisión Europea, Organización de las Naciones para la agricultura y la alimentación. Santiago de Chile.
- Mulawarman, JM Roshetko, SM Sasongko and D Irianto.** 2003. How to measure seed quality? En: Mulawarman, JM Roshetko, SM Sasongko and D Irianto (eds.). *Tree Seed Management – Seed Sources, Seed Collection and Seed Handling: A Field Manual for Field Workers and Farmers.* International Centre for Research in Agroforestry (ICRAF) and Winrock International: 42-44. Bogor, Indonesia.
- Muszyńska, E., Hanus, E. & Ciarkowska K.** 2013. Evaluation of Seed Germination Ability of Native Calamine Plant Species on Different Substrata. *Pol. J. Environ. Stud* **22**: 1775-1780.
- Navarro, M. & González, E.** 2007. Efecto de la Escarificación de Semillas en la Germinación y Crecimiento de *Ferocactus robustus* (Pfeiff.) Britton & Rose (Cactaceae). *Revista Zonas Áridas* **11**: 195-205.
- Nie, N. H., Hadlai, C. y Bent, D. H.** 1968. Pasw-Statistics Versión 18. IBM SPSS. National Opinion Research Center. Chicago. URL: <http://www.ibm.com/spss>.
- Pérez, F.** 2002. Germinación y Dormición de Semillas. En: Sánchez, A., Arroyo, M.; Navarro, R. (Eds.) *Material Vegetal de Reproducción: Manejo, Conservación y Tratamiento: 177-200.* Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía. Sevilla, España.
- Pérez, I., Ochoa, S., Vargas, G., Mendoza, M. & González, N.** 2011. Germinación y supervivencia de seis especies nativas de un bosque tropical de Tabasco, México. *Madera y Bosques* **17**: 71-91.
- Ramírez, A.** 2006. Ecología métodos de muestreo y análisis de poblaciones y comunidades. 1ª Edición. Bogotá: Pontificia Universidad Javeriana.
- Ramos, R., Orozco, A., Sánchez, M. & Barradas V.** 2012. Vegetative propagation of native species potentially useful in the restoration of Mexico City's vegetation. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **83**: 809-816.
- Rangel, O. Lowy P., Aguilar, M. & Garzón A.** 1997. Tipos de vegetación en Colombia. En Rangel O., (Ed.). *Diversidad Biótica II Tipos de vegetación en Colombia: 89-381.* Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales - Universidad de Colombia.
- Rodríguez, J., Valdés, Y. & Rodríguez, R.** 2012. Tratamientos a semillas para mejorar la germinación de *Colubrina ferruginosa* Brong. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* **18**: 27-31.

Rojas, F. 2002. Metodología para la evaluación de la calidad de plántulas de ciprés (*Cupressus lusitanica* Mill.) en vivero. Revista Chapingo **8**: 75-81.

Segura, B. 2005. Las especies introducidas, ¿son benéficas o dañinas? - En: www.conabio.gob.mx.

Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group. 2004. The SER International Primer on Ecological Restoration & Tucson: Society for Ecological Restoration International. Recuperado de: www.ser.org

Scott, A., Craig, D., Smith, D. and Newton, A. 2012. Identifying Native Vegetation for Reducing Exotic Species during the Restoration of Desert Ecosystems. Restoration Ecology **20**: 781–787.

Socolowski, F., Moure & S., Mascia, D. 2012. Viability of recently harvested and stored *Xylopiya aromatica* (Lam.)

Mart. (Annonaceae) seeds. Revista Brasileira de Sementes **34**: 408 – 415.

Trujillo, N. E. 2009. Guía de reforestación 2da Edición, ilustrada aumentada y actualizada.

Vargas, W. & Lozano, F. 2008. El papel de un vivero en un proyecto de restauración en paisajes rurales andinos. Establecimiento del corredor Barbas – Bremen. En: Barrera, J.I., Aguilar, M. & Rondón, D. (eds.). Experiencias de restauración ecológica en Colombia “Entre la sucesión y los disturbios”: 67-82. Escuela de Restauración Ecológica ERE. Bogotá: Pontificia Universidad Javeriana.

Vázquez, C., Batis, A. I., Alcocer, M. I., Gual, M. & Sánchez, C. 1999. Árboles y Arbustos Nativos Potencialmente Valiosos para la Restauración Ecológica y la Reforestación. Proyecto J-084 – Conabio. México: Universidad Autónoma de México.

Localización y magnitud del terremoto de 1785 en Colombia calculadas a partir de intensidades macrosísmicas

Augusto Antonio Gomez-Capera^{1*}, Elkin de Jesus Salcedo-Hurtado^{2,3}, Dino Bindi⁴, Jose Enrique Choy⁵, Julio Antonio Garcia-Pelaez⁶

¹ Istituto Nazionale di Geofisica e Vulcanologia, sezione di Milano, Milan, Italia

² Observatorio Sismológico y Geofísico de la Universidad del Valle, Cali, Colombia

³ Departamento de Geografía, Universidad del Valle, Cali, Colombia

⁴ Deutsches Geo Forschungs Zentrum GFZ, Center for Early Warning, Potsdam, Alemania

⁵ Laboratorio de Geofísica, Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes, Mérida, Venezuela

⁶ GEM Foundation, Pavia, Italia

Resumen

El terremoto ocurrido el 12 de julio de 1785 en Colombia ha sido uno de los eventos sísmicos con mayor número de estudios macrosísmicos realizados a partir de documentos históricos. En la mayoría de estos estudios se le asigna un valor de VIII como intensidad máxima. Con base en el estudio de **Salcedo Hurtado y Castaño Castaño** (2011), y mediante el método de **Bakun y Wentworth** (1997) y la relación de atenuación de la intensidad macrosísmica propuesta por **Gómez Capera y Salcedo Hurtado** (2002), se calculó la magnitud $m_b = 6,9 \pm 0,2$ y la localización del epicentro macrosísmico (4,78 latitud; -73,90 longitud) a 28 km de Bogotá. La validación de la relación de atenuación se realizó con los parámetros instrumentales del terremoto del 24 de mayo de 2008, localizado en la misma zona mesosísmica del sismo histórico aquí analizado.

Palabras clave: estudio de terremoto histórico, intensidad macrosísmica, parámetros del terremoto.

Calculation of the location and magnitude of the 1785 earthquake in Colombia based on macroseismic intensity data

Abstract

The earthquake that hit Colombia on July 12, 1785, is one of the seismic events with the highest number of macroseismic studies based on historical sources. Most of these studies have assigned a maximum intensity of VIII to the event. Following the study of **Salcedo Hurtado and Castaño Castaño** (2011), and applying the **Bakun and Wentworth** (1997) method and the macroseismic intensity attenuation proposed by **Gómez Capera and Salcedo Hurtado** (2002), we calculated the magnitude $m_b = 6.9 \pm 0.2$ and the macroseismic epicentre at 28 km from Bogotá. The validation of the attenuation model was performed with the instrumental parameters of the earthquake occurred on May 24, 2008, in the same region of the historical earthquake studied in the present article.

Key words: Historical earthquake study, macroseismic intensity, earthquake parameters.

El territorio colombiano ha sido afectado en diferentes épocas históricas por terremotos destructivos que han ocasionado pérdidas de vidas humanas y económicas. Teniendo en cuenta que la mayoría de estos terremotos pertenece a la etapa preinstrumental, la cual se extiende hasta los albores del siglo XX, cuando no existían redes sismológicas, se debe recurrir a los datos históricos como elementos principales para el estudio de la sismicidad de Colombia. La sismología histórica se desarrolla a partir del análisis de fuentes históricas de las cuales se obtiene información de tipo descriptivo sobre los daños causados por los terremotos (**Ambraseys**, 1971). Dicha información es analizada e interpretada a través de una escala de

referencia (por ejemplo, la escala macrosísmica europea EMS98, **Grünthal**, 1998), y a partir del análisis de los datos relativos a la distribución de daños, expresados en términos de intensidades macrosísmicas, es posible modelar la localización, la magnitud y las incertidumbres de dichos parámetros de la fuente del terremoto, que son decisivos en el cálculo de la amenaza y el riesgo sísmico en el territorio nacional.

*Correspondencia:

Antonio Gómez Capera, antonio.gomez@ingv.it

Recibido: 17 de febrero de 2014

Aceptado: 4 de junio de 2014

Varias agencias nacionales e internacionales (Centro Regional de Sismología para América del Sur, Ceresis; Servicio Geológico Colombiano, SGC; GEM Foundation) tienen disponibles catálogos y bases de datos en línea con las intensidades macrosísmicas para sismos históricos y recientes, y en la literatura especializada también se encuentran estudios de diferentes autores (INGEOMINAS, 1999a; Espinosa Baquero, 2003; Cifuentes y Sarabia, 2011; Servicio Geológico Colombiano - Universidad Nacional de Colombia, SGC-UN, 2012). En las referencias citadas se constata que desde las épocas de la conquista y la colonia española hasta el siglo XXI, el nivel de sismicidad de

Bogotá es alto y la ocurrencia de sismos es irregular (Figura 1). A pesar de que el último sismo que ocasionó daños parciales en algunos sectores de la ciudad ocurrió en 1917, el **Ceresis** (1985) destaca información sobre terremotos fuertes ocurridos entre los años 1500 y 1981 en Colombia (Giesecke, *et al.*, 2004); en la Figura 2 se muestran aquellos que ocasionaron efectos y daños en la ciudad de Bogotá. Específicamente en el periodo preinstrumental, se observa que de acuerdo con la interpretación hecha por Timoleón Palencia y Rafael Goberna (código TPRG en Figura 2; Tabla 1), cuatro grandes terremotos históricos (1743, 1785, 1826, 1917) impactaron la ciudad de Bogotá con intensidades de 8

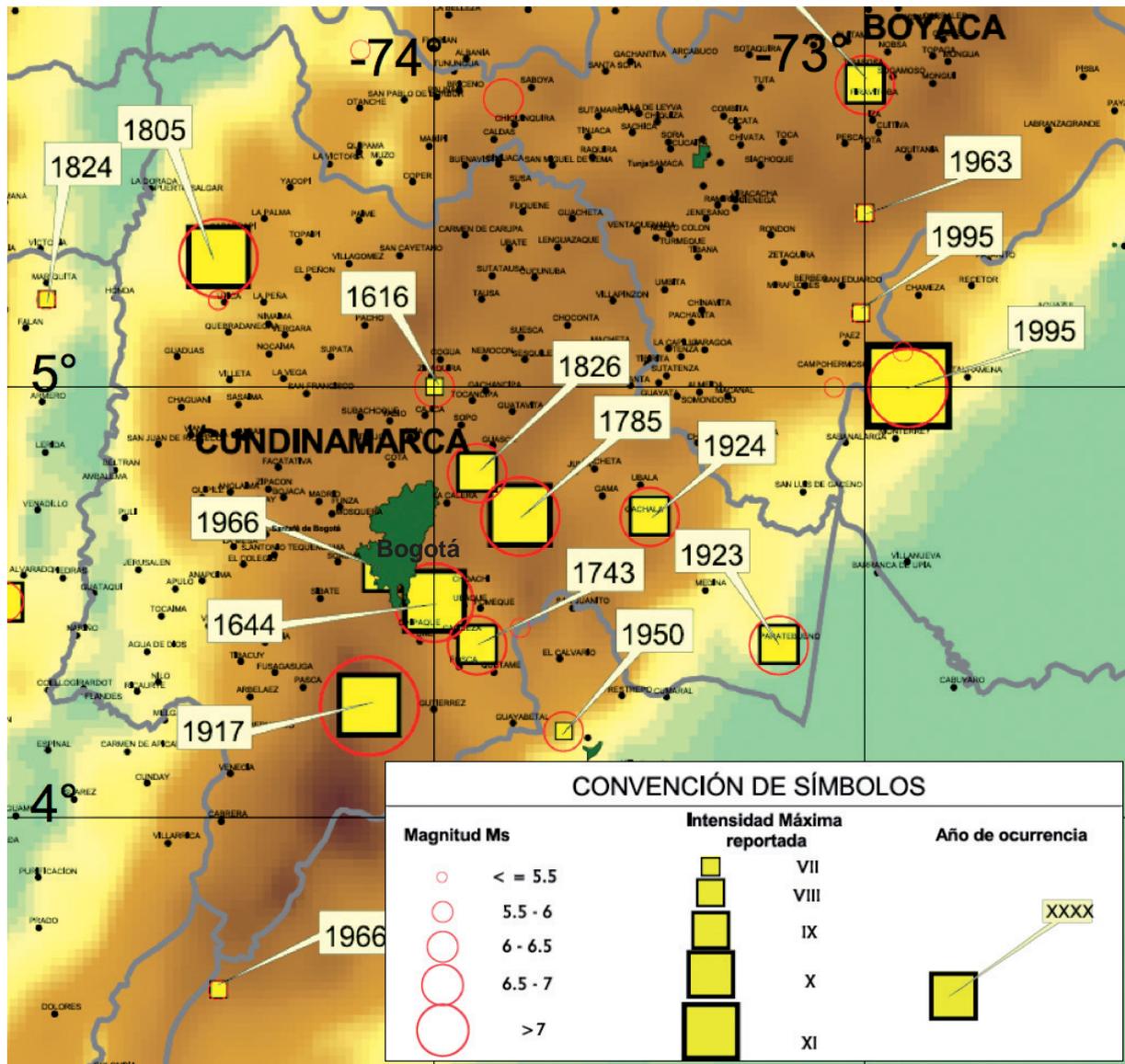


Figura 1. Historia sísmica de la región central del territorio colombiano, incluido el terremoto del 12 de julio de 1785 (modificada de Ingeominas, 1999a).

