

# Anatomía foliar de *Sacciolepis* Nash (Poaceae)

Autor(en): **Gennaro, Diego de / Pozner, Raúl / Morrone, Osvaldo**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany**

Band (Jahr): **65 (2010)**

Heft 2

PDF erstellt am: **21.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-879147>

## **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

## **Haftungsausschluss**

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

# Anatomía foliar de *Sacciolepis* Nash (Poaceae)

Diego De Gennaro, Raúl Pozner & Osvaldo Morrone

## Abstract

DE GENNARO, D., R. POZNER & O. MORRONE (2010). Foliar anatomy of *Sacciolepis* Nash (Poaceae). *Candollea* 65: 197-210. In Spanish, English and French abstracts.

Leaf anatomy study of the genus *Sacciolepis* Nash (*Poaceae*, *Panicoideae*, *Paniceae*) is presented and discussed. It is based on the analysis of epidermis in paradermal view and blade sections of 18 species of this genus. It is concluded that the leaf anatomy does not support previous proposals of subdivisions of *Sacciolepis*, nor correlates with the geographical distribution of species, and it has a very limited predictive value of the environment where these species grow. An identification key, for the species of the genus *Sacciolepis* based on the leaf anatomy, is provided.

## Key-words

POACEAE – *Sacciolepis* – Leaf anatomy – Taxonomy – Geographical distribution

## Résumé

DE GENNARO, D., R. POZNER & O. MORRONE (2010). Anatomie foliaire de *Sacciolepis* Nash (Poaceae). *Candollea* 65: 197-210. En espagnol, résumés anglais et français.

L'étude anatomique foliaire du genre *Sacciolepis* Nash (*Poaceae*, *Panicoideae*, *Paniceae*) est présentée et discutée. Elle est basée sur l'analyse de l'épiderme et du paraderme sur des sections transversales chez 18 espèces de ce genre. Il en est conclu que l'anatomie foliaire ne soutient nullement les propositions antérieures de subdivision de *Sacciolepis*, et ne peut servir à une corrélation de la distribution géographique de ses espèces. Elle n'a qu'une valeur limitée de prédiction taxonomique relativement à l'environnement où ces espèces vivent. Un clé d'identification des espèces du genre *Sacciolepis* est fournie, basée sur l'anatomie foliaire.

Direcciones de los autores: Instituto de Botánica Darwinion, Labardén 200, C. C. 22, B1642HYD San Isidro, Buenos Aires, Argentina.  
Email (DDG): [ddegennaro@darwin.edu.ar](mailto:ddegennaro@darwin.edu.ar)

Propuesto el 4 diciembre 2008. Aceptado el 24 agosto 2010.

Editado por P. Bungener

## Introduction

*Sacciolepis* Nash es un género de la tribu *Paniceae* que comprende 23 especies que habitan en regiones tropicales y subtropicales de Asia, África, Oceanía y América. Sus especies se distribuyen en ambientes húmedos (orillas de ríos, pantanos, campos de inundación), raramente secos, ocupando un rango amplio de altitud que se extiende hasta los 1700 m.

*Sacciolepis* se distingue de otros géneros de *Paniceae* principalmente por tener inflorescencias tipo panícula contraída, espiguillas con gluma superior y lemma inferior gibosas, y un número básico de cromosomas ( $x = 9$ ). El género ha sido dividido en tres secciones: *Sacciolepis*, *Ramifusae* Stapf y *Rampholepis* Stapf (STAPF, 1920; PILGER, 1940). *Rampholepis* se caracteriza por tener las panículas abiertas, debido a sus ramificaciones primarias libres, mientras que *Sacciolepis* y *Ramifusae* poseen panículas que permanecen contraídas a la madurez, distinguiéndose *Ramifusae* por tener las ramas primarias fusionadas al eje principal de la inflorescencia.

Los estudios sistemáticos realizados en este género incluyen revisiones parciales o tratamientos florísticos regionales (CHASE, 1908; STAPF, 1920; HITCHCOCK, 1951; SIMON, 1972; CLAYTON & RENVOIZE, 1982; CLAYTON, 1989; WEBSTER, 1987; JUDZIEWICZ, 1990a, 1990b; POHL, 1994; WIPFF, 2003). Hasta el presente no existe un análisis filogenético de *Sacciolepis* que abarque su diversidad morfológica y establezca las relaciones interespecíficas. El único estudio filogenético basado en datos morfológicos es a nivel genérico (ZULOAGA & al., 2000) y los estudios moleculares actuales sólo han incluido una especie, *S. indica* (DUVALL & al., 2001; GIUSANI & al., 2001; ALISCIONI & al., 2003). Una de las mayores dificultades para avanzar en el estudio de la sistemática y la filogenia de este género es el impedimento para conseguir las muestras adecuadas. De hecho, el material de herbario es, en general, escaso. Por estas razones, cualquier enfoque de la sistemática y filogenia de *Sacciolepis* depende, por el momento, del análisis de caracteres morfológicos. Entre éstos, los caracteres anatómicos han sido escasamente estudiados, a pesar de su relevancia en la sistemática de las *Poaceae* en general. Sólo se cuenta con dos descripciones genéricas de la anatomía foliar y caulinar basadas en unas pocas especies (METCALFE, 1960; WATSON & DALLWITZ, 1980, 1992). Además de la carencia de información anatómica, nos preguntamos si existirá alguna variación estructural (especialmente histofoliar) que pueda relacionarse con el ambiente, con las áreas de su distribución geográfica o con las secciones previamente establecidas sobre la base de la morfología de las inflorescencias; o bien si la anatomía histofoliar permite distinguir grupos que puedan ser contrastados con posteriores análisis filogenéticos.

Con el propósito de responder estas preguntas, se analizaron las características histofoliales de 18 especies de *Sacciolepis* por medio de cortes transversales de las hojas y observaciones en vista paradermal de la epidermis foliar, tanto con microscopía óptica como con microscopía electrónica de barrido.

## Materiales y métodos

La identificación de las especies se realizó mediante el empleo de claves taxonómicas y análisis del material tipo. Los estudios anatómicos se realizaron sobre la base de materiales depositados en los siguientes herbarios: K, MO y US. Se estudiaron 18 especies de *Sacciolepis* (con excepción de *S. arenaria* Mimeur, *S. clatrata* Mimeur, *S. fenestrata* Bor, *S. tenuissima* C. E. Hubb. y *S. viguieri* A. Camus debido a la falta de material disponible para su análisis). Una lista completa de los especímenes estudiados se incluye aquí (apéndice 1).

Para el estudio anatómico se utilizó la penúltima hoja de la innovación fértil, realizándose cortes transversales y raspado de la epidermis en el tercio medio de la lámina. El material proveniente de ejemplares herborizados fue previamente hidratado con detergente no iónico diluido, a 20°C durante 5 min. Para la realización de los cortes transversales el material fue tratado con ácido fluorhídrico diluido al 5% durante 24 h. Los cortes se realizaron a mano alzada. Para la obtención de las epidermis se siguió el método propuesto por METCALFE (1960). Los cortes transversales y las epidermis fueron teñidos con safranina de acuerdo con JOHANSEN (1940) y montadas en gelatina-glicerina (RUZIN, 1999).

Para las descripciones anatómicas se adoptó la terminología propuesta por ELLIS (1976, 1979). Para el análisis del tamaño y densidad de estomas y densidad de apéndices foliares se tomaron medidas en la epidermis en vista paradermal adaxial y abaxial sobre la base de 4 cuadrantes de 200 µm de lado (40 µm<sup>2</sup>). Por cuadrante se tomaron las medidas del tamaño (ancho y largo) de 2 estomas seleccionados al azar, se contabilizó su cantidad. Para las medidas del tamaño estomático y la cantidad de estomas, se calculó el promedio para cada uno de estos parámetros dentro de los cuadrantes. El valor final de estos parámetros en cada epidermis analizada resultó de realizar el promedio de los valores promediados en cada cuadrante.

Las observaciones fueron realizadas con un microscopio Wild M20 y una lupa Wild M5-26799. Las fotografías fueron obtenidas mediante una cámara digital Nikon y un equipo de captura digital integrado por una cámara digital Nikon DS-U2 y el programa de tratamiento de imágenes NIS – Elements, F-package 2.30. Posteriormente fueron editadas con los programas de diseño gráfico Corel Draw 12 y Corel Photo Paint 12.



