

PHYLOGENETIC ANALYSIS OF THE NEOTROPICAL GENUS *Axonopus* (POACEAE: PANICOIDEAE: PANICEAE) BASED ON MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL CHARACTERS

RESUMEN

El género *Axonopus* posee cerca de 72 especies y exhibe una amplia distribución geográfica en el continente americano. Debido a la variabilidad morfológica entre sus especies, varios autores propusieron dividir el género en secciones, series y subseries, aunque con algunas diferencias. Aquí se presenta un análisis cladístico al interior del género *Axonopus*, el cual está basado en caracteres morfológicos, anatómicos y tipológicos, con el fin de establecer relaciones filogenéticas entre las diferentes categorías infragenéricas. El estudio está concentrado en las 21 especies de *Axonopus* serie *Barbigeri* (grupo interno), una serie de distribución sudamericana, más diez especies que representan todas las categorías infragenéricas de *Axonopus* (grupo externo). El análisis con NONA muestra a *Axonopus* serie *Barbigeri* como monofilética, aunque sus relaciones filogenéticas con relación a las demás categorías infragenéricas no están resueltas. Asimismo, tres de las cuatro secciones en que se encuentra dividido *Axonopus* aparecen como monofiléticas, aunque no se respalda la condición monofilética para las subseries ni para *Axonopus* sect. *Axonopus*. Por último, se propone considerar las diferentes entidades en que se halla dividida *Axonopus* serie *Barbigeri* en sinónimos de esta última.

Palabras clave: *Axonopus*; Paniceae; Poaceae sistemática de gramíneas neotropicales.

ABSTRACT

Axonopus has approximately 72 species and a large geographical distribution in the American Continent. Due to the morphological variability among the species, different authors have proposed dividing this genus into sections, series, and subseries. A cladistic analysis of the genus *Axonopus* based on morphological, anatomical, and tipological characters, was conducted to test its phylogenetic relationships among the different infrageneric categories. The analysis is concentrated in the *Axonopus* series *Barbigeri*, a series of South American distribution. This study includes the 21 species of *Axonopus* series *Barbigeri* (ingroup), plus ten species as outgroup, which represent all the infrageneric categories of *Axonopus*. The NONA analysis shows that *Axonopus* series *Barbigeri* is monophyletic, although its phylogenetic relationships with the other infrageneric categories are not resolved. In addition, three of the four sections of this genus are shown to be monophyletic, though for the subseries and for *Axonopus* sect. *Axonopus* its monophyletic condition is not abided. On the other hand, the different categories of *Axonopus* series *Barbigeri* are included in the synonymy of this series.

Keywords: *Axonopus*; Paniceae; Poaceae systematics of neotropical grasses.

Fecha recepción: Mayo 10, 2007 Fecha aprobación: Julio 23, 2007

ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL GÉNERO NEOTROPICAL *Axonopus* (POACEAE: PANICOIDEAE: PANICEAE) CON BASE EN CARACTERES MORFOLÓGICOS Y ANATÓMICOS

Diego Giraldo-Cañas*

INTRODUCCIÓN

Axonopus P. Beauv. es un género americano que, junto con *Panicum* L. y *Paspalum* L., constituye un importante grupo no sólo a nivel económico, siendo algunos de sus representantes importantes forrajeras, sino también a nivel ecológico, dada su abundancia y diversidad en algunos ecosistemas. *Axonopus* pertenece, dentro de la familia Poaceae, a la tribu Paniceae de la subfamilia Panicoideae, y es un género nativo de las regiones tropicales y subtropicales de América, con algunos representantes aparentemente introducidos en el Viejo Mundo. Para este género se conocen cerca de 72 especies, estando mayormente concentradas en el norte de Sudamérica. Sus especies crecen principalmente por debajo de los 1000 m, constituyendo importantes elementos en las sabanas, en los campos naturales y en los afloramientos rocosos de los escudos precámbricos sudamericanos.

* Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá D. C., Colombia. e-mail: dagiraldoc@unal.edu.co

El género *Axonopus* incluye hierbas perennes, raras veces anuales, cespitosas, bajas a muy robustas, a veces rastre-ras, estoloníferas o rizomatosas, de hojas tiernas a muy duras y se distingue de otros miembros de la tribu Paniceae por presentar espiguillas solitarias en posición inversa, es decir, con la lema fértil abaxial respecto al raquis y por carecer de gluma inferior. Chase (1906, 1911) y Webster (1988) notaron que la posición inversa de la espiguilla es una de las diferencias fundamentales entre *Paspalum* y *Axonopus*. Esta diferencia, en términos ontogenéticos, involucraría una rotación del pedicelo de 180° (Nozeran 1955, 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 Paniceae. Sin embargo, esta rotación del pedicelo es cuestionada por Clifford (1987) sobre la base de la ausencia de estudios que avalen dicha hipótesis.

La taxonomía de este género es complicada y, de hecho, resulta difícil determinar claramente algunos ejemplares. A ello contribuye la gran uniformidad de las especies de *Axonopus* en sus caracteres morfológicos, ya que apenas existen diferencias interespecíficas tanto en los órganos vegetativos como en las espiguillas. Por tal razón, Judziewicz (1990) señaló que este género presenta una delimitación específica pobre, el cual requiere ser estudiado a una escala continental más que regional. Unido a esto, se considera cierta ambigüedad en el arreglo infragenérico propuesto para el género por Black (1963). Dentro de este contexto, se emprendió este estudio sobre la base de la hipótesis de que *Axonopus* es un género monofilético y, el análisis de las relaciones filogenéticas se enfoca principalmente en la serie que presenta el mayor número de especies en el género, la cual es de distribución sudamericana, *Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Barbigeri* G. A. Black, y en sus relaciones con las demás categorías infragenéricas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Análisis de material de herbario. Se consultaron las colecciones de diversos herbarios, tales como AAU, AS, B, BA, BAA, BAF, BRG, CEN, CEPEC, COAH, COL, CORD, CTES, F, FMB, G, HPUJ, HUA, IAN, IBGE,

KEW, LIL, LP, LPB, MA, MEDEL, MEXU, MO, NY, P, R, RB, RSA, SI, SP, TOLI, U, UPTC, US, VEN y XAL, abreviados de acuerdo con Holmgren *et al.* (1990) (Anexo 1).

Métodos. El análisis cladístico se realizó sobre la base del principio de máxima parsimonia (Farris 1983); así se realizaron estrategias de búsqueda con pesos iguales, utilizando el programa NONA versión 2.0 (Goloboff 1997). El análisis cladístico se llevó a cabo utilizando la opción de enumeración implícita (ie*) y MSWAP+ del programa NONA. Se empleó el programa Clados (Nixon 1993) para el análisis de la distribución de los caracteres en los cladogramas y para la generación de los mismos. El índice de consistencia (CI) y el índice de retención (RI) se usaron para evaluar la homoplasia (Farris 1989). Se calcularon el «Bremer Support», el «Jackknife» y el «Bootstrap» (Bremer 1994, Farris *et al.* 1996, Kitching *et al.* 1998) como medida de apoyo para establecer el soporte de los diferentes clados y la frecuencia de grupo. NONA se usó también para calcular el «Bremer Support» y Winclada para calcular el «Jackknife» y el «Bootstrap», con 1000 y 10000 repeticiones. El árbol de consenso estricto fue obtenido con el programa NONA.

Monofilia del género *Axonopus*. En este estudio se parte de la hipótesis de que el género *Axonopus* es monofilético, pues su grado de homogeneidad taxonómica así lo sugiere. Por otra parte, se ha confirmado la monofilia del género sobre la base de estudios morfológicos y anatómicos (Zuloaga *et al.* 2000) y moleculares, los cuales están basados en el gen trnL-F (Gómez-Martínez & Culham 2000) y en el gen ndhF (Giussani *et al.* 2001, Aliscioni *et al.* 2003). Según los estudios moleculares de Gómez-Martínez & Culham (2000), *Axonopus* se comporta como el grupo hermano del clado *Paspalum* y *Panicum obtusum* Kunth. Por su parte, Giussani *et al.* (2001) y Aliscioni *et al.* (2003) encontraron que los géneros hermanos de *Axonopus* son *Ophiochloa* Filgueiras, Davidse & Zuloaga y *Streptostachys* Desv. Recientemente, Duvall *et al.* (2001) publicaron un estudio filogenético de la tribu Paniceae, pero en éste no consideraron a *Axonopus*. De otro lado, Black (1963),

Anexo 1

Lista del material estudiado en los análisis filogenéticos, correspondientes a 31 especies del género *Axonopus*

Axonopus sect. *Axonopus*

1. *Axonopus* serie *Axonopus*

A. compressus (Sw.) P. Beauv.: ARGENTINA: *Parodi* 152(BAA), *Burkart* 19674 (SI), 19725 (SI), *Quarín* et al. 2442 (CTES, SI), AUSTRALIA: *Clemens* s.n. (MICH, SI), BOLIVIA: *Beck* 3225 (LPB, SI), *Seidel* & *Vargas* 2364 (LPB, SI), *Solomon* 8521 (MO, SI), BRASIL: *Black* 57-20133 (R), *Chase* 10711 (MO), *Gilberto* 1613 (SI), *Klein* 11171 (SI, US), *Mattos* 918 (SI, US), *Reitz* 3300 (SI), *Smith* et al. 14755, 15633 (SI, US), *Swallen* 9273 (SI), COLOMBIA: *Giraldo-Cañas* 2639 (COL, HUA, SI), *Giraldo-Cañas* & *Morales* 3103 (HUA), *Lindig* 1089 (COL, P), *Esquivel* & *Ramírez* 58 (COL, TOL), COSTA RICA: *Lathrop* 5532 (COL), ECUADOR: *Acosta-Solis* 12145 (SI), *Asplund* 19722 (NY), INDONESIA: *Vogel* 4530 (MO), LIBERIA: *Jansen* 884 (MO), NICARAGUA: *Davidse* et al. 30771 (MO, SI), PARAGUAY: *Zardini* & *Velásquez* 24676 (AS, MO, SI), *Nicora* et al. 9872 (SI), PERÚ: *Pinto* et al. 6258 (COL), *Smith* & *Salick* 8338 (MO, SI), VENEZUELA: *Ataroff* s.n. (COL, MO), *Burkart* 17161 (SI), *Davidse* 3090 (COL, MO), *Lucas* 149 (COL, VEN), *Steyermark* 99890 (COL, VEN), *Zuloaga* et al. 4344 (SI, VEN).

2. *Axonopus* serie *Barbigeri* G. A. Black

A. anceps (Mez) Hitchc.: BRASIL: *Prance* et al. 30065 (MO), *Zuloaga* & *Morrone* 4604 (SI), *Farnley* & *Batista* 2065 (NY, SI), *Martinelli* et al. 12271 (MO), *Pires* et al. 14309 (MO), COLOMBIA: *Jaramillo* 327 (COL), *Davidse* & *Miller* 26356 (MO), *Blydenstein* 977 (COL, MO), *Lægaard* & *Mayorga* 17500 (AAU, COAH, COL, SI), *Rippstein* 3676 (COAH) *Sema* RAS-1685 (COL), *Stevenson* 718 (COL), *Cabrera* 1461 (COL), *Daniel* 83 (COL), *Davidse* & *Llanos* 5301 (COL, MO), *Giraldo-Cañas* & *Parra* 3639 (COAH, COL, HUA), *Vincelli* 1274 (COL, FMB), *Wood* 4193 (COL, FMB), GUYANA: *Henkel* et al. 751 (MO, US), *Jansen-Jacobs* et al. 2548 (MO), TRINIDAD Y TOBAGO: *Soderstrom* et al. 1115 (NY), VENEZUELA: *Davidse* et al. 17162 (MO), *Davidse* & *Huber* 15456 (MO), *Davidse* et al. 16746 (COL, MO), *Maguire* et al. 32000 (NY), *Maguire* & *Wurdack* 34672 (NY), *Steyermark* 105133 (COL, MO, VEN), *Burkart* 17287 (SI), 17329 (SI), *Rosales* & *Valles* 147 (VEN), *Davidse* & *González* 15880 (MO), *Davidse* et al. 4917 (MO, VEN), *Davidse* & *Huber* 23072 (MO), *Huber* & *Alarcón* 7489 (MO), *Koyama* & *Agostini* 7398 (MO, NY), *Lasser* 1334 (NY), *Maguire* 33667 (MO), *Rosales* et al. 290 (SI), *Wingfield* 13143 (MO), *Ortiz* & *Ramía* 2650 (MO, VEN), 2776 (MO, VEN), *Rilina* & *Aguar* 106-A(VEN), *Blydenstein* 440 (VEN), *Davidse* et al. 4598-A (COL, MO), *Tamayo* 3569 (MO, SI), *Garófalo* et al. 997 (VEN), *Montes* 1585-A (MO, VEN), *Steyermark* et al. 108519 (MO), *Zuloaga* et al. 4369 (MO, SI, VEN).

A. casiquiarensis Davidse: COLOMBIA: *Davidse* 16825 (MO), *Echeverry* 5115 (COL, TOL), *Galeano* et al. 6029 (COAH, COL, MO), *Rudas* et al. 7101 (COAH, COL), 7136 (COAH, COL), VENEZUELA: *Davidse* et al. 16907-A (MO, VEN), 16856 (MO), 17049 (MO, SI), *Davidse* et al. 17084 (MO), 17126 (MO), 17229 (MO), 17314 (MO), 17421 (MO), *Huber* 1679 (SI, VEN), *Huber* et al. 3651 (MO, VEN), *Huber* & *Tillett* 5476 (MO, VEN), *Huber* 3410 (MO, VEN), *Davidse* 27688 (MO), *Huber* & *Medina* 5888 (MO, VEN), *Zuloaga* et al. 4430 (MO, SI, VEN).

A. caulescens (Mez) Henrard: GUYANA: *Ule* 8533 (US), VENEZUELA: *Holst* 3838 (MO), *Delascio* & *López* 13613 (MO, VEN), *Huber* et al. 8188 (MO, VEN), 9707 (MO, VEN), *Huber* & *Huber* 10847 (MO, VEN), *Huber* 12957 (SI, VEN), *Steyermark* 89583 (NY), *Huber* & *Alarcón* 7637 (MO, VEN), *Steyermark* & *Espinosa* 117858 (MO), *Steyermark* et al. 117972 (MO, VEN).

A. chimantensis Davidse: COLOMBIA: *Huber* & *Steyermark* 6931 (MO, SI, VEN), *Huber* et al. 10242 (MO, SI, VEN), *Huber* & *Steyermark* 6896 (MO, VEN), 7032 (MO, VEN), 7043 (MO, VEN), *Steyermark* et al. 128007 (MO, VEN), 128195 (MO, VEN), 128405 (MO, VEN), *Steyermark* & *Wurdack* 463 (F, NY).