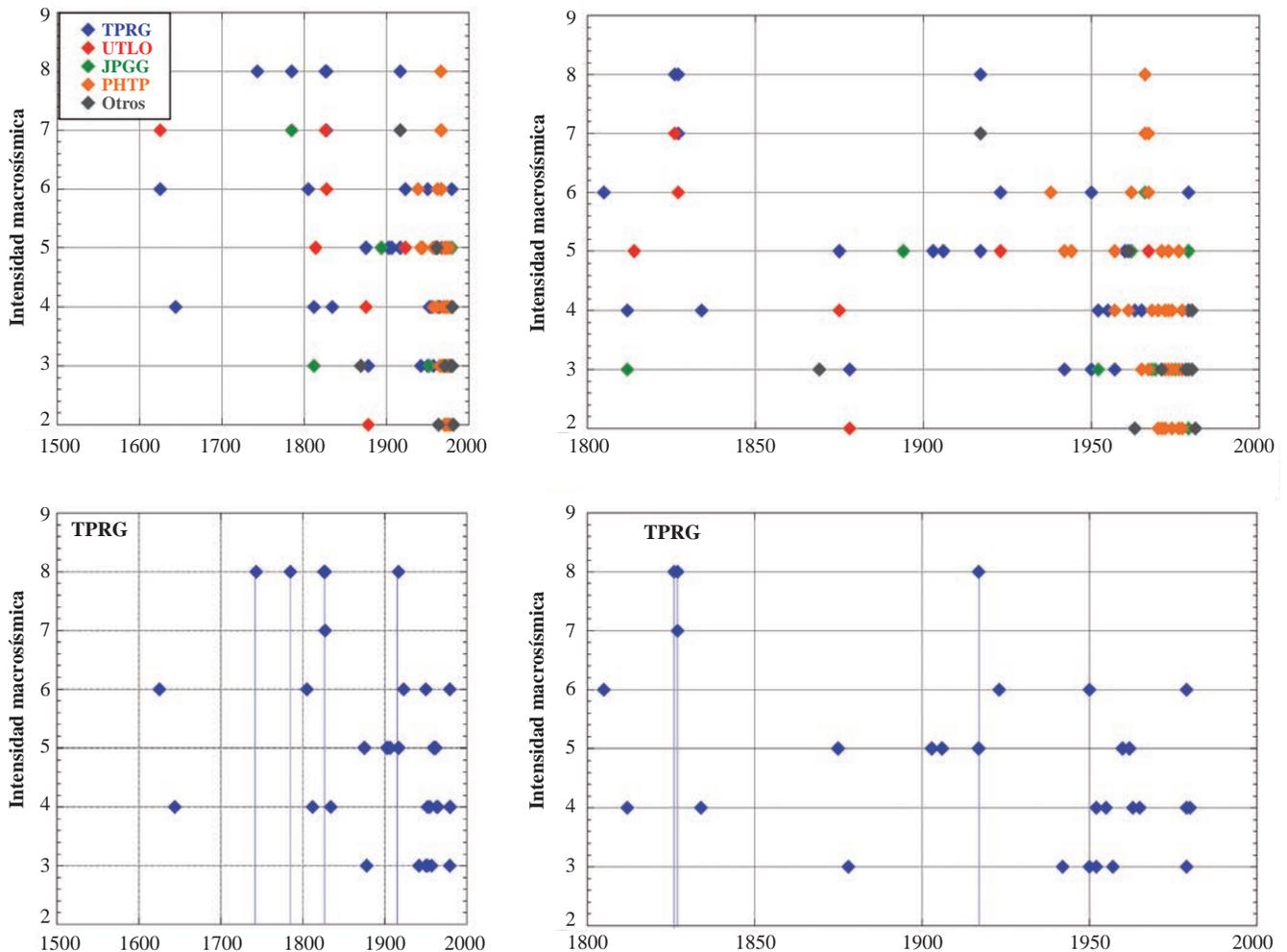


Figura 2. Historia sísmica de Bogotá, según el *Ceresis* (1985). Interpretaciones de intensidades dadas por TPRG: Timoleón Palencia y Rafael Goberna, del Instituto Geofísico de los Andes Colombianos, Universidad Javeriana, Bogotá; UTLO: Úrsula Torres y Leonidas Ocola, del Instituto Geofísico del Perú; JPGG: José Pablo Grases Galofré, de la Universidad Central de Venezuela; PHTP: Porfirio Huaco, del Instituto Geofísico del Perú, y Timoleón Palencia, y otros.

Tabla 1. Parámetros epicentrales para terremotos grandes históricos que han impactado la ciudad de Bogotá (según el *Ceresis*, 1985). No: número; Lat.: Latitud; Long.: Longitud; Ms: Magnitud de ondas de superficie; Io: Intensidad epicentral; MM: Escala de Mercalli Modificada.

No.	Año	Mes	Día	Hora	Minutos	Segundos	Lat.	Lon.	Ms	Io (MM)	Intensidad en Bogotá
1	1743	10	18	15	45	0	4,50	-73,80	6,5	9	8
2	1785	7	12	12	45	0	4,70	-73,80	6,5	8	8
3	1826	6	18	3	45	0	4,80	-73,90	7,0	8	8
4	1827	11	16	22	45	0	1,80	-76,40	7,0	10	7-8
5	1917	8	31	11	36	18	4,00	-74,00	7,3	8	8

MM (escala de Mercalli Modificada) y uno con intensidad de 7 a 8 MM en 1827 (Figura 2; Tabla 1). **Salcedo-Hurtado y Gómez-Capera** (2013) han propuesto la modelación de parámetros del terremoto de 1743 a partir de datos macrosísmicos. Siguiendo esta línea de estudio, el presente

artículo se propuso hacer la modelación de la localización y la magnitud del terremoto del 12 de julio de 1785 usando los puntos de intensidad macrosísmica de dicho sismo propuestos por **Salcedo Hurtado y Castaño Castaño** (2011), así como el algoritmo de **Bakun y Wentworth** (1997) y la relación

empírica de atenuación de la intensidad macrosísmica para terremotos con profundidades focales menores de 60 km en territorio colombiano propuesta por **Gómez Capera y Salcedo Hurtado** (2002).

Estado del arte de los parámetros del terremoto del 12 de julio de 1785

El estudio de Ramírez (1975) reporta que a las 7:45 a.m. (hora local) del 12 de julio de 1785 se produjo “el mayor y más destructor terremoto que experimentó Santa Fe y, en general, el virreinato en el siglo XVIII”. Ramírez (1975) localiza este sismo en las coordenadas 4,70 N y 73,80 O, en las inmediaciones del municipio de La Calera, cerca de Bogotá; en dicho estudio no se asigna una magnitud al evento, pero sí un valor de intensidad en la triple escala III (equivalente a los grados IX, X, XI y XII de la escala MM). El catálogo del **Ceresis** (1985) reporta las mismas coordenadas epicentrales dadas por Ramírez (1975) y le asigna una magnitud MS de 6,5, la cual fue valorada e interpretada por Ramírez y su grupo de colaboradores del Instituto Geofísico de los Andes (Tabla 2). Hasta aquí, los parámetros evaluados para este terremoto responden a un “juicio de experto”, pero las coordenadas epicentrales dadas por Ramírez (1975) se recogen en la literatura (Dimaté, *et al.*, 1999; INGEOMINAS, 1999b y Espinosa Baquero, 2003). La magnitud Ms de 7,0 propuesta por INGEOMINAS (1999b) se calculó mediante la relación empírica (Gutenberg y Richter, 1956), es decir, $M_s = (2/3) I_o + 1$, donde $I_o = 9MM$.

Espinosa Baquero (2003) también reporta este evento con una magnitud de 7,0 Ms. Gómez Capera y Leschiutta (2004) propusieron el primer estudio con el algoritmo de Gasperini, *et al.* (1999), y en la base de datos macrosísmica del **Ceresis** (1985) se recogen los parámetros de 37 terremotos superficiales determinados por este Centro para obtener una idea preliminar de las posibles fuentes de terremotos históricos en Sur América. Para el sismo de 1785, Gómez Capera y Leschiutta (2004) proponen una magnitud de momento (MW) de 6,3 a partir de los 17 puntos de intensidad fijados por el **Ceresis** (1985). A pesar de que el estudio citado sigue una metodología objetiva, el resultado

fue muy preliminar, ya que el algoritmo de Gasperini, *et al.* (1999), empleado en dicho estudio, fue calibrado para sismos superficiales de los Apeninos.

Dimaté, *et al.* (2005), reasignaron parámetros a este evento (6 $\frac{3}{4}$ - 7 $\frac{1}{4}$ Mw) a partir de las relaciones obtenidas en su estudio entre la magnitud de momento (Mw), la longitud de isosista de grado VIII y la longitud de ruptura (Dorbath, *et al.*, 1990).

El Servicio Geológico Colombiano (SGC-UN, 2012) está trabajando en la asignación de parámetros a los terremotos históricos, y para el sismo de 1785 propone un epicentro (*ad-hoc*) y una magnitud de tipo intensidad macrosísmica de 6,8. La Tabla 2 muestra un resumen de los parámetros del terremoto de 1785 disponibles en la literatura.

Datos macrosísmicos

La intensidad macrosísmica responde a una clasificación empírica de la fuerza del movimiento del suelo medida con base en los efectos observados sobre la estructuras civiles, sobre el ambiente y sobre el hombre en un área limitada (Grünthal, 1998). La intensidad macrosísmica es intrínsecamente cualitativa y su dependencia con respecto a los efectos de fuente, a la propagación de las ondas sísmicas y a los efectos locales de sitio no son claras; sin embargo, y a pesar de los avances en la sismología instrumental, continúa jugando un papel importante en la comprensión de la actividad sísmica de una región.

El terremoto de 1785 en Colombia es uno de los eventos sísmicos más estudiados por diversos autores e instituciones con base en la investigación histórica, lo que ha resultado en una variedad de interpretaciones en torno a su intensidad macrosísmica (Tabla 3). La base de datos del **Ceresis** (1985) sobre Colombia, en especial sobre el terremoto de 1785, propone las interpretaciones de la intensidad dadas por tres grupos de autores (Tabla 3):

Timoleón Palencia y Rafael Goberna (TPRG), del Instituto Geofísico de los Andes Colombianos, Universidad Javeriana, Bogotá; Úrsula Torres y Leonidas Ocola (UTLO), del Instituto Geofísico del Perú, y José Pablo Grases Galofre (JPGG), de la Universidad Central de Venezuela.

Tabla 2. Parámetros del terremoto del 12 de julio de 1785 dados por diferentes catálogos. Coordenadas del epicentro (Lat., Lon.); h: profundidad; I_o : intensidad epicentral o máxima; MM: escala de Mercalli Modificada; MSK: escala MSK, *** Triple Escala. Mm: magnitud macrosísmica.