Además se realizaron observaciones complementarias de la cara adaxial y abaxial de las láminas en vista paradermal mediante microscopía electrónica de barrido (MEB), en un equipo PHILIPS XL30 TMP New Look, perteneciente al Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia» (MACN). Las observaciones con MEB se realizaron sobre material de herbario rehidratado con agua y humectante fotográfico, deshidratado con etanol y acetona, y secado por punto crítico.

## Resultados

### 1. Corte transversal (fig. 1)

*Lámina* abierta, plana, en ángulo de 180°, de semiláminas simétricas con márgenes simples, cóncavos o involutos. Excepcionalmente en forma de V, abierta y con diversos tipos de margen: recto (*S. myosuroides* y *S. vilvoides*), cóncavo (*S. ciliocincta* y *S. otachyrioides*) o involuto (*S. myuros*); también lámina curvado-convexa con márgenes simples (*S. indica*). También en forma de U, con semiláminas simétricas en ángulo cercano a los 90° (*S. myosuroides*).

*Surcos* adaxiales abiertos, poco profundos y ubicados entre los haces vasculares. Excepcionalmente profundos (½ del espe-

sor del transcorte) y estrechos (*S. angustissima*, *S. chevalieri*, *S. cymbiandra* y *S. typhura*) (fig. 1B) o casi ausentes, indistinguibles (*S. curvata* y *S. indica*).

*Costillas* adaxiales bajas, de ápice redondeado o chato y distribuidas sobre los haces vasculares ubicándose las más altas sobre los haces vasculares primarios. Excepcionalmente altas (*S. angustissima*, *S. chevalieri*, *S. cymbiandra* y *S. typhura*) o casi ausentes, indistinguibles (*S. curvata* y *S. indica*).

*Nervio medio* indistinguible o poco notable, poco desarrollo o ausencia de quilla o también distinguible y con quilla desarrollada con forma redondeada o de triángulo invertido (fig. 1A).

*Haces vasculares primarios* con cavidad protoxilemática y grandes vasos metaxilemáticos de contorno circular con paredes levemente engrosadas, de contorno circular o elíptico, verticalmente elongados, en número de 3, 5, 7, 9 o 10 en transcorte; rodeados por dos vainas, una interna, mestomática, y la externa parenquimática. *Vaina parenquimática* de contorno circular o elíptico (vertical u horizontalmente alargada), constituida por aprox. 8-17 células parenquimáticas grandes, incoloras, con ausencia de cloroplastos, de paredes radiales rectas

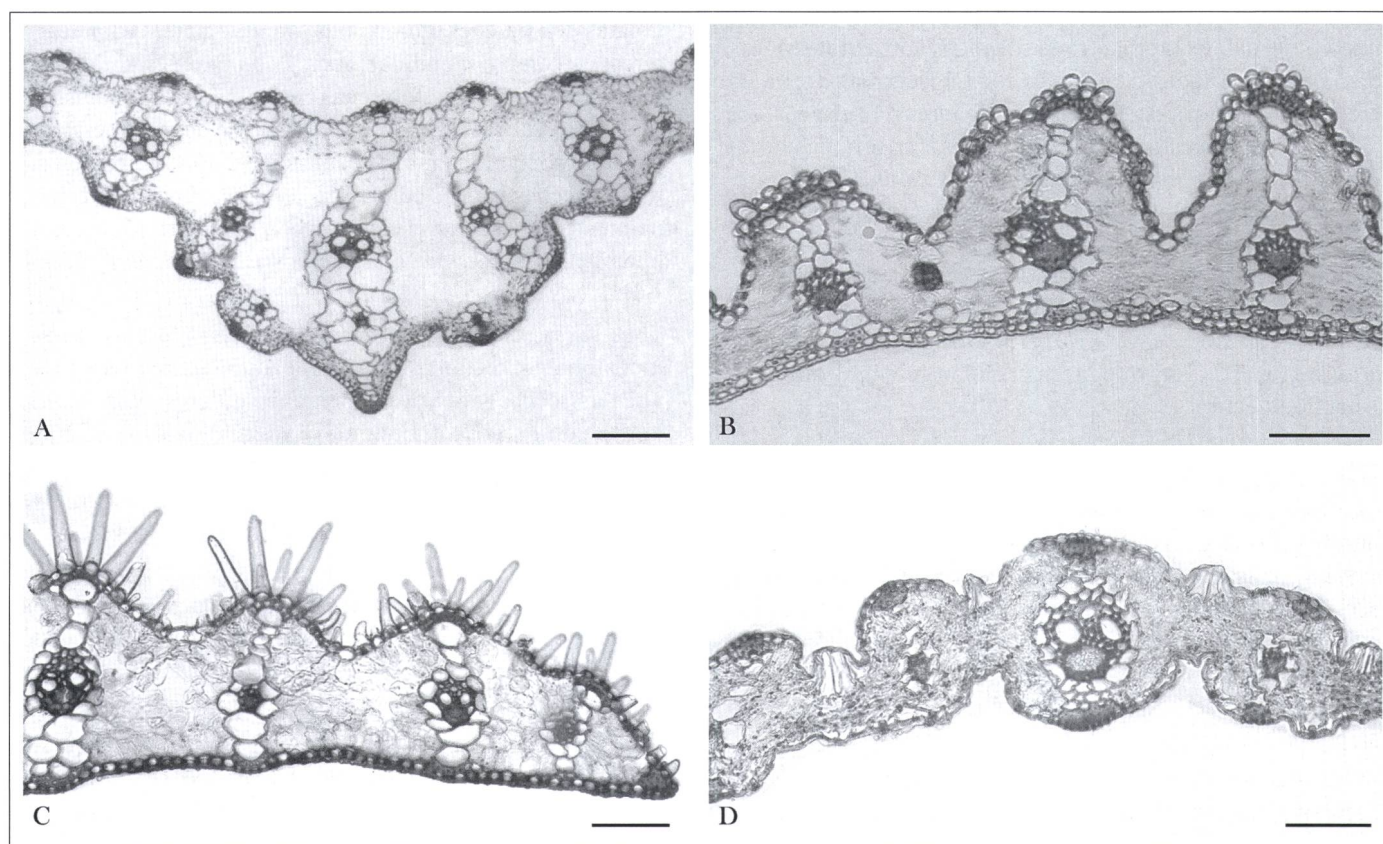


Fig. 1. – Cortes transversales. A. *Sacciolepis vilvoides* (Hook 1157A); B. *S. chevalieri* (Laegaard 16223); C. *S. ciliocincta* (Adams 15121); D. *S. striata* (Kearney 1618). [Barra: A = 200 µm; B, C y D = 100 µm]



y tangenciales externas e internas redondeadas, en general sin engrosamientos en las paredes aunque excepcionalmente se pueden hallar engrosadas (*S. transbarbata*), continua, con extensiones adaxiales uni-, bi- o triseriadas de 1 a 5 células y abaxiales uni-, bi-, tri- o tetraseriadas de 1 a 3 células. *Vaina mestomática* continua, con células de menor tamaño que las células de la vaina parenquimática y de engrosamiento diferencial según el tejido de conducción que circunda: solamente engrosadas las células que rodean al metaxilema (*S. curvata* y *S. myosuroides*), solamente células que rodean al floema (*S. ciliocincta* y *S. striata*) (fig. 1D) o todas las células de la vaina engrosadas en forma homogénea en el resto de las especies.

*Haces vasculares secundarios* con xilema y floema distinguibles, de contorno angular (hexa-heptagonal) excepcionalmente circular (*S. africana*), en número de 5, 6, 8-17, 22, 23, 27, 30, 34, 36 y 60 en total, rodeados por dos vainas, una interna, parenquimática, y la otra externa, mestomática. *Vaina parenquimática* continua, de contorno angular (hexa-heptagonal) en la mayoría de los casos observándose también circulares y elípticos (vertical y horizontalmente alargados), constituida por aproximadamente 5-11 células parenquimáticas grandes, incoloras, con ausencia de cloroplastos especializados, de paredes radiales rectas y tangenciales externas e internas redondeadas, con extensiones adaxiales uniseriadas de 1 a 5 células, biseriadas de 1 a 4 células o triseriadas de 1 célula y abaxiales uniseriadas de 1 a 2 células, biseriadas de 1 a 2 células y triseriadas de 1 célula. *Vaina mestomática* continua, con células de menor tamaño que las células de la vaina parenquimática y de engrosamiento diferencial según el tejido de conducción que circunda: solamente engrosadas las células que rodean al metaxilema (*S. curvata* y *S. myosuroides*) solamente células que rodean al floema (*S. striata*, *S. ciliocincta* y *S. seslerioides*) (fig. 1C, 1D) o todas las células de engrosadas en forma homogénea.