A. comans (Trin. ex Döll) Kuhl.: BRASIL: *Allem* 357 (MO), *Filgueiras* 905 (MO), *Irwin* et al. 8687 (MO, NY), 8824 (MO), 9043 (MO), 9046 (MO), 9078 (MO), 9817 (MO), 10606 (MO, NY), *Filgueiras* & *Oliveira* 3250 (IBGE, SI), *Irwin* & *Soderstrom* 6942 (NY, SI, US), *Da Cruz* & *Shepherd* 6369 (NY), *Dusen* 2523 (MO), PARAGUAY: *Hassler* 11382 (MO), 11942 (BAA), *Rojas* 3994 (BAA), 6390 (SI), *Balansa* 104 (BAA).

A. conplicitatus G. A. Black: BRASIL: *Chase*, 9154 (NY), 9170 (MO, NY), 10431 (US), *Harley* et al. 13866 (MO), 15207 (CEPEC, MO, KEW), *Zuloaga* et al. 4828 (IBGE, MO, SI), *Anderson* et al. 35122 (COL, MO, NY), *Damazio* 2170 (R), *Hatschbach* 40824 (MO), *Irwin* et al. 23105 (MO), 23465 (MO, NY, RSA), *Macedo* 2998 (MO), *Zuloaga* & *Morrone* 4637 (MO, SI), 4684 (SI).

A. emmens (Nees) G. A. Black: BOLIVIA: *Beck* & *Haase* 9934 (SI), *Steinbach* 1920 (SI), 6976 (MO), *Quevedo* & *T. Centurión* 451 (MO), BRASIL: *Noblick* et al. 2595 (CEPEC), *Mori* et al. 16638 (CEPEC, MO, NY), *Irwin* et al. 12514 (RSA), GUYANA: *Henkel* et al. 2787 (MO, US), SURINAM: *van Donselaar* 3569 (COL), VENEZUELA: *Huber* & *Alarcón* 7826 (MO, VEN).

A. equitans Hitchc. & Chase: BRASIL: *Eiten* & *Eiten* 10528 (MO), 10621 (MO), 10634 (MO), GUAYANA FRANCESA: *Hook* 675 (MO), 682 (MO), SURINAM: *Hook* 1259-b (MO), 1264 (MO), TRINIDAD Y TOBAGO: *Hitchcock* 9988 (US), *Soderstrom* et al. 1009 (NY), VENEZUELA: *Wurdack* & *Adderley* 43382 (NY).

A. leptostachyus (Flüggé) Hitchc.: ARGENTINA: *Zuloaga* et al. 3175 (MO, SI), *Fontana* 204-5 (CTES, SI), BOLIVIA: *Nee* 34652 (MO, NY), *Killeen* 1685 (MO, SI), BRASIL: *Allem* & *Vieira* 1621 (MO), *Kuhlmann* 79 (R), *Black* et al. 57-19455 (COL), *Pires* 3932 (NY), *Hoehne* 5297 (R), COLOMBIA: *García-Barriga* 14400 (COL), *Blydenstein* & *Saravia* 1328 (COL, MO), *Davidse* & *Miller* 26386 (MO), 26389 (COL, MO), *Gutiérrez* & *Ladino* 201 (COAH, COL), *Blydenstein* 1592 (COL, MO), *Davidse* & *Llanos* 5425 (COL, MO), 5429 (COL), *Fernández* et al. 5729 (COL), *García* 4992 (COL), *Idrobo* 11544 (COL, MO), *Idrobo* & *Cardoso* 5604 (COAH), *Lægaard* & *Mayorga* 17467 (AAU, COAH, COL, SI), 17491, 17493, 17497 (AAU, COL, SI), *Pinto* & *Sastre* 1196 (COL, P), *Triana* 31 (COL), *Zuloaga* 3985 (COAH, COL, MO, SI), *Davidse* & *Llanos* 5181 (COL), *Giraldo-Cañas* & *Parra* 3678 (COL), *Hermann* 10950 (COL, US), GUYANA: *Hook* s.n. (NY), PARAGUAY: *Jiménez* 29 (SI), VENEZUELA: *Huber* & *Alarcón* 7663 (MO, VEN), *Huber* 9388 (MO, NY, SI, VEN), *Ramía* 2469 (VEN), *Zuloaga* et al. 4387 (SI, VEN).

A. longispicus (Döll) Kuhl.: BRASIL: *Pires* 3735 (NY), GUAYANA FRANCESA: *Hook* 321 (MO), GUYANA: *Hitchcock* 17364 (US), *Kvist* et al. 215 (COL, MO, US), *Hitchcock* 17114 (MO), 17264 (MO), *Hook* 1379 (MO), *Smith* 3398 (NY), VENEZUELA: *Steyermark* et al. 115606 (MO).

A. piccae Giraldo-Cañas: COLOMBIA: *Davidse* & *Miller* 26620 (COL, MO, VEN), VENEZUELA: *Davidse* et al. 4955 (MO, VEN).

A. pubivaginatus Henrard: BRASIL: *Black* 50-8687 (COL), *Kuhlmann* 2073 (US), *Lima* 53 (COL, R), *Maguire* & *Maguire* 40108 (US), *Mori* & *Cardoso* 17300 (MO, NY), *Mori* 17401 (MO, NY), *Rosa* et al. 4245 (SI), *Black* 50-8653 (COL), 50-8741-1/2 (COL, IAN), *Coradin* 95 (MO), *Davidse* et al. 17735 (MO), 17827 (MO), *Plowman* et al. 9751 (MO), *Coradin* & *Dos R. Cordeiro* 629 (MO, NY), GUAYANA FRANCESA: *Hook* 1329 (MO), GUYANA: *Davis* 908 (BRG, KEW, NY), *Henkel* & *James* 3864 (MO, US), SURINAM: *Rombouts* 395 (MO, US).

A. schultesii G. A. Black: COLOMBIA: *Schultes* & *Cabrera* 20011 (US, MO), *Arbeláez* & *Suerque* 595 (COAH, HUA, U), *Duivenvoorden* 99 (COAH), *Fernández-Pérez* 20066 (COL), *Idrobo* 8963 (COL), *Idrobo* et al. 11480 (COL), *Murillo* et al. 179 (COL), 184 (COAH), *Palacios* & *Plazas* 777 (COAH), 1169 (COAH), 1237 (COAH), 1252 (COAH), *Sastre* & *Raichel* 4978 (COL, P), *Arbeláez* & *Restrepo* 9 (COAH, HUA), *Arbeláez* & *Suerque* 375 (COAH), 408 (COAH), 561 (COAH), *Arbeláez* et al. 1127 (COAH), *Barbosa* & *Rueda* 8196 (MO), *Duivenvoorden* & *Cleef* 279 (COAH), 324 (COAH, MO), *Eden* 127 (COL), *Galeano* et al. 2271 (COL, MA), *Rudas* et al. 7192 (COL), *Giraldo-Cañas* & *López* 2551 (COAH, COL, HUA, MO, NY, SI, VEN), 2565 (COAH, COL, HUA, MO, NY, SI, VEN), *López* & *Rodríguez* 2343, 2367, 2382, 2407, 2431 (COAH), *Schultes* & *Cabrera* 22644 (COL, SI), 22644a (COL), *Wood* 4206 (COL), VENEZUELA: *Aymard* & *Delgado* 8089 (MO, VEN), 8275 (MO, VEN), 8107 (MO, VEN), 8360 (MO, VEN), *Berry* et al. 6260 (MO), *Croizat* 137-bis (RSA), *Davidse* et al. 17048 (MO), 17204 (COL, MO, SI, VEN), 17210 (MO, VEN), 17393 (MO), *Huber* et al. 3668 (MO, VEN), *Huber* & *Medina* 5770 (MO, VEN), 5798 (MO, VEN), *Velazco* 2001 (MO).

A. scoparius (Flüggé) Kuhl.: BOLIVIA: *Feuerer* et al. 5882 (MO), *López* et al. 385 (LBP, SI), *Beck* 13379 (SI), 17182 (LPB, SI), *Buchtien* 448 (SI), *Seidel* & *Richter* 892 (SI), *Seidel* 999 (SI), *Williams* 1025 (NY), *Vargas* et al. 2035 (MO), BRASIL: *Heringer* et al. 3002 (R), *Zuloaga* & *Morrone* 4688 (SI), *Black* 52-14121 (R), *Hatschbach* 2949 (SI), *Eiten* & *Eiten* 7387 (MO), COLOMBIA: *Giraldo-Cañas* et al. 2702 (COAH, COL, SI), *Plowman* et al. 2290 (COL), *Sastre* 3473 (COL), *Soderstrom* 1427 (COL, US), *Albert de Escobar* et al. 6985a (COL, HUA), *Archer* 99 (US), *Beltrán* s.n. (HUA), *Betancur* et al. 258 (HUA), 370 (COL, HUA, MO, SI), *Denslow* 208 (COL), *Fonnegra* et al. 585 (HUA, MO), *Franco* s.n. (HUA), *Giraldo-Cañas* 2640 (COL, HUA, SI), *Girón* & *Ortiz* 134 (HUA, MO), *Girón* 329 (HUA, MO), *Gutiérrez* s.n. (COL), *Loaiza* 212 (HUA, MO), *Zarucchi* et al. 5587 (HUA, MO), *Cuatrecasas* 8868 (COL), *Davidse* et al. 5762 (COL, MO), *Barbosa* et al. 8699 (COL, FMB, MA), *Cuatrecasas* & *Llano* 24051 (COL), *Forero* et al. 5079 (COL, MO), *Olauregui* 32 (HPUJ), *Smith* 2165, 2166 (NY), *Zuloaga* 3909 (COAH, COL, MO, SI), *Ramírez* 5819 (MO, PSO), 2200 (MO, PSO), *Angulo* 24 (HPUJ), *Boissier* 715 (G), *Lindig* 1062 (COL, P), *Mutis* 6180 (COL), COSTA RICA: *Grayum* 3944 (MO, SI), *Davidse* & *Herrera* 31210 (MO), *Davidse* 24104 (MO, SI), *Davidse* et al. 25588 (MEXU, MO), *Davidse* & *Herrera* 29420 (MO), ECUADOR: *Lægaard* 52925 (AAU, COL), *Peterson* & *Judziwicz* 9382 (MO, US), *Hudson* 789 (MO), *Lægaard* 53427 (AAU, COL), *Palacios* et al. 143 (MO, SI), 145 (MO), *Lægaard* 51935 (AAU, COL), 52425 (AAU, COL), *Cazalet* & *Pennington* 7788 (NY), EL SALVADOR: *Calderón* 799 (MO), PANAMÁ: *Croat* 50001 (MO), *Hamilton* et al. 872 (MO), *Hammel* 5535 (MO), PERÚ: *Llatas Quiroz* & *Suárez* 2869 (MO), *Peterson* & *Refulio* 15036 (RSA, US), *Núñez* 7569 (MO), *Peyton* & *Peyton* 340 (MO), 637 (MO), *Solomon* 3191 (MO), *Núñez* & *Alanya* 13231 (MO), *Tupayachi* 22 (MEXU, MO, SI), *Gentry* & *Smith* 35764 (MO), *Smith* 6526 (MO, SI), *Vásquez* & *Jaramillo* 937 (MO, SI), 4901 (MO, SI), *Parodi* 288 (SI), *Schunke* 8461 (MO), VENEZUELA: *Davidse* 27784 (MO), *Davidse* & *Huber* 22486 (MO), *Tamayo* 2923 (MO), *Burkart* 17208 (SI), *García-Barriga* 15484 (COL), *Montes* 1966 (MO, VEN), *Davidse* & *González* 22267 (MO).

A. siccus (Nees) Kuhl.: ARGENTINA: *Schlini* 34411 (CTES, SI), *Degiani* et al. 377 (SI), *Giraldo-Cañas* & *Biganzoli* 2802, 2803 (SI), *Morrone* et al. 990 (SI), 1082 (SI), BOLIVIA: *Beck* 17469 (LPB, SI), *Buchtien* 8051 (NY), *Killeen* 1839 (F, SI), 1986 (F, SI), 2266 (F, SI), *Bruderreck* 67 (LPB, SI), *Jiménez* et al. 1242 (MO, SI), *Seidel* & *Beck* 400 (LPB, SI), *Beck* 16255 (LPB, SI), *Fiebrig* 2782 (BAA), *Williams* 1023 (NY), BRASIL: *Harley* 15863 (CEPEC, KEW), *Zuloaga* et al. 4780 (SI), *Alvarenga* & *Oliveira* 584 (IBGE, SI), *Filgueiras* & *Zuloaga* 2021 (IBGE, SI), *Irwin* et al. 11583 (COL, NY), *Filgueiras* & *Zuloaga* 2039 (IBGE, SI), 2070 (IBGE, SI), 2170 (IBGE, SI), *Irwin* et al. 34088 (COL), *Chase* 10903 (MO), *Ratter* et al. 808 (KEW, NY), *Anderson* et al. 36258 (NY, RSA), *Irwin* et al. 23104 (RSA), 29369 (RSA), *Davidse* et al. 10966 (COL, MO), 11285 (COL), 11311 (COL), 11390 (MO), *Anattois* 5197 (SI, US), *Ule* 242 (R), PARAGUAY: *Hassler* 10171 (LIL), *Morrone* & *Pensiero* 467 (SI), *Rojas* 6770 (BAA), 6826 (BAA), *Rosengurt* B-5871 (BAA), *Hassler* 11548 (G, MO), *Rojas* 4822 (BAA), *Pedersen* 11051 (SI), URUGUAY: *Pedersen* 13880 (SI), 15694 (SI), *Rosengurt* B-7029 (SI).

A. steyermarkii Swallen: VENEZUELA: *Steyermark* 58001 (MO), 129590 (MO), *Liesner* 17607 (MO), 18516 (COL, MO), 25088 (MO), *Steyermark* et al. 126436 (MO, VEN), *Steyermark* & *Holst* 130429, 130568 (MO, VEN).

A. suffultiformis G. A. Black: VENEZUELA: *Maguire* et al. 30520 (US), *Fernández* & *Bastardo* 8753 (COL, VEN), *Huber* 4006, 4015, 4374, 6023, 9385 (MO, VEN), 10951 (MO, SI, VEN), *Steyermark* & *Bunting* 103197 (COL, MO, VEN), *Huber* & *Alarcón* 10495 (SI, VEN).

A. surinamensis (Hochst. ex Steud.) Henrard: GUAYANA FRANCESA: *Cremers* 9473 (MO), 9570 (MO, NY, VEN), *Hook* 245 (COL, VEN), 246 (COL, MO), 248 (COL, MO), SURINAM: *Hostmann* & *Kappler* 1283 (MO), *Hook* 1269 (MO), VENEZUELA: *Croizat* 14 (RSA).