Catálogo o estudio	Lat.	Lon.	h(km)	Magnitud	I_o	Escala
Ramírez (1975)	4,70	-73,80	-	-	III	***
Ceresis (1985)	4,70	-73,80	-	6,5Ms	8	MM
Ingeominas (1999b)	4,70	-73,80	-	7,0Ms	9	MSK
Espinosa Baquero (2003)	4,70	-73,80	30	7,0Ms	9	MSK
Dimaté, <i>et al.</i> (2005)	5,00	-73,71	-	6 $\frac{3}{4}$ - 7 $\frac{1}{4}$ Mw	9	MSK
SGC-UN (2012)	4,00	-74,00	20	6,8Mm	7	EMS98

Tabla 3. Estudios hallados en la literatura científica con puntos de intensidad macrosísmica calculados para el terremoto del 12 de julio de 1785. N: número de puntos de intensidad macrosísmica

Estudio macrosísmico	N	Intensidad máxima	Escala
Ceresis (1985) interpretado por TPRG	16	8	MM
Ceresis (1985) interpretado por UTLO	6	7	MM
Ceresis (1985) interpretado por JPGG	4	7	MM
Álvarez (1987)	27	8	MM y MCS
Espinosa Baquero (2003)	27	8	MSK
Sarabia Gómez, <i>et al.</i> (2006)	18	7	EMS98
Sarabia Gómez, <i>et al.</i> (2010)	17	8	EMS98
Salcedo Hurtado y Castaño Castaño (2011)	28	8	EMS98
SGC-UN (2012)	18	7	EMS98

Los tres grupos asignan intensidades en la escala MM. El grupo TPRG le da 16 puntos de intensidad con valor máximo de I=8. **Álvarez** (1987) propone 27 puntos de intensidades entre 5 y 8 en la escala MM y en la de Mercalli-Cancani-Sierberg (MCS), sin especificar qué valores se evaluaron en la MM y cuáles en la MCS. **Espinosa Baquero** (2003) propone 27 puntos de intensidad en la escala de Medvedev-Sponheuer-Karnik (MSK), también con un valor de 8 como intensidad máxima.

El Servicio Geológico Colombiano y la Universidad Nacional de Colombia realizaron una nueva investigación histórica en archivos nacionales y en diversos estudios han propuesto crear la base de datos de intensidad macrosísmica para el territorio colombiano (**Cifuentes y Sarabia**, 2011; **SGC-UN**, 2012). Con respecto al sismo de 1785, se observan diferentes interpretaciones de las intensidades en 18 localidades medidas en dos escalas, la Escala Macrosísmica Europea (EMS98) y la escala de Mercalli Modificada (MM) (**Sarabia Gómez, et al.**, 2006; **Sarabia Gómez, et al.**, 2010; **SGC-UN**, 2012).

Salcedo-Hurtado y Castaño-Castaño (2011) proponen una reevaluación de las intensidades macrosísmicas asignadas a este evento sísmico en la escala EMS98 y ofrecen nuevas hipótesis de 28 puntos de intensidades macrosísmicas distribuidas a lo largo de la cordillera andina. La intensidad máxima (I=8, EMS98) se le asignó a la localidad de Santa Fe (hoy Bogotá, D.C.) y a otras poblaciones como Cajicá, Chía, Engativá, Fontibón y Soacha, que actualmente son municipios del área metropolitana de la capital de la República; el sismo se sintió igualmente en Pasto y Popayán (I=6, EMS98) y el valor mínimo asignado es de I=5 en las ciudades de Cali y Pamplona.

El método de Bakun y Wentworth

El método de **Bakun y Wentworth** (1997) (B&W97), analiza los datos de la intensidad macrosísmica para determinar la

localización y la magnitud de la fuente sísmica. El B&W97 es apropiado para eventos históricos cuyos parámetros sísmicos son poco conocidos y por lo regular han sido asignados de manera subjetiva.

Desde el punto de vista físico, el método se basa en dos planteamientos centrales: a) para una profundidad focal dada, las intensidades decrecen con la distancia desde el epicentro, y b) para una distancia epicentral dada, la intensidad es función de la magnitud. El B&W97 utiliza un modelo de fuente puntual, ubicada a una profundidad h, y un funcional empírico apropiado de atenuación de la intensidad macrosísmica, I, en función de la distancia y de la magnitud del terremoto, y adopta la siguiente forma:

$$I_{ij} = f(M_j, R_{ij}) \tag{1}$$

donde “M_j” es la magnitud del j-ésimo terremoto (j = 1, ... N_{eq}, donde N_{eq} es el número de terremotos considerados), “R_{ij}” es la distancia hipocentral [(R = (x²+h²)^{1/2})] para el j-ésimo terremoto sentido en el sitio “i”, e “I_{ij}” es la intensidad macrosísmica, siendo “x_{ij}” la distancia epicentral del j-ésimo terremoto sentido en el sitio “i” y “h” la profundidad de la fuente, que en la versión original los autores fijan en 10 km. Para la región de interés, la función (1) se determina utilizando un conjunto de eventos cuyos datos macrosísmicos y parámetros de terremoto sean de alta calidad, es decir, sismos para los cuales se conozcan las magnitudes y las localizaciones instrumentales de manera precisa. Calibrando el método con estos datos y aplicándolo luego al evento sobre el cual no se tiene información instrumental, o esta no es confiable, se pueden obtener la localización y la magnitud equivalentes a dichas instrumentales.

Para el modelo de atenuación, el B&W97 tradicionalmente usa una funcional que es lineal con la magnitud de momento y log-lineal con la distancia:

$$I_{ij} = a + bM_w - cR_{ij} - d(\log_{10} R_{ij}) \tag{2}$$

donde “a”, “b”, “c”, “d” son constantes que se calibran de acuerdo a la región donde se hace el estudio. En particular, “c” corresponde al coeficiente de atenuación anelástico y “d”, al coeficiente de atenuación geométrico (**Howell y Schultz**, 1975).

En el B&W97 se aplica la ecuación (2) para modelar una magnitud MI calculada únicamente a partir de los datos de intensidad macrosísmica; dicha magnitud computada es equivalente a la M_w si en el proceso de calibración se utilizan sismos con magnitudes en esta escala.

Cómputo de los parámetros del terremoto

En una primera fase, la ecuación (2) se invierte para calcular la magnitud individual en el sitio MI_{ij}, es decir, la magnitud asociada a cada punto de intensidad I_{ij} con i = 1, ..., P_j, donde

P_j es el número total de puntos de intensidad disponible para el j -ésimo terremoto a partir de los valores individuales de intensidad I_{ij} observados en distancias R_{ij} :

$$MI_{ij} = (1/b) [I_{ij} - a + cR_{ij} + d(\log_{10} R_{ij})] \quad (3).$$

En una segunda fase, mediante el B&W97 se calcula la localización y la magnitud de un j -ésimo terremoto dado a partir del cómputo de MI_{ij}^k sobre una malla de puntos de posibles epicentros localizados en x_k (latitud $_k$, longitud $_k$). La magnitud MI_j^k se define como el promedio de las magnitudes MI_{ij}^k calculadas a partir de puntos de intensidad macrosísmica para el j -ésimo terremoto y asumiendo que el epicentro se localiza en la coordenada x_k ,

$$MI_j^k = \frac{1}{P_j} \sum_{i=1}^{P_j} MI_{ij}^k \quad (4).$$

Al considerar una malla de puntos de posibles epicentros x_k , las raíces medias cuadráticas ($rms[MI_j^k]$) se calculan como:

$$rms[MI_j^k] = \left[\frac{1}{\sum_i w_i^2} \sum_i w_i (MI_{ij}^k - MI_j^k)^2 \right]^{1/2} \quad (5),$$

donde w_i es una función peso con respecto a la distancia (**Bakun y Wentworth, 1997**):

$$w_i = \begin{cases} 0,1 + \cos\left[\left(\frac{R_i}{150}\right) * \frac{\pi}{2}\right] & \text{para } R_i < 150\text{km} \\ 0,1 & \text{para } R_i \geq 150\text{km} \end{cases} \quad (6).$$

El mínimo de todas las rms en la malla se resta de cada una de ellas. La malla se toma con celdas de paso de 1,0 km. De acuerdo con **Bakun y Wentworth (1997)** y **Bakun (1999)**, el centro de intensidades (CI) corresponde a:

$$rms - \min(rms) = 0 \quad (7),$$

donde la magnitud de intensidad MI_j es dada por MI_j^k evaluada en el punto (latitud, longitud) que corresponde al CI.

El CI corresponde a la localización de la fuente puntual que mejor satisface los puntos de intensidad macrosísmica. A diferencia de la definición clásica de epicentro como el punto en la superficie de la Tierra que se encuentra sobre la proyección vertical del foco sísmico donde se inicia la ruptura, el método B&W97 usa el CI como la localización del evento sísmico a partir de los puntos de intensidad macrosísmica, que en el presente estudio se adoptó como el epicentro macrosísmico. La magnitud MI en el CI es la magnitud equivalente a la M_w del terremoto. Las incertidumbres en la determinación de la M_w calculada están asociadas con el número de puntos de intensidad macrosísmica (NMDP) según **Bakun y Wentworth (1999)**.

Los niveles de las rms corresponden a intervalos de confianza en la eventualidad de que el CI se encuentre dentro del área delimitado por ellas. Los niveles de rms usualmente

se representan en el método de B&W97 al 95, 90, 80, 67 y 50 % a partir de valores tabulares publicados por **Bakun y Wentworth (1999)**.

Esta metodología se ha aplicado en diferentes regiones como California (**Bakun, 2006**), Ecuador (**Beauval, et al., 2010**), Venezuela (**Choy, et al., 2010**), Suiza (**Álvarez-Rubio, et al., 2011**), Haití (**Bakun, et al., 2012**), Asia central (**Bindi, et al., 2013a, 2013b**), sureste de Cuba (**Gómez-Capera, et al., 2013**) y en estudios de incertidumbres como el de **Bakun, et al. (2011)**. En Colombia, el método de B&W97 se ha aplicado al terremoto histórico de 1743, ocurrido en la región central andina (**Salcedo-Hurtado y Gómez Capera, 2013**), el cual impactó la colonial Santa Fe de Bogotá (Figura 1).

Cálculo de los parámetros macrosísmicos

El presente estudio empleó el modelo de atenuación de la intensidad macrosísmica publicado para Colombia por **Gómez Capera y Salcedo Hurtado (2002)** y expresada como:

$$I_{ij} = (2,3m_b - 6,8)1,1 x^{-0,06}e^{-0,001x} \quad (8),$$

donde m_b es la magnitud de ondas de cuerpo, x es la distancia epicentral y los valores de los coeficientes de atenuación anelástica y geométrica son de (-0,001) y (-0,06), respectivamente. El modelo de atenuación dado por la ecuación (8) está en función de la distancia epicentral, lo que hace que no dependa explícitamente de la profundidad focal. La relación empírica (8) se modeló con un conjunto de 24 terremotos con profundidades menores de 60 km y válida para $x < 400$ km (**Gómez Capera, 1998**; **Gómez Capera y Salcedo Hurtado, 2002**). El método B&W97 aplica la ecuación (8) para calcular la magnitud M_i , que corresponde a una magnitud aproximadamente equivalente a la m_b . Se usó el CI como la localización de la fuente y se le adoptó como epicentro macrosísmico; la magnitud M_i en el CI se adoptó como la magnitud del sismo.

Prueba de validación

En el presente estudio se realizó, además, un ejercicio de validación de la relación de atenuación dada por la ecuación (8) usando la siguiente información:

datos instrumentales del terremoto del 24 de mayo de 2008 (Tabla 4; Figura 3), localizado en cercanías de Quetame, en la misma zona mesosísmica del evento del 12 de julio de 1785, que determinaron su epicentro en 4,40 N y 73,81 O, su profundidad focal en 8,6 km (Red Sismológica Nacional de Colombia) y su magnitud en 5,5 m_b y 5,9 M_w (**Global CMT**), y puntos de intensidades macrosísmicas (Fig. 3), publicados por el Servicio Geológico y la Universidad Nacional de Colombia (**SGC-UN, 2012**; **Sarabia y Cifuentes, 2009**), evaluados en la escala EMS98 y en la MM. En el presente trabajo se tomaron las intensidades evaluadas en la EMS98.

Tabla 4. Parámetros de catálogo Vs. parámetros macrosísmicos propuestos en el presente estudio. RSNC: Red Sismológica Nacional de Colombia. N: número de puntos de intensidad macrosísmica. Ix: intensidad macrosísmica máxima en EMS98.