*Esclerenquima* distribuido en cordones subepidérmicos diminutos, pequeños o desarrollados que se ubican por encima y por debajo de los haces vasculares, mientras en la zona marginal se distribuye en forma de capuchón. En general entra en contacto con las extensiones de la vaina parenquimática de los haces vasculares aunque puede interrumpir la vaina parenquimática y entrar en contacto con la vaina mestomática (*S. transbarbata*). Excepcionalmente, se distribuye en forma dispersa sin entrar en contacto con ninguna extensión celular de la vaina parenquimática.

*Mesofilo* irregularmente birradiado alrededor de los haces vasculares, y de tipo empalizada de distribución subepidérmica entre los haces vasculares, irregular a difuso. Cavidades aeríferas presentes, que se pueden distribuir alrededor al haz central o entre los haces vasculares (fig. 1A).

*Epidermis adaxial* con células buliformes ubicadas en la región central de los surcos, con paredes sin engrosamientos, con o sin papilas, en general reunidas en 2 tipos: con forma de abanico, ubicadas en el mismo nivel o por encima (excepcionalmente) de las células epidérmicas circundantes (*S. striata*) ocupando la cuarta parte del ancho del transcorte; o en grupos extensos ubicados al mismo nivel de las células epidérmicas circundantes. También se observó la presencia de ambos tipos de grupos en una misma especie (*S. striata*). Células epidérmicas de menor tamaño que las células buliformes, sin engrosamientos, con o sin papilas.

*Epidermis abaxial* constituida por células epidérmicas, con engrosamientos en diferentes paredes: exclusivamente en la pared tangencial externa o tanto la pared tangencial externa y las paredes radiales (engrosamiento en U), papilas ausentes o presentes en (*S. africana*).

## 2. Epidermis en vista paradermal.

### *Cara adaxial* (fig. 2A, 2C, 2E, 3)

*Zonas costales e intercostales* distinguibles, excepcionalmente poco distinguibles (*S. africana* y *S. interrupta*).

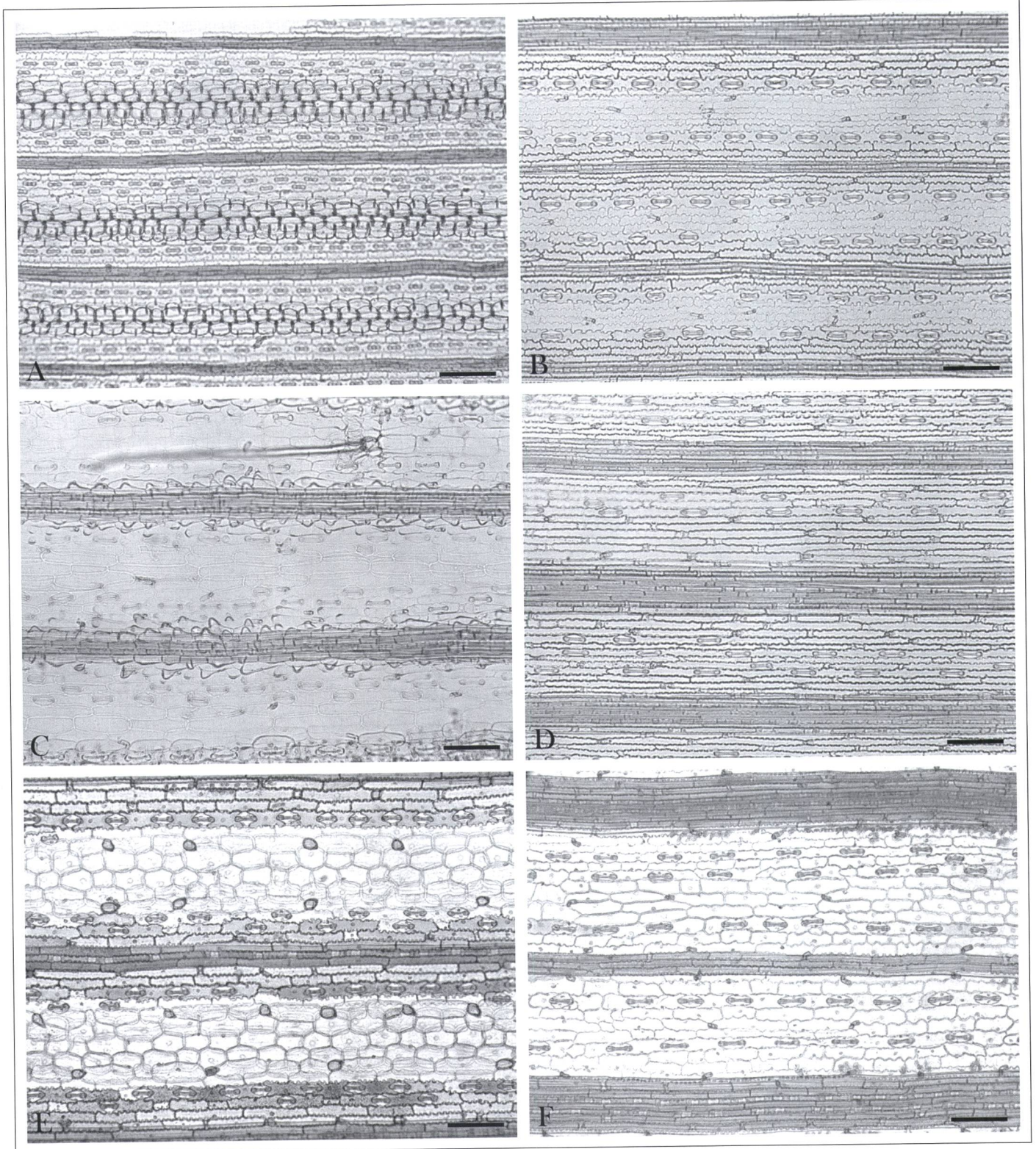
*Células largas intercostales* de variadas formas: rectangulares con paredes anticlinales longitudinales redondeadas o rectas, con o sin ondulaciones y con paredes anticlinales transversales rectas u oblicuas; también hexagonales o de formas irregulares de un largo equivalente de tres a seis veces el ancho. Generalmente las células de la zona pericostal son más estrechas que las células de la región central. Excepcionalmente se observaron especies con una morfología celular homogénea en toda la zona intercostal (*S. africana* y *S. interrupta*).

*Células cortas intercostales* de diversas formas: equidimensionales, rectangulares, trapezoidales, redondeadas y altas-estrechas y ocasionalmente irregulares (*S. africana*). Todas con paredes anticlinales longitudinales paralelas o arqueadas, con o sin ondulaciones y sin engrosamientos. En general numerosas o pueden ser poco numerosas o estar ausentes (*S. ciliocincta*, *S. indica* y *S. vilvooides*).

*Células largas costales* en general presentan la misma morfología que las células largas intercostales pero son más estrechas que estas, con paredes anticlinales longitudinales paralelas con o sin ondulaciones y paredes anticlinales transversales rectas, oblicuas o superpuestas y sin engrosamientos.

*Células cortas costales* de diversas morfologías: equidimensionales, rectangulares, trapezoidales e irregulares, también vertical y horizontalmente elongadas (tipo silla de montar, estrecho y nodular), con paredes anticlinales longitudinales lisas o con ondulaciones y sin engrosamientos, de frecuencia variable o ausentes (*S. chevalieri* y *S. seslerioides*).