A. triglochinoides (Mez) Dedecca: COLOMBIA: *Davidse* 16826 (COL, MO), *Echeverry* 5073 (COAH, COL, TOL), VENEZUELA: *Guanchez* & *Varadarajan* 2574 (MO, VEN), *Stergios* & *Aymard* 8985 (MO).

A. villosus Swallen: VENEZUELA: *Steyermark* 58226 (US), *Maguire* et al. 30148 (NY), *Huber* & *Izquierdo* 12770 (SI, VEN).

A. zuloagae Giraldo-Cañas: COLOMBIA: *Giraldo-Cañas* & *López* 2588 (COAH), *Sastre* & *Reichel* 4969 (COL, P).

3. *Axonopus* serie *Capillares* G. A. Black

A. capillaris (Lam.) Chase: BOLIVIA: *Hitchcock* 22657 (R). BRASIL: *Swallen* 4099, 4624 (R), *Clayton* 4820 (SI), *Figueiras & Zuloaga* 2126 (SI), *Anderson et al.* 35728 (MO), *Chase* 9343 (MO), *Plowman et al.* 9312 (MO), *Zehntner* 76 (R). COLOMBIA: *García* 4588 (COL, US), 6497 (COL). ECUADOR: *Asplund* 8849 (R). GUYANA: *Stoffers et al.* 61 (MO). GUAYANA FRANCESA: *Leblond s.n.* (US). MÉXICO: *Blas* 94 (XAL). PERÚ: *Smith* 6685 (MO). VENEZUELA: *Davidse & González* 19915 (MO, VEN).

4. *Axonopus* serie *Fastigiati* G. A. Black

A. fastigiatus (Nees) Kuhl.: BRASIL: *Black & Magalhães* 51-11805 (COL), *Irwin & Soderstrom* 5214 (MO), 5792 (NY, SI), *Mexia* 5880 (MO, R, RSA), *Aparecida da Silva et al.* 1586 (MO, SI), *Zuloaga & Morrone* 4693 (SI), 4699 (MO, SI), 4702 (MO, SI).

5. *Axonopus* serie *Suffulti* G. A. Black

A. pennellii G. A. Black: COLOMBIA: *Saravia* 2672, 2707b, 2720 (COL), *Pennell* 1539 (NY, US).

Axonopus sect. *Cabrera* (Lag.) Chase

A. aureus P. Beauv.: BELIZE: *Gentle* 3681 (MO), 9418 (MEXU, MO). BOLIVIA: *Beck* 14964 (LPB, SI), 17190 (LPB, SI), 18510 (LPB, SI), *Beck & Haase* 9913 (LPB, SI), 10108 (LPB, SI), *Beck & Renvoize* 3374 (SI), *Buchtnier* 11 (MO), *Seidel* 978 (LPB, SI), *Killen* 860, 1603, 1629, 1668, 1804, 1982 (F, SI), *Steinbach* 6948 (MO). BRASIL: *Anderson* 7027 (MO, NY), 11018 (NY, SI), *Callejas et al.* 1668 (MO, NY), *Davidse & Ramamoorthy* 10844 (MO), *Harley* 17018 (K, MO), *Harley* 16071 (K, MO), *Lima* 49 (COL), *Mori et al.* 10483 (MO), *Plowman et al.* 9151 (MO, NY), *Plowman et al.* 9343 (MO, NY), *Swallen* 4053 (NY), *Zuloaga & Morrone* 4585 (SI), 4628 (SI), 4657 (SI), 4724 (SI), 4730 (SI), *Zuloaga et al.* 4747 (SI), 4802 (IBGE, MO, SI), *Chase* 11334 (MO), *Figueiras & Zuloaga* 2032 (SI), 2045 (SI), 2051 (SI), 2067 (SI), 2117 (SI), 2256 (SI), *Hatschbach et al.* 59903 (SI), *Oliveira et al.* 557 (IBGE, SI). COLOMBIA: *Amat & Castillo* 35 (COL), *Blydenstein* 785 (COL), 901 (COL), 1033 (COL), 1575 (COL), 1611 (COL), *Blydenstein & Saravia* 1319 (COL), 1361 (COL), *Callejas & Marulanda* 6888 (COAH, HUA, SI), *Cuatrecasas & Rodríguez* 27985 (COL), *Daniel A-16* (COL), B-4 (COL), *Echeverry & Jaramillo* 2314 (COL), *Estrada et al.* 335 (COL), *Galen & Idrobo* 1437 (COL), *García* 8464 (COL), 8482 (COL), 10015 (COL), *Salamanca AC-360* (COL), AC-433 (COL), *Sastre* 3592 (COL, P), 3617 (COL, P), *Giraldo-Cañas* 2638 (COL, HUA, MO, SI), *Giraldo-Cañas & López* 2591 (COAH), *Lægaard & Mayorga* 17470 (AAU, COL, SI), 17576 (AAU, COL, SI), 17581 (AAU, COL, SI), *Langenheim* 3076 (COL), *Little & Little* 8382 (COL), *Marulanda & Márquez* 1253 (HUA), *Niño* 102 (COL), *Orozco et al.* 744 (COL), *Phillipson et al.* 1355 (COL), *Rivera L-140* (COL, MEDEL), *Saravia* 2637 (COL), 2652 (COL), 2662 (COL), 2707-a (COL), *Vincelli* 1155 (COAH, FMB), 1256 (COL, FMB), *Wood* 4428 (COL), *Zuloaga* 3979 (COL, SI). COSTA RICA: *Gómez* 18600 (SI), *Gómez et al.* 23915 (MO, SI). HONDURAS: *Swallen* 10798 (MEXU), 11257 (MEXU), *Pohl* 12524 (MO). MÉXICO: *Breedlove* 22192 (MEXU), *Cowan* 2585 (MEXU), *Magaña* 467 (MEXU), *Ricardes* 254 (MEXU). NICARAGUA: *Grijalva & Burgos* 1596 (MO). PANAMÁ: *Allen* 1279 (MO), 2822 (MO), *Sytsma & D'Arcy* 3214 (MO), *Croat* 12174 (MO), *Hamme* 5505 (COL, MO), *Hitchcock* 7987 (MO, US). PERÚ: *Smith* 6515 (MO, SI). PUERTO RICO: *Chase* 560 (MEXU, US), *Hioram* 838 (MEXU). SURINAM: *Heyligers* 626 (COL). VENEZUELA: *Huber* 1968 (MO, VEN), 11722 (SI), *Burkart* 17238 (SI), 17283 (SI), 17311 (SI), *Davidse* 3072 (MO), 3706 (MO), *Ramía* 1002 (VEN), *Boom & Grillo* 6374 (COL, MO, MYF, NY), *Zuloaga et al.* 4307 (SI, VEN), 4359 (SI, VEN), 4421 (SI, VEN), 4436 (SI, VEN), *Steyermark* 99381 (COL, VEN).

A. chrysoblepharis (Lag.) Chase: BOLIVIA: *Beck* 21085 (LPB, SI), *Killeen* 894 (F, SI), 1957 (F, SI), 1992 (MO), 2011-A (SI), 2456 (F, SI), 2818 (LPB, MO, SI), *Krapovickas & Schinini* 31746 (CTES, SI). BRASIL: *Anderson* 9342 (COL, NY), *Anderson et al.* 37125 (MO, NY), *Chase* 11053 (MO), *Mexia* 5623 (MO), *Dusén* 16838 (SI), *Brooks et al.* BRASPEX-127 (MO, NY, SI), *Oliveira et al.* 527 (IBGE, SI), 539 (IBGE, SI). COLOMBIA: *Giraldo-Cañas & López* 2641 (COAH), *Smith* 2138 (COL, MO, US), *Smith & Idrobo* 1417 (COL, US), *Saravia* 1630 (COL), *Davidse & Llanos* 5370 (COL, MO), *Lindig* 1078 (COL, P), *Triana* 761 (COL), *Cuatrecasas* 7649 (COL, US), *Cuatrecasas & García* 4260 (COL), *Blydenstein* 1646 (COL), 1707 (COL), *Jaramillo et al.* 1054 (COL), *Rivera* 4 (COL), *Smith & Idrobo* 1417 (COL, US), *Starr* 81 (COL), *Saravia* 1630 (COL), *Davidse & F. Llanos* 5370 (COL, MO), *Lindig* 1078 (COL, P). COSTA RICA: *Pohl & Gabel* 13729 (MO). GUATEMALA: *Harmon & Fuentes* 1852 (MO). PANAMÁ: *Dodge et al.* 16892 (MO), *Standley* 25199 (MO, US), *McDaniel* 8324 (MO), *Nee* 8156 (MO). PARAGUAY: *Hassler & Rojas* 10747 (BAA), *Fiebrig* 5048 (BAA). VENEZUELA: *Davidse* 2881 (MO), 3142 (VEN), *Ramía* 2930 (MO), 3505 (VEN), *Tamayo* 2147 (VEN), 2283 (VEN).

Axonopus sect. *Lappagopsis* (Steud.) Chase

A. brasiliensis (Spreng.) Kuhl.: BOLIVIA: *Solomon* 7729 (MO), *Killeen* 2788 (F, SI), *Killeen & Grinwood* 7725 (MEXU). BRASIL: *Anderson* 9412 (MO, NY), *Bahia* 64 (MO), *Calderón et al.* 2575 (MO, US), 2761 (INPA, MO, US), *Calderón & O. Monteiro* 2716 (SI, US), *Mori* 12937 (MO), *Hoehne* 1472 (R), *Zuloaga et al.* 4831 (IBGE, MO, SI), *Aparecida & Pereira* 857 (IBGE, SI), 861 (IBGE, SI), *Irwin et al.* 8656 (COL, NY), 9812 (NY, VEN), *Chase* 10518 (MO), *Zuloaga & Morrone* 4664 (SI), *Dusén* 6962 (MO), *Santos* 2125 (R). PARAGUAY: *Morrone & Pensiero* 548 (SI).

A. chaseae G. A. Black: BRASIL: *Chase* 11232 (MO, US), *Davidse et al.* 12220-A (MO), *Felfili et al.* 8 (IBGE, SI).

A. herzogii (Hack.) Hitchc.: BOLIVIA: *Daly et al.* 2177 (MO, NY). BRASIL: *Cordeiro* 905 (MO).

Axonopus sect. *Senescentia* Giraldo-Cañas

A. senescens (Döll) Henrard: COLOMBIA: *Blydenstein & Saravia* 1098 (COL). GUAYANA FRANCESA: *Hook* 259 (COL, MO), 260 (COL, MO), 262 (COL), 264 (COL), 266 (COL, MO), 612 (NY), *Hook s.n.* (NY, P), *Leprieur s.n.* (COL, MO), *Sagot* 120 (P, R).

Hsu (1965), Webster (1992) y Aliscioni (2002) ubican tentativamente a *Axonopus* como género cercano a *Paspalum*, sobre la base de su distribución geográfica y sus similitudes en las características de la inflorescencia y de la espiguilla. Dado que no existen estudios filogenéticos publicados al interior (categorías infragenéricas) del género *Axonopus*, se evaluó en una primera instancia la hipótesis inicial de que las especies de *Axonopus* serie *Barbigeri* constituyen un grupo monofilético. Las especies de *Axonopus* serie *Barbigeri* fueron incluidas como taxones terminales (grupo interno) a fin de reconocer el patrón filogenético de esta serie.

Selección de los grupos externos. Con el fin de polarizar los estados de los caracteres, se efectuó una comparación mediante el uso de grupos externos (Humphries & Funk 1984, Maddison *et al.* 1984). Este tipo de comparaciones permite reconocer los estados plesiomórficos y apomórficos (González 1997, Orozco 1997). Según González (1997) y Weller & Sakai (1999), la inclusión de diferentes grupos externos permite considerar una

mayor variación de las características contempladas y a la vez, aporta elementos de juicio reales (taxones) en lugar de grupos hipotéticos; esto último garantiza que los resultados puedan estar sujetos a prueba (Ax 1987, citado por González 1997). Una razón adicional en este caso consiste en el pobre conocimiento disponible de la filogenia del género *Axonopus*, por lo que se procedió a considerar varios grupos externos en un intento por aportar un mayor conocimiento del género en todas sus divisiones, seleccionando para ello representantes que abarcaran la máxima variabilidad morfológica, así como cubrir el área de distribución geográfica del género en el continente americano. Además, la consideración de dos o más grupos externos reduce la posibilidad de que éstos formen parte del grupo interno (González 1997, Orozco 1997).

Como grupos externos se consideraron varias especies de todas las categorías infragenéricas propuestas para el género. Así, se eligieron las dos especies que componen a *Axonopus* sect. *Cabrera* (Lag.) Chase, las tres

especies de *Axonopus* sect. *Lappagopsis* (Steud.) Chase, una especie de las ca. 15 que componen a *Axonopus* serie *Axonopus*, una de las dos especies de *Axonopus* serie *Capillares* G. A. Black, una de las dos especies de *Axonopus* serie *Fastigiati* G. A. Black, una de las ca. 15 especies de *Axonopus* serie *Suffulti* G. A. Black y la única especie de *Axonopus* sect. *Senescentia* Giraldo-Cañas. Así, se consideraron en total 31 especies (diez especies de los grupos externos y las 21 especies de *Axonopus* serie *Barbigeri*) (Anexo 1). Con la inclusión de estos grupos externos en el análisis, se pretende representar un espectro más amplio de la diversidad morfológica, geográfica y ecológica dentro del género, tal cual ha sido resaltado por González (1997) y González & Stevenson (2002) para el estudio filogenético de Aristolochiaceae y por Aliscioni (2002) para el estudio filogenético de *Paspalum*. En este estudio no se incluyeron los géneros cercanos a *Axonopus* (*Ophiochloa*, *Panicum*, *Paspalum*, *Streptostachys*), ya que éste está enfocado principalmente en el conocimiento de las especies de *Axonopus* serie *Barbigeri* y sus relaciones con las demás series y secciones del género.

Caracteres seleccionados. En este análisis se consideraron los planteamientos de Snow (1996) en el sentido de aportar más información en el estudio de las relaciones filogenéticas, dado que el sólo uso de caracteres morfológicos «gruesos» da árboles de consenso pobremente resueltos y clados con bajo valor de soporte, además de agrupaciones artificiales (véase Snow 1996). Estos planteamientos sugieren que la consideración de caracteres adicionales, al igual que un mayor número de taxones representativos, conducen a unas estimaciones más exactas de las relaciones filogenéticas de un grupo determinado (Bachmann 1995, Weller & Sakai 1999, Mishler 2000). Es por esto que se incluyeron caracteres macro y micromorfológicos, tipológicos y anatómicos, los cuales son de valor sistemático en las Poaceae. Según Larson (1994) y González-Elizondo *et al.* (1996), se requieren muchos caracteres para obtener una topología filogenética bien soportada para un grupo de especies. Por tal razón, se prefirió usar en este análisis una

apreciable cantidad de caracteres; así, los caracteres seleccionados (52 en total) se ubican en varios grupos: caracteres morfológicos vegetativos (8 caracteres), anatomía de la lámina foliar (4 caracteres), morfología de la inflorescencia (11 caracteres), morfología de la espigui-lla (14 caracteres) y morfología y anatomía del antecio superior (15 caracteres). Cinco de los caracteres seleccionados son multiestados (2, 9, 24, 25, 27) y fueron tratados como no aditivos (no ordenados, véase Hauser & Presch 1991). Las características de la cariopsis no se incluyeron en el presente análisis, puesto que sólo se han observado muy pocos ejemplares en fruto (nueve especies del género; observaciones personales).