Parámetros de catálogo							Datos macrosísmicos			Parámetros calculados en el presente estudio		
Fecha	Lat.	Long.	H (km)	Fuente (hipocentro)	M	Fuente (M)	Estudio macrosísmico	N	Ix	Lat_M	Lon_M	m _b
2008.05.24	4,40	-73,81	8,6	RSNC	5,5m _b 5,9 Mw	CMT	Cifuentes y Sarabia (2009)	21	8	4,34	-73,86	5,6±0,2
1785.07.12	4,70	-73,80	30	Espinosa Baquero (2003)	7.0Ms	Espinosa Baquero (2003)	Salcedo Hurtado y Castaño Castaño (2011)	28	8	4,78	-73,90	6,9±0,2

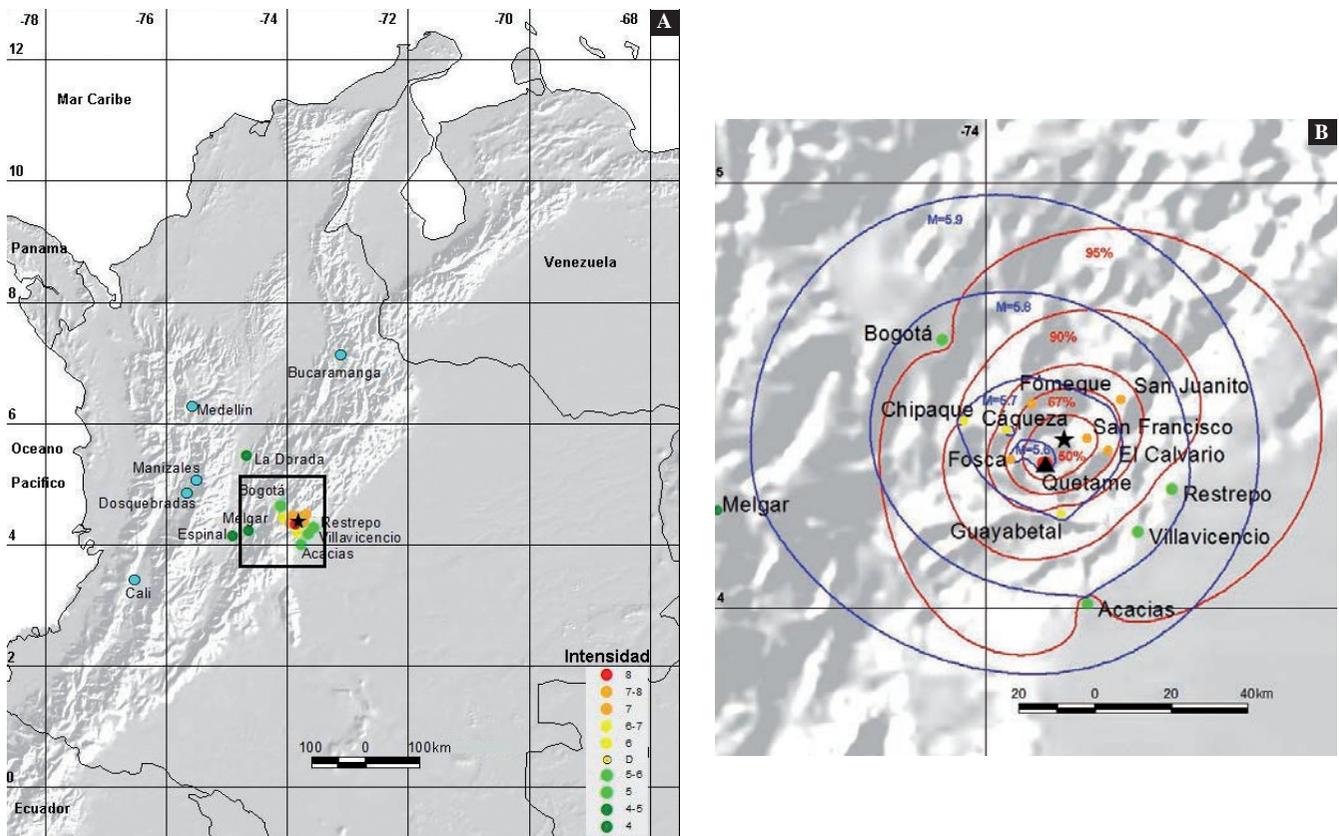


Figura 3. Terremoto del 24 de mayo de 2008 en Quetame. Puntos de intensidad macrosísmica tomados de INGEOMINAS (2009). Intensidad máxima en Quetame (I=8EMS98). Parámetros (Tabla 4): epicentro instrumental (estrella, 4,40N y 73,81O). Centro de intensidades adoptado como epicentro macrosísmico representado por el “triángulo” (4,34N y 73,86=) propuesto en el presente estudio. Magnitud instrumental: 5,5m_b (Global CMT). Magnitud calculada: 5,6m_b. La isolinéas de color azul corresponden a los contornos de magnitud macrosísmica y las de color rojo a los contornos de rms[M_i] para los intervalos de confianza.

La intensidad máxima fue de 8 en la localidad de Quetame. En las localidades de El Calvario, Fosca, Fόμεque, San Juanito y San Francisco la intensidad asignada fue de 7. La asignada a Càqueza, Chipaque y Guayabal fue de 6, y en las ciudades de Villavicencio, Bogotá, Acacias y Restrepo, la intensidad asignada fue de 5 en la EMS98.

Los parámetros macrosísmicos calculados para este evento se resumen en la Tabla 4 y en la Figura 3b. No obstante, este fue un evento sísmico con un número discreto de puntos de intensidades (N=21) distribuidos de manera azimutal, y mediante la modelación macrosísmica se calculó el CI a 9 km al sureste del epicentro instrumental, con intervalos de

confianza entre 50 y 95 %, y a 42 km al sureste de Bogotá. La magnitud calculada para el terremoto de Quetame del 2008 fue de 5,60, que corresponde a la isolínea azul que intercepta el epicentro macrosísmico, siendo ésta una magnitud equivalente a m_b según la ecuación (8). La incertidumbre media es de $\pm 0,2$ en el 67 % ($\pm 1\sigma$) del nivel de confianza y 0,3 en el 95 % ($\pm 2\sigma$) del nivel de confianza (Bakun y Wentworth, 1999).

Para explorar la razón por la que se obtiene un valor razonable de la magnitud calculada a partir de los datos de intensidades, se pueden analizar los valores de la intensidad del sismo de Quetame del 2008 en función de la distancia. El decaimiento de las intensidades observadas (Sarabia y Cifuentes, 2009) con respecto a la distancia epicentral muestra, en general, un buen acuerdo con el modelo de atenuación de Gómez Capera y Salcedo Hurtado (2002) (Figura 4). La diferencia de 0,1 en la unidad de magnitud puede estar asociada al hecho de que la curva de atenuación tiende a anticipar los valores altos de intensidad para $x < 25$ km por efecto de la singularidad del modelo en distancias nulas, es decir, muy cercana de la fuente. Por otro lado, a distancias de $x > 100$ km, el modelo tiende a sobreestimar la intensidad en relación con las intensidades observadas. Sin embargo, se puede argumentar que la diferencia entre la magnitud obtenida en este trabajo y la instrumental fue inferior al intervalo de incertidumbre.

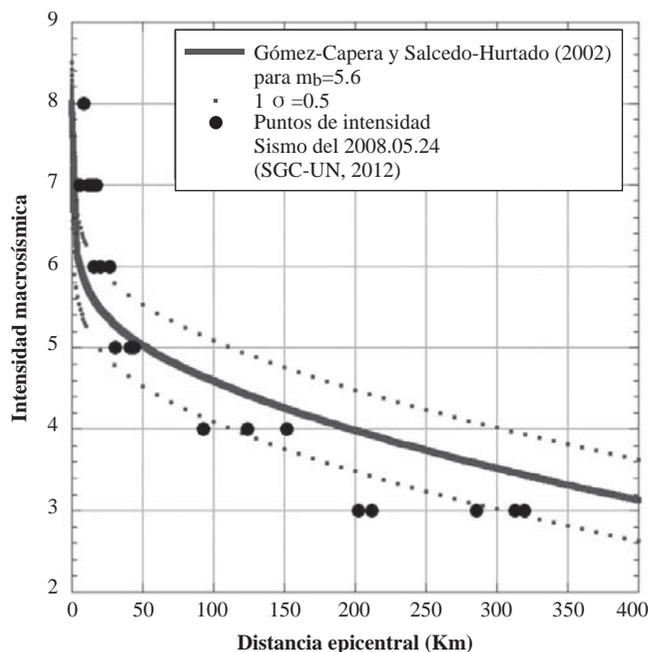


Figura 4. Intensidades macrosísmicas observadas en el terremoto de Quetame del 24 de mayo de 2008 con 5,5 m_b , comparado con la curva de atenuación de Gómez Capera y Salcedo Hurtado (2002) para una 5,6 m_b (línea sólida).

Parámetros del terremoto de 1785 a partir de puntos de intensidades macrosísmicas

Los puntos de intensidad macrosísmica del terremoto del 12 de julio de 1785 usados para los cálculos y tomados de Salcedo Hurtado y Castaño Castaño (2011), se muestran en la Figura 5a. El resultado de la aplicación del método B&W97 usando la ecuación (8), se presenta en la Figura 5b y en la Tabla 4. Las coordenadas del CI (4,66 N y 73,90 O), punto adoptado como epicentro macrosísmico, se encuentran a 28 km al noreste de Bogotá con una probabilidad del 0,50 y 0,80 de que el centro de energía se localice dentro de las líneas de contorno del 50 y el 80 %, respectivamente. Por otro lado, el CI se localizó a 14 km del epicentro propuesto por el Ceresis (1985) y Espinosa Baquero (2003) y siempre en la cordillera Oriental (triángulo, Figura 5b). La magnitud macrosísmica en el centro de intensidades obtenida (isolínea azul, Figura 5b) fue de $m_b=6,9$ con incertidumbre media de 2σ (95 %) de $\pm 0,30$ y $\pm 0,2$ para 1σ (67 %).

El decaimiento de las intensidades propuestas por Salcedo Hurtado y Castaño Castaño (2011) con respecto a la distancia epicentral (Figura 4) muestra un buen acuerdo con la curva de atenuación de Gómez Capera y Salcedo Hurtado (2002) (Figura 4). No obstante, en las distancias en las que $x > 250$ km se observan sesgos que pueden asociarse a efectos de sitio y a las mismas dificultades implícitas en la asignación de intensidades en los casos de sismos históricos.

Comparación de m_b y M_s de origen macrosísmico con M_w

Al comparar el resultado obtenido en el presente estudio para el sismo del 2008 en Quetame con la magnitud momento (5,9 M_w , Global CMT; $5,87 \pm 0,10$; Storchak, et al., 2013), Scordillis (2006) ha propuesto un modelo empírico aproximadamente lineal de M_w como función de m_b y M_s :

$$M_w = 0,85(\pm 0,04)m_b + 1,03(\pm 0,23), \quad 3,5 \leq m_b \leq 6,2 \quad (9)$$

$$M_w = 0,99(\pm 0,02)M_s + 0,08(\pm 0,13), \quad 6,2 \leq M_s \leq 8,2 \quad (10)$$

Cuando $m_b > 6,2$, la relación (9) incrementa mucho la pendiente, mostrando un comportamiento inestable que podría considerarse como saturación (Scordillis, 2006). La relación de conversión dada por (9) se aplicó al resultado calculado en el presente estudio ($m_b=5,60$) para el terremoto del 2008 en Quetame, y se obtuvo 6,0 M_w .