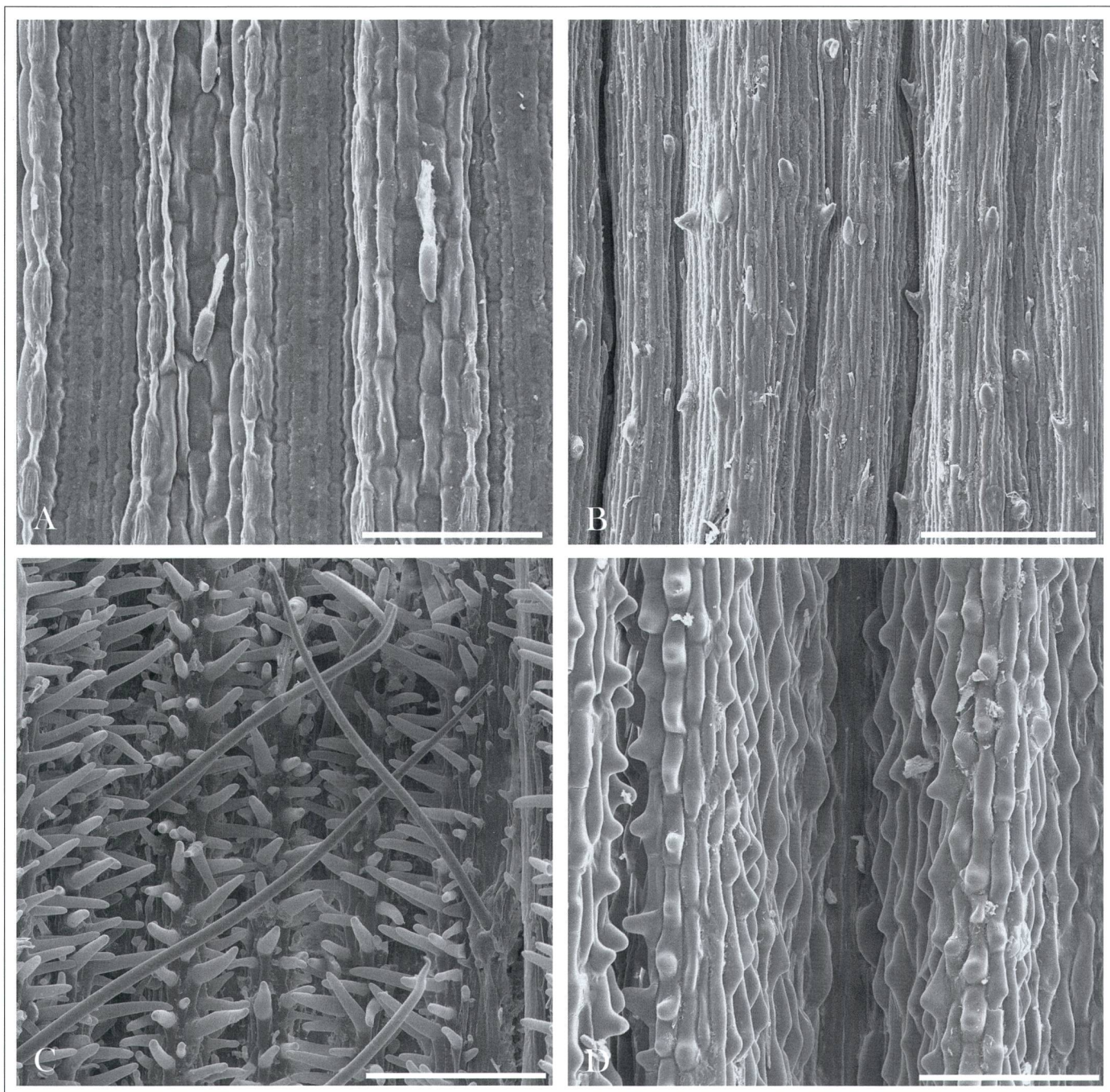




**Fig. 2.** – Epidermis vista paradermal. Epidermis adaxial. **A.** *Sacciolepis curvata* (Gerau 6161); **B.** *S. indica* (Pohl & Davidse 11192); **C.** *S. myuros* (Smith 2402); **D.** *S. otachyrioides* (Cuatrecasas 7880); **E.** *S. rigens* (Innes 32197). Epidermis abaxial; **F.** *S. rigens* (Innes 32197).

[Barra = 100 µm]





**Fig. 3.** – Epidermis adaxial vista paradermal (MEB). **A.** *Sacciolepis curvata* (Gerau 6161); **B.** *S. chevalieri* (Laegaard 16223); **C.** *S. ciliocincta* (Adams 15121); **D.** *S. typhura* (Crook 1059).

[Barra: A y D = 100  $\mu$ m; B = 200  $\mu$ m; C = 250  $\mu$ m]



*Aparatos estomáticos* con células subsidiarias mayormente en forma de domo bajo y en menor número de forma triangular (*S. striata*, *S. chevalieri* y *S. indica*), ocasionalmente se observaron ejemplares con ambos tipos celulares (*S. curvata* y *S. typhura*), distribuidas en uno o dos pares de hileras cercanas a la zona costal, alternando con células interestomáticas dos a tres veces más largas que anchas, con paredes anticlinales longitudinales paralelas, con o sin ondulaciones y paredes anticlinales transversales cóncavas, rectas u oblicuas y sin engrosamientos.

*Papilas* ausentes o presentes, cuando presentes distribuidas en las zonas costales, una por célula y de diversas formas: arqueadas, globosas o digitiformes (fig. 2C, 3C, 3D), excepcionalmente pueden distribuirse en las zonas intercostales (*S. africana*, *S. ciliocincta*, *S. interrupta* y *S. typhura*).

*Aguijones y ganchos* ausentes o presentes, cuando presentes distribuidos en las zonas costales, intercostales y marginales, de base pequeña, mediana o grande, con forma rectangular u oval y púas pequeñas o desarrolladas; también presentan asperitas, cuerpos silíceos ovales desprovistos de púas de distribución perimarginal (fig. 2E, 3B).

*Micropelos* bicelulares, de 45-60 µm de largo, excepcionalmente pequeños de 30-35 µm de largo (*S. rigens*) o mayores de 78-105 µm de largo (*S. transbarbata*), distribuidos en las zonas costales o intercostales (fig. 3A) o en ambas, con célula basal engrosada, de menor, igual o mayor largo que la célula distal, de emergencia recta y base cupuliforme, esta última sin engrosamientos y de ápice puntiagudo.

*Macropelos* de 383-840 µm de largo, ocasionalmente pequeños de 105-305 µm largo (*S. typhura*) o mayores de 866-2310 µm de largo (*S. myuros* y *S. transbarbata*) (fig. 2C), unicelulares, rígidos o flexibles, rodeados de células diferenciadas en cojín, distribuidos en las zonas intercostales.

*Cuerpos silíceos* distribuidos en las zonas costales, de formas variables: comúnmente halterios y nodulares (vertical y horizontalmente elongados), como también altos y estrechos, equidimensionales y rectangulares (horizontalmente elongado) (fig. 2C, 2E).

*Células suberosas* distribuidas en las zonas costales, cuadradas o rectangulares (vertical u horizontalmente elongadas), relativamente numerosas, solitarias o en pares con células silíceas.

#### **Cara abaxial (fig. 2B, 2D, 2F)**

De características semejantes a la cara adaxial pero con diferencias en los tipos celulares.

*Zonas costales e intercostales* distinguibles, en ocasiones poco distinguibles (*S. africana*, *S. interrupta* y *S. typhura*).

*Células largas intercostales* semejantes a las presentes en la cara adaxial pero más alargadas, rectangulares, con paredes anticlinales longitudinales paralelas con ondulaciones y paredes

transversales rectas, redondeadas, oblicuas o superpuestas, sin engrosamientos, homogéneamente distribuidas a levemente más estrechas en áreas linderas a la zona costal (fig. 2B, 2D, 2F).

*Células cortas intercostales* semejantes las presentes en la cara adaxial, numerosas, ocasionalmente poco frecuentes (*S. indica*, *S. typhura* y *S. vilvoides*) (fig. 2B), de formas variadas: altas-estrechas, trapezoidales, cuadradas y rectangulares (horizontalmente elongadas), con paredes anticlinales longitudinales paralelas o redondeadas, con o sin ondulaciones y paredes anticlinales transversales rectas, oblicuas, sin engrosamientos, solitarias o en pares (fig. 2D).

*Células largas costales y células cortas costales* de idénticas características a las células de la epidermis adaxial.

*Aparatos estomáticos* de idénticas características a los presentes en la cara adaxial.

*Papilas* ausentes, ocasionalmente presentes en *S. africana* y *S. interrupta*, en número de una por célula, de posición distal, arqueada y distribuidas en las zonas costales e intercostales.

*Aguijones y ganchos* generalmente ausentes, ocasionalmente presentes en *S. chevalieri*, *S. transbarbata* y *S. typhura*, de idénticas características a los presentes en la cara adaxial, distribuidos en las zonas costales e intercostales.

