

ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL GÉNERO *SACCIOLEPIS* (POACEAE, PANICOIDEAE, PANICEAE) CON CARACTERES MORFOLÓGICOS

Diego De Gennaro & M. Amalia Scataglini

Instituto de Botánica Darwinion, Labardén 200, Casilla de Correo 22, B1642HYD San Isidro, Argentina; ddegennaro@darwin.edu.ar (autor corresponsal).

Abstract. De Gennaro, D. & M. A. Scataglini. 2012. Phylogenetic Analysis of the genus *Sacciolepis* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae) based on morphological characters. *Darwiniana* 50(1): 81-96.

Sacciolepis (Poaceae, Panicoideae, Paniceae) is a pantropical genus composed by 23 species, mainly distributed in Africa, with some taxa in America, Asia and Australia. The aims of this work are to test the monophyly of *Sacciolepis* and to explore its infrageneric relationships. Thirty-one taxa and 80 morphological and anatomical characters, including continuous characters, were analyzed under the maximum parsimony criterion. The monophyly of *Sacciolepis* was corroborated and its diagnostic characters were discussed. This paper is the first phylogenetic analysis of *Sacciolepis*.

Keywords. Continuous characters; morphological characters; phylogeny; Poaceae; *Sacciolepis*.

Resumen. De Gennaro, D. & M. A. Scataglini. 2012. Análisis filogenético del género *Sacciolepis* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae) con caracteres morfológicos. *Darwiniana* 50(1): 81-96.

Sacciolepis (Poaceae, Panicoideae, Paniceae) es un género pantropical constituido por 23 especies, distribuidas mayormente en África, con algunos taxones en América, Asia y Australia. Los objetivos de este trabajo son poner a prueba el origen monofilético de *Sacciolepis* y explorar las relaciones filogenéticas intragenéricas. Se analizaron 31 taxones y 80 caracteres morfológicos y anatómicos, incluyendo caracteres continuos, bajo el criterio de máxima parsimonia. Se corroboró la monofilia del género y se discutieron sus caracteres diagnósticos. Este trabajo es el primer análisis filogenético de *Sacciolepis*.

Palabras clave. Caracteres continuos; caracteres morfológicos; filogenia; Poaceae; *Sacciolepis*.

INTRODUCCIÓN

El género *Sacciolepis* Nash pertenece a la tribu Paniceae (Panicoideae) y se distribuye en regiones tropicales y subtropicales de África (continente en donde se halla mejor representado), Asia, Oceanía y América (Tabla 1). *Sacciolepis* fue definido por Nash (1901), sobre la base de *S. striata*. Tradicionalmente, el género incluyó alrededor de 30 especies, caracterizadas por presentar inflorescencias formadas por una panícula espiciforme generalmente cilíndrica, gluma superior sacciforme y gluma superior y lema inferior con los nervios conspicuamente marcados (Stapf, 1920; Simon, 1972; Judziewicz, 1990). Estos caracteres también

están presentes en otros géneros de Paniceae: la inflorescencia es una panícula espiciforme cilíndrica en *Hymenachne* P. Beauv., la espiguilla se presenta gibosa en *Digitaria gibossa* (R. Br.) P. Beauv., en *Cyphonanthus* Zuloaga & Morrone y en *Cyrtococcum* Stapf., mientras que la gluma superior y lema inferior poseen nervios marcados en especies de *Setaria* P. Beauv. De acuerdo a Judziewicz (1990), no todas las especies de *Sacciolepis* tienen estas tres características, pero si al menos dos de ellas están presentes, la inclusión en el género está garantizada.

De acuerdo con la clasificación propuesta por Stapf (1920) y seguida por Pilger (1940), *Sacciolepis* está conformado por dos secciones

Tabla 1. Distribución geográfica y clasificación infragenérica de las especies de *Sacciolepis* según Stapf (1920).

Especie	Distribución geográfica	Sección
<i>Sacciolepis africana</i> C. E. Hubb. & Snowden	África	Sacciolepis
<i>S. angustissima</i> (Hochst. ex Steud.) Kuhlmann	América	Sacciolepis
<i>S. catumbensis</i> (Rendle) Stapf	África	Sacciolepis
<i>S. chevalieri</i> Stapf	África	Sacciolepis
<i>S. ciliocincta</i> (Pilg.) Stapf	África	Ramifusae
<i>S. clatrata</i> Mimeur	África	Sacciolepis
<i>S. curvata</i> (L.) Chase	África-Asia	Rampholepis
<i>S. cymbiandra</i> Stapf	África	Sacciolepis
<i>S. fenestrata</i> Bor	Asia	Sacciolepis
<i>S. indica</i> (L.) Chase	Cosmopolita	Sacciolepis
<i>S. interrupta</i> (Willd.) Stapf	Asia	Sacciolepis
<i>S. micrococca</i> Mez	África-Asia	Sacciolepis
<i>S. myosuroides</i> (R. Br.) Chase ex E. G. Camus	África-Asia-Oceanía	Sacciolepis
<i>S. myuros</i> (Lam.) Chase	América	Sacciolepis
<i>S. otachyrioides</i> Judz.	América	Sacciolepis
<i>S. rigens</i> A. Chev.	África	Sacciolepis
<i>S. seslerioides</i> (Rendle) Stapf	África	Sacciolepis
<i>S. striata</i> (L.) Nash	América	Sacciolepis
<i>S. tenuissima</i> C. E. Hubb.	Asia	Sacciolepis
<i>S. transbarbata</i> Stapf	África	Sacciolepis
<i>S. typhura</i> (Stapf) Stapf	África	Sacciolepis
<i>S. viguieri</i> A. Camus	África	Sacciolepis
<i>S. vilvoides</i> (Trin.) Chase	América	Sacciolepis

monotípicas, Ramifusae (*S. ciliocincta*) y Rampholepis (*S. curvata*) y por la sección Sacciolepis que agrupa a las restantes especies. La sección *Rampholepis* se caracteriza por tener las inflorescencias laxas, mientras que *Sacciolepis* y *Ramifusae* poseen inflorescencias contraídas y espiciformes a la madurez (Stapf, 1920). A su vez, la sección Sacciolepis presenta ramificaciones primarias libres, a diferencia de la sección Ramifusae donde las ramas primarias están fusionadas al eje principal de la inflorescencia (Stapf, 1920).

Históricamente, las especies del género han sido tratadas en floras regionales o en revisiones parciales, para América (Renvoize, 1998; Judziwicz, 2004), África (Stapf, 1920; Simon, 1972), Asia (Bor, 1962; Ohwi, 1965) y Australia (Webster, 1987). Recientemente, se realizó una revisión

integral del género y se reconocieron 23 especies, sin subdivisiones infragenéricas (De Gennaro, 2011).

Con respecto a sus características bioquímicas y cromosómicas, las especies de *Sacciolepis* poseen la vía fotosintética tipo C₃ y el número básico es $x = 9$ (Watson & Dallwitz, 1992).

Los estudios de filogenia molecular en la tribu Paniceae sólo incluyeron una o dos especies del género, que se ubicaron en el clado $x = 9$ de Paniceae y se relacionaron cercanamente a especies de las secciones Parvifolia, Monticola y Verrucosa de *Panicum* L. s.l. (Giussani et al., 2001; Aliscioni et al., 2003; Vicentini et al., 2008). Un estudio reciente de las mencionadas secciones de *Panicum* s.l., basado en los genes *ndhF* y *rpoA*, incluyó a cuatro especies de *Sacciolepis* que formaron un grupo monofilético; este grupo es hermano de la

sección Verrucosa y de *Trichantheium* Zuloaga & Morrone (Zuloaga et al., 2011).

Los objetivos de este trabajo son evaluar la monofilia del género *Sacciolepis* y sus relaciones intragenéricas sobre la base de caracteres macromorfológicos y anatómicos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Estudios macromorfológicos y anatómicos

Los caracteres macromorfológicos fueron estudiados sobre la base de ejemplares herborizados provenientes de los siguientes herbarios: K, MO, P, SI y US (Thiers, 2012). De las especies cuya disponibilidad de ejemplares fue escasa (*Sacciolepis clatrata*, *S. fenestrata*, *S. tenuissima* y *S. viguieri*) se utilizaron datos obtenidos de sus descripciones originales y del análisis de las imágenes de ejemplares digitalizados en alta calidad, disponibles de las bases de datos Aluka (www.aluka.org), The Museum National d' Histoire Naturelle (www.mnhn.fr) y The Royal Botanical Gardens (www.apps.kew.org).

