



Darwiniana

ISSN: 0011-6793

sdenham@darwin.edu.ar

Instituto de Botánica Darwinion

Argentina

Giraldo Cañas, Diego

Estudios sobre la variación estructural de la sinflorescencia en el género *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae): tipología y tendencias evolutivas

Darwiniana, vol. 38, núm. 3-4, 2000, pp. 209-218

Instituto de Botánica Darwinion

Buenos Aires, Argentina

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=66938402>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

**ESTUDIOS SOBRE LA VARIACIÓN ESTRUCTURAL DE LA SINFLORISCENCIA  
EN EL GÉNERO *AXONOPUS* (POACEAE, PANICOIDEAE, PANICEAE):  
TIPOLOGÍA Y TENDENCIAS EVOLUTIVAS**

DIEGO GIRALDO-CAÑAS

*Carrera 4 Nro. 14-81, Apartamento 3-305, Santafé de Bogotá DC, Colombia.*

*E-mail: giraldocanas@latinmail.com*

**ABSTRACT:** Giraldo-Cañas, D. 2000. Studies on structural variation of the synflorescence of *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae): typology and evolutionary trends. *Darwiniana* 38(3-4): 209-218.

Synflorescence typology of Neotropical genus *Axonopus* P. Beauv. was studied using the methodology and the terminology of Troll's school. Fifty two species of ca. 75 species of *Axonopus* were analyzed. In all taxa the synflorescence is polytelic and truncate. According to this study, the plesiomorphic flowering unit is found in the series Barbigeri G. A. Black. The synflorescence could be derived from an ancestral form by the following evolutionary steps: 1.- truncation of the main axis; 2.- complete homogenization; 3.- reduction of the short paracladia; 4.- decrease of the number of long paracladia; 5.- truncation of the long paracladia. Morphological relationships are discussed and some probable evolutionary trends are outlined.

**Key words:** Poaceae, Paniceae, *Axonopus*, Inflorescence, Synflorescence, Typology, Evolution.

**RESUMEN:** Giraldo-Cañas, D. 2000. Estudios sobre la variación estructural de la sinflorescencia en el género *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae): tipología y tendencias evolutivas. *Darwiniana* 38(3-4): 209-218.

Se estudió la tipología de la sinflorescencia del género neotropical *Axonopus* P. Beauv. utilizando la metodología y terminología de la escuela de Troll. Se analizaron representantes de 52 de las ca. 75 especies del género. En todas las especies la sinflorescencia es politélica y truncada. De acuerdo con este estudio, la unidad de floración plesiomórfica se encuentra en la serie Barbigeri G. A. Black. La sinflorescencia de *Axonopus* pudo derivarse de una forma ancestral a través de los siguientes pasos: 1.- truncamiento del eje principal; 2.- homogeneización completa; 3.- reducción de los paracladios cortos; 4.- disminución del número de paracladios largos y 5.- truncamiento de los paracladios largos. Se discuten las relaciones morfológicas y se comentan algunas posibles tendencias evolutivas.

**Palabras clave:** Poaceae, Paniceae, *Axonopus*, Inflorescencia, Sinflorescencia, Tipología, Evolución.

## INTRODUCCIÓN

En las gramíneas en general, y en la tribu Paniceae en particular, no existen estudios de conjunto que permitan comprender la gran variación morfológica que presentan sus inflorescencias. Sin embargo, se sabe que la típica inflorescencia de las gramíneas es generalmente terminal y ésta puede ser una espiga, un racimo o una panícula (términos descriptivos clásicos), que generalmente carece de brácteas desarrolladas con la excepción de las que conforman las espiguillas (Schneider & Vegetti, 1996). En la familia Poaceae la conformación de la inflorescencia muestra una diversidad casi inagotable, siendo ésta politélica (Cámara-Hernández & Rua, 1991; Vegetti, 1991a, 1991b; Cámara-

Hernández & Miente-Alzogaray, 1994; Schneider & Vegetti, 1996; Vegetti & Weberling, 1996). Frecuentemente se han aplicado en la familia términos descriptivos de inflorescencias racimosas simples (Calderón & Soderstrom, 1973), sin considerar el hecho de que en estas inflorescencias se combinan sistemas de ramificación monopodial y simpodial (Clark & Fisher, 1987; Vegetti & Tivano, 1991; Schneider & Vegetti, 1996). Es por esto que varios autores (Gram, 1961; Gould & Shaw, 1983; Clayton & Renvoize, 1986; Weberling et al., 1997) han planteado la necesidad de revisar las características de las inflorescencias en la familia, siendo para ello fundamental aportar datos tipológicos.

El género *Axonopus* P. Beauv. es nativo de los trópicos y subtropicos de América, con algunos representantes introducidos al Viejo Mundo. Reúne cerca de 75 especies, distribuidas principalmente en el norte de Sudamérica (Brasil, Venezuela y Colombia). Sus especies crecen generalmente por debajo de los 1000 m sobre el nivel del mar, constituyendo importantes elementos en las sabanas naturales (Giraldo-Cañas, 1998, 1999a). Se distingue de otros miembros de la tribu Paniceae por presentar espiguillas solitarias con la lemma superior opuesta al raquis del "racimo espiciforme" y por carecer de gluma inferior (Giraldo-Cañas, 1999b). La posición invertida de la espiguilla es una de las diferencias fundamentales entre *Paspalum* L. y *Axonopus*. Esta diferencia, en términos ontogénicos, involucraría una rotación del pedicelo de 180° (Nozeran, 1955 citado por Clifford, 1987; 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.

El objetivo de este estudio es realizar un análisis tipológico de las sinflorescencias del género *Axonopus*, establecer afinidades y diferencias entre las entidades infragenéricas y proponer, a la luz de los datos obtenidos, posibles tendencias evolutivas.