*Micropelos* de idénticas características a los presentes en la cara adaxial, distribuidos en las zonas intercostales e intercostales.

*Macropelos* generalmente ausentes, ocasionalmente presentes en *S. catumbensis*, *S. ciliocincta*, *S. myuros*, *S. seslerioides*, *S. transbarbata* y *S. typhura*, semejantes a los presentes en la cara adaxial.

*Cuerpos silíceos* numerosos, de idéntica morfología a los adaxiales, distribuidos exclusivamente en la zona costal, solitarios o en pares con células suberosas formando pares sílico-suberosos.

*Células suberosas* de idéntica morfología y distribución que las presentes en la cara adaxial.

En las tablas 1 y 2 se presentan en forma resumida los caracteres anatómicos de las especies analizadas y su relación con el ambiente donde crecen.

## **Discusión**

### *Caracterización anatómica*

El análisis de la anatomía foliar del género permite concluir que las especies de *Sacciolepis* son non-Kranz, C<sub>3</sub>, caracterizadas por presentar los haces vasculares rodeados por dos vainas, la vaina externa parenquimática y la interna mestomática, ambas sin cloroplastos especializados; el mesofilo es irregularmente radiado, difuso, con 7 ó más células clorénquimáticas entre haces vasculares consecutivos (BROWN, 1958, 1977; CAROLIN & al., 1973; HATTERSLEY & WATSON, 1976). Estas



**Tabla 1.** – Resumen de los caracteres anatómicos foliares más representativos de las especies de *Sacciolepis* Nash.

Especie / Carácter	Células buliformes	Cutículas	Surcos adaxiales	Cámaras aéreas	Hábitat
<i>S. africana</i>	Ausentes	ambas gruesas	Bajos	Presentes	Cuerpo temporario de agua
<i>S. angustissima</i>	Ausentes	ambas gruesas	Profundos	-	Campo natural
<i>S. catumbensis</i>	Abanico	Ad-F/Ab-G	Bajos	-	Dique-presa
<i>S. chevalieri</i>	Ausentes	ambas gruesas	Profundos	-	Pradera seca/orilla de riacho
<i>S. ciliocincta</i>	Poco difer.	Ad-F/Ab-G	Bajos	Presentes	Aguas poc. prof. suelo arcilloso
<i>S. curvata</i>	Abanico	Ad-F/Ab-G	Ausentes	-	Orilla de ruta
<i>S. cymbiandra</i>	Poco difer.	Ad-F/Ab-G	Bajos	Presentes	Orilla de riacho
<i>S. indica</i>	Abanico	Ad-F/Ab-G	Ausentes	-	Banco arenoso/orilla de dique
<i>S. interrupta</i>	Ausentes	ambas gruesas	Bajos	-	Pantano/orilla de lago
<i>S. myosuroides</i>	Poco difer.	Ad-F-pap/Ab-G	Ausentes	-	Suelo arenoso
<i>S. myuros</i>	Poco difer.	Ad-F/Ab-G	Bajos	Presentes	Aguas poco profundas/pantanos
<i>S. otachyrioides</i>	Ausentes	Ad-F/Ab-G	Bajos	-	Monte/suelo arenoso de savana
<i>S. rigens</i>	Falta información	Falta información	Bajos	-	Orilla de pantano
<i>S. seslerioides</i>	Abanico	Ad-F/Ab-G	Ausentes	-	Campos de algodón
<i>S. striata</i>	Abanico	ambas gruesas	Bajos	-	Pantano/llanura
<i>S. transbarbata</i>	Abanico	Ad-F/Ab-G	Bajos	-	Bosque/pastizal
<i>S. typhura</i>	Ausentes	Ad-F-pap/Ab-G	Profundos	-	Pastizales/suelos húmedos
<i>S. vilvoides</i>	Abanico	Ad-F/Ab-G	Bajos	Presentes	Pantanos/orilla de río

[Abreviaturas: **Ad** = adaxial; **Ab** = abaxial; **F** = fina; **G** = gruesa; **pap** = papilosa; **difer.** = diferenciada].

**Tabla 2.** – Principales caracteres relacionados con el ambiente.

Especie / Caracteres	Nº haces semilámina	Ancho de semilámina	Haces/mm	Densidad estomas Ab	Densidad estomas Ad	Estomas Ab largo/ancho	Estomas Ad largo/ancho
<i>S. africana</i>	10	3-6	2,2	11	8	30/19	31/18,3
<i>S. angustissima</i>	7	0,75-1,25	7	3	6	34,5/19,5	38/19,5
<i>S. catumbensis</i>	5	0,5-1,5	2,5	5	7	32/18	26,7/18
<i>S. chevalieri</i>	5	0,5-3	2,86	8	5	35/24,3	38/21
<i>S. ciliocincta</i>	6	1-2,5	3,43	4	6	44,5/21	50/20,5
<i>S. curvata</i>	5	2-3,5	1,82	5	9	31/16,5	25/19
<i>S. cymbiandra</i>	11	3,5-5,5	2,44	6	5	46/23,5	46,5/26
<i>S. indica</i>	5	1,5-3	2,22	6	5	36,5/22,5	36,3/19,3
<i>S. interrupta</i>	10	2-5	2,86	6	5	35,5/14,5	37/17
<i>S. myosuroides</i>	4	1-2	2,67	3	8	45,5/19,5	42/21
<i>S. myuros</i>	7	0,5-2	5,6	3	6	47/20	40,5/23,3
<i>S. otachyrioides</i>	7	0,5-2	5,6	3	7	44/16	34,5/19,3
<i>S. rigens</i>	5	1-2,5	2,86	4	5	46/23	37,5/20,5
<i>S. seslerioides</i>	5	2-3,5	1,82	4	5	45/26	41/25
<i>S. striata</i>	11	2,5-5,5	2,75	6	7	35/22	36/24
<i>S. transbarbata</i>	4	1-3	2	-	2	45,5/20,5	51,3/19,5
<i>S. typhura</i>	8	1-2	5,3	-	11	-	36,5/20,5
<i>S. vilvoides</i>	6	2,5-3,5	2	6	6	42,5/20	54,5/25

[Abreviaturas: **Ab** = abaxial; **Ad** = adaxial].

características anatómicas se correlacionan con los valores de isótopos estables del carbono señalados para *Sacciolepis*, característico de las especies con vía fotosintética  $C_3$  (BROWN, 1977).

Los caracteres epidérmicos de las especies analizadas corresponden al dermatipo panicoide, el que se caracteriza por presentar micropelos bicelulares fusiformes, cuerpos de sílice costales halteriformes y nodulares, aparatos estomáticos romboidales y células cortas solitarias o en pares (PRAT, 1932, 1936; TATEOKA & al., 1959; METCALFE, 1960).

#### Anatomía ecológica

A continuación se revisan las características anatómicas más utilizadas en las hojas de las *Poaceae* para predecir su adaptación al ambiente, más específicamente a la disponibilidad de agua.

Si bien las células buliformes están más desarrolladas en tamaño en los ecotipos de áreas desérticas que en los ecotipos mesofíticos (WASEL, 1963), no son en su totalidad responsables del enrollamiento de las hojas de las *Poaceae*. El enrollamiento parece estar mediado por la contracción de otros tipos celulares del mesofilo, como las fibras y el parénquima (SHIELDS, 1951). En consecuencia, la presencia de células buliformes bien diferenciadas no podría asociarse inequívocamente a un ambiente árido ni a la capacidad de enrollamiento de las hojas.

Tanto la exposición al viento como la falta de agua en el suelo producen en *Festuca arundinacea* Schreb. (GRACE & RUSSELL, 1977) un aumento en el número de células esclerenquimáticas de los bordes foliares, una disminución del tamaño de los estomas, un aumento de la densidad de estomas en la cara abaxial, y una menor expansión de la hoja (tanto en longitud como en latitud). Estas mismas diferencias se consideran cuando se comparan especies diferentes, pero se debería tener en cuenta que también aparecen entre diferentes ecotipos de una misma especie.

La reducción de la superficie foliar, las hojas filiformes, involutas o plegadas, se consideran adaptaciones a ambientes áridos, como una estrategia para reducir la evapotranspiración (BÖCHER, 1979). Sin embargo, ALISCIONI (2000) ha señalado la presencia de estas morfologías foliares en *Poaceae* de ambientes palustres, sugiriendo que estas morfologías poseen ventajas mecánicas para reducir el daño producido por las corrientes de agua. Como contraparte, algunas plantas de ambientes áridos pueden no presentar caracteres xeromorfos (SEDDON, 1974).

