

ORNAMENTACIÓN DEL ANTECIO SUPERIOR EN *UROCHLOA* Y GÉNEROS VECINOS (POACEAE, PANICOIDEAE, PANICEAE): SU VALOR SISTEMÁTICO

Diego Salariato, Osvaldo Morrone & Fernando O. Zuloaga

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

Abstract. Salariato, D.; O. Morrone & F. O. Zuloaga. 2008. Ornamentation pattern of the upper antherium in *Urochloa* and related genera (Poaceae, Panicoideae, Paniceae): its systematic value. *Darwiniana* 46(2): 335-355.

The ornamentation pattern of the upper antherium in species of Paniceae belonging to the PCK group, in particular of the genus *Urochloa*, was analyzed. Nineteen different ornamentation patterns were recognized, of which 11 are reported for the first time. Several epidermal elements are described, including simple papillae, compound papillae and ridges in the anticlinal or periclinal cell walls. The ornamentation patterns were useful for infrageneric delimitation in the genus *Urochloa* but not to delimit the genus from related ones; on the contrary, this character provided more evidence to sustain the paraphyly of the genus. Systematic and phylogenetic value of this character in *Urochloa* and other related genera are also discussed.

Keywords. Morphology, ornamentation pattern, Paniceae, PCK clade, upper antherium, *Urochloa*.

Resumen. Salariato, D.; O. Morrone & F. O. Zuloaga. 2008. Patrón de ornamentación del antecio superior en *Urochloa* y géneros vecinos (Poaceae, Panicoideae, Paniceae): su valor sistemático. *Darwiniana* 46(2): 335-355.

Se analizó el patrón de ornamentación del antecio superior en especies de Paniceae pertenecientes al clado PCK, en particular del género *Urochloa*. Como resultado se hallaron 19 patrones de ornamentación diferentes, de los cuales 11 se describen aquí por primera vez. Varios elementos epidérmicos son descritos, incluyendo papilas simples, papilas compuestas y engrosamientos, tanto en las paredes celulares anticlinales como periclinales. Los patrones de ornamentación resultaron de valor para la delimitación infragenérica de *Urochloa*, pero no para delimitar este género de otros relacionados; por el contrario, este carácter provee más evidencia que sustenta la parafilia del género. Se discute también el valor sistemático y filogenético del patrón de ornamentación del antecio superior en *Urochloa* y géneros vecinos.

Palabras clave. Antecio superior, clado PCK, morfología, Paniceae, patrón de ornamentación, *Urochloa*.

INTRODUCCIÓN

Urochloa P. Beauv. comprende cerca de 110 especies distribuidas en trópicos y subtrópicos del mundo, con una mayor concentración de especies en África y América (Webster, 1987; Morrone & Zuloaga, 1992, 1993; Veldkamp, 1996). Algunas de sus especies constituyen importantes pasturas como *Urochloa arrecta* (Hack. ex T. Durand & Schinz) Morrone & Zuloaga ("Tanner grass"), *U.*

brizantha (Hochst. & A. Rich.) R.D. Webster ("Palisade grass"), *U. decumbens* (Stapf) R.D. Webster ("Surinam grass") y *U. mutica* (Forssk.) T.Q. Nguyen ("Para grass").

La mayoría de las especies actualmente consideradas bajo *Urochloa* se hallaban incluidas en *Brachiaria* (Trin.) Griseb. Ambos géneros fueron distinguidos principalmente por la orientación de la espiguilla, adaxial en *Brachiaria* y abaxial en *Urochloa* (Hitchcock, 1951; Parodi, 1969; Clayton

& Renvoize, 1982, 1986; Cope, 1982; Zuloaga & Soderstrom, 1985). Sin embargo, la determinación de la disposición de las espiguillas se dificulta en especies con inflorescencias laxas y espiguillas dispuestas en pares sobre pedicelos largos. Hsu (1965), Nguyen (1966), Webster (1987, 1988), Morrone & Zuloaga (1992, 1993), Ashalatha & Nair (1993) y Veldkamp (1996) restringieron al género *Brachiaria* las especies con antecio superior liso y lustroso, articulado en su base y con el ápice mútico, mientras que bajo *Urochloa* tratan las especies con articulación sólo en la base de la espiguilla y con antecios de superficie transversalmente rugosa y ápice recurvo, crestado o aristulado.