Para el estudio de los caracteres anatómicos, se analizó el tercio medio de la lámina de la segunda hoja por debajo de la inflorescencia. Se aplicó la técnica de raspado (Metcalfé, 1960) para realizar estudios de la epidermis en la cara adaxial y abaxial, y cortes transversales para estudiar la anatomía interna. Para la realización de los cortes transversales el material fue tratado con ácido fluorhídrico al 5% durante 24 hs. Los cortes se realizaron a mano alzada. La tinción se realizó con safranina y el medio de montaje se elaboró según el protocolo de Ruzin (1999). Las observaciones de los preparados se realizaron con un microscopio óptico Wild M20.

Análisis filogenético

Se analizó un total de 31 taxones, incluyendo las 23 especies de *Sacciolepis*. El grupo externo se conformó de una selección de ocho taxones basada en el análisis morfológico de Zuloaga et al. (2000) y en los análisis filogenéticos moleculares más recientes (Aliscioni et al., 2003; Zulo-

aga et al., 2011): *Alloteropsis cimicina* (L.) Stapf, *Echinochloa colona* (L.) Link, *Hydrothau- ma manicatum* C. E. Hubb., las especies de *Panicum* s.l. de las secciones Monticola y Verrucosa (*P. millegrana* Poir y *P. verrucosum* Muhl.) y tres representantes del nuevo género *Trichanthe- cium*, establecido por Zuloaga y Morrone para las especies de la sección *Parvifolia* de *Panicum* s.l. El árbol fue enraizado en *Alloteropsis cimici- na*. El material examinado está disponible en un Apéndice Suplementario en línea <http://www.ojs.darwin.edu.ar/index.php/darwiniana/article/view/463/425>

La matriz para el análisis filogenético incluyó caracteres vegetativos, reproductivos y microana- tómicos, y resultó en un total de 80 caracteres: 19 continuos, 4 merísticos (Tabla 2) y 57 discretos (28 binarios y 29 multiestado) (Tabla 3). Los caracteres continuos fueron expresados como intervalos (valor mínimo-valor máximo) y se estandarizaron aplicando \log_{10} . El programa TNT permite analizar los caracteres continuos sin reali- zar una previa transformación a valores discretos (Goloboff et al., 2006). Los caracteres discretos multiestado fueron considerados no aditivos. La lista y codificación de los caracteres se muestra en el Anexo 1.

El análisis se realizó bajo el principio de máxi- ma parsimonia, con pesos iguales, utilizando el programa TNT (Goloboff et al., 2008). La estrate- gia de búsqueda se llevó a cabo utilizando 1000 RAS (Random Addition Sequences) y posterior re- arreglo de ramas por el algoritmo de TBR (Tree Bisection Reconnection), guardando 10 árboles por réplica, utilizando una memoria total de 10000 árboles. Los remuestreos se realizaron con 1000 réplicas, utilizando el valor de Jackknife (JK) y expresando los soportes de cada grupo como fre- cuencias absolutas y valores de GC (Grupo pre- sente/ Grupo contradicho) (Goloboff et al., 2003). El valor de GC mide la diferencia en frecuencias entre un grupo y el grupo que más lo contradice, pudiendo tener valores entre -100 y 100 (valores negativos implican más contradicción que soporte). El GC por lo tanto, es útil para medir la con- tradicción que hay en los nodos (principalmente al compararlo con los valores absolutos) y para res- catar el soporte de nodos que poseen valores abso- lutos menores a 50, que usualmente no son detec- tados.

Tabla 2. Matriz de caracteres continuos. Se usó "?" para datos faltantes y "-" para datos no aplicables.

	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>A. cimicina</i>	15.5-44.5	3.8-10.2	2-5.2	-	2.5-6	5.6-9	-	12-25
<i>E. colona</i>	26-34	2.5-8.5	3.8-5.3	-	5.5-8.5	3.8-9	0.8-1.5	5-13.3
<i>H. manicatum</i>	27-32	3.5-8	3.8-5	0.4-0.8	4-8.3	4-5.2	2-3	5.7-9.4
<i>T. cyanescens</i>	30-50	2,3-8,5	2-3,3	0	4,9-7,3	6,4-8	4-8,5	6,2-12
<i>T. wettsteinii</i>	40-60	3,7-6,3	2,8-5,5	-	5,4-11,3	3,7-10	1-3	8,5-11
<i>P. verrucosum</i>	10-150	1.30-6.65	3.1-6.3	0.2-0.5	5-20	5-30	7-12	6-8.55
<i>T. parvifolium</i>	5-35	2.2-4.05	0.7-1	0.1-0.2	1.5-4	2-4	2-4	1.5-2.5
<i>T. rugulosum</i>	50-100	4.2-15	2-7.5	0.3-0.4	4-15	10-20	8-9	2.5-19.2
<i>S. africana</i>	30-180	5-15	8-13	0.5-2	11-30	6.5-33	0.5-0.8	15-41.5
<i>S. angustissima</i>	40-60	7-21.5	7-13.5	0.3-0.4	7.5-21.5	5.3-12.5	0.3-0.6	14.5-47.5
<i>S. arenaria</i>	20	?	?	?	?	?	?	?
<i>S. catumbensis</i>	17-33	3.5-13	2-6	0.1-0.25	2.5-8	1.5-4	0.5-0.6	12-17
<i>S. chevalieri</i>	10-130	5.5-19	3.5-20	0.8-1.8	5.5-31	7-11	0.5-1	22-56
<i>S. ciliocincta</i>	29.5 - 64	2.5-10.5	4-9	1.6-1.85	8-35	1.7 - 2.5	0.3-1	5.2-22.5
<i>S. clatrata</i>	10-50	?	2.5-6.5	?	4.5-13.6	1-5	0.4-0.6	17-27
<i>S. curvata</i>	20-75	2.5-5	2.1-7	?	3.8-8.3	4.5-9	0.6-1	3.7-20.2
<i>S. cymbiandra</i>	54.7-71.5	9-24	12.5-14.5	1.12-1.36	18.5-46	17.8-27	0.5-0.6	25.5-41.5
<i>S. fenestrata</i>	20-35	4-7.5	1.9-4.5	1-1.15	3-8	1.6-4	0.35-0.45	8.35-21
<i>S. indica</i>	10-100	4-8	2.7-6.4	0.5-1	2.7-15.5	2.5-11.2	0.4-0.7	7.5-33
<i>S. interrupta</i>	40-160	9-37.5	12.2-19	1.35-1.9	5-36	5.5-24.5	0.5-1	13.5-39.5
<i>S. mysuroides</i>	13-45	6-8.5	5.5-7	0.5-1	8-11	4-7.5	0.3-0.4	?
<i>S. myuros</i>	20-90	5-20	5-13	0.1-0.2	14-26	4-40	0.2-0.4	9-18
<i>S. otachyrioides</i>	15-50	6-11.5	5-11	0.6-1	7-20.5	5.5-20	0.3-0.4	2-11
<i>S. rigens</i>	110-172	6-20.8	5-13	0.8-1.6	7.5-28	3.7-12	0.4-0.9	17-40.5
<i>S. seslerioides</i>	52-71.5	5-12	4.7-8.5	0.2-0.6	5.5-14	3-4.5	0.4-0.5	23-35
<i>S. striata</i>	100-200	5-13	6-8	0.2-0.3	9-20	10-22	0.6-0.7	8.5-30.5
<i>S. tenuissima</i>	15-50	3.2-4.8	2.2-3.8	?	2-10	0.75-1.5	0.2-0.4	10.8-16
<i>S. transbarbata</i>	24-66	5.4-10.2	6.8-11.3	0.2-0.4	6.4-15.7	2.5-3	0.5-0.7	23.5-42
<i>S. typhura</i>	90-120	6-25.5	7.2-30.7	0.6-1.12	4-41	6-27.5	0.4-0.6	22.5-31.5
<i>S. viguieri</i>	40-100	2.3-6.7	2.1-5.6	1-1.5	5-16	2.5-5.05	0.25-0.5	3-14.2
<i>S. vilvoides</i>	18-50	9-20	12.5-21	1-1.8	16.5-30.7	16.5-31.5	0.5-0.6	14-65

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Monofilia de *Sacciolepis* y optimización de caracteres diagnósticos

Como resultado del análisis filogenético se obtuvo un único árbol más parsimonioso, de 292,830 pasos, con un índice de retención (RI) =

0,482 y un índice de consistencia (CI) = 0,290 (Fig.1).

