

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

Diego Giraldo-Cañas

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

Resumen

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

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

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

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

Abstract

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

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

Introducción

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

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

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

Axonopus incluye hierbas perennes, raras veces anuales, cespitosas, bajas a muy robustas, a veces rastreras, estoloníferas o rizomatosas, de hojas tiernas a muy duras y se distingue de otros miembros de la tribu Paspaleae por presentar espiguillas solitarias en posición inversa, es decir, con la lema superior opuesta al eje del raquis, y por carecer de gluma inferior. Así, las características más contundentes para delimitar el género *Axonopus* son: inflorescencias racemosas con espiguillas agrupadas unilateralmente, espiguillas solitarias adaxiales, ausencia de gluma inferior y de pálea inferior y reducción del antecio basal a la lema inferior estéril (**Black, 1963; Giraldo-Cañas, 2002, 2007, 2008b, 2010**).

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

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

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

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

Afinidades genéricas de *Axonopus*

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

*Correspondencia:

Diego Giraldo Cañas, dagiraldoc@unal.edu.co

Recibido: 18 de septiembre de 2013

Aceptado: 30 de abril de 2014

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

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

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

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

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

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

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

Materiales y métodos

Estudios exomorfológicos

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

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

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

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

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

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

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

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

Muestreos

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

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

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

Fitolitos

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

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

Resultados y discusión

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Usos de las especies del género *Axonopus*. Unas pocas especies son de interés práctico, principalmente para céspedes en jardines y campos deportivos; entre las más propagadas en Colombia y en el resto de América, se destacan *A. compressus* (Sw.) P. Beauv. y *A. fissifolius* (Raddi) Kuhl. Otras especies son consideradas forrajeras naturales de mediano valor, como por ejemplo *A. compressus*, *A. fissifolius*, *A. furcatus*,

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

- 1' Hojas no equitantes, caulinares; lígula > 0,3 mm de long.; espiguillas 1,5-2 mm de long.
2. Raquis de 0,7-0,8 mm de ancho, glabro, escabriúsculo o leve y laxamente piloso; gluma superior 4-nervada; lámina foliar con el ápice navicular..... *Axonopus cuatrecasasii*
- 2' Raquis de 0,4 mm de ancho, piloso; gluma superior 2-nervada; lámina foliar con el ápice acuminado.....
Axonopus pennellii

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

1. Raquis 0,4-0,6 mm lat., fértil en toda su extensión; espiguillas no hundidas dentro del raquis; pedicelos acetabuliformes; cariopsis obovada a elíptica; lígula < 0,3 mm long..... *Axonopus aureus*
- 1' Raquis 1,0-1,5 mm lat., con la porción distal estéril (sin espiguillas); espiguillas hundidas en cavidades cupuliformes dentro del raquis; pedicelos crateriformes; cariopsis ovada; lígula > 0,4 mm long.....
Axonopus chrysolepharis

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Nombre vernáculo. Pajón (Sucre).

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Axonopus rosenfurtii G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 64. 1963. TIPO: Uruguay. Paysandú: Isla Queguay en el río Uruguay, de matas cultivadas en Monzón-Heber (Soriano), ene 1944, *B. Rosenfurt B-3818 ½* (holotipo US!, isotipos COL!, SI!).

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Nombre vernáculo. Pasto alfombra (Orinoquia).

Usos. Céspedes; forrajera.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Usos. Céspedes; forrajera.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Distribución y hábitat. *Axonopus aureus* se distribuye desde el sur de México y las islas del Caribe hasta el sur de Bolivia y el sur de Brasil. Crece en sabanas de tierras bajas y ocasionalmente se le encuentra en altitudes bajas y medias en ambientes montanos. Muy abundante en las sabanas de los llanos de Colombia y Venezuela, así como en los campos y los cerrados de Brasil, donde crece asociada con varias especies de *Trachypogon* (Poaceae: Andropogoneae), *Byrsonima* spp. (Malpighiaceae) y *Curatella americana* L. (Dilleniaceae). También se le encuentra en varias formaciones de los escudos Guayanés y Brasileño, en los bordes de bosques y carreteras y en zonas de vegetación secundaria baja y alterada, entre los 0 y los 2.100 m de altitud.