La textura y la ornamentación del antecio superior se han utilizado como caracteres diagnósticos para la delimitación taxonómica en géneros de Paniceae (e.g. Chase, 1911; Blake, 1958; Zuloaga & Soderstrom, 1985). Hsu (1965) describió cuatro tipos básicos de ornamentación en las Paniceae y asignó un patrón de ornamentación transversalmente rugoso y con depresiones equinadas "tipo SE" para ocho especies analizadas de *Brachiaria* y *Urochloa*. Thompson & Estes (1986) efectuaron un análisis exhaustivo de la superficie del antecio superior en 60 especies de *Brachiaria* y *Urochloa*, principalmente del Viejo Mundo. Estos autores describieron ocho nuevos patrones de ornamentación, los cuales van desde lisos hasta conspicuamente ornamentados. Morrone & Zuloaga (1992, 1993), en su revisión de las especies americanas de *Urochloa*, hallaron también diferentes tipos de ornamentación con presencia de papilas simples, papilas verrucosas y verrugas. Renvoize et al. (1996) consideraron a *Brachiaria* en un sentido amplio, es decir incluyendo numerosas especies actualmente ubicadas en *Urochloa*, y distinguen cuatro patrones básicos: liso, estriado, ruguloso y rugoso.

Torres González & Morton (2005) realizaron un estudio filogenético en los géneros *Brachiaria* y *Urochloa*; y señalaron que la única sinapomorfía existente para el clado que contiene la mayoría de especies de *Urochloa*, es la superficie de la lemma superior estriada. Zuloaga et al. (2000) presentaron, sobre la base de caracteres morfológicos, una filogenia de las Paniceae en donde los géneros *Megathyrsus* (Pilg.) B.K. Simon & S.W.L. Jacobs (bajo *Panicum* subg. *Megathyrsus*) y *Eriochloa* Kunth integran junto con *Urochloa* un grupo

monofilético sostenido por la presencia de la lemma superior transversalmente rugosa. Análisis filogenéticos con datos moleculares (Gómez-Martínez & Culham, 2000; Giussani et al., 2001; Duvall et al., 2001, Aliscioni et al., 2003) han demostrado que *Urochloa* se incluye dentro de las Paniceae con un número básico de cromosomas $x = 9$, y forma un clado fuertemente sostenido con los géneros *Moorochloa* Veldkamp (= *Brachiaria*), *Eriochloa*, *Megathyrsus*, *Melinis* P. Beauv. y *Chaetium* Nees, conocido informalmente como "clado PCK". Estos géneros comparten la vía fotosintética C_4 -PCK (Gutiérrez et al., 1976; Brown, 1977; Hattersley, 1987) y una anatomía foliar del tipo PS, con cloroplastos de posición centrífuga en la vaina externa (Ellis, 1977, 1988) junto con otros géneros de Paniceae como *Scutachne* Hitchc. & Chase, *Tricholaena* Schrad. ex Schult. & Schult. y *Thuarea* Pers. Estos análisis filogenéticos han concluido que *Urochloa*, tal como se lo circunscribe actualmente, es un género parafilético.

El objetivo del presente trabajo fue estudiar la superficie y ornamentación de los antecios superiores de *Urochloa* y géneros afines, comparar los patrones obtenidos con otros previamente publicados, dar a conocer nuevos hallazgos morfológicos y determinar la importancia taxonómica de estos caracteres, mediante su optimización sobre un árbol filogenético previamente publicado del grupo en estudio. Finalmente, se trató de evaluar el valor de estos caracteres en la evolución del "clado PCK".

MATERIALES Y MÉTODOS

Análisis morfológico

Los antecios superiores de 104 especies fueron tomados de material fresco y de ejemplares de herbario depositados en diversas instituciones (véase la Tabla 1). Se analizó la superficie de la lemma superior de especies de *Urochloa* (60), *Brachiaria** (15), *Moorochloa* (3), *Eriochloa* (5), *Melinis* (2), *Tricholaena* (1), *Scutachne* (1), *Chaetium* (1), *Leucophrys* (1), *Thuarea* (1), *Yvesia* (1) y *Megathyrsus*

*Si bien no efectuamos modificaciones sistemáticas en este trabajo, las especies aquí tratadas bajo *Brachiaria* tentativamente deben ser consideradas en *Urochloa* en sentido amplio.