Recientemente, se publicó el catálogo global instrumental homogéneo en M_w (Storchak, et al., 2013), y en ese ámbito de investigación se calibraron las relaciones de conversión de magnitudes de tipo exponencial (11) o lineal-ortogonal (GOR, 12) para m_b - M_w , y de tipo GOR (13) para M_s - M_w (Storchak, et al., 2012):

$$M_w = \exp^{-4,66+0,86m_b} + 4,56 \quad 4,5 \leq m_b \leq 6,0 \quad (11)$$

$$M_w = 1,38m_b - 1,79 \quad (12)$$

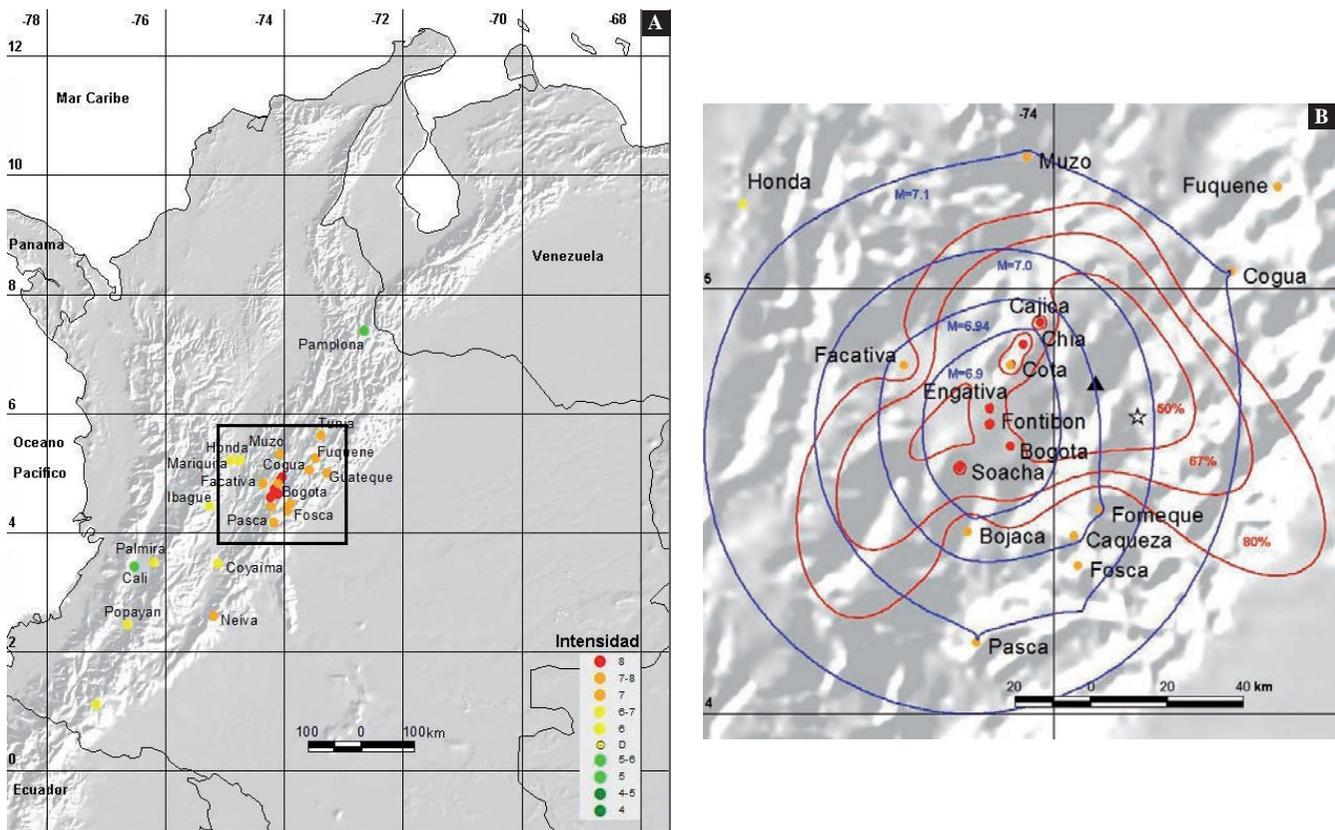


Figura 5. Terremoto del 12 de julio de 1785 en el centro de Colombia. Puntos de intensidad macrosísmica tomados de **Salcedo Hurtado y Castaño Castaño** (2011). Epicentro según el **Ceresis** (1985) (estrella vacía, 4,78 N y 73,90 O). Epicentro calculado en el presente trabajo (triángulo, 4,66 N y 73,90 O). Las isolíneas rojas corresponden a contornos de confianza de rms[M₁].

$$M_w = 1,10M_s - 0,67 \quad M_s \geq 6,47 \quad (13).$$

Las relaciones (11) y (12) podrían usarse con la debida precaución cuando $m_b > 6,8$ (**Storchak, et al.**, 2012). Para el terremoto de Quetame del 2008, el valor calculado en el presente trabajo (5,6 m_b), convertido en magnitud momento usando las relaciones (11) y (12), fue de 5,7 M_w y 5,9 M_w , respectivamente. La conversión mediante el modelo GOR dado por (12) concordó con el valor de M_w dado por Global CMT.

Para el caso del terremoto histórico del 12 de julio de 1785, la magnitud 7,0 M_s propuesta por **Espinosa Baquero** (2003) y la magnitud 6,9 m_b propuesta en el presente estudio, se transformaron usando las relaciones (9), (10) y (13) y, como se observa, conservaron sus respectivos valores. La tabla 5 resume el ejercicio de transformación de magnitudes de origen macrosísmico (m_b y M_s) a magnitud M_w usando las relaciones empíricas citadas.

El resultado obtenido en la modelación de la magnitud del sismo de Quetame a partir de datos de intensidad y usando la relación (8) con el método BW97 estuvo dentro del rango de incertidumbres con respecto al valor dado por **Global CMT**.

Tabla 5. Conversión de magnitudes m_b y M_s de origen macrosísmico a magnitud M_w

Mw a partir de relación de conversión	2008.05.24 $m_b=5,6$ presente estudio	1785.07.12 $m_b=6,9$ presente estudio
$m_b - M_w$, relación 9 (Scordilis, 2006)	6,0	6,9
$M_s - M_w$, relación 10 (Scordilis, 2006)	-	-
$m_b - M_w$ relación 11 (Storchak, et al., 2012)	5,7	satura
$m_b - M_w$ relación 12 (Storchak, et al., 2012)	5,9	satura
$M_s - M_w$, relación 13 (Storchak, et al., 2012)	-	-

En los casos de sismos históricos fuertes, esta modelación podría tener inconvenientes por efecto de la saturación de la magnitud m_b para valores altos ($m_b > 6,0$).

Análisis DOFA y conclusiones

Para finalizar el presente estudio, se propone un análisis de tipo DOFA (**Jackson, et al.**, 2003) para corregir en futuros estudios las debilidades y amenazas de origen interno y

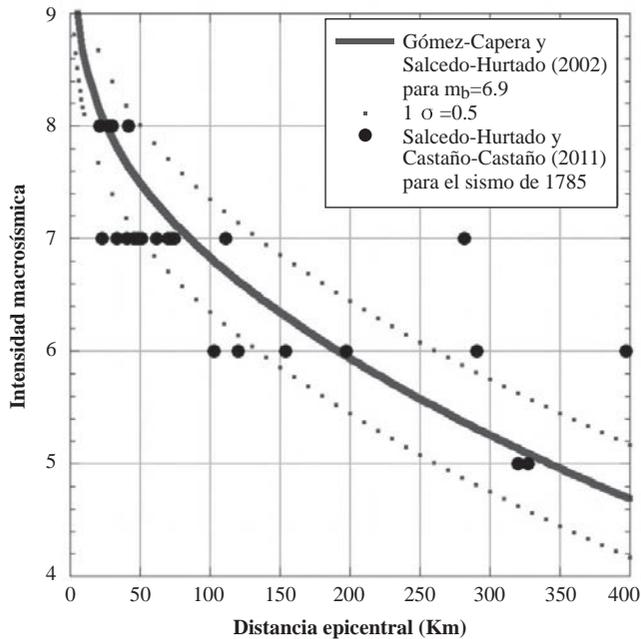


Figura 6. Intensidades macrosísmicas observadas en el terremoto del 12 de julio de 1785 comparado con la curva de atenuación de **Gómez Capera y Salcedo Hurtado (2002)** para una 6,9 m_b (línea sólida)

aprovechar las fortalezas y oportunidades de origen externo encontradas en el presente estudio, tal como se muestra en la Figura 7.

Los parámetros sismológicos (epicentro y magnitud con incertidumbre) del terremoto histórico del 12 de julio de 1785 en Colombia, se calcularon a partir de los datos de intensidad macrosísmica propuestos por **Salcedo Hurtado y Castaño Castaño (2011)**, aplicando el algoritmo de **Bakun y Wentworth (1997)** y la ecuación de atenuación de la intensidad macrosísmica propuesta por **Gómez Capera y Salcedo Hurtado (2002)**.

La modelación se validó reproduciendo los parámetros del terremoto de manera comparable con aquellos de origen instrumental. Estos resultados se consideran bastante satisfactorios a pesar de que la ecuación de atenuación utilizada fue “calibrada” en cuanto a su tiempo con datos que actualmente no se consideran modernos y son muy subjetivos, como las isosistas, y, simultáneamente, con datos instrumentales disponibles, como la magnitud de ondas internas m_b . Desde este punto de vista, se considera que el método usado en el presente estudio puede aplicarse sistemáticamente a otros eventos históricos registrados en los diferentes catálogos publicados, contribuyendo

DOFA	Eje Positivo	Eje Negativo
Origen interno	<p>Fortalezas</p> <p>El método usa todos los puntos de intensidad macrosísmica para el cálculo de parámetros de terremotos.</p> <p>La localización del centro de intensidades según el método de BW97 es independiente del tipo de magnitud usada en la calibración de la curva de atenuación de la intensidad macrosísmica.</p> <p>El método permite obtener valores para intervalos de confianza del centro de intensidades y valores de incertidumbre para la magnitud calculada.</p>	<p>Debilidades</p> <p>La curva de atenuación usada no está calibrada en M_w. La curva está en función de la distancia epicentral.</p> <p>En estudios futuros se recomienda calibrar una relación de atenuación en función de M_w y de la distancia hipocentral para tener información explícita de la profundidad de la fuente del terremoto.</p> <p>Pueden usarse con cautela relaciones de transformación m_b-M_w.</p>
Origen externo	<p>Oportunidades</p> <p>Para el terremoto de 1785, la literatura ofrece diferentes estudios macrosísmicos de diferentes autores y con diferentes interpretaciones que en el futuro podrían usarse para capturar la incertidumbre de origen epistémico en la asignación de parámetros de terremotos históricos.</p> <p>En la literatura se pueden encontrar simultáneamente datos macrosísmicos y parámetros instrumentales de terremotos, con los cuales podrían calibrarse curvas de atenuación de la intensidad macrosísmica para la región andina (por ejemplo, el terremoto de Quetame del 2008).</p>	<p>Amenazas</p> <p>La asignación de intensidades para terremotos históricos tiene sus dificultades. Pueden encontrarse discrepancias entre varios autores en cuanto a los valores obtenidos en determinados sitios, lo que afectaría la modelación de los parámetros del terremoto.</p> <p>La aplicación de un modelo de atenuación de intensidad en función de m_b podría valorar exageradamente la modelación de las magnitudes por efecto de su saturación.</p>

Figura 7. Análisis DOFA del presente estudio

así a calcular de forma más objetiva los parámetros. Considerando que hoy se dispone de nuevos estudios macrosísmicos en el país, en el futuro se podrán proponer modelos de atenuación de la intensidad macrosísmica para Colombia en función de la magnitud M_w , así como distancias en diferentes métricas, calibradas con los datos de terremotos recientes.

Conflicto de interés

Los autores declaran que no tienen conflicto de interés.