#### MATERIALES Y MÉTODOS

En el análisis tipológico se adoptó la terminología de la escuela de Troll (Weberling, 1985; Cámara-Hernández & Rua, 1991; Cámara-Hernández & Miente-Alzogaray, 1994; Vegetti & Anton, 1995, 1996; Rua & Gróttola, 1997; Weberling et al. 1997). Se estudiaron ejemplares de los herbarios AAU, AS, BA, BAA, BAF, CEPEC, COAH, COL, CORD, CTES, CEN, FMB, G, HPUJ, HUA, IBGE, LIL, LPB, MA, MEDEL, MEXU, MO, MYF, NY, P, R, RB, SI, SP, TOL, U, US, VEN, abreviados de acuerdo con Holmgren et al. (1990). Para este estudio se seleccionaron especies de todas las entidades infragenéricas propuestas por Chase (1911) y Black (1963). Así, se consideraron 45 de las aproximadamente 60-65 especies que integran la sección *Axonopus* (las cuales son representantes de todas las series propuestas para esta sección), 4 de las 5 especies de la

sección Cabrera (Lag.) Chase y las 3 especies de la sección *Lappagopsis* (Steud.) Chase. Se estudiaron cerca de 1200 ejemplares, de los que se citan aquí sólo algunos representantes por especie y por región geográfica (véase el Apéndice 1).

#### OBSERVACIONES

El género *Axonopus* incluye hierbas perennes o raras veces anuales [*A. capillaris* (Lam.) Chase] o puede haber especies tanto perennes como anuales, característica que ha sido observada sólo en los miembros de la sección Cabrera. Pueden ser cespitosas, bajas a muy robustas, a veces rastreras, estoloníferas o rizomatosas, de hojas tiernas a muy duras. Las cañas (ejes de la sinflorescencia) pueden variar de simples a ramificadas y su ramificación puede ser basal o hacia su región distal, erectas, rastreras o geniculadas. Las hojas pueden ser basales, fasciculadas, equitantes (varias especies de la serie *Barbigeri* G. A. Black) o flabeliformes (*A. flabelliformis* Swallen de la serie *Suffulti* G. A. Black).

La estructura de las plantas de *Axonopus* se ajusta al modelo generalizado entre las Poaceae (véanse Rua & Weberling, 1995; Vegetti & Anton, 1996; Rua & Gróttola, 1997; Weberling et al., 1997). Cada planta está constituida por una serie de vástagos equivalentes de orden de ramificación sucesiva. Estos vástagos muestran la secuencia de diferenciación típica de las sinflorescencias y pueden ser tratados como ejes de innovación. En cada vástago se puede diferenciar una porción distal que lleva exclusivamente paraclados florales, denominada antotagma, de una proximal provista de nomofilos, el trofotagma. En la región del trofotagma se pueden distinguir, a su vez, una zona proximal, cuyos entrenudos permanecen cortos, de otra distal en la cual se alargan notablemente. Según Rua & Weberling (1995), la zona proximal constituiría una zona de innovación (denotada tipológicamente por las letras IZ), mientras que la distal representaría una zona de inhibición (HZ). Por su parte, el antotagma constituye la unidad de floración (*sensu* Sell, 1976; unidad de floración = inflorescencia) y forma parte de la zona de enriquecimiento o zona paracladial (BZ). En la mayoría de las especies se evidencian catafilos en la zona de innovación, los cuales tendrían una función protectora de la parte vegetativa. Por otra parte, en la zona de inhibición se presenta una tendencia hacia la reducción en todas las categorías

infragénicas, salvo en la mayoría de las especies de las series Barbigeri y Suffulti, donde las plantas alcanzan portes robustos con alturas hasta de 2 m.

La unidad de floración nace en el último nudo caulinar de las cañas principales (ejes principales de las sinflorescencias) y ocasionalmente en cañas laterales, situación sólo observada en unos pocos ejemplares de tres especies de la serie *Axonopus*, *A. compressus* (Sw.) P. Beauv., *A. fissifolius* (Raddi) Kuhl. y *A. poiophyllus* Chase, en dos especies de la serie Barbigeri, *A. scoparius* (Flüggé) Kuhl. y *A. leptostachyus* (Flüggé) Hitchc. y en dos especies de la sección Cabrera, *A. aureus* P. Beauv. y *A. chrysolepharis* (Lag.) Chase (cañas laterales = paracladios largos con trofotagma), siendo siempre exerta, excepto en *A. triglochinooides* (Mez) Dedecca. Su disposición tridimensional es radiada (con paracladios en todas las direcciones). Las unidades de floración son piramidales (los paracladios largos disminuyen de longitud acrópeta), pudiendo variar de laxas a muy densas, y exhiben un número extremadamente variable de paracladios largos de primer orden LPc' [de 2 a más de 130, raramente uno en algunas unidades de floración de *A. fastigiatus* (Nees) Kuhl. de la serie Fastigiati G. A. Black], inclusive en miembros de una misma especie. Estas unidades de floración carecen de brácteas, a excepción de aquellas que conforman las espiguillas. [Véanse los diagramas de las unidades de floración y de la estructura de la espiguilla en Giraldo-Cañas (1999a: 138)].

En gran parte de las especies (excepto en la mayoría de las especies de las series Barbigeri y Suffulti) se observa una zona paracladial muy reducida, tanto por el bajo número de paracladios largos como por el escaso o nulo crecimiento intercalar del eje de la unidad de floración. Debido a esto, los paracladios largos distales se originan en nudos muy próximos (digitados) o en pseudoverticilos, lo que según Gram (1961) y Hsu (1965) es el resultado de la reducción del crecimiento intercalar del eje de la unidad de floración.