Tabla 1. Lista de los patrones de ornamentación, taxones, ejemplar examinado y acrónimo del herbario.

Patrón de ornamentación	Especies examinadas
Brachylopha	<i>Brachiaria scalaris</i> Pilg., A. Bogdan 5306 (US)
	<i>Brachiaria serrata</i> (Thunb.) Stapf, Burkart 24388 (SI)
	<i>Urochloa comata</i> (Hochst. ex A. Rich.) Sosef, Shimper 1017 (US)
	<i>Urochloa fusiformis</i> (Reeder) Veldkamp, Ramos & Edaño 44646 (US)
	<i>Urochloa holosericea</i> (R. Br.) R.D. Webster, Brass 5910 (US)
	<i>Urochloa xantholeuca</i> (Hack. ex Schinz) H. Scholz, Liebmsberg 9 (US)
	<i>Yvesia madagascariensis</i> A. Camus, Bathie 13010 (US)
Brizantha	<i>Urochloa brizantha</i> (Hochst. Ex A. Rich.) R.D. Webster, Zuloaga & Morrone 7348 (SI)
	<i>Urochloa decumbens</i> (Stapf) R.D. Webster, Allen et al. 2407 (SI)
	<i>Urochloa eminni</i> (Mez) Davidse, Greenway & Pohhill 11499 (US)
	<i>Urochloa oligobrachiata</i> (Pilg.) Kartesz, Verboom 1193 (US)
	<i>Urochloa ruziziensis</i> (R. Germ. & Evrard) Crins, Noblick 2663 (CEPEC)
Clavipila	<i>Brachiaria clavipila</i> (Chiov.) Robyns, Milne-Redhead 2642 (US)
	<i>Setaria palmifolia</i> (J. König) Stapf, Fenix 117 (SI)
Dictyoneura	<i>Brachiaria epacridifolia</i> (Stapf) A. Camus, Bosser 13638 (MO)
	<i>Brachiaria stigmatisata</i> (Mez) Stapf, Adam 15072 (US)
	<i>Leucophrys mesocoma</i> (Nees) Rendle, Davidse & Loxton 6317 (MO)
	<i>Paspalidium genimatum</i> (Forssk.) Stapf, Puriped & Jefford 5 (SI)
	<i>Setaria poiretiana</i> (Schult.) Kunth, Hassler 107 (SI)
	<i>Urochloa dictyoneura</i> (Fig. & De Not.) Veldkamp, CIAT 16191 (SI)
	<i>Urochloa bovonei</i> (Chiov.) A.M. Torres & C.M. Morton, Milne-Redhead & Taylor 8166 (US)
	<i>Urochloa humidicola</i> (Rendle) Morrone & Zuloaga, Morrone & Pensiero 369 (SI)
	<i>Urochloa jubata</i> (Fig. & De Not.) Sosef, Bucklock & Shabani s.n. (US-2464162)
	<i>Urochloa subulifolia</i> (Mez) A.M. Torres & C.M. Morton, Laegaard 15786 (US)
Dura	<i>Brachiaria umbellata</i> (Trin.) Clayton, Vaughan A11 (US)
	<i>Panicum deustum</i> Thunb., Endlich 488 (US)
	<i>Urochloa dura</i> (Stapf) A.M. Torres & C.M. Morton, Verboom 1319 (US)
	<i>Urochloa lachnantha</i> (Hochst.) A.M. Torres & C.M. Morton, Schimper 2239 (US)
Eriochloa	<i>Eriochloa distachya</i> Kunth, Steinbach 1940, (SI)
	<i>Eriochloa meyeriana</i> (Nees) Pilg., Greenway & Kanuri 15227 (MO)
	<i>Eriochloa montevidensis</i> Griseb., Burkart & Troncoso 11432 (SI)
	<i>Eriochloa polystachya</i> Kunth, Burkart 16298 (SI)
	<i>Eriochloa punctata</i> (L.) Desv. ex Ham., Quarín 3302 (SI)
	<i>Scutachne dura</i> (Griseb.) Hitchc. & Chase, Ekman 995 (SI)
	<i>Urochloa acuminata</i> (Renvoize) Morrone & Zuloaga, Zuloaga et al. 9029 (SI)
	<i>Urochloa decidua</i> Morrone & Zuloaga, Zuloaga et al. 9037 (SI)
	<i>Urochloa megastachya</i> (Nees ex Trin.) Morrone & Zuloaga, Riedel 1143 (NY)
Foliosa	<i>Urochloa foliosa</i> (R.Br.) R.D. Webster, Blake 20087 (MO)
Leucacrantha	<i>Urochloa oblita</i> (Swallen) Morrone & Zuloaga, Hom-Nielsen et al. 4226 (MO)
	<i>Brachiaria leucacrantha</i> (K. Schum.) Stapf, Maitland 1247 (US)