Una mayor densidad de macropelos y la protección de estomas (dentro de surcos o cubiertos por tricomas o hundidos) (ALISCIONI, 2000), se consideran adaptaciones a ambientes secos, y más específicamente como protección a la acción del

viento (GRACE & RUSSELL, 1977). Si bien las papilas se asocian a las *Poaceae* de ambientes áridos (METCALFE, 1960), aparecen también en pastos de ambientes palustres (ALISCIONI, 2000).

La especialización de las hojas de las *Poaceae* como adaptación a ambientes áridos ocurrió en diferentes direcciones dependiendo del grado de adaptación, sus características biológicas y su origen (NICOLAYEVSKY, 1970). De modo que es posible encontrar especies con diferentes adaptaciones anatómicas a ambientes similares, como también especies con algunos rasgos anatómicos aislados a los que no se les pueda atribuir la función propuesta cuando aparecen asociados a otros caracteres.

Las cámaras aéreas se asocian a las especies palustres o anfíbias, con la supuesta función de favorecer la ventilación de los gases hacia las partes sumergidas de la planta (ALISCIONI, 2000 y bibliografía allí citada). La presencia de cavidades aeríferas es común en las plantas hidrófitas o palustres y se desarrollan tempranamente en diferentes órganos de la planta, siendo variable su número y tamaño con la edad del órgano (SCHULTHORPE, 1967). El origen de las cavidades aeríferas es lisígeno, dado la presencia de restos de pared celular que originan la cavidad aerífera.

Sobre la base de esta evaluación crítica de los caracteres anatómicos, el síndrome xeromorfo foliar de las *Poaceae* podría resumirse de la siguiente manera: cutículas gruesas, hojas enrollables, lámina reducida, estomas pequeños, concentrados en la cara adaxial (la cara protegida cuando la hoja se enrolla), o protegidos en surcos profundos o por tricomas o hundidos, alta densidad relativa de haces vasculares, alta densidad de tricomas y esclerenquima marginal abundante. Mientras que la característica más relacionada con el síndrome hidromorfo es la presencia de cámaras aeríferas. Sobre esta base, las especies de *Sacciolepis* se pueden agrupar en:

1. Especies con características xeromorfas pero que están citadas para otros ambientes:

*Sacciolepis angustissima* (cutículas gruesas, estomas concentrados en surcos adaxiales profundos y alta densidad relativa de haces vasculares), citada para campos naturales no especialmente áridos. *Sacciolepis chevalieri* (cutículas gruesas y surcos adaxiales profundos, pero con estomas más concentrados en la cara abaxial) citada tanto para praderas secas como orillas de arroyos. *Sacciolepis typhura* (cutícula abaxial gruesa y adaxial fina, estomas concentrados exclusivamente en surcos adaxiales profundos, alta densidad relativa de haces vasculares) citada tanto para pastizales como para suelos húmedos.



2. Especies con cámaras aeríferas, citadas para ambientes palustres:

*Sacciolepis africana* (se suma una baja densidad relativa de haces vasculares, aunque posee cutículas gruesas). *Sacciolepis ciliocincta* (posee además una baja densidad relativa de haces vasculares, estomas de gran tamaño relativo dentro de las especies de este género). *Sacciolepis cymbiandra* (posee además una baja densidad relativa de haces vasculares y estomas más pequeños en la cara adaxial). *Sacciolepis myuros* (aunque con alta densidad relativa de haces vasculares y estomas más pequeños en la cara adaxial). *Sacciolepis vilvoides* (posee además una baja densidad relativa de haces vasculares y estomas de gran tamaño relativo dentro de las especies de este género).

3. Especies sin cámaras aeríferas, citadas para ambientes palustres:

Se incluyen *S. catumbensis*, *S. indica*, *S. interrupta* y *S. rigens*. Ninguna de ellas posee rasgos anatómicos correlacionables con un ambiente particular. Lo mismo sucede con *S. chevalieri* y *S. typhura* ya mencionadas como especies con anatomía foliar xeromorfa.

4. Especies con caracteres xeromorfos aislados, citadas para ambientes moderados:

Estas especies pueden considerarse mesófitas con la capacidad de resistir períodos de sequía gracias a una cutícula gruesa (*S. striata*), o a estomas más concentrados y pequeños en la cara adaxial (si suponemos que las hojas de estas especies pueden enrollarse o plegarse sobre esta cara, como por ejemplo *S. curvata*, *S. myosuroides* y *S. otachyroides*).

Finalmente, *S. seslerioides* presenta una anatomía mesomorfa típica.

El análisis de la anatomía foliar de *Sacciolepis* no permite predecir una adaptación inequívoca a ambientes áridos. De hecho, ninguna especie ha sido citada exclusivamente para ambientes áridos. A pesar de que *S. angustissima* parece responder a una estructura xeromorfa, sería necesario precisar con más detalle el ambiente donde crece. De acuerdo con los resultados de GRACE & RUSSELL (1977) en *Festuca arundinacea*, los casos de *Sacciolepis chevalieri* y *S. typhura* podrían considerarse morfologías adaptadas a ambientes ventosos, con o sin disponibilidad de agua en el suelo.

Las cámaras aeríferas resultan buenos indicadores de ambientes palustres, tal como lo discutiera ALISCIONI (2000), aunque la relación inversa no se cumple debido a 6 especies citadas para ambientes anegados o palustres que no poseen cámaras aeríferas.

Una alta densidad estomática en la cara adaxial y la posibilidad de enrollar las hojas resulta una combinación de caracteres interesante como estrategia para soportar temporadas

secas breves, aunque falta información detallada de los ambientes citados para esas especies y de su capacidad para enrollar la lámina foliar.

*Relaciones geográficas*

Aparentemente no hay una relación entre la distribución geográfica, la anatomía y los ambientes.

*Relaciones infra-supragenéricas*

Los caracteres histofoliareos analizados no sustentan la subdivisión del género en secciones. Así, *S. ciliocincta*, perteneciente a la sección *Ramifusae*, y *S. curvata* de la sección *Rampholepis*, no poseen caracteres distintivos que permitan diferenciarlas del resto de las especies de la sección *Sacciolepis*.

En relación a los géneros afines, *Sacciolepis* ha sido relacionado morfológicamente con *Hydrothauma* C. E. Hubb. (CLAYTON & RENVOIZE, 1986), género monotípico endémico de África Central, por presentar inflorescencias espiciformes y espiguilla con la gluma superior y lemma inferior gibosa, creciendo en ambientes húmedos, en áreas de aguas poco profundas. *Hydrothauma* se distingue de *Sacciolepis* por tener hojas pseudopeciolas y láminas con la superficie adaxial marcadamente surcada, con costillas adaxiales elevadas, dándole un aspecto lamelado. Recientes estudios filogenéticos con datos moleculares muestran que *Hydrothauma* no se halla relacionado con el género *Sacciolepis*.

Las cavidades aeríferas presentes en especies de *Sacciolepis*, así como la anatomía general de las láminas, se asemejan a lo observado en especies de *Hymenachne* P. Beauv. Este último género ha sido morfológicamente relacionado con *Sacciolepis* (POHL & LERSTEN, 1975; ZULOAGA & SODERSTROM, 1985; ZULOAGA & al., 1992). Sin embargo, *Hymenachne* se diferencia por incluir plantas robustas, lígulas membranáceas, inflorescencias formadas por una panoja abierta o contraída, espiguillas no gibosas y antecio superior membranáceo, abierto en su extremo, dejando libre el ápice de la pálea. Además, las especies de *Hymenachne* poseen un número cromosómico  $x = 10$ .