La topología obtenida corrobora la monofilia de *Sacciolepis*, con GC=2. El grupo hermano de *Sacciolepis* es el clado de las especies de *Panicum* s.l. de las secciones Monticola, Verrucosa y del género *Trichantheium* (Zuloaga et al., 2011). Estas especies difieren de *Sacciolepis*

Tabla 2. (Continuación).

	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>A. cimicina</i>	2.8-3.76	1.2-1.6	2.7-3.7	1.84-2.4	2.52-2.92	-	2.4-2.92	0.6-0.68
<i>E. colona</i>	2.2-2.88	1.04-1.48	2-2.8	1.12-1.44	1.84-2.68	1.64-2.12	1.92-2.48	-
<i>H. manicatum</i>	1.88-2.12	0.72-0.84	1.8-2.1	0.72-0.88	1.52-1.96	1.2-1.52	1.52-1.68	-
<i>T. cyanescens</i>	1,28-1,56	0,8-1	1,2-1,28	1,04-1,24	1,2-1,44	1,08-1,16	1,24-1,36	0,96-1
<i>T. wettsteinii</i>	1,72-2	0,52-0,92	1,6-1,92	1,24-1,32	1,6-1,68	1,28-1,52	0,84-1,32	0,84-1,04
<i>P. verrucosum</i>	1.7-2.2	0.8-1	1.7-2.2	0.3-0.8	-	1.7-2.2	1.6-2	-
<i>T. parvifolium</i>	1.2-1.5	0.7-0.8	1.6-1.7	0.8-1	0.88-1.4	1.6-1.7	1.6-1.7	0.56-0.8
<i>T. rugulosum</i>	2-2.3	1-1.2	1.8-2.07	1.3-1.5	0.92-1.2	2-2.3	1-1.1	-
<i>S. africana</i>	2.5-4.05	1.02-1.45	2.3-4.05	0.6-1	1.25-2.4	2.3-4	1.5-2.7	?
<i>S. angustissima</i>	1.5-2	0.7-1	1.5-1.7	1.35-1.4	?	1.5-1.6	1.2-1.3	?
<i>S. arenaria</i>	2-3	?	2-3	0.6-1	?	2-3	2-3	?
<i>S. catumbensis</i>	3.2-4	0.4-0.7	2.9-3.5	1.7-2.4	1.6-2.3	3.2-3.5	2.2-2.5	?
<i>S. chevalieri</i>	2-2.5	0.5-0.9	2-2.5	1.3-1.7	1.4-2	2-3.5	1.3-1.5	1-1.25
<i>S. ciliocincta</i>	2.28-3.6	0.56-0.8	2.28-3.84	1.8-2.9	2.95-3.45	3 - 3.8	1.8-2	1.8 - 2
<i>S. clatrata</i>	2.5-3.5	0.8-1	2.5-3.5	0.8-1	0	2.5-3.5	1.5-2.1	?
<i>S. curvata</i>	2.4-2.8	0.68-1.05	2.35-2.7	0.3-0.4	1.35-1.7	2 - 2.6	1.3-1.4	?
<i>S. cymbiandra</i>	1.84-2.44	0.6-0.92	1.8-2.44	1.12-1.44	1.05-1.5	1.7-2.4	1.26-1.62	0.6 - 1
<i>S. fenestrata</i>	1.5-1.75	1-1.14	1.5-1.75	0.75-0.88	0	1.5-1.75	0.9-1	?
<i>S. indica</i>	2-3.6	0.6-1.25	2-3.6	1.2-1.5	0.5-1	1.9-2.8	1.2-1.5	?
<i>S. interrupta</i>	3.3-4.5	0.9-1.5	3.3-4.2	0.8-1.5	2.1-3.6	2.1-4.3	2.25-2.85	1.6-2.1
<i>S. myosuroides</i>	1.3-2.8	0.5-1	1.3-2.8	0.7-1.8	?	1.17-2.2	0.8-1.6	?
<i>S. myuros</i>	1.2-1.7	0.6-0.8	1.3-1.6	0.6-0.9	?	1.3-1.5	0.7-0.9	?
<i>S. otachyrioides</i>	1.5-1.75	0.5-0.8	1.5-1.75	0.75-1	?	1.35-1.8	1-1.12	?
<i>S. rigens</i>	3.35-4.5	0.55-1.2	3.25-4.5	1.8-2.32	2.6-3.2	3.28-3.76	1.72-2.28	1.2-1.68
<i>S. seslerioides</i>	0.35-0.4	0.12-0.16	3-4.5	1.6-2.8	2.8-3.35	2.7-3.85	1.8-2.4	1.8-2.3
<i>S. striata</i>	2.9-3.4	0.8-1.2	2.9-3.4	0.8-1.02	2.35-2.7	2.65-3.20	1.45-1.55	1-1.35
<i>S. tenuissima</i>	1.2-2	0.7-1.2	1.2-2	0.6-1	0.48-0.8	1.2-2	1-1.2	?
<i>S. transbarbata</i>	3.35-5.15	0.55-1.05	3.44-4.8	1.7-2	1.9-2.5	3.15-4.15	1.25-1.45	1.45-2
<i>S. typhura</i>	1.85-2.4	0.55-0.8	1.9-2.4	1.4-1.75	1.4-1.8	1.8-2.25	1.25-1.45	0.7-0.85
<i>S. viguieri</i>	2-2.8	0.8-1.2	2-2.3	1-1.2	1.5-1.7	2-2.8	1.5-1.7	?
<i>S. vilvoides</i>	2.5-3.2	0.6-0.8	2.5-3.2	1.08-1.8	?	2.25-2.7	1.2-1.5	?

fundamentalmente por presentar panículas abiertas y laxas.

La monofilia de *Sacciolepis* está apoyada tanto por caracteres continuos como merísticos y discretos (Fig. 1). Entre los primeros se encuentran el largo de la lema inferior (car. 14) y el número de nervios de la gluma superior (car. 22). Con respecto a los caracteres discretos, el estado de carácter

que resultó una sinapomorfia del género es la filotaxis espiralada de las ramificaciones de primer orden (car. 42), aunque en una única especie, *S. curvata* presenta filotaxis dística.

La optimización del carácter filotaxis de las ramificaciones primarias (Fig. 2A), junto con el carácter pulvínulo de las ramificaciones primarias (car. 41), presente en las especies de *Panicum* s.l.

Tabla 2. (Continuación).