Tabla 1. (Continuación)

Patrón de ornamentación	Especies examinadas
Miliacea	<i>Brachiaria longiflora</i> Clayton, R.B & A. J. Faden 71/807 (US)
	<i>Moorochloa eruciformis</i> (Sm.) Veldkamp, Saenz & Morrone 260 (SI)
	<i>Moorochloa malacodes</i> (Mez & K. Schum.) Veldkamp, Volk 510 (US)
	<i>Moorochloa schoenfelderi</i> (C.E. Hubb. & Schweick) Veldkamp, Volk s.n. (US)
	<i>Melinis minutiflora</i> P. Beauv St. Beck s423 (SI)
	<i>Melinis repens</i> (Willd.) Zizka, Zuloaga & Morrone 6764 (SI)
	<i>Panicum aquaticum</i> Pior., Sucre 8854 (SI)
	<i>Panicum repens</i> L., Laegaard 21618 (SI)
	<i>Panicum rudgei</i> Roem. & Schultz., Zuloaga et al. 4434 (SI)
<i>Panicum virgatum</i> L., Rúgolo de Agrasar 2167 (SI)	
	<i>Tricholaena monachne</i> (Trin.) Stapf & C.E. Hubb., Smook 7067 (US)
Ovalis	<i>Brachiaria ovalis</i> Stapf, Greenway & Kanuri 12795 (US)
Panicoides	<i>Urochloa lata</i> (Schumach.) C.E. Hubb., Vigni 279 (US)
	<i>Urochloa meziana</i> (Hitchc.) Morrone & Zuloaga, G & J Davidse 9928 (MO)
	<i>Urochloa panicoides</i> P. Beauv., Morrone et al. 4340 (SI)
	<i>Urochloa sclerochlaena</i> Chiov. ex Chiarugi, Graham 83 (US)
Paucispicata	<i>Urochloa nigropedata</i> (Munro ex Ficalho & Hiem) A.M. Torres & C.M. Morton, Liembenberg 4505 (US)
	<i>Urochloa paucispicata</i> (Morong.) Morrone & Zuloaga, Morrone et al. 2755 (SI)
	<i>Urochloa texana</i> (Buckley) R.D. Webster, Dale Thomas 146055 (MO)
Plantaginea	<i>Brachiaria pseudodichotoma</i> Bossler, Phillipson & Rabesinaka 3180 (US)
	<i>Urochloa mutica</i> (Forssk.) T.Q. Nguyen, Zuloaga 7421 (SI)
	<i>Urochloa plantaginea</i> (Link.) R.D. Webster, Morrone 5078 (SI)
	<i>Urochloa vittata</i> (Stapf) Morrone & Zuloaga, Cuyler 9406 (US)
Platyphylla	<i>Urochloa adspersa</i> (Trin.) R.D. Webster, Zuloaga & Morrone 3031 (SI)
	<i>Urochloa ciliatissima</i> (Buckley) R.D. Webster, Brant et al. 2222 (MO)
	<i>Urochloa lorentziana</i> (Mez) Morrone & Zuloaga, Nicora 17531 (SI)
	<i>Urochloa platyphylla</i> (Munro ex C. Wright) R. D. Webster, Morrone et al. 5296 (SI)
Radicans	<i>Brachiaria distachyoides</i> Stapf, Adjamhain 368A (US)
	<i>Urochloa arrecta</i> (Hack. ex T. Durand & Schinz) Morrone & Zuloaga, Morrone et al. 4695 (SI)
	<i>Urochloa atrisola</i> R.D. Webster, Blake 17776 (MO)
	<i>Urochloa discifera</i> (E. Fourn.) Morrone & Zuloaga, Morrone et al. 3646 (SI)
	<i>Urochloa distachya</i> (L.) T.Q. Nguyen, Lararides 5110 (US)
	<i>Urochloa subquadripara</i> (Trin.) R.D. Webster, Laeggard 21746 (SI)
Setaria	<i>Brachiaria humbertiana</i> A. Camus, Decary 8546 (US)
	<i>Megathyrsus infestus</i> (Peters) B.K. Simon & S.W.L. Jacobs, Hitchcock 25162 (US)
	<i>Megathyrsus maximus</i> (Jacq.) B.K. Simon & S.W.L. Jacobs, Zuloaga et al. 843 (SI)
	<i>Urochloa albicoma</i> (Swallen & Garcia-Barr.) Morrone & Zuloaga, Garcia Barriga 4426 (US)
	<i>Urochloa arizonica</i> (Scribn. & Merr.) Morrone & Zuloaga, Pase 1047 (SI)
	<i>Brachiaria chusqueoides</i> (Hack.) Clayton, Davidse 6938 (US)
	<i>Urochloa deflexa</i> (Schumach.) H. Scholz., Godfrey H-1731 (US)
	<i>Urochloa fusca</i> (Sw.) B.F. Hansen & Wunderlin, Zuloaga 339 (CTES)
	<i>Brachiaria grossa</i> Stapf, Plantae Angolesium Gossweilerii 8407 (US)
	<i>Urochloa leersioides</i> (Hochst.) H. Scholz & Valdés, Burger 3419 (US)
<i>Urochloa mollis</i> (Sw.) Morrone & Zuloaga, Burkart 16923 (SI)	
<i>Urochloa ramosa</i> (L.) T.Q. Nguyen, Michelmore s.n. (US)	
	<i>Brachiaria serrifolia</i> (Hochst.) Stapf, Hitchcock 28640 (US)