Bibliografía

- Álvarez A.** (1987). Contribución al conocimiento de la sismicidad histórica en Colombia. Tesis, Universidad de los Andes, 298p.
- Álvarez-Rubio S., Kästli P., Fäh D., Sellami S. & Giardini D.** (2011). Parametrization of historical earthquakes in Switzerland, *J. Seismol.* **16**(1): 1-24, <http://dx.doi.org/10.1007/s10950-011-9245-8>
- Ambraseys N.N.** (1971). Value of historical records of earthquakes. *Nature*, **32**: 375-379.
- Bakun, W. H. & C. M. Wentworth** (1997). Estimating earthquake location and magnitude from seismic intensity data, *Bull. Seism. Soc. Am.* **87**: 1502–1521.
- Bakun W. H. & Wentworth C.M.** (1999). Erratum to Estimating earthquake location and magnitude from seismic intensity data, *Bull. Seism. Soc. Am.* **89**: 557.
- Bakun W.H.** (2006). Estimating locations and magnitudes of earthquakes in Southern California from modified Mercalli intensities, *Bull. Seism. Soc. Am.* **96**: 1278–1295.
- Bakun W.H., Gómez Capera A.A., Stucchi M.** (2011). Epistemic uncertainty in the location and magnitude of earthquakes in Italy from macroseismic data, *Bull. Seismol. Soc. Am.* **100**: 2712-2725.
- Bakun, W. H., Flores, C. H., Ten Brink, U. S.** (2012). Significant Earthquakes on the Enriquillo Fault System, Hispaniola, 1500-2010: Implications for Seismic Hazard, *Bull. Seismol. Soc. Am.* **102**: 18-30.
- Beauval C., Yepes H., Bakun W.H., Egred J., Alvarado A. & Singaicho J-C.** (2010). Locations and magnitudes of historical earthquakes in the Sierra of Ecuador (1587–1996), *Geophys. J. Int.* **181**: 1613–1633.
- Bindi D., Parolai S., Gómez-Capera A.A., Locati M., Kalmetyeva Z., Mikhailova N.** (2013a). Locations and magnitudes of earthquakes in Central Asia from seismic intensity data, *Journal Seismology*. <http://dx.doi.org/10.1007/s10950-013-9392-1>
- Bindi D., Gómez Capera A.A., Parolai S., Abdrakhmatov K., Stucchi M & Zschau J.** (2013b). Location and magnitudes of earthquakes in Central Asia from seismic intensity data: model calibration and validation *Geophys. J. Int.*, **192**:710-724; <http://dx.doi.org/10.1093/gji/ggs039>
- Centro Regional de Sismología para América del Sur - Ceresis** (1985). Catálogo de terremotos para América del Sur. Programa para la mitigación de los efectos de los terremotos en la región andina (Proyecto SISRA). Earthquake Mitigation Program, 14Vol.
- Cifuentes H., Sarabia A.** (2011). Sismicidad histórica en Colombia. Estudios macrosísmicos (1644-2008). Servicio Geológico Colombiano. Bogotá. Fecha de consulta: Febrero 15 de 2014. Disponible en: <http://aplicaciones1.ingegominas.gov.co/sicat/html/SubProductos.aspx?IdentificadOr=210012105000024413000000000>.
- Choy J.E., Palme C., Guada C., Morandi M. & Klarica S.** (2010). Macro seismic Interpretation of the 1812 Earthquake in Venezuela Using Intensity Uncertainties and *A Priori* Fault-Strike Information. *Bull. Seismol. Soc. Am.*, **100**: 241-255.
- Dimaté C., Drake L., Yepes H., Ocola L., Rendón H., Grunthal G. and Giardini D.** (1999). Seismic hazard assessment in the Northern Andes (Piloto Project), *Annali di Geofisica* **42**(6): 1039-1055.
- Dorbath L., Cisternas A., Dorbath C.** (1990). Assessment of the size of large and great historical earthquakes in Perú. *Bull. Seism. Soc. Am.* **80**(3): 551-576.
- Espinosa Baquero A.** (2003). Historia Sísmica de Colombia (1550 – 1830). Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales - Universidad del Quindío, CD rom. Bogotá.
- Gasperini P., Bernardini F., Valensise G. & Boschi E.** (1999). Defining seismogenic sources from historical felt reports. *Bull. Seismol. Soc. Am.* **89**: 94-110.
- GEM Global Large Historical Earthquake Catalogue (1000-1903) - GEH** (2013). En Ekström, G., M. Nettles, and A. M. Dziewonski, 2004-2010: Centroid-moment tensors for 13, 017 earthquakes, *Phys. EarthPlanet. Inter.*, 200-201, 1-9, 2012. doi:10.1016/j.pepi.2012.04.002. Fecha de consulta: Febrero 15 de 2014. Disponible en: <http://www.globalquakemodel.org/what/global-projects/historical-catalogue/>.
- Giesecke A., Gómez Capera A.A., Leschiutta I., Migliorini E.** (2004). The CERESIS earthquake catalogue and database of the Andean Region: Background, characteristics and examples of use. *Annals of Geophysics.* **47**(2/3): 421-435.
- Global Centroid Moment Tensor Project - HRVD.** En Albinì P., Musson R.M.W., Rovida A., Locati M., Gómez Capera A.A. and Viganò D. (2014). The Global Earthquake History. *Earthquake Spectra*, **30**:2:607-624, Earthquake Engineering Research Institute Fecha de consulta: Febrero 15 de 2014 Disponible en: <http://www.globalcmt.org/CMTsearch.html>
- Gómez Capera A.A.** (1998). Atenuación de la intensidad sísmica para el territorio colombiano. Tesis de grado en Física, Facultad de Ciencias, Departamento de Física, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, 120p.
- Gómez Capera A.A. & Salcedo Hurtado E. de J.** (2002). Leyes de atenuación de la intensidad macrosísmica en Colombia. *Earth Sciences Research Journal.* **6**: 53-61.

- Gómez Capera A.A. & Leschiutta I.** (2004). Determining the parameters of earthquake sources in South America from macroseismic intensity data (CERESIS database). *Earth Sciences Research Journal* **8**(1): 10-18. ISSN: 1794-6190.
- Gómez-Capera A.A., García Peláez J., Chuy Rodríguez T.J., Salcedo-Hurtado E. de J., Stucchi M.** (2013). Calibración y validación del algoritmo de Bakun and Wentworth para calcular localización y magnitud de terremotos históricos a partir de datos macrosísmicos en Cuba Oriental. *Boletín de Geología, Universidad Industrial de Santander, Bucaramanga*. **35**(2): 113-127.
- Grünthal G.**(Ed.) (1998). *European Macroseismic Scale 1998*. Conseil de l'Europe, Cahiers du Centre Européen de Géodynamique et de Séismologie. Luxembourg, 100p.
- Gutenberg B. & Richter C.F.** (1956). Earthquake magnitude, intensity, energy and acceleration (Second Paper). *Bull. Seismol. Soc. Am.* **46**: 105-145.
- Howell B. F. Jr. & Schultz T.R.** (1975). Attenuation of modified Mercalli intensity with distance from epicenter. *Bull. Seism. Soc. Am.* **63**(3): 651-665.
- Ingeominas** (1999a). Mapa de Grandes Sismos en Colombia, 1566-1999, Publicación especial (poster), Bogotá.
- Ingeominas** (1999b). Actualización Catálogo de Sismos de Colombia para Estudios de Amenaza Sísmica, 1566 – 1998, Informe interno, Bogotá, 17pp.
- Jackson S.E., Joshi A. & Erhardt N. L.** (2003). Recent Research on Team and Organizational Diversity: SWOT Analysis and Implication, *Journal of Management*. **29**: 801-830.
- Ramírez J. E., S.J.** (1975). Historia de los terremotos en Colombia. Segunda edición. Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Bogotá, 250 pp.
- Salcedo Hurtado E. de J. & Castaño Castaño A. N.** (2011). Reevaluación macrosísmica del terremoto del 12 de julio de 1785 en Colombia. *Boletín de Geología, Universidad Industrial de Santander, Bucaramanga*. **33**(2): 15-32.
- Salcedo-Hurtado E. de J. & Gómez-Capera A.A.** (2013). Estudio macrosísmico del terremoto del 18 octubre del 1743 en la región central de Colombia. *Boletín de Geología, Universidad Industrial de Santander, Bucaramanga*. **35**(1): 109-128.
- Sarabia A., Cifuentes H., Dimate M.** (2006). Estudio macrosísmico del sismo ocurrido el 12 de julio de 1785. Ingeominas. Bogotá. Fecha de consulta: Febrero 15 de 2014. Disponible en: <http://aplicaciones1.ingeominas.gov.co/sicat/html/Metadato.aspx?CID=239714>
- Sarabia A.M. & Cifuentes H. G.** (2009). Análisis macrosísmico del sismo del 24 de mayo de 2008 en Quetame. Ingeominas, Bogotá, 44p. Fecha de consulta: Febrero 15 de 2014. Disponible en: <http://aplicaciones1.ingeominas.gov.co/sicat/html/Metadato.aspx?CID=239800>
- Sarabia Gómez A.M., Cifuentes Avendaño H. G., Robertson K.** (2010). Análisis histórico de los sismos ocurridos en 1785 y en 1971 en el centro de Colombia, *Revista Colombiana de Geografía*. **19**:153-162. ISSN:0121-215X.
- Scordilis E.M.** (2006). Empirical global relations converting Ms and mb to moment magnitude. *Journal Seismology*. **10**:225-236. <http://dx.doi.org/10.1007/s10950-006-9012-4>
- Servicio Geológico Colombiano - Universidad Nacional de Colombia. (SGC-UN)** (2012). Sistema de información de sismicidad histórica de Colombia. Fecha de consulta: Febrero 15 de 2014. Disponible en línea: <http://agata.ingeominas.gov.co:9090/SismicidadHistorica/>.
- Storchak D. A., Di Giacomo D., Bondár I., Harris J., Engdahl E.R., Lee W.H.K., Villaseñor A., Bormann P. & Ferrari G.** (2012). ISC-GEM Global Instrumental Earthquake Catalogue (19009-2009), Final Scientific Report, 99p. Fecha de consulta: Febrero 15 de 2014. Disponible en línea: <http://www.globalquakemodel.org/what/seismic-hazard/instrumental-catalogue/>
- Storchak D. A., Di Giacomo D., Bondár I., Engdahl E.R., Harris J., Lee W.H.K., Villaseñor A. & Bormann P.** (2013). Public release of the ISC-GEM Instrumental Earthquake Catalogue (1900-2009). *Seismological Research Letters*. **84**(5):810-815, <http://dx.doi.org/10.1785/0220130034>

Enfoque y alcance

La Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (ACCEFYN) es una publicación periódica trimestral, multidisciplinaria, que tiene como objetivo dar a conocer artículos inéditos de investigación de alta calidad.

La Revista publica artículos científicos en las áreas de ciencias físicas (física, fisico-química, materiales y matemáticas); ciencias naturales (biología, botánica, zoología, ecología, bioquímica, química); ciencias de la tierra (geología, medio ambiente); ciencias humanas (filosofía, psicología, antropología, sociología); ciencias biomédicas y ciencias químicas, está reseñada en varios índices nacionales e internacionales tales como Actualidad Iberoamericana, Agris, CIRS (International Center for Scientific Research), Current Mathematical Publications, EBSCO, Dialnet, Historia Mathematica, Index Kewensis, Latindex, Mathematical Reviews, MathSciNet (on line data base), PERIODICA, SciELO, Online Computer Library Center – OCLC, Zentralblatt für Mathematik, Zoological Record, RLG. Nacionalmente se encuentra reseñada en la base de datos Publindex de Colciencias.

La página web de la Revista (www.raccefyn.co) permite el acceso libre y abierto a los artículos con el fin de contribuir a la visibilidad, al acceso y a la difusión de la producción científica.

El primer número se publicó en diciembre de 1936, año de creación oficial de la Academia, bajo la dirección del doctor Jorge Álvarez Lleras y hasta el momento se han editado 37 volúmenes.

Criterios para publicar

Indicaciones a los autores

Los autores deben tener en cuenta las siguientes indicaciones:

1. Los trabajos presentados deberán ser originales en inglés o español y de alto nivel sobre aspectos relacionadas con las Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Todos los trabajos aceptados quedan como propiedad permanente de la Academia Colombiana Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de manera que la misma podrá publicarlos en formato físico y electrónico, incluyendo internet (Ver transferencia de derechos de autor).
2. El autor de la correspondencia debe aceptar mediante comunicación escrita firmada que el manuscrito es un trabajo original y no ha sido publicado por ningún medio, ni está siendo evaluado por otra publicación impresa o

electrónica y que ha sido aceptado por todos los autores para su publicación en la Revista y que los derechos de autor no han sido cedidos a nadie con anterioridad (Ver formato declaración originalidad, conflicto de intereses y sesión de derechos de autor en la página web de la Revista: <http://www.raccefyn.co>).

3. La participación de los autores en el trabajo debe ser suficiente como para aceptar públicamente la responsabilidad de los aportes de cada uno. El orden de los autores en la publicación deberá ser una decisión compartida de los coautores, que deben ser capaces de explicar el orden en el que aparecen sus nombres.
4. De acuerdo con el ICMJE, todos los colaboradores que no cumplen los criterios de autoría o hayan realizado contribuciones menores deben aparecer en la sección de agradecimientos, pero no ser citados como autores. Las ayudas económicas y materiales deben aparecer en los agradecimientos.
5. La terminología física, química y bioquímica, debe seguir las normas del Comité de Nomenclatura de la Unión Internacional de la Química Pura y Aplicada (IUPAC). Deben usarse las abreviaturas internacionales convencionales y las unidades del Sistema Internacional (SI). Los nombres científicos se deben escribir con la forma recomendada por “International Code of Botanical Nomenclature”

Envío y presentación del manuscrito

Los artículos deben enviarse a través de <http://www.raccefyn.co>

El manuscrito, incluyendo además de la página del título, el resúmenes, las referencias, las tablas y sus títulos, las leyendas de figuras, deben estar escritos en procesador de palabras Word a doble espacio, usando la fuente Arial de tamaño 12, sin justificar el texto. No olvide usar la numeración en todo el manuscrito.