	17	18	19	20	21	22	23
<i>A. cimicina</i>	-	1.04-1.68	0.6-0.88	5-6	3	3	5
<i>E. colona</i>	-	0.92-1.4	0.68-1.04	3-4	3	5-7	5-7
<i>H. manicatum</i>	0.84-0.96	0.88-1.08	0.48-0.68	3-5	0	7-9	7
<i>T. cyanescens</i>	0,76-0,92	0,72-0,88	0,52-0,64	10-11	3	5	5-7
<i>T. wettsteinii</i>	0,4-0,96	?	?	7-8	3	5-7	7
<i>P. verrucosum</i>	0.4-0.48	1-1.24	0.6-0.8	3-4	-	5	5
<i>T. parvifolium</i>	0.64-0.84	0.64-0.72	0.52-0.60	9-10	3	5	5
<i>T. rugulosum</i>	0.64-1	1.04-1.12	0.56-0.64	7-8	1-3	5	5
<i>S. africana</i>	1.38-1.65	1.05-1.65	0.75-1.15	4-5	5	9	9
<i>S. angustissima</i>	0.45-0.5	0.8-0.9	0.5-0.6	5-6	3	7	7
<i>S. arenaria</i>	?	?	?	2-3	3-5	5	5
<i>S. catumbensis</i>	1.8-2.2	?	?	2-3	5-8	10-12	9-11
<i>S. chevalieri</i>	1.15-1.2	?	?	2-3	3-5	7-9	8-9
<i>S. ciliocincta</i>	0.48-0.65	0.75-1.12	0.35-0.6	3-4	3-5	8	8
<i>S. clatrata</i>	?	?	?	2-3	3	13	7
<i>S. curvata</i>	0.6-0.8	1.08-1.55	0.68-1.10	4-5	3	11	7
<i>S. cymbiandra</i>	0.68-1.1	0.84-0.92	0.4-0.5	3-4	5-8	8-11	7-9
<i>S. fenestrata</i>	0.3-0.4	?	?	3-4	3	7	5-7
<i>S. indica</i>	0.6-1	0.7-1.12	0.3-0.52	3-4	3-5	9-11	7-9
<i>S. interrupta</i>	1.4-1.9	1.75-1.9	0.7-1.2	3-4	3-5	9	9
<i>S. myosuroides</i>	0.8-0.9	?	?	2-3	5	9	7
<i>S. myuros</i>	0.35-0.4	0.5-0.6	0.3-0.4	2-3	3	9	7
<i>S. otachyrioides</i>	0.4-0.5	0.75-0.87	0.35-0.5	3-4	3-5	8-9	7
<i>S. rigens</i>	3.4-4	?	?	6-7	5	9	9
<i>S. seslerioides</i>	1.7-1.8	?	?	2-3	5-7	7-9	9-11
<i>S. striata</i>	0.55-0.8	0.85-1.12	0.45-0.65	4-5	3	11	5
<i>S. tenuissima</i>	?	0.8-0.9	0.45-0.6	4-5	3	7-9	7
<i>S. transbarbata</i>	1.65-2	?	?	3-4	3-5	7-11	9-11
<i>S. typhura</i>	0.65-0.8	?	?	4-5	3-5	7-9	7-9
<i>S. viguieri</i>	?	?	?	2-3	5	7	7
<i>S. vilvoides</i>	0.7-1	0.75-1	0.35-0.55	3-4	5	9-10	9

del clado hermano de *Sacciolepis*, se relaciona con la morfología de la panícula espiciforme cilíndrica, característica de *Sacciolepis*. El pulvínulo se define como un engrosamiento en forma de cojinete, constituido por un conjunto de células parenquimáticas cuyas variaciones de turgencia pueden provocar movimientos náuticos (Font Quer, 1953) en estructuras de origen foliar y/o caular (por

ejemplo, ramificaciones primarias de las inflorescencias). La presencia de tejido pulvinular resultó una sinapomorfia de las especies de *Panicum* s.l. (Fig. 1, nodo 4), las que presentan una panícula laxa, con ángulos de aproximadamente 70-90° entre ramificaciones primarias y el eje principal. En los restantes géneros del grupo externo y en *Sacciolepis* se observaron solamente ángulos infe-

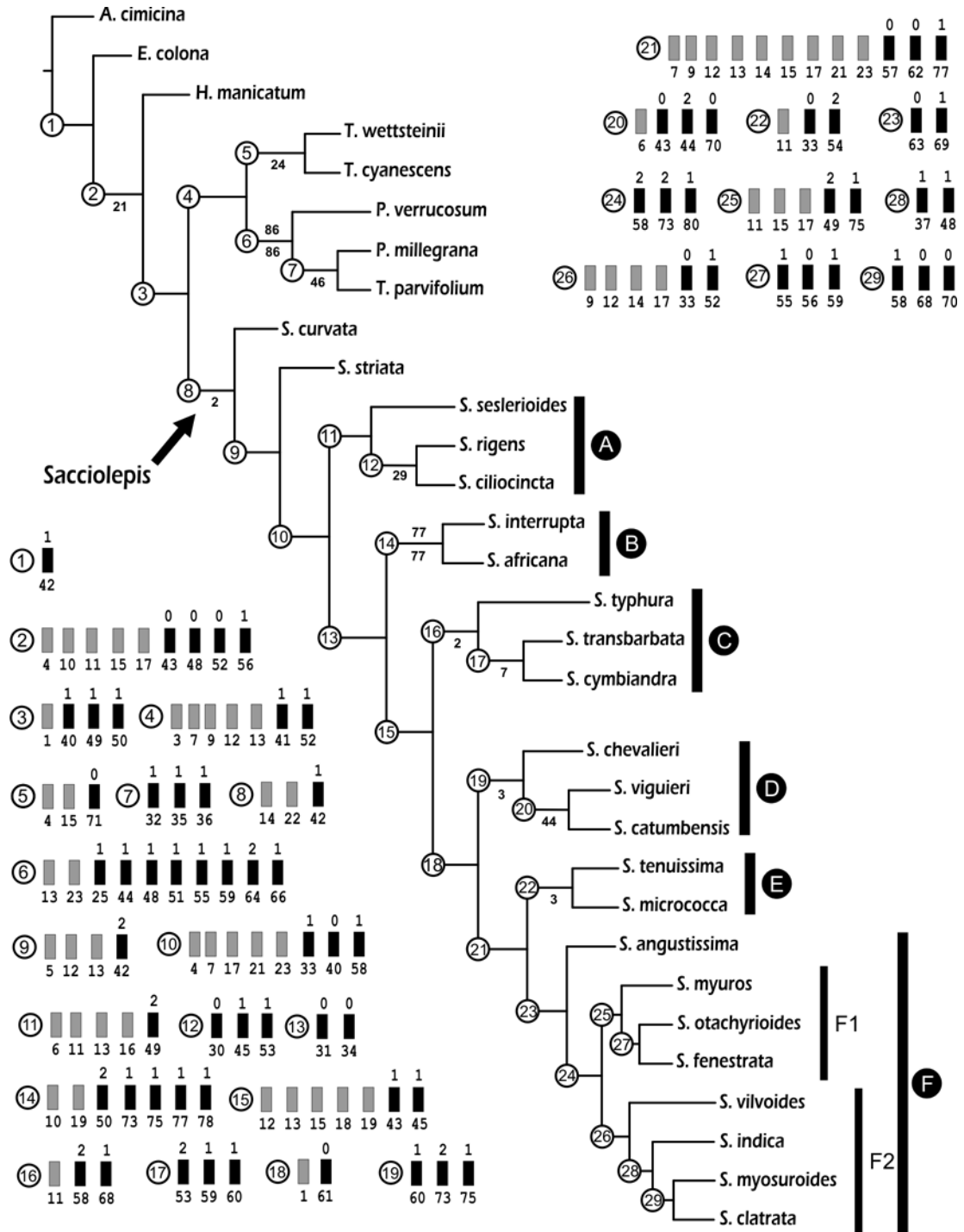


Fig. 1. Único árbol más parsimonioso obtenido. Los nodos se indican con números dentro de círculos. Las barras en negro representan los caracteres discretos (el estado se indica sobre la barra y número de carácter por debajo) y las barras en gris representan los caracteres continuos. Los valores de Jackknife (frecuencias absolutas) se indican sobre las ramas y los valores de GC, por debajo.