Por otra parte, la selección de los caracteres refleja la relevancia de éstos en la taxonomía del género *Axonopus* y, también, refleja una ambigüedad mínima en la determinación de los estados de los caracteres. Por esta razón, se descartaron todos los caracteres que pudieran representar alguna respuesta fenotípica a las condiciones ambientales de cada planta (véanse Ellis 1979, Giussani & Collantes 1997) o que fueran producto de herbORIZACIONES no adecuadas. En este sentido, no se incluyeron los diferentes tipos y grados de pubescencia de las partes vegetativas, el desarrollo de estolones y la presencia de cañas ramificadas. Asimismo, los caracteres que son invariables dentro del género fueron excluidos, puesto que no aportan información para el análisis cladístico, al igual que los caracteres de cuestionable homología (Davis *et al.* 1993, Graham *et al.* 1993). También se descartaron los números cromosómicos, ya que no se conocen para todas las especies consideradas y porque éstos podrían ser el resultado de poliploidía, aneuploidía y de posibles combinaciones híbridas, lo que en última instancia puede causar un cierto grado de incongruencia entre distintas fuentes de caracteres (Crisci & Morrone 1995, Soreng & Davis 1998). Además, los números cromosómicos básicos de varios taxones son ambiguos. La matriz no se incluye aquí por motivos de espacio, pero ésta puede ser solicitada directamente al autor.

Lista de los caracteres y estados de los caracteres del género *Axonopus* empleados en el análisis cladístico

0. Duración: 0 = perenne; 1 = anual. Este carácter ha sido empleado en estudios cladísticos anteriores en la tribu Paniceae (Zuloaga *et al.* 1998, Aliscioni 2002, Denham *et al.* 2002), en otras glumifloras (González-Elizondo *et al.* 1996), en varias monocotiledóneas (Meerow & Snijman 2001) y en algunas dicotiledóneas (Spalik & Downie 2001). El ciclo de vida anual es interpretado por varios autores como un carácter evolucionado (Stebbins 1982, Davidse 1987, Morrone *et al.* 1995).

1. Número de nudos: 0 = plurinodos (>5 nudos); 1 = paucinodos (1-3 nudos).

2. Disposición de las hojas: 0 = fasciculadas en la base; 1 = sólo caulinares; 2 = equitantes. La disposición de las hojas es un carácter empleado en estudios cladísticos en varios grupos de monocotiledóneas (véase Hernández Sandoval 1995, Betancur y Miranda-Esquivel 1999, Freudenstein & Rasmussen 1999, de Mello-Silva 2000, Meerow & Snijman 2001, Lewis 2002).

3. Longitud de la lígula: 0 = > 1 mm; 1 = < 0,8 mm. La lígula es de suma importancia sistemática en las gramíneas (Hsu 1965, Dávila *et al.* 1993).

4. Aurículas: 0 = presentes; 1 = ausentes. Las aurículas tienen importancia sistemática (Dávila *et al.* 1993).

5. Láminas con pseudopecíolo: 0 = ausentes; 1 = presentes. Esta característica fue usada en el estudio filogenético de *Paspalum* subgen. *Ceresia* por Denham *et al.* (2002).

6. Láminas: 0 = planas; 1 = filiformes. Este carácter ha sido empleado en estudios cladísticos anteriores en la tribu Paniceae (Zuloaga *et al.* 1998, Denham *et al.* 2002) y en otros grupos de monocotiledóneas (Clary & Simpson 1995, Hernández Sandoval 1995, Betancur y Miranda-Esquivel 1999, Freudenstein & Rasmussen 1999, Meerow & Snijman 2001).

7. Simetría del ápice de las láminas: 0 = asimétrico; 1 = simétrico. Este carácter ha sido empleado en estudios cladísticos anteriores en otros grupos de monocotiledóneas (Hernández Sandoval 1995, Betancur y Miranda-Esquivel 1999, de Mello-Silva 2000, Lewis 2002).

8. Macropelos unicelulares de base tuberculada en la epidermis foliar: 0 = ausentes; 1 = presentes. La naturaleza, la morfología y la presencia/ausencia de los pelos tiene una gran importancia taxonómica y filogenética en gramíneas, así como en otras monocotiledóneas (Rossi Monteiro *et al.* 1979, de Mello-Silva 2000, Aliscioni 2002).

9. Aparatos estomáticos con células subsidiarias: 0 = triangulares; 1 = en forma de domo; 2 = paralelas. El tipo de aparato estomático es de importancia taxonómica y filogenética (Stebbins & Khush 1961, Stace 1966, Tomlinson 1974, Gentry & Sauck 1978, Abu-Asab & Cantino 1987, Cantino 1990, Hernández Sandoval 1995, Freudenstein & Rasmussen 1999, de Mello-Silva 2000), pues en la mayoría de las especies de angiospermas se observa un solo tipo (Metcalfe 1960, Ellis 1979, Davidse & Ellis 1984, Cutler 1987). Por otra parte, la forma de las células subsidiarias ya había sido considerada en estudios filogenéticos de las gramíneas (Kellogg & Campbell 1987). La variabilidad morfológica de la epidermis de las gramíneas es usada ampliamente para fines taxonómicos y para discusiones sobre la evolución de este grupo de plantas (Esau 1965, Hsu 1965, Palmer & Tucker 1981, Rennoize 1981, Davidse & Ellis 1984, Soderstrom & Ellis 1987, Watson 1987, Amarasinghe & Watson 1990, Dávila & Clark 1990, Kellogg 2000).

10. Cuerpos de sílice en las láminas foliares: 0 = halteriformes complejos; 1 = halteriformes simples. Por su variedad de tamaños y formas, los cuerpos de sílice son taxonómica y filogenéticamente valiosos en las gramíneas (Metcalfe 1960, Hsu 1965, Twiss *et al.* 1969, Ellis 1979, Palmer & Tucker 1981, Davidse & Ellis 1984, Cutler 1987, Kellogg & Campbell 1987, Watson 1987, Valdés-Reyna & Hatch 1991, Twiss 1992, Snow 1996, Piperno & Pearsall 1998, Ball *et al.* 1999) y en otras monocotiledóneas (Stant 1973, Parra y Flórez 2001, Carnelli *et al.* 2002) y dicotiledóneas (Monsalve 2000, Parra y Flórez 2001, Carnelli *et al.* 2002).

11. Cuerpos de sílice circulares a redondeados en las láminas foliares: 0 = ausentes; 1 = presentes. 12. Inflorescencias: 0 = compuestas; 1 = simples. En algunas especies, los paraclosios largos inferiores se ramifican en paraclosios de órdenes consecutivos (LPC; inflorescencias compuestas), los cuales repiten la estructura de aquéllos. Este carácter ha sido empleado en estudios cladísticos anteriores en la tribu Paniceae (Morrone *et al.* 1998) y en otros grupos de monocotiledóneas (Betancur y Miranda-Esquivel 1999, Lewis 2002).

13. Inflorescencias exertas: 0 = ausentes; 1 = presentes. Este carácter ha sido empleado en estudios cladísticos anteriores en otros grupos de monocotiledóneas (Clary & Simpson 1995, Lewis 2002).

14. Pedúnculos axilares: 0 = ausentes; 1 = presentes.

15. Presencia de racimos: 0 = digitados; 1 = sólo alternos.

16. Número de racimos: 0 = numerosos (> 7); 1 = escasos (< 6). El número de racimos por inflorescencia ha sido empleado en estudios cladísticos en la tribu Paniceae (Aliscioni 2002, Denham *et al.* 2002).

17. Raquis: 0 = angosto (0,3-0,6 mm lat.); 1 = ancho (> 1 mm lat.). La forma del raquis tiene mucha importancia en varios grupos de la tribu Paniceae (véanse Aliscioni 2002, Denham *et al.* 2002).

18. Pelos en el raquis: 0 = simples; 1 = de base tuberculada (con cojín en la base). La estructura de los pelos, junto con la de las papilas, sirve a los taxónomos como una ayuda en la identificación, porque su variedad de formas es amplísima (Cutler 1987, Barkworth 1990). No obstante, la cantidad y la densidad de los pelos no es una característica taxonómicamente interesante (Cutler 1987). Por su parte, Davidse (1987) considera que las inflorescencias y las espiguillas con una conspicua pubescencia son más avanzadas que las que no la presentan.

19. Color de los pelos del raquis: 0 = hialino a blanco; 1 = dorado. El color de los pelos ha sido empleado en estudios cladísticos en otras gramíneas (e.g. tribu Stipeae; Barkworth 1990).

20. Raquis fértil (con espiguillas) en toda su extensión: 0 = sí; 1 = no (porción distal estéril).

21. Raquis con espiguilla terminal fértil: 0 = presente; 1 = ausente. La reducción de la espiguilla terminal en la inflorescencia de las Paniceae es un carácter importante (Webster 1988) y además, este carácter ha sido empleado en estudios cladísticos de la tribu (Zuloaga *et al.* 2000, Denham *et al.* 2002).

22. Raquis: 0 = liso; 1 = con asperezas. La naturaleza del raquis tiene mucha importancia en la tribu Paniceae y ha sido usada en recientes estudios cladísticos (véanse Zuloaga *et al.* 2000, Aliscioni 2002).

23. Articulación pedicelo-espiguilla: 0 = horizontal; 1 = semilunar. El punto de articulación es uno de los caracteres más significativos en la tribu Paniceae (Zuloaga & Soderstrom 1985, Webster 1988, 1992). Por otra parte, este carácter ha sido empleado en estudios cladísticos anteriores en la tribu Paniceae (Morrone *et al.* 1998, Zuloaga *et al.* 1998, 2000, Denham *et al.* 2002). En este trabajo se consideró la orientación de la zona de articulación en relación al eje mayor del pedicelo. A tal efecto se consideró horizontal cuando la misma es perpendicular al eje mayor del pedicelo y semilunar cuando es de contorno circular.

24. Espiguillas: 0 = subsésiles (pedicelos de < 0,2 mm de long.); 1 = pediceladas (pedicelos de 0,3-1 mm de long.); 2 = presencia de espiguillas largamente pediceladas (pedicelos de más de 1,6 mm de long.).

25. Forma del pedicelo: 0 = crateriforme; 1 = acetabuliforme; 2 = triquetro. La forma del pedicelo ha sido empleada en estudios cladísticos de algunas monocotiledóneas (de Mello-Silva 2000).

26. Pelos en el pedicelo: 0 = simples; 1 = de base tuberculada.

27. Espiguillas: 0 = glabras; 1 = pilosas con pelos simples; 2 = pilosas con pelos de base tuberculada. La naturaleza de los pelos de las espiguillas ha sido considerada en otros estudios cladísticos de la familia, como por ejemplo en las tribus Stipeae (Barkworth 1990) y Paniceae (Filgueiras *et al.* 2001, Aliscioni 2002, Denham *et al.* 2002). La presencia de espiguillas provistas de pelos es probablemente una especialización para la dispersión de la diáspora por adhesión o a través del viento.

28. Pelos simples marginales en la espiguilla: 0 = ausentes; 1 = presentes. Este carácter fue usado por Denham *et al.* (2002) en su estudio filogenético de *Paspalum* subgen. *Ceresia*.

29. Espiguillas en pares: 0 = presentes; 1 = ausentes. Este carácter fue usado por Denham *et al.* (2002) en su estudio filogenético de *Paspalum* subgen. *Ceresia*. Las espiguillas geminadas (en pares) se consideran más primitivas que las espiguillas solitarias en la tribu Paniceae.

30. Disposición de las espiguillas en el raquis: 0 = no hundidas; 1 = hundidas.

31. Número de nervios de la gluma superior: 0 = 5-9 nervia; 1 = 0-4 nervia. Este carácter ha sido empleado en estudios cladísticos anteriores en la tribu Paniceae (Morrone *et al.* 1998, Zuloaga *et al.* 1998, Denham *et al.* 2002).

32. Aspecto de los nervios de la gluma superior: 0 = nervios conspicuos; 1 = nervios inconspicuos. Este carácter ha sido empleado en estudios cladísticos anteriores en la tribu Paniceae (Filgueiras *et al.* 2001) y en otras glumifloras (González-Elizondo *et al.* 1996).

33. Nervio medio de la gluma superior: 0 = presente; 1 = ausente. El nervio medio de las glumas ha sido empleado en estudios cladísticos anteriores en otras glumifloras (González-Elizondo *et al.* 1996).

34. Consistencia de la gluma superior: 0 = escariosa; 1 = cartácea. La textura de las brácteas de la espiguilla ha sido considerada en estudios cladísticos en la tribu Paniceae (Filgueiras *et al.* 2001, Denham *et al.* 2002).

35. Forma de la lema inferior: 0 = glumiforme; 1 = no glumiforme. Se habla de lema inferior no glumiforme cuando ésta presenta diferencias en el número de nervios y en la posición e intensidad de éstos con respecto a los de la gluma superior. La forma de la lema inferior ha sido considerada en estudios cladísticos en la tribu Paniceae (Filgueiras *et al.* 2001, Denham *et al.* 2002).

36. Forma del callo: 0 = horizontal; 1 = semilunar. El callo tiene mucha importancia taxonómica en la tribu Paniceae (Webster 1988, Morrone *et al.* 1998, Zuloaga *et al.* 2000, Filgueiras *et al.* 2001).

37. Consistencia del antecio superior: 0 = membranacea; 1 = coriácea. Como la consistencia varía a lo largo del desarrollo de la espiguilla, se tuvo en cuenta que el antecio superior se hallara maduro, al igual que para las demás observaciones de las otras estructuras del antecio superior y de las espiguillas consideradas en el presente estudio. Este carácter ha sido empleado en estudios cladísticos anteriores en la tribu Paniceae (Morrone *et al.* 1998, Zuloaga *et al.* 2000, Filgueiras *et al.* 2001, Aliscioni 2002, Denham *et al.* 2002). Según Cialdella & Vega (1996), el endurecimiento y la especialización del antecio superior en las Paniceae podría interpretarse como una consecuencia de la reducción en el número de brácteas que conforman la espiguilla. Así, una consistencia coriácea sería más evolucionada que una membranacea. La dureza del antecio superior permitiría que el mismo se mantenga viable aún después de atravesar el tracto digestivo de los animales (Aliscioni 2002).