A continuación se presenta una clave dicotómica elaborada con caracteres histofoliareos para identificar las especies de *Sacciolepis*:

1. Presencia de cámaras aéreas, ausencia de surcos adaxiales ..... 2
- 1a. Ausencia de cámaras aéreas, ausencia o presencia de surcos adaxiales ..... 6
2. Ausencia de papilas en la cara adaxial ... *S. cymbiandra*
- 2a. Presencia de papilas en la cara adaxial ..... 3

3. Papilas tipo digitiforme ..... *S. ciliocincta*  
 3a. Papilas tipo arqueadas ..... 4
4. Micropelos de 12-17 µm largo ..... *S. africana*  
 4a. Micropelos de 42-62 µm largo, nervio medio constituido de 1 a 7 haces vasculares ..... 5
5. Micropelos de 42-47 µm largo, nervio medio constituido por 1 has vascular ..... *S. myuros*  
 5a. Micropelos de 48-62 µm largo, nervio medio constituido por 6-7 haces vasculares ..... *S. vilvoides*
6. Ausencia de surcos adaxiales ..... 7  
 6a. Presencia de surcos adaxiales ..... 12
7. Presencia de papilas arqueadas costales e intercostales...  
 ..... *S. interrupta*  
 7a. Ausencia de papilas arqueadas costales e intercostales...  
 ..... 8
8. Ausencia de ganchos y espinas en la cara adaxial.....  
 ..... *S. striata*  
 8a. Presencia de ganchos y espinas en la cara adaxial ..... 9
9. Micropelos de 78-105 µm de largo ..... *S. transbarbata*  
 9a. Micropelos de 32.5-47 µm de largo..... 10
10. Presencia de macropelos ..... 11  
 10a. Ausencia de macropelos ..... *S. otachyrioides*
11. Micropelos de 32-45.5 µm de largo, distribuidos en la zona costal e intercostal adaxial ..... *S. rigens*  
 11a. Micropelos de 45-54.5 µm de largo, distribuidos en la zona costa adaxial ..... *S. catumbensis*
12. Surcos profundos (aprox. 1/2-3/4 ancho del transcorte)..  
 ..... 13  
 12a. Surcos poco profundos o bajos (aprox. ¼ del ancho del transcorte)..... 15
13. Presencia de papilas (arqueadas), presencia de ganchos y espinas en la cara adaxial ..... *S. typhura*  
 13a. Ausencia de papilas, presencia o ausencia de ganchos y espinas en la cara adaxial ..... 14
14. Micropelos de 62-87 µm de largo ..... *S. angustissima*  
 14a. Micropelos de 42-47 µm de largo ..... *S. chevalieri*
15. Presencia de papilas, ausencia o presencia de ganchos y espinas en la cara adaxial ..... 16  
 15a. Ausencia de papilas, ausencia de ganchos y espinas en la cara adaxial ..... 17

16. Tipo digitiformes, presencia de ganchos y espinas en la cara adaxial ..... *S. myosuroides*  
 16a. Tipo arqueadas, ausencia de ganchos y espinas en la cara adaxial ..... *S. seslerioides*
17. Micropelos de 38-55 µm de largo ..... *S. indica*  
 17a. Micropelos de 60-72 µm de largo ..... *S. curvata*

### Agradecimientos

Este estudio ha sido financiado por la ANPCyT (Agencia Nacional de Promoción Científica y Técnica, Argentina), n° 13374, n° 32664 y n° 1286 y por el CONICET (Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas), n° 5453. También queremos agradecer al personal técnico y científico del IBODA por sus valiosos aportes en la confección del manuscrito como al personal técnico de los herbarios K, MO y US.

### Referencias

- ALISCIONI, S. S. (2000). Anatomía ecológica del género *Paspalum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Darwiniana* 38: 187-207.
- 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.
- BÖCHER, T. W. (1979). Xeromorphic leaf types. Evolutionary strategies and tentative semophyletic sequences. *Biol. Skr.* 22: 1-71.
- BROWN, W. V. (1958). Leaf anatomy in grass systematics. *Bot. Gaz.* 119: 170-178.
- BROWN, W. V. (1977). The Kranz syndrome and its subtype in grass systematics. *Mem. Torrey Bot. Club* 23: 1-97.
- CAROLIN, F. L. S., S. W. L. JACOBS & M. VESK (1973). The structure of the cells of the mesophyll and parenchymatous bundle sheath of the Gramineae. *Bot. J. Linn. Soc.* 66: 259-275.
- CHASE, A. (1908). Notes on genera of Paniceae. II. *Proc. Biol. Soc. Washington* 21: 1-10.
- CLAYTON, W. D. (1989). Gramineae. In: LAUNERT, E. & G. V. POPE (ed.), *Fl. Zambesiaca* 10.
- CLAYTON, W. D. & S. A. RENVOIZE (1982). *Sacciolepis*. In: TURRILL, W. B., E. MILNE-REDHEAD, C. E. HUBBARD & R. M. POLHILL (ed.), *Fl. Trop. E. Africa* Gramineae: 454-461.
- CLAYTON, W. D. & S. A. RENVOIZE (1986). *Genera Graminum*. H.M.S.O.
- DUVALL, M. R., J. D. NOLL & A. H. MINN (2001). Phylogenetics of Paniceae (Poaceae). *Amer. J. Bot.* 88: 1988-1992.
- ELLIS, R. P. (1976). A procedure for standarizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. I. The leaf blade as viewed in transverse section. *Bothalia* 12: 65-109.
- ELLIS, R. P. (1979). A procedure for standarizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. II. The epidermis as seen in surface view. *Bothalia* 12: 641-671.



- 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 C<sub>4</sub> photosynthesis. *Amer. J. Bot.* 88: 1993-2012.
- GRACE, J. & G. RUSSELL (1977). The effect of wind and reduced supply of water on the growth and water relations of *Festuca arundinacea* Schreb. *Ann. Bot.* 49: 217-225.
- HATTERSLEY, P. W. & L. WATSON (1976). C4 grasses: an anatomical criterion for distinguishing between NADP-malic enzyme species and PCK or NAD-malic enzyme species. *Austral. J. Bot.* 24: 297-308.
- HITCHCOCK, A. S. (1951). *Manual of the grasses of the United States*. Second edition. U. S. Govt. Print.
- JOHANSEN, D. A. (1940). *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book Company.
- JUDZIEWICZ, E. J. (1990a). *Sacciolepis*. In: GORTS VAN RIJN, A. R. A. (ed.), *Fl. Guianas* ser. A, 8: 568-575.
- JUDZIEWICZ, E. J. (1990b). A new South American species of *Sacciolepis* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae), with a summary of the genus in the New World. *Syst. Bot.* 15: 415-420.
- METCALFE, C. R. (1960). *Anatomy of the Monocotyledons I. Gramineae*. Clarendon Press
- NICOLAYEVSKY, V. G. (1970). A comparative study of xero- and mesomorphic characters in the leaf anatomy of Graminae. *Bot. Zhurn. (Moscow & Leningrad)* 55: 1142-1450.
- PILGER, R. K. F. (1940). Gramineae III. Unterfamilie Panicoideae. In: ENGLER, A. & K. A. E. PRANTL (ed.), *Nat. Pflanzenf.* 14e. Dunker und Humblot.
- POHL, R. W. (1994). *Sacciolepis*. In: DAVIDSE, G., S. M. SOUSA, A. O. CHATER, D. A. SUTTON & M. J. HUFF (ed.), *Fl. Mesoamer.* 6: 328.
- POHL, R. W. & N. R. LERSTEN (1975). Stem aerenchyma as a character separating *Hymenachne* from *Sacciolepis* (Gramineae: Panicoideae). *Brittonia* 27: 223-227.
- PRAT, H. (1932). L'épiderme des Graminées, étude anatomique et systématique. *Ann. Sci. Nat., Bot.* ser. 10, 14: 117-324.
- PRAT, H. (1936). La systématique des Graminées. *Ann. Sci. Nat., Bot.* ser. 10, 18: 165-258.
- RUZIN, S. E. (1999). *Plant microtechnique and microscopy*. Oxford University Press.
- SCHULTHORPE, C. D. (1967). *The biology of aquatic vascular plants*. Edward Arnold.
- SEDDON, G. (1974). Xerophytes, xeromorphs and sclerophylls: the history of some concepts in ecology. *Biol. J. Linn. Soc.* 6: 65-87.
- SHIELDS, L. M. (1951). The involution mechanism in leaves of certain xeric grasses. *Phytomorphology* 1: 225-241.
- SIMON, B. K. (1972). A revision of the genus *Sacciolepis* (Gramineae) in the "Flora Zambesiaca" area. *Kew. Bull.* 27: 387-406.
- STAPF, O. (1920). *Sacciolepis*. In: OLIVER, D., T. THISELTON-DYER, T. WILLIAM & D. PRAIN (ed.), *Fl. Trop. Africa* 9: 747-768.
- TATEOKA, T., S. INOU & S. KAWANO. (1959). Notes on some grasses IX. Systematic significance of 2-celullar microhairs of the leaf epidermis. *Bot. Gaz.* 121: 80-91.
- WASEL, Y. (1963). Ecotypic differentiation in the flora of Israel. III. Anatomical studies in some ecotype pairs. *Bull. Res. Council Israel, Sect. D, Bot.* 11: 183-190.
- WATSON, L. & M. J. DALLWITZ (1980). *Australian grass genera: anatomy, morphology, and keys*. Australian National University, Research School of Biological Sciences.
- WATSON, L. & M. J. DALLWITZ (1992). *The grass genera of the World*. C. B. A. International.
- WEBSTER, R. D. (1987). *The Australian Paniceae (Poaceae)*. J. Cramer.
- WIPFF, J. K. (2003). *Sacciolepis*. In: BARKWORTH, M. E., K. M. CAPELS, S. LONG & M. B. PIEP (ed.), *Fl. N. America* 25: 404-405.
- ZULOAGA, F. O. & T. R. SODERSTRON (1985). Classification of the outlying species of *Panicum* (Poaceae: Paniceae). *Smithsonian Contr. Bot.* 59: 1-63.
- ZULOAGA, F. O., R. P. ELLIS & O. MORRONE (1992). Revision of *Panicum* subgenus *Phanopyrum* section *Laxa* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79: 770-818.
- ZULOAGA, F. O., O. MORRONE & L. GIUSSANI (2000). *A cladistic analysis of the Paniceae: a preliminary approach. Grasses: systematic and evolution*. CSIRO.