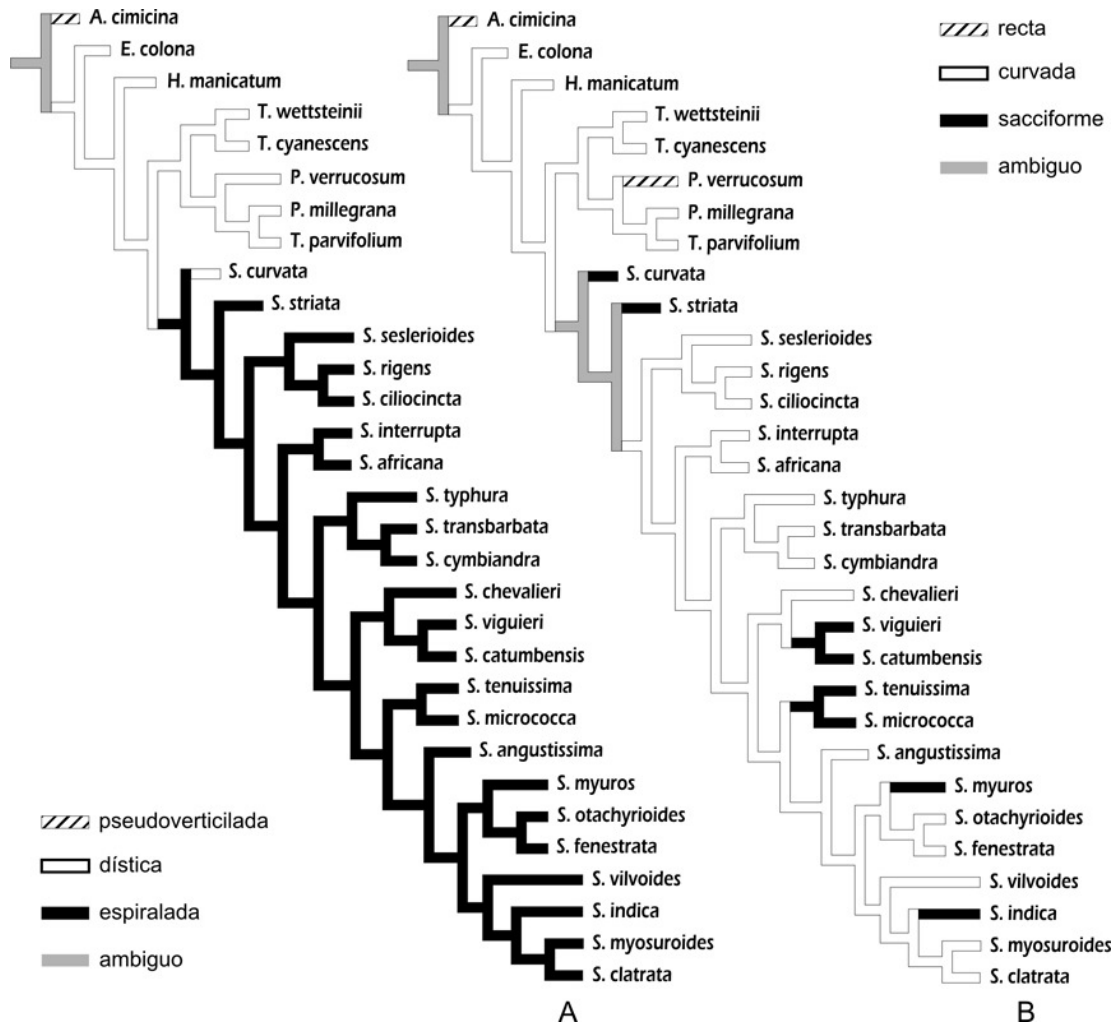


Fig. 2. **A**, Optimización del carácter: filotaxis de las ramificaciones primarias. **B**, Optimización del carácter: forma de la gluma superior.

riores a 70°. Esta última observación sugiere que la ausencia de este tipo de tejido afectaría drásticamente el ángulo de separación de las ramificaciones primarias con el eje principal, y en consecuencia, la morfología general de la inflorescencia (Fig. 2A).

La optimización del carácter forma de la gluma superior (car. 54), muestra que el estado sacciforme, característica tradicionalmente considerada como diagnóstica del género, no constituye una sinapomorfía del mismo: el estado curvado es plesiomórfico, ya que está presente en todos los taxones del grupo externo y en el 65% de los taxones de *Sacciolepis*, mientras que el estado sacciforme

es adquirido en forma independiente y se presenta sólo en el 35% de los taxones del género. (Fig. 2B).

Relaciones intragenéricas

La sección *Rampholepis* fue recuperada, ya que *S. curvata* aparece en la posición más basal del género; *Sacciolepis curvata* se distribuye en la región austral de África y en India, y fue incluida en la sección monotípica *Rampholepis* por presentar una panícula laxa en lugar de la panícula espiciforme cilíndrica, típica de *Sacciolepis*. La posi-

Tabla 3. Matriz de caracteres merísticos y discretos. Se usó "?" para datos faltantes y "-" para datos no aplicables.

	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37
<i>A. cimicina</i>	1	0	1	1	0	1	0	1	1	-	1	0	0	2
<i>E. colona</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	-	-	0	0	1
<i>H. manicatum</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>T. cyanescens</i>	1	0	1	0	0	0	0	[01]	[01]	0	1	[01]	[01]	1
<i>T. parvifolium</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1
<i>P. rugulosum</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>P. verrucosum</i>	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>T. wettsteini</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	[01]	-	-	[01]	0	0
<i>S. africana</i>	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	[01]	[01]	1
<i>S. angustissima</i>	1	0	1	0	1	0	1	0	[01]	1	0	[01]	0	0
<i>S. catumbensis</i>	1	[01]	1	0	0	0	1	0	[01]	1	[01]	[01]	0	1
<i>S. chevalieri</i>	1	0	0	0	1	0	[01]	0	[01]	0	[01]	0	[01]	0
<i>S. ciliocincta</i>	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	[02]
<i>S. clatrata</i>	1	0	1	0	?	0	?	?	0	0	1	0	0	?
<i>S. curvata</i>	1	0	1	0	0	0	1	1	[01]	0	0	0	0	1
<i>S. cymbiandra</i>	0	0	1	0	0	0	1	[01]	0	1	[01]	0	0	0
<i>S. fenestrata</i>	0	[01]	?	0	?	0	?	0	0	1	0	0	0	0
<i>S. indica</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	[01]	0	1
<i>S. interrupta</i>	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>S. micrococca</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>S. myosuroides</i>	[01]	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1
<i>S. myuros</i>	[01]	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>S. otachyrioides</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	[01]
<i>S. rigens</i>	1	0	1	0	0	[01]	0	1	0	1	1	0	0	0
<i>S. seslerioides</i>	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	[01]	[01]	0
<i>S. striata</i>	1	[01]	1	0	1	0	1	[01]	[01]	0	1	[01]	[01]	1
<i>S. tenuissima</i>	0	0	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0
<i>S. transbarbata</i>	1	0	1	0	0	0	1	[01]	[01]	1	0	[01]	[01]	1
<i>S. typhura</i>	1	0	1	0	0	0	1	0	[01]	1	0	0	0	0
<i>S. viguieri</i>	1	0	1	0	?	1	?	?	?	1	0	0	0	0
<i>S. vilvoides</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	[01]	[01]	0	0

ción basal de *S. curvata* obtenida en este análisis corrobora lo propuesto por Simon (1972) que sugiere que la presencia de una panícula laxa indica un status primitivo dentro del género y una relación con las especies de *Panicum* s.l. *Sacciolepis curvata* presenta una morfología de la espiguilla muy similar a la de *S. striata*, la especie tipo del género, siendo ambas especies consideradas afines

por varios autores (Judziewicz, 1990; Simon, 1972).

El resto de las especies de *Sacciolepis* se agrupan en seis clados anidados: A, B, C, D, E y F (Fig. 1).

El clado A formado por *S. ciliocincta*, *S. rigens* y *S. seslerioides*, está sustentado por los siguientes estados de carácter: largo de la inflorescencia (car.

Tabla 3. (Continuación).