38. Color del antecio superior en su madurez: 0 = pajizo; 1 = castaño a negrozco. Este carácter ha sido empleado en estudios cladísticos anteriores en la tribu Paniceae (Zuloaga *et al.* 1998, Filgueiras *et al.* 2001, Aliscioni 2002).

39. Longitud del antecio superior: 0 = notoriamente más corto que la espiguilla (0,7-1,5 mm más corto); 1 = tan largo como la espiguilla o apenas más corto o más largo que ella (0-0,5 mm más corto o más largo). Este carácter fue empleado por Denham *et al.* (2002) en su estudio filogenético de *Paspalum* subgen. *Ceresia*.

40. Ápice del antecio superior: 0 = porción distal de la pálea superior completamente cubierta por la lema superior; 1 = porción distal de la pálea superior ligeramente cubierta por la lema superior. Estas características de la porción distal del antecio superior ya han sido consideradas en estudios cladísticos en miembros de la tribu Paniceae (Morrone *et al.* 1998, Zuloaga *et al.* 2000, Denham *et al.* 2002).

41. Ápice del antecio superior: 0 = agudo; 1 = obtuso. Esta característica de la porción distal del antecio superior ya ha sido considerada en estudios cladísticos en miembros de la tribu Paniceae (Morrone *et al.* 1998, Zuloaga *et al.* 2000, Aliscioni 2002, Denham *et al.* 2002).

42. Depresión lateral en la porción proximal de la lema superior: 0 = ausente; 1 = presente.

43. Porción de la pálea superior cubierta por la lema superior: 0 = 1/3; 1 = 3/5.

44. Pelos unicelulares (macropelos) en la región distal de la lema superior: 0 = ausentes; 1 = presentes.

45. Pelos unicelulares (macropelos) en la región distal de la pálea superior: 0 = ausentes; 1 = presentes. La presencia o ausencia de macropelos en la lema y en la pálea superiores ya había sido empleada en estudios cladísticos de las Paniceae (Zuloaga *et al.* 2000, Denham *et al.* 2002).

46. Pelos bicelulares (micropelos) en el antecio superior: 0 = ausentes; 1 = presentes. La ausencia o la presencia de micropelos bicelulares ya había sido considerada en estudios filogenéticos de la familia Poaceae por Kellogg & Campbell (1987), Zuloaga *et al.* (2000) y Denham *et al.* (2002) y su importancia filogenética ha sido recalcada por Amarasinghe & Watson (1990).

47. Forma de la porción distal de las papilas del antecio superior: 0 = aguda; 1 = chata.

48. Forma de las papilas del antecio superior: 0 = papilas con su porción apical curva en dirección distal; 1 = papilas con su porción apical recta. La forma de las papilas tiene un gran valor filogenético en las gramíneas (Snow 1996, Zuloaga *et al.* 1998, 2000, Denham *et al.* 2002).

49. Forma de los cuerpos de sílice en el antecio superior: 0 = sólo en cruz delgada y/o halteriformes; 1 = halteriformes y/o circulares a redondos. Por su variedad de tamaños y formas, los cuerpos de sílice son taxonómica y filogenéticamente valiosos en las gramíneas (Metcalfe 1960, Ellis 1979, Palmer & Tucker 1981, Davidse & Ellis 1984, Cutler 1987, Kellogg & Campbell 1987, Valdés-Reyna & Hatch 1991, Snow 1996, Piperno & Pearsall 1998, Ball *et al.* 1999) y en otras monocotiledóneas (Stant 1973, Parra y Flórez 2001).

50. Aguijones (asperezas) en los márgenes de la lema superior: 0 = presentes; 1 = ausentes.

51. Región distal de las lodículas: 0 = entera; 1 = erosa. La morfología de las lodículas reviste una gran importancia taxonómica y filogenética en las gramíneas (Hsu 1965, Jirásek & Jozifivá 1968). Los caracteres 37 al 51 implican diferentes estructuras del antecio superior. Las características morfológicas del antecio superior han sido utilizadas como uno de los caracteres más importantes dentro de la tribu Paniceae para establecer relaciones (Chase 1911, Hsu 1965, Rost & Simper 1975, Zuloaga & Soderstrom 1985, Webster 1988, 1992, Morrone *et al.* 1998, Zuloaga *et al.* 1998, 2000, Filgueiras *et al.* 2001). Por su parte, Thomasson (1987) estableció que las características micromorfológicas del antecio pueden ser usadas para interpretar las tendencias filogenéticas en las gramíneas.

Clasificación infragenérica. Las especies incluidas en el género *Axonopus* poseen características que permiten reunir las en grupos bien definidos. En tal sentido, las especies están agrupadas en cuatro secciones (Giraldo-Cañas 2000): *Axonopus* sect. *Axonopus*, *Axonopus* sect. *Cabrera*, *Axonopus* sect. *Lappagopsis* y *Axonopus* sect. *Senescentia*. Las tres primeras secciones fueron propuestas por Chase (1911) y aceptadas por Dedecca (1956), Black (1963), Anton (1982) y Garófalo (1988). No obstante, algunos de estos autores no coincidían en la ubicación y en las relaciones de la especie *Axonopus senescens* (Döll) Henrard, [además de Judziewicz (1990), quien la consideraba como una especie intermedia entre *Axonopus* sect. *Axonopus* y *Axonopus* sect. *Cabrera*], situación que me llevó al estudio detallado de ésta, dando como resultado la propuesta de una cuarta sección para el género (Giraldo-Cañas 2000). Los caracteres que delimitan a las secciones son:

- *Axonopus* sect. *Axonopus*. Raquis glabro, escabroso o escasamente piloso, los pelos nunca son de base tuberculada; espiguillas glabras, pilosas o laxamente pubescentes, nunca presentan pelos tiesos de base tuberculada; antecio superior pajizo a castaño oscuro, piloso o glabro. Las especies de esta sección están ampliamente distribuidas desde el sur de los Estados Unidos de América hasta la provincia de Buenos Aires (Argentina) y la isla de Pascua (Chile) e islas del Caribe, con algunas especies introducidas a África, Australia, Hawai e Indonesia. Esta sección es la más homogénea y compleja, reúne alrededor de 60 especies. Especie tipo: *Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv. (= *Milium compressum* Sw.) (véase Anton 1982).

- *Axonopus* sect. *Cabrera*. Raquis densamente piloso, con pelos tiesos de base tuberculada, dorados, a menudo fasciculados debajo de las espiguillas y ocultándolas; espiguillas glabras o con pelos simples esparcidos; antecio superior castaño a castaño oscuro, glabro, lustroso. Esta sección está comprendida por dos especies [*A. aureus* P. Beauv. y *A. chrysoblepharis* (Lag.) Chase]. *Axonopus* sect. *Cabrera* es considerada por Garófalo (1988) como la más evolucionada dentro del género y se distribuye desde el sur de México hasta Paraguay y sur de Brasil. Especie tipo: *Axonopus chrysoblepharis*

(Lag.) Chase (= *Cabrera chrysoblepharis* Lag.) (véase Giraldo-Cañas 2001).

- *Axonopus* sect. *Lappagopsis*. Raquis y espiguillas cubiertas (o sólo espiguillas) con pelos tiesos de base tuberculada, blanco-hialinos, éstos nunca son 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. brasiliensis* (Spreng.) Kuhl., *A. chaseae* G. A. Black y *A. herzogii* (Hack.) Hitchc.]. Especie tipo: *Axonopus brasiliensis* (Spreng.) Kuhl. (= *Eriochloa brasiliensis* Spreng.) (véase Giraldo-Cañas 2002).

- *Axonopus* sect. *Senescentia*. Raquis piloso, con pelos de base tuberculada, blanquecinos o hialinos; espiguillas con pilosidad estriado-hirtela a hispídas longitudinalmente entre los espacios internervales, con pelos simples y cortos, raramente glabrescentes; antecio superior pajizo, con penacho distal o sin el mismo. Esta sección monotípica está distribuida en el norte de Sudamérica [Orinoquia colombiana, territorio de Amapá (Pará, Brasil) y en la Guayana Francesa]. Posiblemente se le encuentre también en Venezuela. Especie tipo: *Axonopus senescens* (Döll) Henrard (= *Paspalum senescens* Döll) (Giraldo-Cañas 2000).

Black (1963), en su tratado sobre el género, describió una serie de categorías infragenéricas para *Axonopus* sect. *Axonopus*, que se resumen a continuación (Tabla 1): *Axonopus* sect. *Axonopus*. Serie 1: *Axonopus*, serie 2: *Barbigeri* G. A. Black (subserie *Ancipites* G. A. Black, subserie *Barbigeri* G. A. Black, subserie *Scoparii* G. A. Black), serie 3: *Suffulti* G. A. Black, serie 4: *Capillares* G. A. Black y serie 5: *Fastigiati* G. A. Black. La homogeneidad que dentro de las secciones 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 deberían en teoría, mantenerse alejadas si se tratara de una clasificación menos artificial (véase más adelante en Resultados y Discusión). Así, Black (1963) agrupó las especies del género basado en

similitudes y no en sinapomorfias. En apariencia, parecería que el deseo del autor no fue establecer grupos naturales, sino más bien, reducir el número de entidades con las que debía trabajar en cada uno de los taxones considerados, en un intento por facilitar la compleja identificación de las especies.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Con base en el análisis cladístico con pesos iguales empleando NONA, se encontraron 48 árboles igualmente parsimoniosos, con una longitud de 134 pasos, un índice de consistencia (CI) de 0,34 y un índice de retención (RI) de 0,55. El presente análisis soporta la hipótesis que considera a *Axonopus* serie *Barbigeri* como un grupo monofilético (Figuras 1 y 2), sustentado por una sinapomorfia [gluma superior 5-9-nervia, carácter 31/0, carácter que revierte en el clado *A. leptostachyus* (Flüggé) Hitchc.-*A. scoparius* (Flüggé) Kuhl. y en la especie *A. pubivaginus* Henrard]. Una situación similar se obtiene con los análisis de pesos implícitos (Pee-Wee, cuyos datos son los siguientes: 324 árboles, fit = 234,4, fit re-escalado = 36%). El árbol de consenso obtenido no permite inferir cuál es el grupo hermano de *Axonopus* serie *Barbigeri*, pues los clados no están resueltos (Fig. 1). Sobre la base de las series de *Axonopus* sect. *Axonopus* [series *Axonopus*, *Capillares*, *Fastigiati* y *Suffulti*, representadas en los análisis por las especies *A. compressus*, *A. capillaris* (Lam.) Chase, *A. fastigiatus* (Nees ex Trin.) Kuhl. y *A. pennellii* G. A. Black, respectivamente], uno podría esperar que éstas constituyeran el grupo hermano de *Axonopus* serie *Barbigeri*, ya que esta última serie pertenece a la misma sección que las cuatro series anteriores, pero dicha situación no se da.

Así, *A. pennellii* (*Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Suffulti*) aparece, en todos los árboles, formando un clado monofilético con las especies de *Axonopus* sect. *Cabrera*, soportado por dos sinapomorfias (gluma superior con nervios inconspicuos y gluma superior escariosa, caracteres 32/1 y 34/0, respectivamente). Este clado no coincide con la ubicación dada por Black (1963) y Anton (1982) para *A. pennellii* en la sección

Axonopus, pues de ser *Axonopus* sect. *Axonopus* un grupo natural, dicha especie debería ubicarse en un clado con los demás representantes de esta sección. Claro está que esta ubicación de *A. pennellii* puede estar sesgada, dado que no hay más representantes de *Axonopus* serie *Suffulti* incluidos en los presentes análisis. No obstante, la posición de *A. pennellii* en un clado junto con *Axonopus* sect. *Cabrera*, deja abierta una interesante discusión acerca de las relaciones filogenéticas de los representantes de *Axonopus* serie *Suffulti*. Con relación a *Axonopus* serie *Suffulti*, Black (1963: 7) había destacado su singularidad por la combinación de caracteres (algunas especies poseen raquis glabro y otras raquis piloso, siempre su antecio superior es castaño, además su gluma superior y lema inferior son escariosas y con nervios inconspicuos, lo que acerca a esta serie con *Axonopus* sect. *Cabrera*) y por su particular distribución geográfica. Con estos comentarios, Black (1963) ya había encontrado indicios acerca de la dudosa ubicación taxonómica de dicha serie.

Ahora bien, la monofilia de *Axonopus* sect. *Cabrera* está respaldada por una única sinapomorfia (pelos del raquis dorados, carácter 19/1). Esta sección siempre aparece formando un clado con *A. pennellii* como se anotó anteriormente. A su vez, *Axonopus* sect. *Lappagopsis* también aparece como monofilética y su monofilia está soportada por la sinapomorfia «espiguillas pilosas con pelos de base tuberculada» (carácter 27/2). Es de destacar que las relaciones al interior de *Axonopus* sect. *Lappagopsis* no están definidas, pues sus únicas tres especies (*A. brasiliensis*, *A. chaseae* y *A. herzogii*) aparecen en un clado no resuelto en el árbol de consenso (Figura 1). Los resultados obtenidos muestran que *Axonopus* sect. *Cabrera* y *Axonopus* sect. *Lappagopsis* se resolvieron en clados con relativo soporte (78 y 62% de «Bootstrap», respectivamente; 79 y 63% de «Jackknife», respectivamente), indicando que las mismas representarían asociaciones monofiléticas de especies. Aunque *A. senescens* (la que constituye la sección monotípica *Axonopus* sect. *Senescentia*) se muestra resuelta en todos los árboles, ésta no posee sinapomorfias (autapomorfias) que la sustenten, como se detallará más adelante.