Dado que no existen brácteas ni perfiles asociados a los paracladios largos, éstos se denominan paracladios largos sin trofotagma. Sólo se observó en algunas especies que los paracladios largos inferiores se ramifican en paracladios de órdenes consecutivos (LPc''), los cuales repiten la estructura de aquéllos, como por ejemplo en *A. anceps* (Mez) Hitchc., *A. conduplicatus* G. A. Black, *A. eminens*

(Nees) G. A. Black, *A. equitans* Hitchc. & Chase, *A. piccae* Giraldo-Cañas, *A. pubivaginitus* G. A. Black, *A. schultesii* G. A. Black, *A. scoparius*, *A. siccus* (Nees) Kuhl., *A. steyermarkii* Swallen, *A. suffultiformis* G. A. Black, *A. surinamensis* (Steud.) Henr., *A. flabelliformis* Swallen y *A. suffultus* (Trin.) L. Parodi. Todas estas especies pertenecen a la serie Barbigeri, excepto *A. flabelliformis* y *A. suffultus*, las cuales pertenecen a la serie Suffulti. Las restantes especies de las demás series y secciones son muy similares en su unidad de floración y únicamente varía el número de paracladios largos de primer orden por unidad de floración.

Cabe destacar que *A. chrysolepharis* (sección Cabrera) es la única especie con cierto grado de variación en lo que respecta a la porción distal de sus paracladios largos. En ésta, los paracladios son todos de primer orden y presentan una prolongación estéril, donde se evidencian cicatrices de espiguillas o espiguillas reducidas a su gluma superior y lemma inferior justo en la región terminal. En esta especie las espiguillas están hundidas dentro del raquis. En el resto de las especies estudiadas los paracladios largos terminan en una espiguilla fértil (florescencia). La espiguilla que remata el eje principal de la inflorescencia es la florescencia principal y las que rematan cada paracladio largo son las coflorescencias y a su vez, cada florescencia es un paracladio corto (KPc). Como dato curioso, sólo se observó en el ejemplar *Giraldo-Cañas 2638* (COAH), de la sección Cabrera, que uno de sus paracladios largos, el paracladio proximal, se ramificaba en dos. Este ejemplar corresponde a la especie *A. aureus*. Este hallazgo se considera como una anomalía y sería el resultado de una ramificación dicótoma según los planteamientos de Butzin (1977). Dicha anomalía no se incluye dentro de los análisis dada su rareza.

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La zona paracladial presenta un desarrollo muy variable, exhibiendo una reducción manifestada en el número de paracladios largos, en la longitud de éstos, en la longitud de la zona intercalar del eje de la unidad de floración, en la longitud del pedicelo, en el número de florescencias por paracladio largo y en la ausencia de paracladios largos de órdenes sucesivos en la mayoría de las especies consideradas. Con esto, se podría inferir que en el género *Axonopus* los patrones de reducción muestran una

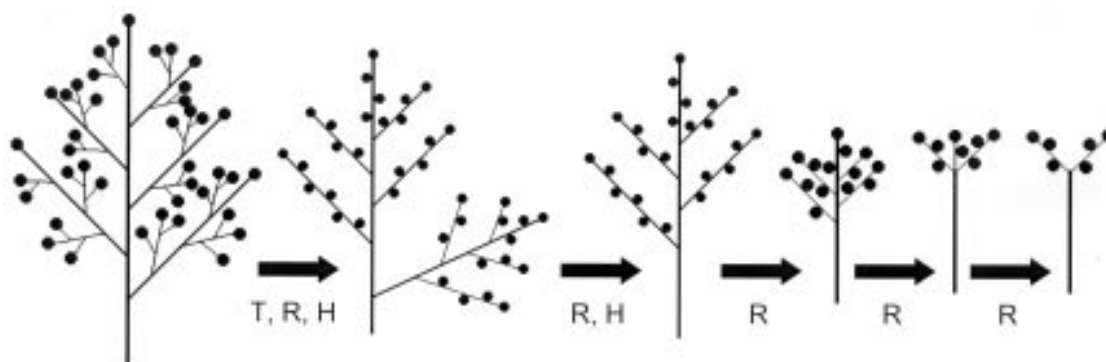


Fig. 1.- Posibles tendencias evolutivas en la unidad de floración del género *Axonopus*. El ancestro hipotético de las unidades de floración de *Axonopus* sería una unidad de floración tipo "paniculodium" no truncada y no homogeneizada (e.g. *Panicum*). De ésta se derivarían por procesos de truncamiento, homogeneización y reducción las unidades de floración halladas en *Axonopus*. Referencias: cada círculo negro representa una florescencia (espiguilla); T, truncamiento; H, homogeneización; R, reducción.

tendencia evolutiva a pequeñas unidades de floración y a una zona de inhibición también pequeña, como se encuentra en las especies de las secciones Cabrera y Lappagopsis y en las series *Axonopus*, Capillares G. A. Black y Fastigiati.

Las anteriores consideraciones están de acuerdo con lo postulado por Butzin (1977), Stebbins (1982), Vegetti & Anton (1995) y Gasser & Vegetti (1997), quienes sostuvieron que el punto de partida para todas las unidades de floración de Poaceae es una panícula ricamente ramificada. Entre las Paniceae, la unidad de floración plesiomórfica se encuentra en la mayoría de las especies de *Panicum* L. y otros géneros relacionados, los cuales son postulados como basales dentro de la tribu (Hsu, 1965; Clayton & Renvoize, 1986). Así, *Panicum* presenta una inflorescencia tipo "paniculodium" no truncada y no homogeneizada. De ésta se derivarían, por reducción, las unidades de floración encontradas en *Axonopus* (Fig. 1). Esta situación de reducción también fue observada por Vegetti & Pensiero (1990) para el género *Setaria* P. Beauv. (Paniceae). Así pues, las unidades de floración de *Axonopus* pudieron haberse originado a través de los procesos de "truncamiento" (pérdida de la flor terminal, *sensu* Mora-Osejo & González, 1995), "homogeneización" de la zona paracladial y "reducción" del número de paraclados largos.