	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51
<i>A. cimicina</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0
<i>E. colona</i>	1	1	0	0	1	1	0	0	0	2	2	2	0	1
<i>H. manicatum</i>	1	1	0	0	1	0	0	0	0	2	0	2	0	0
<i>T. cyanescens</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	0	2	0	1	0	0
<i>T. parvifolium</i>	1	1	1	1	1	0	1	0	0	2	1	1	0	1
<i>P. rugulosum</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	0	[23]	1	1	0	1
<i>P. verrucosum</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	0	3	1	2	0	1
<i>T. wettsteinii</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	0	3	2	1	0	0
<i>S. africana</i>	1	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	2	2	0
<i>S. angustissima</i>	1	1	0	0	2	1	0	1	-	0	1	0	2	0
<i>S. catumbensis</i>	0	1	0	0	2	0	0	1	-	1	0	1	1	0
<i>S. chevalieri</i>	0	1	0	0	2	1	0	1	-	0	0	0	1	0
<i>S. ciliocincta</i>	1	1	0	0	2	0	0	1	-	0	1	0	1	0
<i>S. clatrata</i>	0	1	0	0	2	1	0	1	-	0	1	1	1	0
<i>S. curvata</i>	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>S. cymbiandra</i>	1	1	0	0	2	[01]	0	1	-	2	0	1	2	1
<i>S. fenestrata</i>	1	1	0	0	2	0	0	1	-	0	0	2	1	0
<i>S. indica</i>	1	1	0	0	2	[01]	0	1	-	0	1	1	1	0
<i>S. interrupta</i>	1	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	2	0
<i>S. micrococca</i>	0	1	0	0	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>S. myosuroides</i>	1	1	0	0	2	1	0	0	1	0	1	1	1	0
<i>S. myuros</i>	1	1	0	0	2	1	0	1	-	0	0	2	1	0
<i>S. otachyrioides</i>	0	1	0	0	2	1	0	0	1	0	1	2	2	1
<i>S. rigens</i>	1	1	0	0	2	0	0	1	-	0	0	2	1	0
<i>S. seslerioides</i>	1	1	0	0	2	0	0	0	1	0	0	2	1	0
<i>S. striata</i>	1	1	1	0	2	1	0	0	1	0	0	0	1	0
<i>S. tenuissima</i>	0	1	0	0	2	1	0	1	-	0	1	1	?	0
<i>S. transbarbata</i>	1	1	0	0	2	1	0	1	-	0	0	0	1	0
<i>S. typhura</i>	1	1	0	0	2	1	0	1	-	0	0	1	1	0
<i>S. viguieri</i>	0	1	0	0	2	0	0	1	-	0	0	1	?	0
<i>S. vilvoides</i>	1	1	0	0	2	1	0	1	-	0	0	0	1	0

6), largo de la gluma inferior (car. 11), largo de la pálea inferior (car. 13), largo de la antera de la flor inferior (car. 16) y gluma inferior elíptica (car. 49). Las especies que integran este clado se distribuyen exclusivamente en el continente africano. *Sacciolepis seslerioides* y *S. rigens* son especies afines (De Gennaro, 2011), que se diferencian por la forma de la gluma superior y la pilosidad de la

lema inferior; esta afinidad se corrobora en este análisis. *Sacciolepis ciliocincta* presenta una inflorescencia tipo botriode, exclusiva dentro del género, razón por la cual fue ubicada en la sección monotípica Ramifusae; sin embargo, en el presente análisis *S. ciliocincta* aparece incluida en el clado A, como especie hermana de *S. rigens*. Por lo tanto, la sección Ramifusae, compuesta por *S.*

Tabla 3. (Continuación).

	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65
<i>A. cimicina</i>	2	0	0	0	2	3	1	0	-	-	-	1	1	2
<i>E. colona</i>	2	0	1	1	2	1	0	1	1	1	1	1	1	0
<i>H. manicatum</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0
<i>T. cyanescens</i>	1	3	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0
<i>T. parvifolium</i>	1	3	1	1	1	1	0	1	1	2	1	1	2	0
<i>P. rugulosum</i>	1	3	1	1	1	1	0	1	1	2	1	1	2	0
<i>P. verrucosum</i>	1	0	0	1	1	1	0	1	-	-	-	-	2	2
<i>T. wettsteinii</i>	1	3	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0
<i>S. africana</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0
<i>S. angustissima</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	-	0	0	0	1	0
<i>S. catumbensis</i>	1	2	2	0	1	2	1	0	1	0	1	1	0	0
<i>S. chevalieri</i>	0	1	1	0	1	2	1	0	1	0	1	1	0	0
<i>S. ciliocincta</i>	0	1	1	0	1	2	1	1	0	1	1	1	0	0
<i>S. clatrata</i>	0	3	1	0	1	0	1	0	?	0	0	0	0	0
<i>S. curvata</i>	0	0	2	0	1	2	0	0	0	1	1	1	1	1
<i>S. cymbiandra</i>	0	2	1	1	0	2	2	1	1	1	1	1	0	0
<i>S. fenestrata</i>	0	0	1	1	0	0	2	1	?	1	0	1	0	0
<i>S. indica</i>	1	0	2	0	1	1	2	1	0	0	0	0	0	0
<i>S. interrupta</i>	0	0	1	0	1	2	1	0	0	1	1	1	0	0
<i>S. micrococca</i>	0	0	2	0	1	3	1	0	-	0	0	1	0	0
<i>S. myosuroides</i>	1	0	1	0	0	0	1	0	-	0	0	0	0	0
<i>S. myuros</i>	0	3	2	0	1	3	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>S. otachyrioides</i>	0	3	1	1	0	0	2	1	1	0	0	0	0	0
<i>S. rigens</i>	1	1	1	0	1	2	1	0	0	1	1	1	0	0
<i>S. seslerioides</i>	1	0	1	1	1	2	2	0	1	0	1	0	0	0
<i>S. striata</i>	0	0	2	0	1	2	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>S. tenuissima</i>	0	0	2	0	0	0	?	0	?	1	0	1	0	0
<i>S. transbarbata</i>	0	2	1	0	1	2	2	1	1	1	1	1	0	0
<i>S. typhura</i>	1	0	1	0	1	2	2	0	0	1	1	1	0	0
<i>S. viguieri</i>	0	0	2	0	1	2	?	0	1	0	1	1	0	0
<i>S. vilvoides</i>	1	2	1	0	1	2	2	0	0	0	0	1	0	0

ciliocincta quedó incluida dentro de la sección *Sacciolepis*, resultando parafilética.

El clado B agrupa a *S. africana* y a *S. interrupta* (GC=77, JK=77) y está definido por los siguientes estados de carácter: ancho de la espiguilla (car. 10), ancho de la cariopsis (car. 19), gluma inferior sacciforme (car. 50), células buliformes adaxiales hexagonales (car. 73), papilas tricoides abaxiales

(car. 75), pared tangencial externa engrosada (car. 77) y paredes radiales engrosadas (car. 78). La afinidad entre ambas especies fue observada por diversos autores (Hubbard et al., 1936; Simon, 1972; Clayton & Renvoize, 1982) y corroborada en este trabajo. Hubbard et al. (1936) interpretan que ambas especies representan dos subespecies geográficas (ecotipos) de *S. interrupta*. Esta hipó-

Tabla 3. (Continuación).

	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80
<i>A. cimicina</i>	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>E. colona</i>	0	0	0	1	1	1	0	2	1	1	0	0	0	0	0
<i>H. manicatum</i>	0	0	0	1	1	1	0	-	1	0	1	0	0	0	2
<i>T. cyanescens</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>T. parvifolium</i>	1	0	0	1	1	?	0	2	1	0	0	?	?	0	1
<i>P. rugulosum</i>	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>P. verrucosum</i>	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1
<i>T. wettsteinii</i>	0	0	0	?	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1
<i>S. africana</i>	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	2
<i>S. angustissima</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	2
<i>S. catumbensis</i>	0	0	0	?	0	1	0	2	0	1	0	0	0	0	1
<i>S. chevalieri</i>	0	0	0	?	1	0	0	2	1	1	0	0	0	0	2
<i>S. ciliocincta</i>	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1
<i>S. clatrata</i>	0	0	0	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>S. curvata</i>	0	0	0	2	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>S. cymbiandra</i>	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	2
<i>S. fenestrata</i>	0	0	0	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>S. indica</i>	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>S. interrupta</i>	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	2
<i>S. micrococca</i>	0	0	0	-	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	2
<i>S. myosuroides</i>	0	0	0	1	0	1	0	2	1	0	0	1	0	0	0
<i>S. myuros</i>	0	0	1	1	1	1	0	2	1	1	1	0	0	0	1
<i>S. otachyrioides</i>	0	0	1	1	0	0	0	2	1	1	0	1	0	0	1
<i>S. rigens</i>	0	0	0	?	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	2
<i>S. seslerioides</i>	0	0	0	?	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>S. striata</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>S. tenuissima</i>	0	0	0	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>S. transbarbata</i>	0	0	1	?	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>S. typhura</i>	0	0	1	?	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	2
<i>S. viguieri</i>	0	0	0	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>S. vilvoides</i>	0	0	1	1	1	1	0	2	1	0	1	1	0	0	1

tesis estaría apoyada por la evidencia citogenética; *S. africana* $2n=2x=18$ y *S. interrupta* $2n=4x=36$ (Simon, 1972).