Tabla 1
Características de las subdivisiones infragenéricas de *Axonopus*

Características	Serie					Sección		
	<i>Axonopus</i> *	<i>Barbigeri</i> *	<i>Capillares</i> *	<i>Fastigiati</i> *	<i>Suffulti</i> *	<i>Cabrera</i>	<i>Lappagopsis</i>	<i>Senescentia</i>
Hábito	Perenne	Perenne	Anual	Perenne	Perenne	Perenne Anual	Perenne	Perenne
Filotaxis	Caulinar	Caulinar Equitante Basal	Caulinar	Caulinar	Caulinar Equitante	Caulinar	Caulinar Basal	Caulinar
Panoja	Simple	Simple Compuesta	Simple	Simple	Simple Compuesta	Simple	Simple	Simple
Raquis con pelos de base tuberculada	-	-	-	-	-	X (Dor.)	X (Bla./hia.)	X (Bla./hia.)
Espiguilla	Subsésil	Subsésil Pedicelada	Subsésil	Subsésil	Subsésil	Subsésil	Subsésil	Subsésil
Espiguilla/pelos de base tuberculada	-	-	-	-	-	-	X	-
Nervios de la gluma superior	Notorios	Notorios a muy fuertes	Notorios	Notorios	Notorios a débiles	Débiles	Notorios	Notorios
Color del antecio superior	Pajizo	Pajizo	Pajizo	Pajizo	Castaño	Castaño/Oscuro	Castaño/Oscuro	Pajizo
Ornamento del Antecio superior	+	+ a ++	±	+	±	±	+ a ++	+
Nº de especies	Ca. 25	21	2	2	Ca. 16	2	3	1
Nivel de ploidía	2x, 4x, 6x, 8x, 10x	2x, 6x, 8x	2x, 4x	**	2x, 4x	2x	**	**
Distribución geográfica	EE.UU. a Argentina	Sudamérica (al este de los Andes)	México, Meso y Sudamérica	Brasil	Meso y Sudamérica	Meso y Sudamérica	Bolivia, Paraguay y S Brasil	Norte de Sudamérica

X: presente; -: ausente; Dor.: dorados; Bla./hia.: blanco-hialinos; +: ornamentado; + a ++: ornamentado a muy ornamentado; ± poco ornamentado; *: serie perteneciente a *Axonopus* sect. *Axonopus* (*sensu* Black 1963); **: sin registros.

Humphries & Funk (1984) comentaron que en ciertos estudios cladísticos las politomías podrían corresponder a híbridos. Así, la politomía dentro del clado *Axonopus* sect. *Lappagopsis* (Figura 1) podría estar asociada con un posible origen híbrido de sus especies, pues el evento de hibridación (evolución reticulada) sería frecuente en *Axonopus* (Crins, 1991) como se comentará más adelante. Una razón adicional para considerar un posible origen híbrido es que las especies de *Axonopus* sect. *Lappagopsis* no desarrollan cariopsis (al igual que muchas otras en el género, observaciones personales). Con relación a esta situación, Garófalo (1988: 159) dijo que esta aparente esterilidad (refiriéndose a las especies de *Axonopus* sect. *Cabrera*) probablemente se relaciona a una posible naturaleza híbrida de las especies. Por tanto, la hibridación de las especies dificulta el estudio de las relaciones filogenéticas de un grupo de especies determinado (Funk & Brooks 1990).

Por otra parte, tampoco aparecen resueltas las relacio-

nes entre *Axonopus* sect. *Lappagopsis* y el clado constituido por *Axonopus* sect. *Cabrera* y *A. pennellii* y de éstas a su vez con las demás entidades consideradas en el análisis (series *Axonopus*, *Barbigeri*, *Capillares* y *Fastigiati* y *Axonopus* sect. *Senescentia*) (Figura 1). En todos los casos, *A. senescens* (una especie del norte de Sudamérica) aparece como un elemento aislado en los diferentes árboles analizados. Esta especie es particularmente interesante por la combinación de caracteres (inflorescencias con raquis piloso, los pelos hialinos a blanquecinos y de base tuberculada y antecio superior pajizo), lo que me llevó a considerarla en una nueva sección monotípica, *Axonopus* sect. *Senescentia* (Giraldo-Cañas 2000). Esta especie presenta afinidades con *Axonopus* sect. *Cabrera* y *Axonopus* sect. *Lappagopsis* debido a la naturaleza del indumento del raquis y de los pedicelos (pelos de base tuberculada en el raquis y en los pedicelos, caracteres 18/1 y 26/1, respectivamente; características compartidas por estas tres secciones), pero se diferencia de éstas por el color de

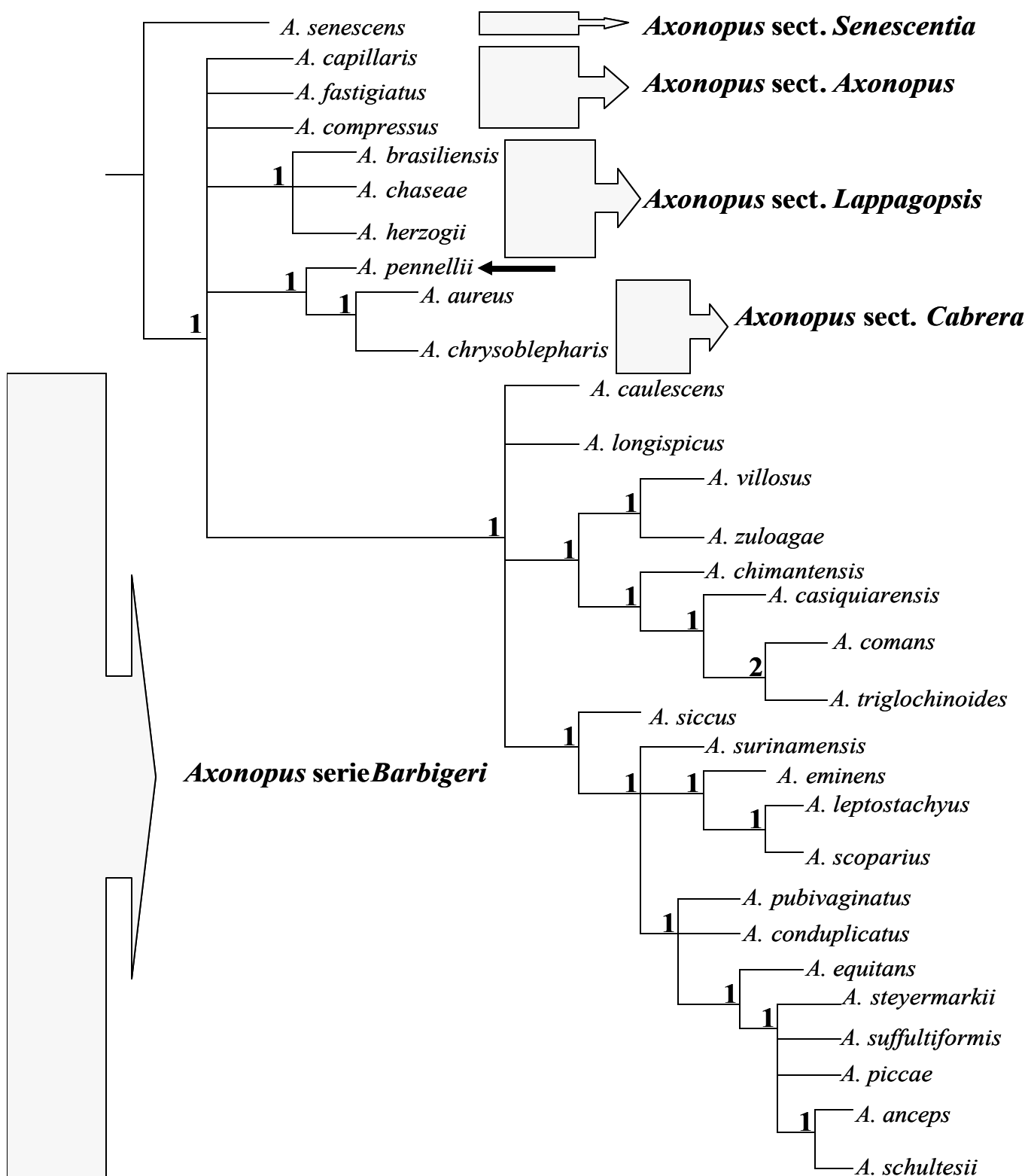


Figura 1. Cladograma de consenso estricto obtenido a partir de los 48 árboles igualmente parsimoniosos estimados con NONA. La flecha destaca la posición de *A. pennellii* por fuera de su sección (*Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Suffulti*, sensu Black, 1963). Los números en las ramas indican el valor del soporte de Bremer.

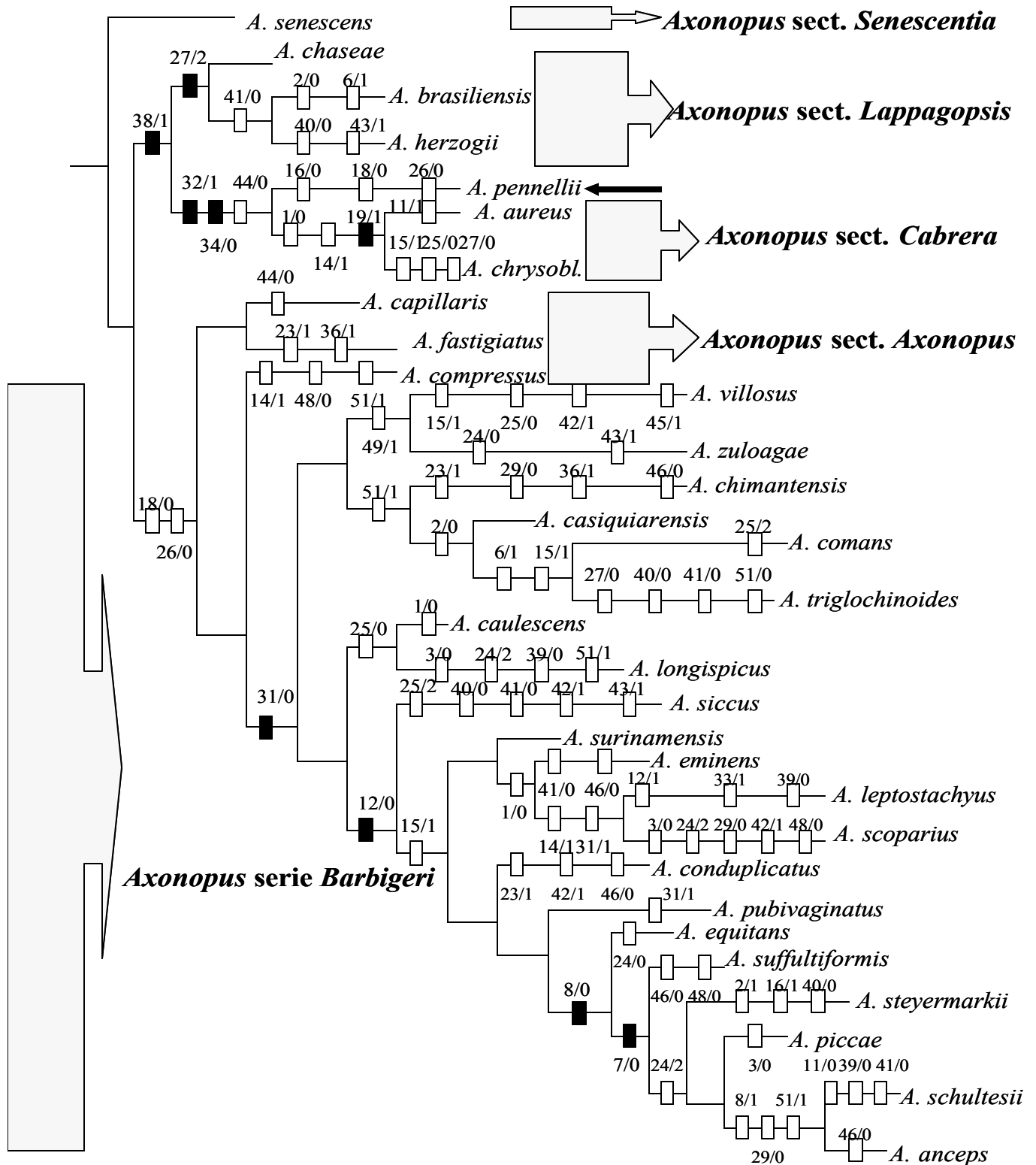


Figura 2. Distribución de los caracteres en uno de los 48 árboles más parsimoniosos obtenidos con NONA. La flecha destaca la posición de *A. pennellii* por fuera de su sección (*Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Suffulti*, sensu Black, 1963). Los rectángulos negros indican las sinapomorfías, los blancos las homoplasias. Las autapomorfías no se muestran aquí.

su antecio superior (pajizo en *A. senescens* vs. castaño a negruzco en *Axonopus* sect. *Cabrera* y en *Axonopus* sect. *Lappagopsis*) (Tabla 1). Dicha especie había sido ubicada anteriormente en *Axonopus* sect. *Axonopus* por Black (1963) y Anton (1982) y en *Axonopus* sect. *Lappagopsis* por Dedecca (1956) y Chase & Niles (1962, citado por Garófalo 1988), pero es evidente que por las características antes mencionadas no puede ser incluida en dichas secciones. No obstante, en este análisis no se obtuvo ningún indicio de la relación de *Axonopus* sect. *Senescentia* con las demás secciones del género, ya que no hay resolución entre las ramas (Figura 1). Véase Giraldo-Cañas (2000) para una completa información morfológica, anatómica, tipológica y de afinidades de *A. senescens*.

Dentro del clado conformado por *Axonopus* serie *Barbigeri* (Figura 1), podemos destacar varios aspectos. La topología no respalda la subdivisión de esta serie en las subseries propuestas por Black (1963). La ambigüedad de la clasificación infragenérica realizada por Black (1963) ya había sido destacada por otros autores como se comentó anteriormente, quienes resaltaron la dificultad de ubicar algunas especies en las categorías propuestas por él y que además, varias especies aparecían en su monografía en entidades infragenéricas diferentes. Un caso para destacar (al igual que la posición de *A. senescens* como se comentó anteriormente) es la ubicación de *A. mathewsii* (Mez) Hitchc. (considerada aquí como sinónimo de *A. scoparius* de *Axonopus* serie *Barbigeri*) y de *A. leptostachyus*, pues estas especies habían sido consideradas por Black (1963) en *Axonopus* serie *Axonopus*; mientras que en los presentes análisis estas dos especies (*A. leptostachyus* y *A. scoparius*) constituyeron un clado junto con *A. eminens*, lo que respalda la inclusión acertada de estas especies en *Axonopus* serie *Barbigeri*. Esta ambigüedad en la monografía de Black (1963) se repite frecuentemente, sobre todo si tenemos en la cuenta muchas especies que ahora se consideran sinónimos de otras previamente descritas, las cuales se ubican en diferentes categorías propuestas por Black (1963).

Es interesante anotar que las especies *A. casiquiarensis*

Davidse, *A. comans* (Trin. ex Döll) Kuhlman y *A. triglochinos* (Mez) Dedecca constituyen un clado, el cual a su vez se une a *A. chimantensis* Davidse (Figura 1). Las tres primeras especies son características de ambientes ribereños y/o arenosos de tierras bajas y exhiben un hábito semejante (plantas cespitosas, hojas principalmente basales, bajo número de racimos por panoja, espiguillas de 2.8-5 mm de longitud, gluma superior 5-7-nervia, antecio superior ligeramente más corto que la espiguilla y con un penacho de macropelos). No obstante, *A. chimantensis* presenta un follaje conspicuamente flabeliforme-equitante, aunque comparte las demás características, y es endémica de los afloramientos rocosos de las tierras altas del macizo Chimantá de la Guayana venezolana.