Estos procesos (truncamiento, homogeneización y reducción) podrían explicar gran parte de la diversidad existente en la sinflorescencia de las Poaceae (Cámara-Hernández & Rua, 1991;

Vegetti, 1991a; Vegetti & Anton, 1995; Rua, 1996; Vegetti & Weberling, 1996). En la Fig. 1 se ilustra la tendencia evolutiva propuesta para el género *Axonopus*. De acuerdo con este esquema evolutivo, la unidad de floración más derivada correspondería a una constituida por pocos paraclados largos, generalmente 2-4 (como sucede en las especies de las series *Axonopus*, Capillares y de las secciones Cabrera y Lappagopsis), hasta raramente un sólo paracladio largo como ocurre en algunas inflorescencias de *A. fastigiatus* (serie Fastigiati), mientras que la plesiomórfica se encuentra en la serie Barbigeri.

Por otra parte, en ninguna de las especies del género se han observado unidades de floración dorsiventrales, las cuales son relativamente frecuentes en otros miembros de la tribu Paniceae, como *Brachiaria* (Trin.) Griseb., *Paspalum* L., *Paspalidium* Stapf, *Echinochloa* P. Beauv., *Eriochloa* Kunth y *Urochloa mollis* (Sw.) Morrone & Zuloaga (Morrone & Zuloaga, 1992). Por último, la comparación morfológica de las sinflorescencias y la respectiva valoración de sus caracteres no permitieron obtener una información de peso para la sistemática del género a nivel subgenérico, excepto para la especie *A. chrysoblepharis*.

#### AGRADECIMIENTOS

A mis directores de investigación, F. Zuloaga y O. Morrone, a A. Vega, M. Múlgura de Romero, R. Guaglianone, L. Giussani, A. Vegetti, G. Rua y a F. Biganzoli por su decidida y permanente colaboración y

por sus valiosos comentarios. A los curadores de los diferentes herbarios por el envío de los ejemplares. Al Instituto de Botánica Darwinion por todas las facilidades brindadas permanentemente para la realización de los estudios del género *Axonopus*. A mi familia por su constante apoyo y estímulo. A la Red Latinoamericana de Botánica por la financiación inicial de las investigaciones del género *Axonopus* (beca de perfeccionamiento 96-P4), de la cual surge esta contribución. Esta investigación forma parte de mi plan de tesis doctoral de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata, Argentina. Este trabajo fue presentado en el XVI *International Botanical Congress* (St. Louis, Estados Unidos de América, agosto de 1999), gracias a los auspicios económicos de la Fundación para la Promoción de la Investigación y la Tecnología (Santafé de Bogotá, Colombia) y del Fellowship Committee de dicho congreso.

#### BIBLIOGRAFÍA

- Black, G. 1963. Grasses of the genus *Axonopus* (a taxonomic treatment). *Advancing Frontiers Pl. Sci.* 5: 1-186.
- Butzin, F. 1977. Evolution der Infloreszenzen in der Borstenhirsen-Verwandtschaft. *Willdenowia* 8: 67-79.
- Calderón, C. & Soderstrom, T. 1973. Morphological and anatomical considerations of the grass subfamily Bambusoideae based on the new genus *Maclurolyra*. *Smithsonian Contr. Bot.* 11: 1-55.
- & Miente-Alzogaray, A. 1994. Polyteley: A general character in Poaceae. *Beitr. Biol. Pflanzen* 68: 249-261.
- Cámara-Hernández, J. & Rua, G. 1991. The synflorescence of Poaceae. *Beitr. Biol. Pflanzen* 66: 297-311.
- Chase, A. 1911. Notes on genera of Paniceae. *Proc. Biol. Soc. Washington* 4: 129-136.
- Clark, L. & Fisher, J. 1987. Vegetative morphology of grasses: shoots and roots, pp. 37-45, en T. Soderstrom, K. Hilu, C. Campbell & M. Barkworth (eds.), *Grass systematics and evolution*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Clayton, W. & Renvoize, S. 1986. Genera Graminum: Grasses of the world. *Kew Bull. Additional series* 13: 1-389.
- Clifford, H. 1987. Spikelet and floral morphology, pp. 21-30, en T. Soderstrom, K. Hilu, C. Campbell & M. Barkworth (eds.), *Grass systematics and evolution*. 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.
- Gasser, M. & Vegetti, A. 1997. Inflorescence typology in *Eleusine indica* and *Eleusine tristachya* (Poaceae). *Flora* 192: 17-20.
- Giraldo-Cañas, D. 1998. Nuevas especies de *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) de la Amazonia colombiana. *Caldasia* 20: 87-92.
- . 1999a. Una nueva especie de *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) de la Guayana de Colombia y Venezuela. *Caldasia* 21: 132-140.
- . 1999b. Nuevas citas de *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) para Colombia. *Hickenia* 3: 47-50.
- Gould, F. & Shaw, R. 1983. *Grass Systematics*. Texas A & M University, Nueva York.
- Gram, K. 1961. The inflorescence of the grasses. *Bot. Tidsskr.* 56: 293-313.
- Holmgren, P., Holmgren, N & Barnett, L. 1990. *Index Herbariorum*. Part I: The Herbaria of the World. 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* 9: 43-150.
- Mora-Osejo, L. & González, F. 1995. Tipología de las unidades de crecimiento y floración (UCF) y consideraciones sobre la evolución del género *Hypericum* en la cordillera Oriental de Colombia, pp. 377-395, en S. Churchill, H. Balslev, E. Forero & J. Luteyn (eds.), *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*. The New York Bot. Gard., Nueva York.
- Morrone, O. & Zuloaga, F. 1992. Revisión de las especies sudamericanas nativas e introducidas de los géneros *Brachiaria* y *Urochloa* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Darwiniana* 31: 43-109.
- Rua, G. 1996. The inflorescences of *Paspalum* (Poaceae: Paniceae): the Quadrifaria group and the evolutionary pathway towards the fully homogenized, truncated common type. *Pl. Syst. Evol.* 201: 199-209.
- & Gróttola, C. 1997. Growth form models within the genus *Paspalum* L. (Poaceae, Paniceae). *Flora* 192: 65-80.
- & Weberling, F. 1995. Growth form and inflorescence structure of *Paspalum* L. (Poaceae: Paniceae): a comparative morphological approach. *Beitr. Biol. Pflanzen* 69: 363-431.
- Schneider, M. & Vegetti, A. 1996. Tipología de las inflorescencias en *Bromus catharticus* y *Bromus auleticus* (Poaceae). *Parodiana* 9: 159-163.
- Sell, Y. 1976. Tendances évolutives parmi les complexes inflorescentiels. *Rev. Gén. Bot.* 83: 247-267.
- Stebbins, G. 1982. Major trends of evolution in the Poaceae and their possible significance, pp. 3-36, en J. Estes et al. (eds.), *Grasses and grasslands*. Univ. Oklahoma Press, Norman.
- Vegetti, A. 1991a. Sobre la politelia en las inflorescencias de Poaceae. *Kurtziana* 21: 275-278.
- . 1991b. Notes on monotelia in Poaceae inflorescences. *Beitr. Biol. Pflanzen* 66: 347-350.