El clado C reúne a *S. cymbiandra*, *S. transbarbata* y *S. typhura* (GC=2) y está apoyado por los siguientes estados de carácter: largo de la gluma inferior (car. 11), lema inferior sacciforme (car. 58) y lema superior con estípite (car. 68). Las

especies que integran este subclado se distribuyen exclusivamente en el continente africano, pero no existen antecedentes que mencionen su afinidad. *Sacciolepis transbarbata* tiene una espiguilla densamente pilosa con una gluma superior con notables mechones transversales, mientras que en los restantes taxones las espiguillas son glabras u ocasionalmente pilosas.

El clado D formado por *S. chevalieri*, *S. catumbensis* y *S. viguieri* (GC=3) está apoyado por los siguientes estados de carácter: pálea inferior con ápice agudo (car. 60), células buliformes adaxiales irregulares (car. 73) y papilas tricoides abaxiales (car. 75) y todas las especies que lo integran se distribuyen exclusivamente en el continente africano. *Sacciolepis catumbensis* y *S. viguieri* comparten la gluma superior sacciforme. A su vez, la afinidad entre *S. chevalieri* - *S. viguieri* fue establecida por De Gennaro (2011), diferenciándose en el largo de la inflorescencia y del pedúnculo, el hábito, el margen de los entrenudos y la pilosidad de los nudos. *Sacciolepis chevalieri* tiene un carácter particular: una gluma inferior con un anillo piloso basal.

El clado E, que agrupa a *S. micrococca* y *S. tenuissima* (GC=3) está definido por los siguientes estados de carácter: largo de la gluma inferior (car. 11), lígulas hialinas (car. 33) y gluma superior sacciforme (car. 54). *Sacciolepis micrococca* se distribuye exclusivamente en el continente africano mientras que *S. tenuissima* es asiática.

El clado F está apoyado por los estados de carácter pálea inferior membranácea (car. 63) y una cariopsis elíptica (car. 69), presenta una especie basal, *S. angustissima* y dos subclados F1 y F2. *Sacciolepis angustissima* se distribuye exclusivamente en América y se caracteriza por una gluma inferior de 3/4 - 1/2 del largo de la espiguilla (De Gennaro, 2011). El subclado F1, que agrupa a *S. fenestrata*, *S. myuros* y *S. otachyrioides*, está apoyado por los siguientes caracteres: largo de la gluma inferior (car. 11), largo del antecio superior (car. 15), largo de la antera de la flor superior (car. 17), gluma inferior elíptica (car. 49) y papilas tricoides abaxiales (car. 75). *Sacciolepis fenestrata* se distribuye exclusivamente en el continente africano, mientras que las dos restantes son americanas. La relación de la especie africana con las americanas es novedosa, mientras que la afinidad de las dos especies americanas fue observada por Judziewicz (1990) y corroborada en este análisis. *Sacciolepis fenestrata* posee "fenestras" u oquedades (ocasionalmente se pueden observar parches de tejido hialino) en la lema inferior y *S. otachyrioides* posee una espiguilla tipo deltoide, siendo estas características exclusivas de estos taxones.

El subclado F2, compuesto por *S. clatrata*, *S. indica*, *S. myosuroides* y *S. vilvoides*, está apoyado

por los siguientes caracteres: largo de la espiguilla (car. 9), largo de la gluma superior (car. 12), largo de la lema inferior (car. 14), largo de la antera de la flor superior (car. 17), lígulas hialinas (car. 33) y gluma superior con ápice agudo (car. 52). *Sacciolepis indica* es la única especie cosmopolita del género, con una amplia plasticidad fenotípica evidenciada en los numerosos ecotipos, mientras que *S. vilvoides* es exclusiva del continente americano. *Sacciolepis clatrata* es un taxón oriundo de África y presenta como característica exclusiva la gluma superior y la lema inferior clatrada (en forma de celosía); su relación con *S. myosuroides*, especie oriunda de África y Asia, es una novedad.

CONCLUSIONES

El análisis presentado en este trabajo corroboró la monofilia de *Sacciolepis*. Si bien algunos caracteres típicos del género, como la gluma superior sacciforme resultaron homoplásicos, otros, como la panícula cilíndrica espiciforme con filotaxis espiralada puede considerarse un buen carácter diagnóstico. Por otro lado, se puso en evidencia la utilidad de los caracteres continuos, que aportaron información filogenética relevante. En este sentido, un análisis combinado incluyendo morfología, anatomía y datos de secuencias de ADN sería un gran aporte para corroborar las hipótesis filogenéticas y de evolución de caracteres planteadas en este trabajo.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a F. Zuloaga por la lectura crítica del manuscrito, las valiosas sugerencias realizadas por R. Pozner y a los árbitros anónimos. El trabajo fue financiado con subsidios de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica y CONICET.

BIBLIOGRAFÍA

- Aliscioni, S. S.; L. M. Giussani; F. O. Zuloaga & E. A. Kellogg. 2003. A molecular phylogeny of *Panicum* (Poaceae: Paniceae): test of monophyly and phylogenetic placement within the Panicoideae. *American Journal of Botany* 90: 796-821.
- Bor, N. L. 1962. Studies in the Flora of Thailandia: Gramineae. *Dansk Botanisk Arkiv* 23: 143-168.

- Clayton, W. D. & S. A. Renvoize. 1982. *Gramineae*, en A. A. Balkema (ed.), *Flora of Tropical East Africa*. London: Crow Agents for Oversea Governments.
- De Gennaro, D. 2011. Revisión del género *Sacciolepis* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae) en sus aspectos taxonómicos, histofoliare y filogenéticos. Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.
- De Gennaro, D. 2012. Sinopsis del género *Sacciolepis* Nash (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). *Candollea*, de próxima aparición.
- Font Quer, P. 1953. *Diccionario de Botánica*. Barcelona: Labor.
- 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. *American Journal of Botany* 88: 1993-2012.
- Goloboff, P. A.; J. S. Farris; M. Källersjö; B. Oxelman; M. J. Ramírez & C. A. Szumik. 2003. Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics* 19: 324-332.
- Goloboff, P. A.; C. I. Mattoni & A. S. Quinteiros. 2006. Continuous characters analyzed as such. *Cladistics* 22: 589-601.
- Goloboff, P. A.; J. S. Farris & K. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774-786.
- Judziewicz, E. J. 1990. A new South American species of *Sacciolepis* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae), with a summary of the genus in the New World. *Systematic Botany* 15: 415-420.
- Judziewicz, E. J. 2004. *Sacciolepis*, en J. Steyermark, P. Berry & B. Holst (eds.), *Flora of the Venezuelan Guayana*. *Missouri Botanical Garden* 8: 259-260.
- Metcalf, C. R. 1960. *Anatomy of the Monocotyledons*, vol. 1. Gramineae. Oxford: Clarendon Press.
- Ohwi, J. 1965. *Sacciolepis*, en F. G. Meyer & E. H. Walker (eds.), *Flora of Japan*, pp: 181-182. Washington: Smithsonian Institution.
- Pilger, R. 1940. *Gramineae* III. Unterfamilie Panicoideae, en A. Engler & K. Prantl (eds.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, vol. 14e, pp. 1-208. W. Leipzig: Engelmann.
- Renvoize, S. A. 1998. *Gramineae de Bolivia*. Kew: Royal Botanic Gardens.
- Ruzin, S. E. 1999. *Plant microtechnique and microscopy*. New York: Oxford University Press.
- Simon, B. K. 1972. A revision of the genus *Sacciolepis* (Gramineae) in the "Flora Zambesiaca" area. *Kew Bulletin* 27: 387-406.
- Stapf, O. 1920. *Flora of Tropical Africa*, vol. 9. London: L. Reeve and Co.
- Thiers, B. [De actualización constante, consulta 2012]. Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical's Virtual Herbarium, <http://sweetgum.nybg.org/ih>
- Vicentini, A.; J. C. Barber; S. S. Aliscioni; L. M. Giussani & E. A. Kellogg. 2008. The age of the grasses and clusters of origins of C4 photosynthesis. *Global Change Biology* 14: 2963-2977.
- Watson, L. & M. J. Dallwitz. 1992. *The grass genera of the world*. Wallingford: CAB International.
- Webster, R. D. 1987. *The Australian Paniceae (Poaceae)*. Berlin: J. Cramer.
- Zuloaga, F. O.; O. Morrone & L. M. Giussani. 2000. A cladistic analysis of the Paniceae: a preliminary approach, en S. W. L. Jacobs & J. E. Everett (eds.), *Grasses: Systematic and Evolution* 2: 123-135.
- Zuloaga, F. O.; O. Morrone & M. A. Scataglini. 2011. Monograph of *Trichantheicum* (Poaceae, Paniceae). *Systematic Botany Monographs*: 1-101.