Observaciones. *Axonopus aureus* es una especie muy variable, tanto en sus caracteres vegetativos como en sus estructuras reproductivas. Esta plasticidad fenotípica puede explicarse por su variabilidad genética, que permite que en los extremos ambientales se seleccionen unas u otras características, pues a esta especie se le encuentra tanto en sitios húmedos como secos, en suelos pobres o ricos en nutrientes y con diferentes texturas; también muestra un gradiente altitudinal amplio. Entre las características más destacables está la pubescencia de sus estructuras vegetativas o reproductivas, la cual podría modificar el balance energético de la planta y reduciría el intercambio de calor y la difusión del vapor de agua. Así, el polimorfismo exhibido por *A. aureus* aumentaría la capacidad de la especie para colonizar un mayor espectro de ambientes. Otra de las características con alto grado de variación tiene que ver

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

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

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

Usos. Arreglos florales; jardinería externa; forrajera.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

En lo que se refiere a las características del antecio superior en las dos especies de *Axonopus* sect. *Axonopodes*, estas son muy similares, diferenciándose básicamente por la densidad de papilas (14-19 papilas/10.000 μm^2 en *A. aureus*, 18-22 papilas/10.000 μm^2 en *A. chrysolepharis*) y porque las papilas de *A. chrysolepharis* son un poco más grandes, dándole así un aspecto más rugoso a la superficie del antecio superior. Por otra parte, esta especie, al igual que *A. aureus*, puede presentar individuos anuales o perennes, dependiendo de las condiciones ambientales en las que se desarrolla. Por lo tanto, la longevidad de una planta es una respuesta ecológica que no puede ser usada como característica diagnóstica para separar especies.

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

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

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

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

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

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

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

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

TAXONES EXCLUIDOS DE LA FLORA DE COLOMBIA

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Información suplementaria

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Anexo 19S. Taxones excluidos del tratamiento taxonómico

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

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

Agradecimientos

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

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

Bibliografía

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

- Anton, A. M.** 1986. Contribución al conocimiento de la anatomía foliar del género *Axonopus* (Poaceae). *Darwiniana* **27**: 157-168.
- Anton, A. M. & M. Astegiano.** 1973. Notas sobre la morfología floral de gramíneas. *Kurtziana* **7**: 49-53.
- Assis, L. C. S.** 2009. Coherence, correspondence, and the renaissance of morphology in phylogenetic systematics. *Cladistics* **25**: 528-544.
- Black, G. A.** 1963. Grasses of the genus *Axonopus* (a taxonomic treatment). *Advancing Frontiers Pl. Sci.* **5**: 1-186.
- Bridson, D. & L. Forman** (eds.). 1992. *The herbarium handbook*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Brummitt, R. K. & C. E. Powell.** 1992. *Authors of plant names*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Cámara-Hernández, J. & G. H. Rúa.** 1991. The synflorescence of Poaceae. *Beitr. Biol. Pflanzen* **66**: 297-311.
- Campbell, C., J. Quinn, G. Cheplick & T. Bell.** 1983. Cleistogamy in grasses. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **14**: 411-441.
- Chase, A.** 1906. Notes on genera of Paniceae, I. *Proc. Biol. Soc. Wash.* **19**: 183-192.
- Chase, A.** 1911. Notes on genera of Paniceae, IV. *Proc. Biol. Soc. Wash.* **24**: 103-160.
- Cialdella, A. M., O. Morrone & F. O. Zuloaga.** 2006. Revisión de las especies de *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae), serie *Suffulti*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **93**: 592-633.