Los manuscritos deben incluir la siguiente información:

1. Una página en Word con los nombres y apellidos (nombre completo y apellido, si desea poner el segundo apellido, debe ir separado por un guion) de todos los autores (sin cargos, ni grado académico), filiaciones y correos electrónicos.
2. Título completo del manuscrito en español e inglés.
3. Título corto

4. Resumen en español y en inglés que no supere 250 palabras.
5. Palabras clave en español y en inglés que no superen en número a seis.
6. Nombre del autor responsable de la correspondencia con su dirección completa, número telefónico y dirección electrónica.
7. Direcciones electrónicas de todos los coautores.
8. Texto, referencias y tablas en un mismo archivo junto con las leyendas de las figuras.
9. Figuras en formato jpg o tiff.

Estructura del manuscrito

Introducción: se debe mostrar el marco teórico en el cual se inscribe el tema de la investigación, propósito del artículo y justificación del estudio, indicando además la delimitación de la pregunta problema.

Materiales y métodos: se describirán los sujetos de observación o experimentación, aparatos o dispositivos y la metodología empleada en el estudio.

Análisis estadístico: señalar los métodos estadísticos utilizados y cómo se han analizado los datos.

Resultados: deben presentarse en secuencia lógica, con las tablas y figuras acompañadas de una explicación y análisis de las mismas.

Discusión: debe hacerse énfasis en los aspectos nuevos e importantes del estudio, contrastando los resultados con la información pertinente disponible en la literatura actualizada y relacionar las conclusiones con los objetivos propuestos. Se deben incluir las implicaciones y limitaciones de los hallazgos y comparar las observaciones relevantes con las de otros estudios.

Los resultados y la discusión pueden presentarse también en forma combinada. En cuyo caso la sección se denominará Resultados y Discusión.

Conclusiones: Resumen de la investigación y su estado actual. Aquí se pueden plantear objetivos futuros a seguir en la línea de investigación.

Citación: todas las referencias bibliográficas se insertarán en el texto y deberán llevar siempre el apellido del autor o autores y el año de publicación entre paréntesis. Si el apellido del autor o autores forma parte de la estructura formal de la frase, sólo se pondrá entre paréntesis la fecha; por ejemplo: Pérez y Ribas (1996). Si son tres, cuatro o cinco autores se pondrán los apellidos de todos los autores la primera vez que se referencian en el texto, y después

sólo se pondrá el apellido del primer autor seguido de *et al.* Si son seis o más autores sólo se pondrá el apellido del primero añadiendo “*et al.*”, desde la primera vez que se referencian. Si existieran varias referencias de un autor en un mismo año se consignarán con las letras a, b, c, etc., después del año.

Cita directa o textual

Si la cita textual tiene menos de 40 palabras se presenta entre comillas dentro del texto y al final se incluye entre paréntesis el apellido, año de publicación y la página de donde se extrajo.

Ejemplo:

El objetivo de los estudios explicativos es “responder a las causas de los eventos físicos o sociales” (Hernández, Fernández y Baptista, 1991, p.66).

Si la cita comprende más de 40 palabras se ubica en un bloque independiente del texto, sin comillas y dejando una sangría al lado izquierdo.

Ejemplo:

Las revistas científicas son sistemas contextuales de comunicación, de difusión académico investigativa y fortalecimiento de competencias científicas (escritura, investigación, evaluación, edición), en los cuales la comunidad académica comparte creencias, orientaciones y el compromiso de contribuir, utilizar y hacer avanzar el conocimiento de forma colaborativa y cooperativa. (Mesa & Sánchez, 2010, p.4).

Parfraseo o resumen

Se debe mencionar al autor y la fecha.

Ejemplo:

Según Sánchez (1991), el cemento es uno de los materiales más populares e indispensables en la construcción actual.

Existen dos tipos de aprendizaje: la recepción pasiva de conocimientos y el redescubrimiento de la realidad (Piaget, 1980).

Si se cita un documento escrito entre tres y cinco autores, deben escribirse los apellidos de todos la primera vez que se citen y después incluir el apellido del primer autor seguido de “*et al.*” (sin cursiva y con punto después del “*al.*”).

Si se cita un documento escrito por seis o más autores, se presenta la primera cita con el apellido del primer autor seguido de “*et al.*”. En la lista de referencias escriba las iniciales y apellidos de los primeros seis autores y para los restantes utilice “*et al.*”

Lista de referencia

Es el listado alfabético (según el primer apellido de los autores citados en negrilla) de las fuentes consultadas y citadas

durante la redacción de un trabajo. La lista de referencias es obligatoria. Se deben citar de la siguiente manera:

Libros

Autor. Año. Título completo. Edición. Editorial, lugar de publicación, página

Ejemplo:

Ramírez J. E., S.J. 1975. Historia de los terremotos en Colombia. Segunda edición. Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Bogotá, 250 pp.

Revista seriada

Autor, A.A., B.B. Año. Título del artículo. Título de la revista publicación seriada, volumen (número entre paréntesis), páginas del artículo.

Ejemplo:

Ríos, L., Riva, F., Canaquire, L. 2008. Reporte situacional del tráfico ilegal de fauna silvestre en la Rev. Acad. Colomb. Cienc. 38(147):218-22.

Artículo de revista electrónica

Ejemplo:

Sarabia A., Cifuentes H., Dimate M. 2006. Estudio macrosísmico del sismo ocurrido el 12 de julio de 1785. Ingeominas. Bogotá. Fecha de consulta. Disponible en: <http://aplicaciones1.ingeominas.gov.co/sicat/html/Metadato.aspx?CID=239714>

Artículo de periódico impreso:

Ejemplo:

Duque, J. G. 7 de junio de 2012. Antioquia reasume competencia para decidir futuro del túnel. El Colombiano, pp. 10.

Tesis

Ejemplo:

Gómez Capera A.A. 1998. *Atenuación de la intensidad sísmica para el territorio colombiano*. Tesis de grado en Física, Facultad de Ciencias, Departamento de Física, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

Congresos y simposios

Ejemplo:

Sánchez Upegui, A. A. Octubre 2010. *Aplicación de la lingüística textual en los criterios de evaluación de artículos académicos e investigativos*. En Simposio Nacional de Pedagogía y Currículo. Red Colombiana de Pedagogía, Medellín

Trabajos inéditos o publicaciones informales

Si el trabajo está disponible en un sitio web institucional o personal agregue el nombre de la institución y URL.

Ejemplo:

Jaramillo, G. 2012. El patrimonio arquitectónico. Manuscrito inédito. Departamento de Artes, Universidad Latinoamericana. Disponible en: <http://...>

Materiales legales

En cuanto a las citas en el texto se proporcionan los mismos datos de cualquier referencia, autor, año y en lo posible número de página, si no hay un autor identificado, se anotan las primeras palabras del título y la fecha.

Ejemplo:

Colombia. Ministerio de Educación Nacional. Ley 23 de 1982 sobre derechos de autor.

Tablas y figuras

Las tablas y cuadros se denominan tablas y llevan numeración arábiga de acuerdo con el orden de aparición. El título correspondiente se coloca en la parte superior de la tabla y las notas en la inferior. Los símbolos para unidades deben aparecer en el encabezamiento de las columnas. Si es necesario exponer alguna información, utilice las letras minúsculas del alfabeto según orden de aparición en la respectiva tabla: a, b, c, d, e, etc.

Las fotografías, gráficos, dibujos y esquemas se denominan figuras, se enumeran según el orden de aparición y sus leyendas se escriben en hoja separada. Si se trata de micro fotografías debe indicarse el aumento utilizado. Las personas, o sus nombres, no deben ser identificables en las fotografías de lo contrario se requiere permiso escrito para su publicación.

Cuando las tablas y figuras hayan sido tomadas de revistas o libros, sean impresos o electrónicos, se debe especificar la fuente y adjuntar autorización de la respectiva publicación para su reproducción.

Agradecimientos

Podrán ser expresados a personas o entidades que hayan ayudado a la realización del trabajo. Se mencionarán las personas y el tipo de ayuda aportada, así como las entidades, instituciones o fundaciones que hayan financiado o suministrado materiales. En caso de proyectos de investigación financiados será suficiente con mencionar el código de registro y la entidad, institución o fundación que lo apoya económicamente.

Proceso de revisión por pares

Se recibirán solo los artículos que cumplan con todos los requisitos que se mencionan en las indicaciones a los autores. Los artículos serán evaluados en primera instancia por el Editor y el Comité Editorial de la Revista.

Cada manuscrito será enviado a dos especialistas en el tema, que evaluarán y enviarán sus recomendaciones. Este proceso de revisión tendrá una duración de 20 días.

El editor informará a cada uno de los autores el avance de su trabajo en el proceso de evaluación.

Los pares académicos adoptan tres opciones: a) aceptación sin modificaciones; b) aceptación con correcciones; c) no aceptación. En caso de desacuerdo de los pares, el original será enviado a una tercera evaluación.

En cualquiera de las opciones, el autor será informado y deberá realizar las modificaciones correspondientes en el manuscrito y enviarlo en las cuatro semanas siguientes. Además deberá enviar un documento en el que responda a todas las observaciones hechas por los evaluadores.

Cuando el autor demore más de 30 días en responder a las sugerencias de los evaluadores, el artículo no será considerado para publicación en el siguiente número de la revista. En caso de sobrepasar dicho plazo, se entenderá que los autores retiran el trabajo en su forma actual y, si se remite de nuevo, el Comité Editorial de la Revista podrá considerar que se trata de un nuevo trabajo.

Los trabajos aceptados son propiedad de la Revista ACCEFYN y podrán ser reproducidos total o parcialmente por la Revista.

La Revista no se hace responsable de los contenidos científicos ni de las implicaciones legales de los artículos publicados.

Corrección de estilo y publicación del manuscrito

Aceptados los artículos estos se enviarán a corrección ortotipográfica. Se usará la herramienta de control de cambios de Word, en la cual quedará registro de cada una de las sugerencias realizadas y los comentarios o dudas para que el autor o autores aprueben y contesten.

La versión corregida deberá ser enviada nuevamente para su aprobación definitiva en un plazo mínimo de 48 horas. El manuscrito deberá ir con una carta al editor, informando cuales correcciones fueron procesadas. El editor le informará al autor la fecha y el número del volumen en que será publicado.

Rectificaciones y correcciones de errores

Las rectificaciones sobre la información suministrada por parte de los autores, se harán en el número inmediatamente posterior al anuncio de las mismas y serán responsabilidad de los mismos autores. La Revista se encargará de publicar una nota aclaratoria a manera de erratas. En el caso que sean necesarias mejoras y corrección de errores ortotipográficos, de manejo visual de la información o imprecisiones involuntarias, el (los) autor(es) podrán comunicarse al correo de la Revista para que puedan realizarse en las versiones electrónicas de la Revista.

Falsificaciones de artículos

Si en el proceso editorial se encuentra falsificación, omisión de datos, duplicidad del artículo o plagio, se devolverá el original al autor con la debida notificación a su institución patrocinadora, centro de investigación o universidad.

Conflicto de intereses

Si los autores o coautores, editores o revisores (evaluadores) tienen algún conflicto de interés que pueda de alguna manera influir en la transparencia u objetividad en el proceso de revisión por pares y publicación, éste debe ser declarado.

Los conflictos de interés más evidentes son los llamados conflictos financieros, resultado de relaciones entre empleador-empleado, financiaciones y patentes, así como también honorarios, consultorías, investigación pagada por compañías que dependen de los resultados investigativos, etc.

También existen los conflictos personales resultado de amistades o animadversiones, competencias académicas y pasiones en el campo intelectual o moral (por ej. parientes en una compañía que se beneficiaría de los resultados que se van a publicar, el uso de los resultados publicados para promoción inmediata basada en el artículo publicado, creencias religiosas que estén en conflicto directo con la investigación que se va a publicar, etc.