- & Anton, A. 1995. Some evolution trends in the inflorescence of Poaceae. *Flora* 190: 225-228.
- & —. 1996. The synflorescence concept in Poaceae. *Flora* 191: 231-234.
- & Pensiero, J. 1990. Inflorescence typology in *Setaria poiretiana* (Schultes) Kunth (Poaceae: Paniceae). *Beitr. Biol. Pflanzen* 65: 313-318.
- & Tivano, J. 1991. La inflorescencia en *Aciachne* (Poaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 27: 91-96.
- & Weberling, F. 1996. The structure of the paracladial zone in Poaceae. *Taxon* 45: 453-460.
- Weberling, F. 1985. Aspectos modernos de la morfología de las inflorescencias. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 24: 1-28.
- , Müller-Doblies, U., Müller-Doblies, D. & Rua, G. 1997. Hacia una terminología descriptiva y morfológico-comparativa para inflorescencias complejas. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 32: 171-184.

*Original recibido el 12 de agosto de 1998; aceptado el 8 de mayo de 2000.*

Apéndice 1.- Lista de las especies y ejemplares estudiados del género *Axonopus*.

Sección *Axonopus*

1. Serie *Axonopus*

*A. centralis* Chase

BRASIL: *Maguire et al.* 60040 (NY). COLOMBIA: *Betancur et al.* 260 (HUA), *Mora* 1310 (COL), *Curran* 148 (MO), *Dugand* 5817 (COL). PANAMÁ: *Hitchcock* 7928 (US). VENEZUELA: *Wingfield* 6023 (MO); *Burkart* 17191 (SI).

*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: *Gilberto* 1613 (SI), *Reitz* 3300 (SI). COLOMBIA: *Giraldo-Cañas* 2639 (COL, HUA, SI), *Giraldo-Cañas & Morales* 3103 (HUA), *Lindig* 1089 (COL, P); *Esquivel & Ramírez* 58 (COL, TOLI). ECUADOR: *Acosta-Solís* 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: *Smith & Salick* 8338 (MO, SI). VENEZUELA: *Burkart* 17161 (SI).

*A. fissifolius* (Raddi) Kuhlman

ARGENTINA: *Giraldo-Cañas & Biganzoli* 2801 (SI). BRASIL: *Chase* 11913 (MO). COLOMBIA: *Giraldo-Cañas & López* 2597, 2602, 2615 (COAH, HUA, MO, SI). VENEZUELA: *Huber* 6206, 6209 (SI, VEN); *Liesner* 15697 (MO); *Zuloaga et al.* 4357 (SI, VEN).

*A. furcatus* (Flüggé) Hitchc.

BRASIL: *Chase* 8539 (MO); *Dusén* 3928 (R); *Mello* 1088 (R); *Hans* 321 (R); *Klein & Bresolin* 11401, 11409, 11471 (SI); *Boelcke* 6759, 6787 (SI); *Brade* 7851 (R). ESTADOS UNIDOS DE AMÉRICA: *Avery* 2236 (MO); *Curtis* 6 (MO); *Hitchcock* 1566 (SI, US); *Massey et al.* 2960 (MEXU); *Palmer* 10671 (MO).

*A. grandifolius* Renvoize

BRASIL: *Zuloaga et al.* 4764, 4782 (MO, SI).

*A. marginatus* (Trin.) Chase

BOLIVIA: *Killeen* 2229 (F, LPB, SI). BRASIL: *Irwin & Soderstrom* 6989, 7600, 7618 (NY, SI); *Chase* 8905 (MO); *Eiten & Eiten* 6774 (MO); *Rúgolo et al.* 1735 (SI); *Santos* 2157 (R); *Sacco* 2363 (COL, R).