- Cialdella, A. M. & A. S. Vega.** 1996. Estudios sobre la variación estructural de las espiguillas en géneros de la tribu Paniceae (Poaceae). *Darwiniana* **34**: 173-182.
- Clayton, W. D. & S. A. Renvoize.** 1999. *Genera Graminum: Grasses of the World*. Kew Bull., Additional series **13**: 1-389. Royal Botanic Gardens, Kew, 3^{era} edición.
- Clifford, H.** 1987. Spikelet and floral morphology. En: T. Soderstrom, K. Hilu, C. Campbell & M. Barkworth (eds.), *Grass systematics and evolution*: 21-30. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.
- Cocucci, A. E.** 1980. Precisiones sobre la terminología sexológica aplicada a angiospermas. *Bol. Soc. Argent. Bot.* **19**: 75-81.
- Cocucci, A. E. & A. M. Anton.** 1988. The grass flower: Suggestions on its origin and evolution. *Flora* **181**: 353-362.
- Connor, H.** 1979. Breeding systems in the grasses. *New Zealand J. Bot.* **17**: 547-574.
- Connor, H.** 1981. Evolution of reproductive systems in the Gramineae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **68**: 48-74.
- Connor, H.** 1987. Reproductive biology in the grasses. En: T. Soderstrom, K. Hilu, C. Campbell & M. Barkworth (eds.), *Grass systematics and evolution*: 117-132. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.
- Crins, W.** 1991. The genera of Paniceae (Gramineae: Panicoideae) in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor., suppl. ser. 1*: 171-312.
- Crisci, J.** 1994. La especie: realidad y conceptos. En: J. Llorente Bousquets & I. Luna (compiladores), *Taxonomía biológica*: 53-64. Universidad Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica, México D. F.
- Davidse, G.** 1978. A systematic study of the genus *Lasiacis* (Gramineae: Paniceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* **65**: 1133-1254.
- Davidse, G.** 2004. *Axonopus* P. Beauv. Fl. Venezuelan Guayana **8**: 45-62.
- Dedecca, D. M.** 1956. As espécies brasileiras do gênero *Axonopus* (Gramineae). *Bragantia* **15**: 251-296.
- do Carmo Bastos, M.** 1991. A flora rupestre da serra de Carajás (Gramineae). II. Gênero *Axonopus* P. Beauv. *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi, sér. Bot.* **7**: 473-483.
- Döll, J. C.** 1877. Gramineae I. Paniceae. *Fl. Bras.* **2**: 33-342.
- Ellis, R.** 1979. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. II. The epidermis as seen in surface view. *Bothalia* **12**: 641-671.
- Erra, G.** 2010. Asignación sistemática y paleocomunidades inferidas a partir del estudio fitolítico de sedimentos cuaternarios de Entre Ríos, Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* **45**: 309-319.
- Filgueiras, T. S.** 1995. *Flora dos estados de Goiás e Tocantins*, vol. **17**: Gramineae (Poaceae). Coleção Rizzo, Goiânia.
- Filgueiras, T. S.** 2010. *Axonopus*. En: R. Campostrini Forzza & P. Leitman (coordinadoras), *Catálogo de Plantas e Fungos do Brasil* **2**: 1470-1472. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Filgueiras, T. S., G. Davidse & F. Zuloaga.** 1993. *Ophiochloa*, a new endemic serpentine grass genus (Poaceae: Paniceae) from the Brazilian Cerrado vegetation. *Novon* **3**: 360-366.
- Flüggé, J.** 1810. *Graminum monographiae. Pars I.* Paspalus. Reimaria. Impensis F. Perthes et J. H. Besser, Hamburgo.
- García Barriga, H.** 1992. *Flora medicinal de Colombia. Botánica médica*. Tomo primero. Tercer Mundo Editores, Bogotá D. C., 2^a edición.
- García Santos, C. A.** 2007. *Revisão de Axonopus serie Suffulti G. A. Black (Poaceae: Paniceae) para o Brasil*. Tesis de Doctorado, Departamento de Botânica, Instituto de Biociências, Universidad de São Paulo, São Paulo.
- Garofalo, B. M.** 1988. *Systematics of the genus Axonopus section Cabrera (Gramineae: Paniceae)*. Thesis Master of Science, Iowa State University, Ames (inédita).
- Giraldo-Cañas, D.** 2000a. Estudios sobre la variación estructural de las sinflorescencias del género *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae): tipología y tendencias evolutivas. *Darwiniana* **38**: 209-218.
- Giraldo-Cañas, D.** 2000b. Una nueva sección del género *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.* **24** (91): 183-191.