Transferencia de derechos de autor

En caso de que el artículo enviado sea aprobado para publicación, el autor principal en nombre propio y en el de los coautores o el autor principal y los coautores deben ceder los derechos de autor del artículo mencionado a la revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (ACCEFYN), excepto en los siguientes casos:

a) Los autores y coautores retienen el derecho de revisar, adaptar, preparar trabajos derivados, presentaciones orales y distribuir a algunos colegas impresos de su propio trabajo publicado, siempre y cuando se dé el crédito correspondiente a la revista de ACCEFYN. También pueden publicarse el título del trabajo, resumen, tablas y figuras del trabajo en los correspondientes sitios web de autores o de sus empleadores, también dando el crédito a la revista de ACCEFYN.

b) Si el trabajo ha sido realizado por contrato, el empleador del autor tiene el derecho de revisar, adaptar, preparar trabajos derivados, reproducir o distribuir en formato impreso el trabajo publicado, de una manera segura y para el uso exclusivo de sus empleados.

c) Si a la revista de ACCEFYN se le solicitara permiso individual por terceras personas para usar, imprimir o publicar específicamente artículos ya publicados, deberá obtenerse el permiso expreso del autor y coautores del trabajo y/o del empleador con excepción del uso en salones de clase, bibliotecas o reimpresos en un trabajo colectivo.

d) La revista ACCEFYN se reserva el posible uso en la portada de la revista, de figuras sometidas a revisión junto con los manuscritos.

e) Ningún otro derecho, además del de derechos de autor, debe ser reclamado por la revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (ACCEFYN).

To our readers and authors

Criteria for publication

Information for Authors

The authors must adhere to the following requirements:

1. The works submitted must be original, in English or Spanish, and of high quality in an area related to the Exact, Physical or Natural Sciences. All works accepted will remain permanent property of the Colombian Academy of Exact, Physical and Natural Sciences so that such work can be published in hard copy or in electronic format, including web posting. (See transference of authors' rights).
2. The author submitting the work must confirm via written and signed communication that the manuscript represents original work and that it has not been published in any form, and that it is not under review by any other publisher for publication in hard copy or in electronic format and that publication in the Revista has been agreed by all authors, and the authors' rights have not been previously granted to a third party. (See form for declaration of originality, conflicts of interest, and authors' rights).
3. The participation of the authors in the submitted work must be materially sufficient so as to share in the public responsibility of its contents. The order of appearance of the each of the authors of the publication must reflect a decision shared by all the co-authors, each of whom must be prepared to justify the order in which his name appears.
4. In accordance with the ICMJE (www.raccefyn.co), all collaborators who do not comply with the criteria for authorship, or who have realized minor contributions must be included in the Acknowledgement Section, and must not be cited as authors. The Acknowledgement Section must also include reference to any financial and economic assistance.
5. The terminology must adhere to the International Code for Botanical Nomenclature. The physical, chemical or biochemical terminology norms of the Nomenclature Committee of International Union for Pure and Applied Chemistry (IUPAC). The abbreviations must follow the international conventions as well as the units must conform to the International System (SI). The scientific names must be written in the format recommended by the "International Code of Botanical Nomenclature".

Submission and Presentation of manuscript

The manuscripts should be submitted using the website of the Academy: <http://www.accefyn.co>

The manuscript, including the title page, the abstract, tables with titles, graphics with descriptive legends, must be prepared in Microsoft WORD processor in double space. Use Areal font size 12 without justification. Do not forget to number the entire manuscript.

The manuscripts must contain the following information:

1. A page in Microsoft Word with the names and surnames (complete name , first and second family name separated by a hyphen) of all the authors (without positions , and without academic degrees), academic affiliations and email addresses.
2. Complete manuscript title in Spanish and English.
3. Short Title
4. Abstract in Spanish and English using 250 or less words
5. Key words in Spanish and English not containing more than 6 words.
6. Name of the author responsible for all correspondence, including his complete address, telephone number and email address.
7. Electronic addresses of all the co-authors.
8. Text, bibliographical references and tables in the same file together with the legends for all the figures.
9. Figures must be in jpg or tiff format.

Manuscript Structure

Introduction: there must be a clear description of the theoretical framework of the theme of the investigation, purpose of the article and justification of the study, indicating the limitation of the problem question.

Materials and methods: a description of the object of observation or experimentation, instruments or devices and the methodology employed in the study.

Statistical analysis: indicate the statistical methods used and the data analysis employed.

Results: these must be presented in a logical sequence, with the accompanying tables and figures with their respective explanations and analysis.

Discussion: emphasis must be given to those aspects of the study which are new and important, contrasting the results with the relevant information available in the recent literature and relate the conclusions with the proposed objectives. Mention must be made of the implications and limitations of the results found and a comparison of the relevant observations with that of other studies.

The results and the discussion may also be presented in a combined form.

Conclusion: an up to date survey of the investigation. Mention can be made here of future objectives of the same line of investigation.

Bibliography: these citations must be verifiable, enumerated and referred to in the body of the article enclosing each number with square brackets. When a citation is made, indicate in the text the author, the year and page in the following way:

Direct or textual quotation

If the textual citation has under 40 words it should be given in between quotation marks within the text and at the end it should include in parenthesis the surname, the year of publication and the page from which it was extracted.

Example:

The objective of the explicative studies is “ to respond to the causes of the physical or social events” (Hernández, Fernández and Baptista, 1991, p.66)

If the citation goes over 40 or more words it must be placed in a separate block independent of the text, without quotation marks allowing for bleeding on the left margin.

Example:

The scientific journals are contextual system of communication, of academic or investigative diffusion and strengthening of scientific competence (writing, investigation, evaluation, editing), in which the academic community shares beliefs, orientation and the commitment to contribute, use and advance the formal knowledge of collaboration and cooperation. (Mesa & Sánchez, 2010, p.4)

Paraphrase or summary

Mention must be made of the author and the date.

Example:

According to Sánchez (1991), cement is one of the most popular and indispensable materials in today’s construction.

There exist two types of learning: the passive reception of knowledge and the rediscovery of reality (Piaget, 1980)

If a cited document has between three or five authors, the surnames of all the authors must be given the first time they

are cited and afterwards include the surname of the first author followed by “ et al.” (not in italics and with a period after the “al.”).

If a cited document has six or more authors, place the first citation with the surname of the first author followed by “et al.” In the bibliographical list write the initials and surnames of the first six authors and for the rest use “ et al.”

Bibliographical list

It is the list, in alphabetical order (according to the first surname of the cited authors, which should be in bold) of the sources consulted and cited in the text of the article. It is mandatory to include the bibliographical list. It should be cited in the following way:

Books

Author. Year of publication. Title of the book. Edition. Publisher, place of publication, page(s).

Example:

Ramírez J. E., S.J. 1975. Historia de los terremotos en Colombia. Segunda edición. Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Bogotá, 250 pp.

Article from periodical journal

Author, A.A., Author, B.B. Year. Title of the article. Title of the journal, volume (number in parenthesis), pages.

Example:

Ríos, L., Riva, F., Canaquire, L. 2008. Reporte situacional del tráfico ilegal de fauna silvestre en la en la región nororiental del Perú . Rev. Acad. Colomb. Cienc. 38(147):218-22.

On line periodical article

Example:

Sarabia A., Cifuentes H., Dimate M. 2006. Estudio macrosísmico del sismo ocurrido el 12 de julio de 1785. Ingeominas. Bogotá. Date of query: (day, month, year). Available at: <http://aplicaciones1.ingeominas.gov.co/sicat/html/Metadato.aspx?CID=239714>

Newspaper article

Example:

Duque, J. G. 7 de junio de 2012. Antioquia reasume competencia para decidir futuro del túnel. El Colombiano, pp. 10.

Thesis

Example:

Gómez Capera A.A. 1998. *Atenuación de la intensidad sísmica para el territorio colombiano*. Tesis de grado en Física, Facultad de Ciencias, Departamento de Física, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

Congresses and symposia

Example:

Sánchez Upegui, A. A. Octubre 2010. *Aplicación de la lingüística textual en los criterios de evaluación de artículos académicos e investigativos*. In: Simposio Nacional de Pedagogía y Currículo. Red Colombiana de Pedagogía, Medellín

Unpublished manuscript or informal publications

If the work is available at an institutional or personal web site, please add the name and URL of the institution.

Example:

Jaramillo, G. 2012. El patrimonio arquitectónico. Manuscrito inédito. Departamento de Artes, Universidad Latinoamericana. Recuperado de <http://...>

Legal documents

Regarding the citations in the text, the same data included in all other references should be provided (author, year, and if available, the same page number). If there is no identifiable author, the first words of the title should be noted, as well as the date.

Example:

Colombia. Ministerio de Educación Nacional. Ley 23 de 1982 sobre derechos de autor.

Tables and graphics

The tables and frames are called tables and carry an arabic numeration in accordance with the order in which they appear. The corresponding title is placed on the upper part of the table and notes are placed in the lower part. Symbols for unit measures must appear in the column headings.

If it is necessary to display some information, use lower case letters from the alphabet according to the appearance of the table: a, b, c, d, e, etc.

Photographs, graphics, pictures or sketches are named figures, are enumerated in order of appearance, and their legends must be written in a separate page. With respect to microfiches, indicate the size of the augmentation used. People or their names should not be identifiable in photographs, unless written permission for their publication has been obtained.

When tables and figures have been taken from magazines or books, published in hard copy or electronically, specify the source and include the authorization for its reproduction from the respective publication.

Acknowledgments

These can be expressed to persons or entities who have aided in the realization of the work. Mention is made

of persons and their type of aid provided, as well as to entities or institutions which have provided financial and material assistance. In case of investigative projects with financial support it suffices to mention the registry code and the entity, institution or foundation which provided the economic support.

The peer-review process

Only articles which comply with the requirements mentioned in the information for authors will be accepted. The articles will be given their first evaluation by the Editor and the Editorial Committee of the Revista.

Each manuscript will be sent to two experts on the topic who will provide recommendations after review and evaluation. This process of revision will have a duration of 30 days.

The editor will inform each of the authors of the status of the process of evaluation of their work.

The academic peers will adopt one of three options: a) acceptance without modifications; b) acceptance with corrections; c) Deny acceptance. In case of disagreement among the peers, the original manuscript will be sent out for a third evaluation.

Under any of the three options, the author will be informed and must follow the corresponding modifications of the manuscript and return it within the following four weeks. In addition, the author(s) must provide a written document with answers to all the peers observations.

If the author takes more than 30 days to respond to the suggestions from the reviewers, the article will not be considered for publication in the next issue of the Revista. In case the response from the author takes longer than the allocated time, it is understood that the authors will retrieve the work in its present form and, if a new submission is made, the Editorial Committee of the Revista may treat it as a new work.

The works accepted for publication become property of the Revista ACCEFYN and may be reproduced in their entirety or partially by the Revista.

The Revista does not assume responsibility for the scientific content, nor for the legal implications of any of the published articles.

Publication of the manuscript

Once the article has been accepted, it will undergo a style and format revision which will bring it to its definitive version. The authors will receive the galley proofs in PDF format for the correction of errors before its printing. The corrected version must be returned for final approval within a period

of 48 hours. The manuscript must be accompanied with a letter to the editor informing him of the corrections that were carried out. The editor will inform the author of the date and volume number in which the publication will appear.

Conflicts of interest

If the authors or co-authors, the editors or reviewers (evaluators) have some conflict of interest which may in any way influence the transparency and objectivity of the peer review process and publication, it must be so declared.

The most obvious conflicts of interest are those referred to as financial conflicts, which result between, employer-employee, investments and patents, as well as honoraria, consulting, paid investigation by companies which depend on the investigative results, etc.

There also exist personal conflicts arising from friendships, animosity, academic competencies and passions in the moral or intellectual field (for example relatives in a company which will benefit from the results to be published, the use of the results for immediate promotion based on the published article, religious beliefs which are in direct conflict with the investigation that will be published, etc).

Transfer of author rights

In case the article is approved for publication, the main author in representation of himself and his co-authors or the main author and his co-authors must cede the author rights

of the corresponding article to the Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (ACCEFYN), except in the following cases:

a) The authors and co-authors will retain the right to revise, adapt, prepare derived works, oral presentations and distribution to some colleagues of reprints of their own published work, as long as the corresponding credit is given to the Revista of ACCEFYN. It is also permissible to publish the title of the work, summary, tables and figures of the work in the corresponding web sites of the authors or their employers, also giving credit to the Revista of ACCEFYN.

b) If the work has been realized under contract, the author's employer has the right to revise, adapt, prepare derivative works, reproduce or distribute in hard copy the published work, in a secure manner and for the exclusive use of his employees.

c) If the Revista of ACCEFYN were approached for permission by a third party for using, printing or publishing specifically articles already published, the Revista of ACCEFYN must obtain the express permission of the author and co-authors of the work and/or of the employer with the exception of use in classrooms, libraries, or reprinted in a collective work.

d) The Revista of ACCEFYN reserves the possible use in its front cover of figures submitted with the manuscripts.

e) No other right, other than the author's right, can be claimed by the Revista of ACCEFYN.



MinEducación
Ministerio de Educación Nacional

**PROSPERIDAD
PARA TODOS**