*A. morronei* Giraldo-Cañas

COLOMBIA: *Giraldo-Cañas & López* 2624 (COAH, COL, HUA, MO, SI), 2644 (COAH, COL).

*A. poiophyllus* Chase

COLOMBIA: *Archer* 1250 (US). GUATEMALA: *Cook & Doyle* 58 (US). HONDURAS: *Davidse et al.* 35115 (MO), *Standley* 22799, 24057 (NY). NICARAGUA: *Davidse et al.* 30793 (MO, SI).

*A. polystachyus* G. A. Black

BRASIL: *Smith et al.* 14755 (SI, US).

*A. purpusii* (Mez) Chase

BELIZE: *Davidse & Brant* 32846 (MO, SI). BRASIL: *Irwin & Soderstrom* 6081 (SI, US). COLOMBIA: *Giraldo-Cañas & López* 2625 (COAH, HUA, MO, SI), *Davidse & Llanos* 5426 (COL, MO), *Laegaard & Mayorga* 17511 (AAU, COL, SI). GUYANA: *Davis* 823, 838, 868 (NY). PARAGUAY: *Rojas* 10781 (LIL), *Hassler* 8248 (LIL). VENEZUELA: *Burkart* 17119, 17175 (SI).

*A. senescens* (Döll) Henr.

COLOMBIA: *Blydenstein & Saravia* 1098 (COL). GUAYANA FRANCESA: *Hook* 612 (NY), *Leprieur s.n.* (MO, COL), *Sagot* 120 (R).

2. Serie *Barbigeri* G. A. Black

*A. anceps* (Mez) Hitchc.

BRASIL: *Spruce* 1259 (NY, US). COLOMBIA: *Jaramillo* 327 (COL), *Davidse & Miller* 26356 (MO), *Blydenstein* 977 (COL), *Laegaard & Mayorga* 17500 (AAU, COAH, COL, SI), *Stevenson* 718 (COL), *Daniel* 83 (COL), *Davidse & Llanos* 5301 (COL), *Vincelli* 1274 (COL, FMB), *Wood* 4193 (COL, FMB). TRINIDAD Y TOBAGO: *Soderstrom et al.* 1115 (NY). VENEZUELA: *Burkart* 17287, 17329 (SI), *Davidse & Huber* 23072 (MO), *Rosales et al.* 290 (SI), *Riina & Aguilar* 106-A (VEN), *Garófalo et al.* 997 (VEN), *Zuloaga et al.* 4369 (SI), *Davidse & Huber* 15456 (MO), *Davidse et al.* 16746 (MO), *Maguire et al.* 32000 (NY), *Maguire & Wurdack* 34672 (NY).

*A. casiquiarensis* Davidse

COLOMBIA: *Davidse* 16825 (MO). VENEZUELA: *Davidse et al.* 16856 (MO), 17049 (COL, SI), 27688 (MO), *Huber* 1679 (SI, VEN), 3410 (MO).

*A. caulescens* (Mez) Henr.

VENEZUELA: *Holst* 3838 (MO), *Huber* 9707 (MO), 12957 (SI), *Steyermark* 89583 (NY).

*A. chimantensis* Davidse

VENEZUELA: *Huber & Steyermark* 6931 (SI, VEN), 7032 (VEN), 7043 (MO, VEN), *Steyermark & Wurdack* 463 (NY), *Steyermark et al.* 128405 (MO).



*A. comans* (Trin.) Kuhlm.

BRASIL: *Irwin et al.* 8687 (NY), 8824 (MO), 10606 (MO, NY). PARAGUAY: *Rojas* 3994 (BAA), 6390 (SI).

*A. conduplicatus* G. A. Black

BRASIL: *Anderson et al.* 35122 (COL), *Chase* 9170 (MO), *Irwin et al.* 23465 (NY), *Zuloaga & Morrone* 4637 (SI).

*A. eminens* (Nees) G. A. Black

BOLIVIA: *Quevedo & Centurión* 451 (MO), *Steinbach* 6976 (MO). BRASIL: *Noblick et al.* 2595 (CEPEC), *Harley* 15207 (CEPEC), *Mori et al.* 16638 (CEPEC). SURINAM: *van Donselaar* 3569 (COL).

*A. equitans* Hitchc.

BRASIL: *Eiten & Eiten* 10528, 10634 (MO). TRINIDAD Y TOBAGO: *Soderstrom* 1009 (NY). VENEZUELA: *Wurdack & Adderley* 43382 (NY).

*A. hitchcockii* G. A. Black

GUYANA: *Hitchcock* 17114, 17264 (MO), *Smith* 3398 (NY). BRASIL: *Pires* 3735 (NY).

*A. leptostachyus* (Flüggé) Hitchc.

ARGENTINA: *Zuloaga et al.* 3174 (SI), *Fontana* 204-5 (CTES, SI). BOLIVIA: *Killeen* 1685 (LPB, MO, SI). BRASIL: *Alem & Vieira* 1621 (MO), *Kuhlmann* 79 (R), *Black et al.* 57-19455 (COL). COLOMBIA: *Davidse & Miller* 26389 (COL), *Blydenstein* 1592 (COL), *Fernández et al.* 5729 (COL), *Idrobo* 11544 (COL), *Laegaard & Mayorga* 17467 (AAU, COAH, COL, SI), *Pinto & Sastre* 1196 (COL, P), *Triana* 31 (COL), *Zuloaga* 3985 (COAH, COL, SI), *Hermann* 10950 (COL, US). PARAGUAY: *Jiménez* 29 (SI). VENEZUELA: *Huber & Alarcón* 7663 (MO), *Ramía* 2469 (VEN).