Anexo 1. Lista de caracteres usados en el análisis filogenético.

Caracteres continuos

1. Largo de las cañas (se incluye el largo del pedúnculo y de la inflorescencia) (cm).
2. Largo de los entrenudos (cm).
3. Largo de la vaina (cm).
4. Largo de la lígula (mm).
5. Largo de la lámina (cm).
6. Largo de la inflorescencia (cm).
7. Ancho de la inflorescencia (cm).
8. Largo del pedúnculo (cm).
9. Largo de la espiguilla (mm).
10. Ancho de la espiguilla (mm).
11. Largo de la gluma inferior (mm).
12. Largo de la gluma superior (mm).
13. Largo de la pálea inferior (mm).
14. Largo de la lema inferior (mm).
15. Largo del antecio superior (mm).
16. Largo de la antera de la flor inferior (mm).
17. Largo de la antera de la flor superior (mm).
18. Largo de la cariopsis (mm).
19. Ancho de la cariopsis (mm).

Caracteres merísticos

20. Número de entrenudos de las cañas floríferas.
21. Número de nervios de la gluma inferior.
22. Número de nervios de la gluma superior.
23. Número de nervios de la lema inferior.

Caracteres discretos

Hábito y cañas

24. Estrategia de vida: anual=0, perenne=1.
25. Estolones: ausente=0, presente=1.
26. Tipo de entrenudo: no acanalado=0, acanalado=1.
27. Pilosidad del entrenudo: glabro=0, piloso=1.
28. Entrenudo: hueco=0, sólido=1.
29. Pilosidad del nudo: glabro=0, piloso=1.

D. DE GENNARO & M. A SCATAGLINI. Filogenia de *Sacciolepis*

Hoja

- 30. Consistencia del margen de la vaina: hialino=0, membranáceo=1.
- 31. Pilosidad del margen de la vaina: glabro=0, piloso=1.
- 32. Pilosidad de la superficie de la vaina: glabra=0, pilosa=1.
- 33. Consistencia de la lígula: hialina=0, membranácea=1.
- 34. Margen de la lígula: glabro=0, piloso=1.
- 35. Pilosidad de la lámina, cara adaxial: glabra=0, pilosa=1.
- 36. Pilosidad de la lámina, cara abaxial: glabra=0, pilosa=1.
- 37. Pilosidad del margen de la lámina: glabro=0, escábrido=1, piloso=2.
- 38. Forma de la lámina: filiforme=0, linear-lanceolada=1. Las láminas filiformes presentan una sección involuta o convoluta; mientras que las láminas linear-lanceoladas tienen una sección plana o en forma de "V".

Inflorescencia

- 39. Presencia de espiguilla terminal en el eje principal: ausente=0, presente=1.
- 40. Ramificaciones de segundo orden: ausente=0, presente=1.
- 41. Pulvínulo de las ramificaciones de primer orden: ausente=0, presente=1.
- 42. Filotaxis de las ramificaciones de primer orden: pseudoverticilada=0, dística=1, espiralada=2.
- 43. Superficie de los pedicelos: glabra=0, pilosa=1.
- 44. Ápice de los pedicelos: discoidal-cupuliforme=0, truncado=1.

Espiguilla

- 45. Compresión lateral: ausente=0, presente=1.
- 46. Compresión dorsal: plano-convexa=0, biconvexa=1.
- 47. Forma de la espiguilla en vista dorso/ventral: ovoide=0, lanceolada=1, elipsoide=2, obovoide=3.

Gluma inferior

- 48. Ápice de la gluma inferior: obtuso=0, agudo=1, mucronado=2.
- 49. Forma de la gluma inferior (vista dorsal): lanceolada=0, ovada=1, elíptica=2.
- 50. Forma de la gluma inferior (vista lateral): recta=0, gibosa=1, sacciforme=2.
- 51. Consistencia de la gluma inferior: membranácea=0, cartilaginosa=1.

Gluma superior

- 52. Ápice de la gluma superior: obtuso=0, agudo=1, mucronado=2.
- 53. Forma de la gluma superior (vista dorsal): ovada=0, obovada=1, lanceolada=2, elíptica=3.
- 54. Forma de la gluma superior (vista lateral): recta=0, gibosa=1, sacciforme=2.
- 55. Consistencia de la gluma superior: membranácea=0, cartilaginosa=1.

Lema inferior

- 56. Ápice de la lema inferior: obtuso=0, agudo=1, mucronado=2.
- 57. Forma de la lema inferior (vista dorsal): ovada=0, obovada=1, lanceolada=2, elíptica=3.
- 58. Forma de la lema inferior (vista lateral): recta=0, gibosa=1, sacciforme=2.
- 59. Consistencia de la lema inferior: membranácea=0, cartilaginosa=1.

Pálea inferior

- 60. Ápice de la pálea inferior: obtuso=0, agudo=1.
- 61. Forma de la pálea inferior (vista dorsal): lanceolada=0, elíptica=1, ovada=2.
- 62. Desarrollo de la pálea inferior: reducida=0, desarrollada=1. Se considera reducida cuando su largo se halla comprendido entre 0,1-0,5 mm, y desarrollada cuando se halla comprendida entre 1-4 mm.
- 63. Consistencia de la pálea inferior: membranácea=0, hialina=1.

Antecio superior

- 64. Textura del ápice de la lema superior: liso=0, escábrido=1, papiloso=2.
- 65. Textura del ápice de la pálea superior: liso=0, escábrido=1, papiloso=2.
- 66. Textura de la lema superior: liso=0, papiloso=1.
- 67. Textura de la pálea superior: liso=0, papiloso=1.
- 68. Estípite en lema superior: ausente=0, presente=1.
- 69. Forma de la cariopsis: ovada=0, elíptica=1, anchamente elíptica=2.

Caracteres micromorfológicos de la lámina foliar

- 70. Micropelos adaxiales: ausentes=0, presentes=1.
- 71. Papilas pequeñas adaxiales: ausentes=0, presentes=1.

72. Papilas tricoides adaxiales: presentes=0, ausentes=1.
73. Forma de las células buliformes adaxiales: rectangulares=0, hexagonales=1, irregulares=2.
74. Micropelos abaxiales: ausentes=0, presentes=1.
75. Papilas tricoides abaxiales: ausentes=0, presentes=1.

Hoja en corte transversal

76. Cámaras aéreas: ausentes=0, presentes=1.

77. Pared tangencial externa de las células de la epidermis abaxial: no engrosada=0, engrosada=1.
78. Paredes radiales de las células de la epidermis abaxial: no engrosada=0, engrosada=1.
79. Altura de las células buliformes: al mismo nivel que las células epidérmicas contiguas=0, proyectándose por encima de las células epidérmicas contiguas=1.
80. Profundidad de los surcos adaxiales: ausentes=0, poco profundos=1, profundos=2 (se considera poco profundo aquel surco cuya profundidad es aprox. 1/3 del ancho del transcurso, y profundo cuando equivale a 2/3 del ancho del transcurso).