Tabla 1. (Continuación)

Patrón de ornamentación	Especies examinadas
Thuarea	<i>Pennisetum alopecuroides</i> (L.) Spreng., Rúgolo de Agrasar 2179 (SI)
	<i>Pennisetum setosum</i> (Sw.) Rich., Rúgolo de Agrasar 2145 (SI)
	<i>Stenotaphrum secundatum</i> (Walter) Kuntze, Rodríguez 145 (SI)
	<i>Thuarea involuta</i> (G. Forst.) R. Br. ex Sm., Edaño 56725 (US)
Urochloa	<i>Chaetium bromoides</i> (J. Presl.) Benth. ex Hemsl., Pringle 11736 (SI)
	<i>Urochloa brachyura</i> (Hack. ex Schinz) Stapf, Az. 1814 (US)
	<i>Urochloa echinolaenoides</i> Stapf, Shantz 5867 (US)
	<i>Urochloa gilesii</i> (Benth.) Hughes, Hubbard 6011 (MO)
	<i>Urochloa glumaris</i> (Trin.) Veldkamp, Main & Aden 1563 (US)
	<i>Urochloa kurzii</i> (Hook. F.) T.Q. Nguyen, Froideville 1448 (US)
	<i>Urochloa mosambicensis</i> (Hack.) Dandy, Sulekic & Cano 3819 (SI)
	<i>Urochloa oligotricha</i> (Fig. & De Not.) Henrard., Pappi 247 (US)
	<i>Urochloa platynota</i> (K. Schum.) Pilg., Snowden 1222 (US)
	<i>Urochloa setigera</i> (Retz.) Stapf, Faulkner 3293 (US)
Venosa	<i>Urochloa rudis</i> Stapf, Wingfield 3145 (US)
	<i>Urochloa trichopus</i> (Hochst.) Stapf, Ash 2564 (US)
	<i>Urochloa venosa</i> (Swallen) Morrone & Zuloaga, Leavenworth 481 (MO)
	<i>Urochloa multiculma</i> (Andersson) Morrone & Zuloaga, Fournier 205 (US)