*A. passourae* G. A. Black

GUAYANA FRANCESA: *Black & Kleim* 54-17091 (COL).

*A. piccae* Giraldo-Cañas

COLOMBIA: *Davidse & Miller* 26620 (COL). VENEZUELA: *Davidse et al.* 4955 (MO).

*A. pubivaginitus* Henr.

BRASIL: *Black* 50-8653, 50-8687, 50-8741 (COL); *Davidse et al.* 17735, 17827 (MO); *Lima* 53 (COL, R). GUAYANA FRANCESA: *Hook* 1329 (MO).

*A. schultesii* G. A. Black

COLOMBIA: *Arbeláez & Sueroke* 595 (COAH, HUA, U); *Duivenvoorden* 99 (COAH); *Idrobo* 8963 (COL); *Murillo et al.* 179 (COL); *Palacios & Plazas* 777 (COAH); *Sastre & Raichel* 4978 (COL, P); *Duivenvoorden & Cleef* 279 (COAH); *Eden* 127 (COL); *Galeano et al.* 2271 (COL, MA); *Giraldo-Cañas & López* 2551, 2565 (COAH, COL, HUA, MO, NY, SI,

VEN); *Schultes & Cabrera* 20011 (US). VENEZUELA: *Aymard & Delgado* 8107, 8360 (VEN); *Davidse et al.* 17204 (COL, MO, SI), 17393 (MO).

*A. scoparius* (Flüggé) Kuhlm.

BOLIVIA: *Beck* 13379, 17182 (LPB, SI); *Feurerer et al.* 5882 (MO); *Seidel* 999 (LPB, SI); *Seidel & Richter* 892 (LPB, SI); *Buchtien* 448 (SI); *Williams* 1025 (NY). BRASIL: *Heringer et al.* 3002 (R); *Black* 52-14121 (R). COLOMBIA: *Angulo* 24 (HPUJ); *Giraldo-Cañas* 2640 (COL, HUA, SI), *Girón* 329 (HUA); *Cuatrecasas* 8868 (COL); *Eden* 26, 157 (COL); *Barbosa et al.* 8699 (COL, FMB, MA); *Core* 1205 (SI); *Lindig* 1062 (COL, P), *Olairegui* 32 (HPUJ); *Zuloaga* 3954 (COL, SI). COSTA RICA: *Grayum* 3944 (MO, SI); *Davidse* 24104 (MO, SI); *Davidse et al.* 25588 (MEXU, MO). ECUADOR: *Palacios et al.* 143, 145 (MO, SI); *Cazalet & Pennington* 7788 (NY). PERÚ: *Gentry & Smith* 35764 (MO); *Parodi* 288 (SI); *Smith* 6526 (MO, SI); *Tupayachi* 22 (MEXU); *Vásquez & Jaramillo* 4901 (MO, SI). VENEZUELA: *Davidse* 27784 (MO); *Liesner* 18516 (COL); *García* 15484 (COL); *Burkart* 17375 (SI); *Montes* 1966 (MO); *Davidse & González* 22267 (MO).

*A. siccus* (Nees) Kuhlm.

ARGENTINA: *Giraldo-Cañas & Biganzoli* 2803 (SI). BOLIVIA: *Killeen* 1986 (MO); *Steinbach* 6976 (NY); *Williams* 1023 (NY). BRASIL: *Chase* 10241 (MO); *Irwin et al.* 11583, 27281 (COL); *Zuloaga & Morrone* 4570 (SI); *Davidse et al.* 10966, 11285 (COL), 11390 (MO); *Castellanos* 24605 (COL). PARAGUAY: *Hassler* 11548 (G); *Morrone & Pensiero* 471, 539 (SI), *Rosengurt B-* 5780 (LIL); *Rojas* 1037, 13197 (BAA). URUGUAY: *Rosengurt B-*7029 (SI).

*A. steyermarkii* Swallen

VENEZUELA: *Liesner* 17607 (MO), *Steyermark* 129590 (MO).

*A. suffultiformis* G. A. Black

VENEZUELA: *Huber* 4015 (VEN); *Steyermark & Bunting* 103197 (COL, MO).

*A. surinamensis* (Steud.) Henr.

GUAYANA FRANCESA: *Hook* 245 (COL, VEN), 246 (COL), 248 (COL, MO).

*A. triglochinos* (Mez) Dedecca

COLOMBIA: *Davidse* 16826 (COL). VENEZUELA: *Guánchez & Varadarajan* 2574 (MO, VEN).

*A. villosus* Swallen

VENEZUELA: *Huber & Izquierdo* 12770 (SI, VEN); *Maguire et al.* 30148 (NY).

*A. zuloagae* Giraldo-Cañas

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

3. Serie Capillares G. A. Black

*A. capillaris* (Lam.) Chase

BOLIVIA: *Hitchcock* 22657 (R). BRASIL: *Swallen* 4099, 4624 (R); *Clayton* 4820 (SI); *Filgueiras & Zuloaga* 2126 (SI); *Anderson et al.* 35728 (MO); *Chase* 9343 (MO). COLOMBIA: *García* 4588 (COL, US), 6497 (COL). ECUADOR: *Asplund* 8849 (R). GUYANA: *Stoffers et al.* 61 (MO). GUAYANA FRANCESA: *Leblond sin número* (US). PERÚ: *Smith* 6685 (MO). VENEZUELA: *Davidse & González* 19915 (MO, VEN).

4. Serie Fastigiati G. A. Black

*A. fastigiatus* (Nees) Kuhlm.