**Apéndice 1.** – Lista de las especies estudiadas.***Sacciolepis africana*** C. E. Hubb. & Snowden

**CONGO. Prov. Maniema:** Dali, 18.XI.1969, *Farrow 106* (K).  
**Prov. Tshopo:** Yangambi. 470 m, 2.IX.1938, *Jean Louis 10624* (MO).

***Sacciolepis angustissima*** (Steud.) Kuhl.

**BRASIL. Este Amazonas:** Humaitá, estrada Humaitá-Porto Velho km, 08°38 S 63°00 W, 6.V.1982, *Teixeira & al. 289* (US).  
**Este Mato Grosso:** Serra do Roncador ca. 60 km N of Xavantina, 500 m, 24.V.1966, *Irwin & al. 15927* (US).

***Sacciolepis catumbensis*** (Rendle) Stapf

**ZAMBIA. Prov. Solwezi:** just W. Lumwana East R. on Solwezi-Mwinilunga road, 22.X.1969, *Drummond & Williamson 9250* (MO). 16 miles W. of R. Kabompo, 11.IX.1930, *Milne-Redhead 1180* (K).

***Sacciolepis chevalieri*** Stapf

**NIGERIA. Este Adamawa:** 14 miles E of Nguror, 13.XI.1969, *Magali & Tuley 1866* (K).  
**ZIMBABWE. Prov. Mashonaland East:** Cleveland Dam app. 10 km SE of Harare, 1500 m, 8.I.1991, *Laegaard 16223* (US).

***Sacciolepis ciliocincta*** (Pilg.) Stapf

**COSTA DE MARFIL. Vallée du Bandama:** Basawa, 27.X.1971, *Adjahoun 276 A* (K).  
**MALI. Sikasso:** vers Bobo-dioulasso, 19.VI.1985, *Adams 15121* (MO).

***Sacciolepis curvata*** (L.) Chase

**TANZANIA. Morogoro:** Ulanga, Nambinga Forest Reserve: 15,5 Km by road, 27.X.1998, *Gerau 6161* (MO).  
**ZIMBABWE. Prov. Manicaland:** Melssetter, Ngorima reserve (East), near Haroni-Lusitu confluence, 1200 m, 23.XI.1967, *Simon & Ngoni 1281* (MO).

***Sacciolepis cymbiandra*** Stapf

**BURKINA FASO. Prov. Boulgou:** Tenkodongo, S. of Liguidi-Malgoum, 12°04 N 00°22 W, 200-500 m, 13.X.1997, *Laegard & al. 18148* (K).  
**SENEGAL. Tambacounda:** Prov. Bala, Niokolo-Koba National Park, 26.XII.1960, *Raynal & Raynal 6860* (K).

***Sacciolepis indica*** (L.) Chase

**COSTA RICA. Prov. Cartago:** Río Macho Reservoir, S of Orosí, 1700 m, 3.X.1968, *Pohl & Davidse 11192* (US).  
**USA. Este Georgia:** Lanier, 29.VIII.1967, *Faircloth & Norris 4761* (MO).

***Sacciolepis interrupta*** (Willd.) Stapf

**VIETNAM. Prov. Hanoi:** Pagoda da Balny, X.1922, *Petelot 1308* (US).  
**ZIMBABWE. Prov. Masonaland West:** Umboe Valley, V.1931, *Titt 169* (US).

***Sacciolepis myosuroides*** E. G. Camus & A. Camus

**AUSTRALIA. Este Queensland:** 12 miles N. of Esmeralda Station, 18.VII.1954, *Lazarides 4737* (US).  
**BANGLADESH. Prov. Chittagong:** Oodaleah Tea State, 13.XI.1979, *Innes RRI 515* (K).

***Sacciolepis myuros*** (Lam.) Chase

**GUYANA. Upper Takutu-Upper Essequibo:** basin of Rupununi River, near mouth of Charwair Creek, 1.4.XI.1937, *Smith 2402* (MO).  
**HONDURAS. Dpto Francisco Morazán.** San Juan del Rancho. Mt. Uyuca. 14°01 31"N 87°04 31"W, 1500 m, 30.X.1951, *Swallen 11168* (US).

***Sacciolepis otachyrioides*** Judz.

**BRASIL. Pará. Itaituba:** arredores da Base Aérea de Cachimbo, proximo ao destacamento km 6 da estrada que vai para o Aeroporto km 794, 09°22 S 54°55 W, 25.IV.1983, *Silva & al. 71* (MO).  
**COLOMBIA. Dpto Atlántico:** La Serranía entre los ríos Ariari y Meta: Llano Grande, 320 m, 26.XI.1939, *Cuatrecasas 7880* (US).

***Sacciolepis rigens*** (Mez) A. Chev.

**ANGOLA. Prov. Lunda Norte:** proximun lumen Chicapa, 1015 m, IV.1937, *Carvalho 11654* (US).  
**GHANA. Dpto Yendi:** Bimbila, on road to Yendi, 08°53 N 00°03 E, 20.IX.1963, *Innes 32197* (K).

***Sacciolepis seslerioides*** (Rendle) Stapf

**TANZANIA. Rukwa:** Ditto. Sumbawanga, Tatanda, 08°32 S 31°30 E, 1700 m, 23.II.1994, *Bidgood & al. 2410* (K).  
**ZAMBIA. Prov. Solwezi:** half of a mile of Mwinilunga, 23.XI.1937, *Milne-Redhead 3349* (US).



***Sacciolepis striata*** (L.) Nash

**USA. Mississippi:** Dismal Swamp, 13.VI.1898, *Kearney 1618* (US).

**PUERTO RICO.** 5 m, 3.VI.1993, *Axelrod & Sastre 6257* (MO).

***Sacciolepis transbarbata*** Stapf

**TANZANIA. Rukwa:** Dfto. Sumbawanga rural, Chapota, 6500 ft, 4.XII.1949, *Bullock 2037* (US).

**ZAMBIA. Prov. Luapula:** Ntumbachushi falls 8 mls. of Kawambwa, 4000 ft, 22.XII.1967, *Simon & Williamson 1494* (US).

***Sacciolepis typhura*** (Stapf) Stapf

**SUD-ÁFRICA. Prov. Gauteng:** Bronkhorstspuit, vlei source of Pienaars River on north side of Lynnwood Rd. 4 km east of Lynnwood Drive, 9.XII.1980, *Reid 426* (MO).

**ZIMBABWE. Prov. Manicaland:** Rusape town lands near E S C Transformer Station, 1400 m, 28.X.1972, *Crook 1059* (MO).

***Sacciolepis vilvoides*** (Trin.) Chase

**BRASIL. Perambuco:** Tapera, 7.VIII.1934, *Pickel 3674* (US).

**GUAYANA FRANCESA. Dpto Cayenne:** s.l., 11.V.1962, *Hook 1157A* (MO).