Sobre la base de la naturaleza del follaje (hojas equitantes, carácter 2/2) uno podría esperar que el grupo de especies de *Axonopus* serie *Barbigeri* con esta característica [*A. anceps* (Mez) Hitchc., *A. chimantensis*, *A. conduplicatus* G. A. Black, *A. piccae* Giraldo-Cañas, *A. schultesii* G. A. Black, *A. steyermarkii* Swallen, *A. suffultiformis* G. A. Black, *A. villosus* Swallen y *A. zuloagae* Giraldo-Cañas], el cual corresponde a la subserie *Ancipites* de Black (1963), conformara un clado. Pero es evidente que estas especies aparecen conformando clados aislados, lo que ayuda a corroborar la ambigüedad de las subseries propuestas por Black (1963) al interior de *Axonopus* serie *Barbigeri*. Al respecto, Judziewicz (1990: 83) había comentado que la naturaleza equitante de las hojas en algunas especies de *Axonopus* podría corresponder a una respuesta ambiental y no genética. Sobre la base del conocimiento de los hábitats de las especies de *Axonopus* serie *Barbigeri*, no es posible dilucidar características ambientales particulares que «favorezcan» el desarrollo de hojas equitantes, ya que casi todas las especies de esta serie (las equitantes y las no equitantes) comparten condiciones ambientales similares. A partir de lo anterior, se cuestiona la idea de Judziewicz (1990: 83) sobre el follaje equitante.

El cálculo del «Bremer support» arrojó que todos los clados tienen un soporte igual a uno (incluso el clado

constituido por todos los representantes de *Axonopus* serie *Barbigeri*), excepto el clado constituido por las especies *A. comans* y *A. triglochinoides*, cuyo soporte es igual a dos. El bajo valor de soporte de las ramas es típico de los análisis basados principalmente en caracteres morfológicos, tal como ha sido señalado por Karis (1995), Chase *et al.* (2000), Manos & Stone (2001), Spalik & Downie (2001) y encontrado en los estudios de diferentes grupos de plantas [e.g. Clary & Simpson (1995), Hernández Sandoval (1995), Zuloaga *et al.* (1998), Betancur & Miranda-Esquivel (1999), Freudenstein & Rasmussen (1999), Fritsch (1999), Filgueiras *et al.* (2001), Meerow & Snijman (2001), Aliscioni (2002), Denham *et al.* (2002), Cialdella & Giussani (2002), Parra Osorio (2002), Lewis (2002), entre otros].

Por otra parte, la cantidad de homoplasias es apreciable (Figura 2), lo cual no es raro en los grupos de plantas que presentan evolución reticulada (Dr. Prof. John Lynch, Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá, com. pers.) como en el caso del género *Axonopus* y de otros grupos de angiospermas (véanse Stebbins 1977, 1985, Funk 1985, Boufford *et al.* 1990, Carr *et al.* 1990, Arnold 1992, Rieseberg 1997, Ramsey & Schemske 1998, Stace 2000, Arnold *et al.* 2001, Levin 2001). Este tipo de evolución ya había sido destacado para *Axonopus* por Crins (1991), pues híbridos naturales pueden formarse entre especies de diferente serie y por lo tanto, la evolución reticulada pudo haber sido un evento importante en la diversificación del género *Axonopus*. Sin embargo, la evidencia de híbridos naturales en *Axonopus* es muy pobre y sólo se limita a los comentarios de Garófalo (1988) y Crins (1991) como se comentó anteriormente, a la baja producción de semillas (observaciones personales) y al hallazgo de unos pocos especímenes que exhiben características de varias especies. Por ejemplo, el ejemplar Gillespie & Smart 2855 (MO) de la Guyana, presenta características de *A. suffultiformis* y de *A. steyermarkii*, ambas de *Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Barbigeri*. Asimismo, Black & Kleim 54-17091 (COL) de la Guayana Francesa, posee características de *A. suffultiformis* (*Axonopus* sect. *Axonopus*) y de *A. senescens*

(*Axonopus* sect. *Senescentia*). Al respecto del apreciable nivel de homoplasias en los análisis aquí presentados, el cual puede inferirse por el bajo índice de consistencia, Graham *et al.* (1993), Mayorga (1999) y Sytsma & Pires (2001) comentaron que esto se da en los estudios basados en un conjunto de datos morfológicos y que además, consideran un apreciable número de taxones (Graham *et al.* 1993), lo que influiría en el surgimiento de la cantidad de homoplasias en los análisis.

Asimismo, la plasticidad de los caracteres morfológicos empleados puede contribuir sustancialmente a la complejidad de los cladogramas, ya que el polimorfismo tiene una incidencia directa en los estudios filogenéticos (Wiens 1999), al inferir la reconstrucción de los estados de los caracteres ancestrales de un grupo de especies determinado (véanse Pogue & Mickevich 1990, Weller & Sakai 1999, Wiens 1999). Es por esto que las ramas, en su conjunto, aparecen débilmente soportadas (bajos valores del «Bremer support», «Bootstrap» y «Jackknife») como se indicó anteriormente. Por último, se estableció que las especies *A. chrysoblepharis* (*Axonopus* sect. *Cabrera*) y *A. triglochinoides* (*Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Barbigeri*) son las que presentan el mayor número de autapomorfias (cinco y cuatro, respectivamente), lo que reflejaría, según los planteamientos de Crisci & Berry (1990), una larga historia de divergencia del resto de las especies del género.

CONCLUSIONES

Sobre la base de los análisis realizados con NONA se corrobora el estatus monofilético de *Axonopus* serie *Barbigeri* y se respalda parcialmente la clasificación infragenérica propuesta por Chase (1911) y Black (1963). Por todo lo anterior, sería necesario involucrar, en un estudio próximo que además contemple caracteres moleculares [tal como lo recomendó Zuloaga *et al.* (2000) para la tribu Paniceae y Mayorga (1999) para la tribu Chlorideae], todas las especies del género para así dilucidar las relaciones no resueltas, principalmente en lo que tiene que ver con la filogenia de los representantes de las series *Axonopus*, *Capillares*, *Fastigiati* y *Suffulti*, pues como se anotó anteriormente, *Axonopus*

sect. *Axonopus* no sería monofilética. En el sentido de Goloboff (1998: 62), el análisis cladístico aquí presentado es una base para dirigir investigaciones futuras que involucren todas las especies del género y otros caracteres adicionales (e.g. moleculares). Asimismo, se deja una discusión abierta acerca de la bondad del uso de ciertos caracteres empleados en los estudios filogenéticos en gramíneas, ya que muchos de éstos tendrán que ser reevaluados a la luz de nuevas evidencias. Así, tenemos que de los 52 caracteres aquí contemplados, sólo doce serían estrictamente informativos, a saber, los caracteres 2, 3, 7, 8, 12, 24, 25, 29, 31, 39, 42 y 46 (véase la lista de los caracteres y su interpretación).

Con base en los análisis aquí presentados, se propone considerar las diferentes entidades en que se halla dividida *Axonopus* serie *Barbigeri* (*sensu* Black 1963) como sinónimos de esta última, así:

***Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Barbigeri* G. A. Black**, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 87. 1963.

Axonopus sect. *Axonopus* serie *Barbigeri* G. A. Black subserie *Barbigeri*, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 87. 1963, **syn. nov.**

Axonopus sect. *Axonopus* serie *Barbigeri* G. A. Black subserie *Scoparii* G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 104. 1963, **syn. nov.**

Axonopus sect. *Axonopus* serie *Barbigeri* G. A. Black subserie *Ancipites* G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 114. 1963, **syn. nov.**

Plantas perennes, usualmente robustas, cespitosas, raramente estoloníferas, ocasionalmente rizomatosas; racimos numerosos, 7-104, aunque a veces el número puede reducirse, el eje a menudo elongado; raquis gla-

bro o escabroso, o en unas pocas especies densamente piloso, los pelos nunca de base tuberculada; espiguillas glabras o usualmente pilosas, los pelos simples, dispuestos en filas en los espacios internervales; gluma superior 2-9-nervia, algunas veces surcadas entre los nervios, con nervios marcados, el nervio medio usualmente fuerte; antecio superior pajizo, papiloso.

Especie tipo: *A. barbigerus* (Kunth) Hitchc. [= *A. siccus* (Nees) Kuhlman].

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi profundo agradecimiento a la Universidad Nacional de Colombia (sede Bogotá) y a su Instituto de Ciencias Naturales así como a la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (Buenos Aires) por todo el apoyo. Asimismo, al Instituto de Botánica Darwinion y a sus directores Dr. Juan Hunziker y Dr. Fernando Zuloaga por las numerosas facilidades brindadas para el desarrollo del estudio del género *Axonopus*. A los doctores Fernando Zuloaga y Osvaldo Morrone por sus valiosos comentarios y grata colaboración. Al Dr. John Lynch (COL) por sus valiosos comentarios. Al Prof. Carlos Parra Osorio (COL) por su valiosa colaboración con los programas cladísticos. A todo el personal científico y técnico de los herbarios visitados (COAH, COL, HUA, JAUM, MEDEL, MEXU, MO, NY, RSA, SI y VEN) por su valioso apoyo y ayuda incondicional. A los curadores de los demás herbarios por el préstamo y el envío de sus colecciones del género *Axonopus*. Esta contribución es derivada del proyecto «Estudios sistemáticos en gramíneas de Colombia. Parte II», de la Dirección Nacional de Investigación de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá.

LITERATURA CITADA

- ABU-ASAB, M. & P. CANTINO. 1987. Phylogenetic implications of leaf anatomy in subtribe Melittidinae (Labiatae) and related taxa. *J. Arnold Arboretum* 68: 1-34.
- ALISCIONI, S. 2002. Contribución a la filogenia del género *Paspalum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 89: 504-523.
- ALISCIONI, S., L. GIUSSANI, F. ZULOAGA & E. KELLOGG. 2003. A molecular phylogeny of *Panicum* (Poaceae: Paniceae): tests of monophyly and phylogenetic placement within the Panicoideae. *Amer. J. Bot.* 90: 796-821.
- AMARASINGHE, V. & L. WATSON. 1990. Taxonomic significance of microhair morphology in the genus *Eragrostis* Beauv. (Poaceae). *Taxon* 39: 59-65.
- ANTON, A. 1982. *Las especies de Axonopus sección Axonopus: sinopsis morfológica y taxonómica*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- ARNOLD, M. 1992. Natural hybridization as an evolutionary process. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 23: 237-261.
- ARNOLD, M., E. KENTNER, J. JOHNSTON, S. CORNMAN & A. BOUCK. 2001. Natural hybridization and fitness. *Taxon* 50: 93-104.
- BACHMANN, K. 1995. Progress and pitfalls in systematics: Cladistics, DNA, and morphology. *Acta Bot. Neerl.* 44: 403-419.
- BALL, T., J. GARDNER & N. ANDERSON. 1999. Identifying inflorescence phytoliths from selected species of wheat (*Triticum monococcum*, *T. dicoccon*, *T. dicoccoides*, and *T. aestivum*) and barley (*Hordeum vulgare* and *H. spontaneum*) (Gramineae). *Amer. J. Bot.* 86: 1615-1623.
- BARKWORTH, M. 1990. *Nassella* (Gramineae, Stipeae): Revised interpretation and nomenclatural changes. *Taxon* 39: 597-614.
- BETANCUR, J. Y D. MIRANDA-ESQUIVEL. 1999. ¿Existe *Sodirola*? *Revista Acad. Colomb. Cienc.* 23: 189-194.
- BLACK, G. 1963. Grasses of the genus *Axonopus* (a taxonomic treatment). *Advancing Frontiers Pl. Sci.* 5: 1-186.
- BOUFFORD, D., J. CRISCI, H. TOBE & P. HOCH. 1990. A cladistic analysis of *Circaea* (Onagraceae). *Cladistics* 6: 171-182.
- BREMER, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* 10: 295-304.
- CANTINO, P. 1990. The phylogenetic significance of stomata and trichomes in the Labiatae and Verbenaceae. *J. Arnold Arboretum* 71: 323-370.
- CARNELLI, A., M. MADELLA, J. THEURILLAT & B. AMMANN. 2002. Aluminum in the opal silica reticulate of phytoliths: a new tool in palaeoecological studies. *Amer. J. Bot.* 89: 346-351.
- CARR, B., J. CRISCI & P. HOCH. 1990. A cladistic analysis of the genus *Gaura* (Onagraceae). *Syst. Bot.* 15: 454-461.
- 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.
- CHASE, M., M. FAY & V. SAVOLAINEN. 2000. Higher-level classification in the angiosperms: new insights from the perspective of DNA sequence data. *Taxon* 49: 685-704.
- CIALDELLA, A. & L. GIUSSANI. 2002. Phylogenetic relationships of the genus *Piptochaetium* (Poaceae, Pooideae, Stipeae): evidence from morphological data. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 89: 305-336.
- CIALDELLA, A. Y A. VEGA. 1996. Estudios sobre la variación estructural de las espiguillas en géneros de la tribu Paniceae (Poaceae). *Darwiniana* 34: 173-182.
- CLARY, K. & B. SIMPSON. 1995. Systematics and character evolution of the genus *Yucca* L. (Agavaceae): Evidence from morphology and molecular analyses. *Bol. Soc. Bot. México* 56: 77-88.
- 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.