BRASIL: *Irwin & Soderstrom* 5214 (MO), 5792 (NY, SI); *Mexía* 5880 (MO, R); *Aparecida da Silva et al.* 1586 (SI); *Zuloaga & Morrone* 4693, 4699, 4702 (SI).

5. Serie Suffulti G. A. Black

*A. cuatrecasasii* G. A. Black

COLOMBIA: *Cuatrecasas* 3882 (US). BOLIVIA: *Killeen* 1577, 1725 (F, LPB, SI); *Renvoize & Cope* 3994 (MO). VENEZUELA: *Davidse et al.* 20754 (MEXU), *Montes* 1304-A (MO, VEN).

*A. elegantulus* (J. Presl) Hitchc.

BRASIL: *Irwin et al.* 19768 (MO, NY). PERÚ: *Hitchcock* 22515 (NY); *van der Werff et al.* 8406 (MO, SI).

*A. flabelliformis* Swallen

BRASIL: *Luetzelburh* 22410, 22954 (R). COLOMBIA: *Philipson* 2282, 2392 (COL). GUYANA: *Hitchcock* 17275 (US); *Harrison & Persand* 1049 (NY). VENEZUELA: *Davidse & Huber* 22700 (MO); *Huber* 9162 (MO, VEN), 10448 (SI, VEN).

*A. hoehnei* G. A. Black

BRASIL: *Anderson et al.* 10908 (MO, NY).

*A. magallanesiae* D. Giraldo-Cañas

VENEZUELA: *Huber* 12995 (COL, MO, MYF, SI, VEN).

*A. pennellii* G. A. Black

COLOMBIA: *Saravia* 2672, 2707b, 2720 (COL); *Pennell* 1539 (NY, US).

*A. polydactylus* (Steudel) Dedecca

BRASIL: *Anderson et al.* 36823 (MO); *Irwin et al.* 14656, 14512 (NY); *Swallen* 4034 (R).

*A. pressus* (Steud.) Parodi

BRASIL: *Zuloaga & Morrone* 4633 (SI). PARAGUAY: *Rojas* 5112 (BAA), 6176, 6716, 6717-A, 6749,

6872 (SI); *Hassler* 9269A (BAA); *Krapovickas et al.* 14266 (SI).

*A. ramosus* Swallen

SURINAM: *Maguire et al.* 54191 (MO, NY).

*A. suffultus* (Trin.) Parodi

ARGENTINA: *Giraldo-Cañas & Biganzoli* 2856 (SI). BRASIL: *Smith & Klein* 13338 (SI, US). PARAGUAY: *Rojas* 9254 (SI).

Sección Cabrera (Lag.) Chase

*A. aureus* P. Beauv.

BOLIVIA: *Beck* 3374, 14964, 17190 (LPB, SI); *Beck & Haase* 9913, 10108 (LPB, SI); *Seidel* 978 (LPB, SI); *Killen* 860 1603, 1629, 1668, 1804, 1982 (F, SI), *Steinbach* 6948 (MO). BRASIL: *Callejas et al.* 1668 (MO, NY); *Harley* 17018 (K, MO); *Zuloaga et al.* 4802 (SI); *Chase* 11334 (MO); *Hatschbach & Hatschbach* 59903 (SI); *Anderson* 11018 (NY, SI); *Swallen* 4053 (NY). COLOMBIA: *Sastre* 3592, 3617 (COL, P); *Giraldo-Cañas* 2638 (COL, HUA, MO, SI), 2591 (COAH); *Laegaard & Mayorga* 17470, 17576, 17581 (AAU, COL); *Rivera L-140* (COL, MEDEL), *Vincelli* 1155 (COAH, FMB). COSTA RICA: *Gómez* 18600 (SI); *Gómez et al.* 23915 (SI). MÉXICO: *Cowan* 2585 (MEXU); *Magaña* 467 (MEXU); *Ricardes* 254 (MEXU). PERÚ: *Smith* 6515 (MO, SI). PUERTO RICO: *Chase* 560 (MEXU). VENEZUELA: *Burkart* 17238 (SI); *Davidse* 3072, 3706 (MO); *Zuloaga et al.* 4359, 4436 (SI, VEN).

*A. burchellii* G. A. Black

BRASIL: *Plowman et al.* 9151 (MO, NY).

*A. chrysoblepharis* (Lag.) Chase

BOLIVIA: *Killeen* 894 (F, SI), 1957 (F, SI), 2011A (F, SI), 2456 (F, SI), 2818 (LPB, MO, SI); *Krapovickas & Schinini* 31746 (CTES, SI). BRASIL: *Anderson et al.* 37125 (MO, NY); *Chase* 11053 (MO); *Mexía* 5623 (MO); *Dusén* 16838 (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). PARAGUAY: *Rojas* 10747 (BAA); *Fiebrig* 5048 (BAA). VENEZUELA: *Davidse* 2881 (MO); *Ramia* 2930 (MO).

*A. tenuis* Renv.

BRASIL: *Harley* 16071 (K, MO).

Sección Lappagopsis (Steud.) Chase

*A. brasiliensis* (Spreng.) Kuhlm.

BOLIVIA: *Solomon* 7729 (MO); *Killeen* 2788 (F, SI); *Killeen & Grinwood* 7725 (MEXU). BRASIL:

*Darwiniana* 38(3-4). 2000

*Bahia* 64 (MO); *Calderón & Monteiro* 2575 (MO), 2716 (SI, US), 2761 (MO); *Mori* 12937 (MO); *Zuloaga et al.* 4831 (SI); *da Silva & Pereira* 857, 861 (SI); *Irwin et al.* 9812 (NY, VEN); *Chase* 10518 (MO); *Zuloaga & Morrone* 4664 (SI); *Dusén* 6962 (MO); *Santos & Sacco* 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).