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

- Johnston, I. M.** 1941. *Preparación de ejemplares botánicos para herbario*. Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán.
- Judziwicz, E. J.** 1990. Family 187. Poaceae (Gramineae). A. Gorts-van Rijn (ed.), *Flora of the Guianas, Series A, Phanerogams* **8**: 1-727. Koeltz Scientific Books, Königstein.
- Kellogg, E. A. & C. Campbell.** 1987. Phylogenetic analyses of the Gramineae. En: T. Soderstrom, K. Hilu, C. Campbell & M. Barkworth (eds.), *Grass systematics and evolution*: 310-322. Smithsonian Institution Press, Washington D. C.
- Kunth, C.** 1829. Révision des Graminées. En: F. Humboldt & A. Bonpland (eds.), *Voyage aux régions équinoxiales du Nouveau Continent, fait en 1799-1804, partie 6, Botanique, sección 6*. Librairie-Gide, Paris.
- López, A. & O. Morrone.** 2012. Phylogenetic studies in *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae) and related genera: Morphology and molecular (nuclear and plastid) combined analyses. *Syst. Bot.* **37**: 671-676.
- Lot, A. & F. Chiang** (compiladores). 1986. *Manual de herbario. Administración y manejo de colecciones, técnicas de recolección y preparación de ejemplares botánicos*. Consejo Nacional de la Flora de México, México D. F.
- Lucas, Z.** 1942. *Géneros de las gramíneas venezolanas*. Boletín Técnico No. 4, Ministerio de Agricultura y Cría, Tipografía Garrido, Caracas.
- Lucas de Febres, Z.** 1963. *Las gramíneas del Distrito Federal*. Instituto Botánico, Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas.
- Machado de Campos, S. & M. Salgado Labouriau.** 1962. Pollen grains of plants of the "Cerrado". III. Grasses. *Ann. Acad. Brasileira Ci.* **34**: 101-110.
- Madella, M., A. Alexandre & T. Ball.** 2005. International code for phytolith nomenclature 1.0. *Annals of Botany* **96**: 253-260.
- Martínez-Laborde, J. B., F. Chiang & R. Kiesling.** 2002. Presentación a la edición en español. Págs. ix-xiv. En: R. Kiesling (ed.), *Código Internacional de Nomenclatura Botánica (Código de Saint Louis)*. Edición en español, Instituto de Botánica Darwinion-Missouri Botanical Garden, Buenos Aires.
- Mayo, S. J., R. Allkin, W. Baker, V. Blagoderov, I. Brake, B. Clark, R. Govaerts, C. Godfray, A. Haigh, R. Hand, K. Harman, M. Jackson, N. Kilian, D. W. Kirkup, I. Kitching, S. Knapp, G. P. Lewis, P. Malcolm, E. von Raab-Straube, D. M. Roberts, M. Scoble, D. A. Simpson, C. Smith, V. Smith, S. Villalba, L. Walley & P. Wilkin.** 2008. Alpha E-Taxonomy: Responses from the systematics community to the biodiversity crisis. *Kew Bull.* **63**: 1-16.
- McClure, F. & T. Soderstrom.** 1972. The agrostological term Anthecium. *Taxon* **21**: 153-154.
- McNeely, J. A., K. R. Miller, W. V. Reid, R. A. Mittermeier & T. B. Werner.** 1990. *Conserving the world's biological diversity*. IUCN-WWF, Gland.
- Mez, C.** 1917a. Generis *Paspali* species novae. XIII. *Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* **15**: 60-76.
- Mez, C.** 1917b. Generis *Paspali* species novae. VIII. *Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* **15**: 27-32.
- Mez, C.** 1921. Neue gramineen. *Bot. Jahrb. Syst.* **56** (Beibl. 125): 1-12.
- Morrone, O., L. Aagese, M. A. Scataglini, D. L. Salaricato, S. S. Denham, M. A. Chemisquy, S. M. Sede, L. M. Giussani, E. A. Kellogg & F. O. Zuloaga.** 2012. Phylogeny of the Paniceae (Poaceae: Panicoideae): Integrating plastid DNA sequences and morphology into a new classification. *Cladistics* **28**: 333-356.
- Morrone, O., T. Filgueiras, F. O. Zuloaga & J. Dubcovsky.** 1993. Revision of *Anthaenantiopsis* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Syst. Bot.* **18**: 434-453.
- Morrone, O., M. A. Scataglini & F. O. Zuloaga.** 2007. *Cyphonanthus*, a new genus segregated from *Panicum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) based on morphological, anatomical and molecular data. *Taxon* **56**: 521-532.
- Morrone, O., A. S. Vega & F. O. Zuloaga.** 1996. Revisión de las especies del género *Paspalum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae), grupo *Dissecta* (s. str.). *Candollea* **51**: 103-138.
- Morrone, O. & F. O. Zuloaga.** 1989. Sobre la posición sistemática de *Brachiaria glabrinodis* (Poaceae: Paniceae). *Darwiniana* **29**: 261-268.
- Morrone, O. & F. O. Zuloaga.** 1991. Estudios morfológicos en el subgénero *Dichantherium* de *Panicum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae), con especial referencia a *Panicum sabulorum*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **78**: 915-927.
- Nash, G. V.** 1912. Poales. Poaceae (pars). *N. Amer. Fl.* **17**: 99-196.
- Nees ab Esenbeck, C. G.** 1829. *Agrostologia brasiliensis*. En: C. F. P. Martius (ed.), *Fl. Bras. Enum. Pl.* **2** (1): 1-608.
- Nicora, E. G. & Z. E. Rúgolo de Agrasar.** 1987. *Los géneros de gramíneas de América austral*. Ed. Hemisferio Sur, Buenos Aires.
- Nicora, E. G. & Z. E. Rúgolo de Agrasar.** 1998. Tipos de Gramineae conservados en el herbario Gaspar Xuárez, Buenos Aires (BAA) procedentes de Berlín (B). *Darwiniana* **36**: 163-199.
- Palacios, R.** 1968. Variaciones en la estructura de las espiguillas en algunas especies argentinas de *Panicum*. *Bol. Soc. Argent. Bot.* **12**: 38-43.
- Palmer, M. W., G. L. Wade & P. Neal.** 1995. Standards for the writing of floras. *BioScience* **45**: 339-345.
- Pérez-Arbeláez, E.** 1996. *Plantas útiles de Colombia*. 5ª ed., Fondo FEN Colombia, Bogotá D. C.
- Peterson, P. M. & D. Giraldo-Cañas.** 2011. Las especies de *Muhlenbergia* (Poaceae: Chloridoideae) de Argentina. *Caldasia* **33**: 21-54.

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

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