- CRINS, W. 1991. The genera of Paniceae (Gramineae: Panicoideae) in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.*, suppl. ser. 1: 171-312.
- CRISCI, J. & P. BERRY. 1990. A phylogenetic reevaluation of the Old World species of *Fuchsia* (Onagraceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 77: 517-522.
- CRISCI, J. Y J. MORRONE. 1995. Morfología, moléculas y la historia de la vida: de ortodoxias y herejías. *Innovación y Ciencia* 4: 58-63.
- CUTLER, D. 1987. *Anatomía vegetal aplicada*. Biblioteca Mosaico, Librería Agropecuaria S. A., Buenos Aires.
- DAVIDSE, G. 1987. Fruit dispersal in the Poaceae. En: T. Soderstrom, K. Hilu, C. Campbell & M. Barkworth (eds.), *Grass systematics and evolution*: 143-155. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.
- DAVIDSE, G & R. ELLIS. 1984. *Steyermarkochloa unifolia*, a new genus from Venezuela and Colombia (Poaceae: Arundinoideae: Steyermarkochloae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 71: 994-1012.
- DÁVILA, P. & L. CLARK. 1990. Scanning electron microscopy survey of leaf epidermis of *Sorghastrum* (Poaceae: Andropogoneae). *Amer. J. Bot.* 77: 499-511.
- DÁVILA, P., J. SÁNCHEZ Y L. CABRERA. 1993. Las gramíneas: características generales e importancia. *Boletín Instituto de Botánica de la Universidad de Guadalajara* 1: 397-421.
- DAVIS, J., M. FROHLICH & R. SORENG. 1993. Cladistic characters and cladogram stability. *Syst. Bot.* 18: 188-196.
- DEDECCA, D. 1956. As espécies brasileiras do gênero *Axonopus* (Gramineae). *Bragantia* 15: 251-296.
- DE MELLO-SILVA, R. 2000. Partial cladistic analysis of *Vellozia* and characters for the phylogeny of Velloziaceae. En: K. Wilson & D. Morrison (eds.), *Monocots: Systematics and evolution*: 505-522. CSIRO, Melbourne.
- DENHAM, S., F. ZULOAGA & O. MORRONE. 2002. Systematic revision and phylogeny of *Paspalum* subgenus *Ceresia* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 89: 337-399.
- DUVALL, M., J. NOLL & A. MINN. 2001. Phylogenetics of Paniceae (Poaceae). *Amer. J. Bot.* 88: 1988-1992.
- 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.
- ESAU, K. 1965. *Plant anatomy*. John Wiley & Sons, Inc., Nueva York.
- FARRIS, J. 1983. The logical basis of phylogenetic analyses. En: N. Platnick & V. Funk (eds.), *Advances in Cladistics* 2: 7-36. Columbia Univ. Press, Nueva York.
- FARRIS, J. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics* 5: 417-419.
- FARRIS, J., V. ALBERT, M. KÄLLERSJÖ, D. LIPSCOMB & A. KLUGE. 1996. Parsimony jackknifing outperforms neighbor-joining. *Cladistics* 12: 99-124.
- FILGUEIRAS, T., G. DAVIDSE, F. ZULOAGA & O. MORRONE. 2001. The establishment of the new genus *Altoparadisium* and a reevaluation of *Arthropogon* (Poaceae, Paniceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 88: 351-372.
- FREUDENSTEIN, J. & F. RASMUSSEN. 1999. What does morphology tell us about orchid relationships? – A cladistic analysis. *Amer. J. Bot.* 86: 225-248.
- FRITSCH, P. 1999. Phylogeny of *Styrax* based on morphological characters, with implications for biogeography and infrageneric classification. *Syst. Bot.* 24: 356-378.
- FUNK, V. 1985. Phylogenetic patterns and hybridization. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 72: 681-715.
- FUNK, V. & D. BROOKS. 1990. Phylogenetics systematics as the basis of comparative Biology. *Smithsonian Contr. Bot.* 73: 1-45.
- GARÓFALO, B. 1988. *Systematics of the genus Axonopus section Cabrera* (Gramineae: Paniceae). Thesis MSc. Iowa State Univ., Ames (EE.UU.).
- GENTRY, H. & J. SAUCK. 1978. The stomatal complex in *Agave*: groups *Deserticolae*, *Campaniflorae*, *Umbelliflorae*. *Proc. California Acad. Sci.*, 4 series, 41: 371-387.
- GIRALDO-Cañas, D. 2000. Una nueva sección del género *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae,

- Paniceae). *Revista Acad. Colomb. Cienc.* 24: 183-191.
- GIRALDO-CANAS, D. 2001. Sinopsis de la sección *Cabrera* del género neotropical *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). *Revista Acad. Colomb. Cienc.* 25: 207-223.
- GIRALDO-CANAS, D. 2002. Las especies de la sect. *Lappagopsis* del género neotropical *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). *Revista Acad. Colomb. Cienc.* 26: 13-23.
- GIUSSANI, L. & M. COLLANTES. 1997. Variación fenotípica en el complejo *Poa rigidifolia* asociada al efecto del pastoreo ovino y al ambiente en Tierra del Fuego, Argentina: consecuencia taxonómica. *Revista Chilena Hist. Nat.* 70: 421-434.
- GIUSSANI, L., H. COTA-SÁNCHEZ, F. ZULOAGA & E. KELLOGG. 2001. A molecular phylogeny of the grass subfamily Panicoideae (Poaceae) shows multiple origins of C₄ photosynthesis. *Amer. J. Bot.* 88: 1993-2012.
- GOLOBOFF, P. 1997. *NONA, version 2.0 for windows*. Programa y documentación distribuidos por el autor. Tucumán, Argentina (www.cladistics.com).
- GOLOBOFF, P. 1998. *Principios básicos de cladística*. Soc. Argent. Bot., Buenos Aires.
- 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.
- GONZÁLEZ, F. 1997. Hacia una filogenia de *Aristolochia* y sus congéneres neotropicales. *Caldasia* 19: 115-130.
- GONZÁLEZ, F. & D. STEVENSON. 2002. A phylogenetic analysis of the subfamily Aristolochioideae (Aristolochiaceae). *Revista Acad. Colomb. Cienc.* 26: 25-60.
- GONZÁLEZ-ELIZONDO, M., P. PETERSON & I. GRANZOW-DE LA CERDA. 1996. A cladistic and phenetic analysis of *Pauciflorae* group of *Eleocharis* (Cyperaceae). *Biollania*, edición especial, 6: 341-368.
- GRAHAM, S., J. CRISCI & P. HOCH. 1993. Cladistic analysis of the Lythraceae *sensu lato* based on morphological characters. *Bot. J. Linnean Soc.* 113: 1-33.
- HAUSER, D. & W. PRESCH. 1991. The effect of ordered characters on phylogenetic reconstruction. *Cladistics* 7: 243-265.
- HERNÁNDEZ SANDOVAL, L. 1995. Análisis cladístico de la familia Agavaceae. *Bol. Soc. Bot. México* 56: 57-68.
- 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.
- HUMPHRIES, C. & V. FUNK. 1984. Cladistic methodology. En: V. Heywood & D. Moore (eds.), *Current concepts in plant taxonomy*: 323-362. Academic Press, Londres.
- JIRÁSEK, V. & M. JOZÍFIVÁ. 1968. Morphology of lodicules, their variability and importance in the taxonomy of the Poaceae family. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 12: 324-349.
- JUDZIEWICZ, E. 1990. Poaceae, fasc. 8, family 187. A. Gorts-van Rijn (ed.), *Flora of the Guianas*. Koeltz Scientific Books, Alemania.
- KARIS, P. 1995. Cladistics of the subtribe Ambrosiinae (Asteraceae). *Syst. Bot.* 20: 40-54.
- KELLOGG E. 2000. The grasses: A case study in macroevolution. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31: 217-238.
- KELLOGG, E. & 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.
- KITCHING I., P. FOREY, C. HUMPHRIES & D. WILLIAMS. 1998. *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis*. 2ª. edición. The Systematics Association Publication No. 11. Oxford Univ. Press, Nueva York.
- LARSON, A. 1994. The comparison of morphological and molecular data in phylogenetic systematics. En: B. Schierwater, B. Streit, G. Wagner & R. DeSalle (eds.), *Molecular ecology and evolution: Approaches and applications*: 371-390. Birkhauser Verlag, Basel (Suiza).

- LEVIN, D. 2001. 50 years of plant speciation. *Taxon* 50: 69-91.
- LEWIS, C. 2002. A phylogenetic analysis of the palm subtribe Oncospermatinae (Arecaceae) based on morphological characters. *Brittonia* 54: 78-91.
- MADDISON, W., M. DONOGHUE & D. MADDISON. 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Syst. Zool.* 33: 83-103.
- MANOS, P. & D. STONE. 2001. Evolution, phylogeny, and systematics of the Juglandaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 88: 231-269.
- MAYORGA, N. 1999. *La tribu Chlorideae (Gramineae) para Colombia*. Trabajo de Grado, Departamento de Biología-Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, D. C.
- MEEROW, A. & D. SNIJMAN. 2001. Phylogeny of Amaryllidaceae tribe Amaryllideae based on nrDNA ITS sequences and morphology. *Amer. J. Bot.* 88: 2321-2330.
- METCALFE, C. 1960. *Anatomy of monocotyledons. I. Gramineae*. Clarendon Press, Oxford.
- MISHLER, B. 2000. Deep phylogenetic relationships among «plants» and their implications for classification. *Taxon* 49: 661-683.
- MONSALVE, C. 2000. Catálogo preliminar de fitolitos producidos por plantas asociadas a las actividades humanas en el suroeste de Antioquia, Colombia. *Crónica Forestal y del Medio Ambiente* 15: 63-119.
- MORRONE, O., F. ZULOAGA Y E. CARBONÓ. 1995. Revisión del grupo Racemosa del género *Paspalum* L. (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 82: 82-116.
- MORRONE, O., F. ZULOAGA, M. ARRIAGA, R. POZNER Y S. ALISCIONI. 1998. Revisión sistemática y análisis cladístico del género *Chaetium* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 85: 404-424.
- NIXON, K. 1993. *Clados, versión 1.38 [32 bit] beta versión*. Programa de computación distribuido por el autor.
- NOZERAN, R. 1955. Contributions à l'étude de quelques structures florales. *Ann. Sci. Nat., Bot.* (serie 11), 16: 1-224.
- OROZCO, C. 1997. Sobre la posición sistemática de *Brunellia* Ruiz y Pavon. *Caldasia* 19: 145-164.
- PALMER, P. & A. TUCKER. 1981. A scanning electron microscope survey of the epidermis of East African grasses, I. *Smithsonian Contr. Bot.* 49: 1-84.
- PARRA, L. Y M. FLÓREZ. 2001. Propuesta de clasificación morfológica para los fitolitos altoandinos Colombianos. *Crónica Forestal y del Medio Ambiente* 16: 35-66.
- PARRA OSORIO, C. 2002. *Taxonomía de la tribu Arabideae (Cruciferae) en Colombia*. Tesis de Maestría en Biología-Línea Sistemática. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, D. C.
- PIPERNO, D. & D. PEARSALL. 1998. The silica bodies of Tropical American grasses: Morphology, taxonomy, and implications for Grass Systematics and fossil phytolith identification. *Smithsonian Contr. Bot.* 85: 1-40.
- POGUE, M. & M. MICKEVICH. 1990. Character definitions and character state delineation: The bête noire of phylogenetic inference. *Cladistics* 6: 319-361.
- RAMSEY, J. & D. SCHEMSKE. 1998. Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29: 467-501.
- RENVOIZE, S. 1981. The sub-family Arundinoideae and its position in relation to a general classification of the Gramineae. *Kew Bull.* 36: 85-102.
- RIESEBERG L. 1997. Hybrid origins of plant species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28: 359-389.
- ROSSI MONTEIRO, W., A. GIULIETTI, S. MAZZONI & M. DE MORAES CASTRO. 1979. Hairs on reproductive organs of some Eriocaulaceae and their taxonomic significance. *Bol. Botânica, Univ. S. Paulo* 7: 43-59.
- ROST, T. & D. SIMPER. 1975. The germination lid: A characteristic of the lemma in the Paniceae. *Madroño* 23: 68-72.
- SNOW, N. 1996. The phylogenetic utility of lemmatal micromorphology in *Leptochloa* s.l. and related genera in subtribe Eleusininae (Poaceae, Chloridoideae, Eragrostidae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 83: 504-529.

- SODERSTROM, T. & R. ELLIS. 1987. The position of bamboo genera and allies in a system of grass classification. En: T. Soderstrom, K. Hilu, C. Campbell & M. Barkworth (eds.), *Grass systematics and evolution*: 225-238. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.
- SORENG R. & J. DAVIS. 1998. Phylogenetics and character evolution in the grass family (Poaceae): Simultaneous analysis of morphological and chloroplast DNA restriction site character sets. *Bot. Rev.* 64: 1-85.
- SPALIK, K. & S. DOWNIE. 2001. The utility of morphological characters for inferring phylogeny in Scandiceae subtribe Scandicinae (Apiaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 88: 270-301.
- STACE, C. 1966. The use of epidermal characters in phylogenetic considerations. *New Phytol.* 65: 304-318.
- STACE, C. 2000. Cytology and cytogenetics as a fundamental taxonomic resource for the 20th and 21st centuries. *Taxon* 49: 451-477.
- STANT, M. 1973. Scanning electron microscopy of silica bodies and other epidermal features in *Gibasis* (*Tradescantia*) leaf. *J. Linn. Soc. Bot.* 66: 233-244.
- STEBBINS, G. 1977. Flowering plants: Evolution above the species level. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge. 2^a edición.
- STEBBINS, G. 1982. Major trends of evolution in the Poaceae and their possible significance. En: J. Estes *et al.* (eds.), *Grasses and grasslands*: 3-36. Univ. Oklahoma Press, Norman.
- STEBBINS, G. 1985. Polyploidy, hybridization, and the invasion of new habitats. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 72: 824-832.
- STEBBINS, G & S. KHUSH. 1961. Variation in the organization of the stomatal complex in the leaf epidermis of monocotyledons and its bearing on their phylogeny. *Amer. J. Bot.* 48: 51-59.
- SYTSMA, K. & J. PIRES. 2001. Plant systematics in the next 50 years: re-mapping the new frontier. *Taxon* 50: 713-732.
- THOMASSON, J. 1987. Fossil grasses: 1820-1986 and beyond. En: T. Soderstrom, K. Hilu, C. Campbell & M. Barkworth (eds.), *Grass systematics and evolution*: 159-167. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.
- TOMLINSON, P. 1974. Development of the stomatal complex as a taxonomic character in the monocotyledons. *Taxon* 23: 109-128.
- TWISS, P. 1992. Predicted world distribution of C₃ and C₄ grass phytoliths. En: G. Rapp Jr. & S. Mulholland (eds.), *Phytolith Systematics*: 113-128. Plenum Press, Nueva York.
- TWISS, P., E. SUESS & R. SMITH. 1969. Morphological classification of grass phytoliths. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* 33: 109-115.
- VALDÉS-REYNA, J. & S. HATCH. 1991. Lemma micromorphology in the Eragrostideae (Poaceae). *Sida* 14: 531-549.
- WATSON, L. 1987. Automated descriptions of grass genera. En: T. Soderstrom, K. Hilu, C. Campbell & M. Barkworth (eds.), *Grass systematics and evolution*: 343-351. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.
- WEBSTER, R. 1988. Genera of the North American Paniceae (Poaceae: Panicoideae). *Syst. Bot.* 13: 576-609.
- WEBSTER, R. 1992. Character significance and generic similarities in the Paniceae (Poaceae: Panicoideae). *Sida* 15: 185-213.
- WELLER, S. & A. SAKAI. 1999. Using phylogenetic approaches for the analysis of plant breeding system evolution. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 30: 167-199.
- WIENS, J. 1999. Polymorphism in systematics and comparative biology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 30: 327-362.
- ZULOAGA, F. & T. SODERSTROM. 1985. Classification of the outline species of New World *Panicum* (Poaceae: Paniceae). *Smithsonian Contr. Bot.* 59: 1-63.
- ZULOAGA, F., 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. MORRONE, A. VEGA & L. GIUSSANI. 1998. Revisión y análisis cladístico de *Steinchisma* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 85: 631-656.