(2). Adicionalmente se analizaron especies de Paniceae perteneciente al clado $x = 9$: *Panicum* (5), *Setaria* (2), *Stenotaphrum* (1), *Pennisetum* (2) y *Paspalidium* (1) (Tabla 1). Para el análisis se observó en todos los casos el tercio medio de la cara abaxial de la lemma superior en antecios maduros (luego de la antesis). Estos antecios fueron analizados con microscopía óptica (MO) y también con microscopio electrónico de barrido (MEB). En el caso del análisis con MEB, los antecios superiores fueron extraídos de especímenes de herbario, limpiados con xileno y ultrasonido por cinco minutos, y secados a temperatura ambiente durante doce horas. Luego fueron montados en soportes de aluminio, recubiertos con oro-paladio al 40-60% y examinados en un microscopio electrónico de barrido Philips XL serie 30, operando a 10-15 kV, perteneciente al Museo de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia. Para la interpretación de los distintos tipos de ornamentación y sus elementos se siguieron los trabajos de Ellis (1979), Thompson & Estes (1986) y Arriaga (1987).

Análisis filogenético

Los patrones de ornamentación se analizaron

sobre una filogenia obtenida a partir de secuencias de ITS1-5.8S-ITS2 previamente depositadas en el GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>; Apéndice 1). Los grupos externos fueron seleccionados sobre la base de estudios filogenéticos previos en las Paniceae (Giussani et al., 2001; Duvall et al., 2001; Aliscioni et al., 2003) en donde se muestran a estos taxones cercanamente relacionados con el "clado PCK". Como grupo interno se incluyeron las secuencias obtenidas por Torres González & Morton (2005), las cuales incluyen especies de los géneros *Eriochloa*, *Megathyrsus*, *Melinis*, *Moo-rochloa* y *Urochloa*. El alineamiento de las secuencias fue establecido usando el programa ClustalX 1.81 (Thompson et al., 1997) y luego fue ajustado manualmente usando el programa BioEdit version 7.0.9 (Hall, 1999). Los fragmentos y/o extremos incompletos presentes en las secuencias fueron codificados como datos faltantes. La matriz alineada fue depositada en TreeBase (<http://www.treebase.org/treebase/>) "Submission name: Diego Leonel Salarato" - "P.I.N. code: 16658".

Las filogenias fueron estimadas por el método de parsimonia y utilizando el programa TNT version 1.1 (Goloboff et al., 2003). Se emplearon pesos iguales y los caracteres no informativos fueron desactivados a priori de las búsquedas. Se

generaron 1000 réplicas de Wagner, las que fueron intercambiadas por el método de TBR guardando 10 árboles por réplica. Las topologías obtenidas fueron sometidas a una nueva ronda de TBR. En la optimización de los patrones epidérmicos sobre las filogenias finales, los distintos estados del carácter fueron tratados como no aditivos. Como medida de soporte de ramas fue utilizado el método de remuestreo de Jackknife (Farris et al., 1996) utilizando 2000 pseudo-réplicas con 10 réplicas de Wagner, guardando 4 árboles por réplica y utilizando una probabilidad de remoción de 0,36.

RESULTADOS

Patrón de ornamentación

El análisis de la superficie de la lemma superior mostró la existencia de 19 patrones de ornamentación diferentes, de los cuales 11 no se hallaban previamente descritos (Tabla 1). Estos patrones surgen de la combinación de distintos elementos epidérmicos que se hallan en la superficie de la lemma: crestas asociadas a las paredes periclinales externas y anticlinales transversales de las células largas, papilas simples y papilas verrugosas (Fig. 1, Tabla 2). La variación de las papilas no solo se da en su ausencia/presencia sino también en su distribución y ubicación, ya sea en la pared periclinal o en las paredes anticlinales de las células largas. Si bien los distintos patrones reflejan diferencias discretas entre las ornamentaciones, en algunos casos las diferencias están dadas en mayor parte por una variación continua de tamaño o cantidad.

Tipo Miliacea. Este patrón, descrito por Hsu (1965) y por Thompson & Estes (1986), se caracteriza por presentar las paredes periclinales externas de las células epidérmicas lisas y sin ornamentación (Fig. 2A-C). El aspecto general de estos antecios es liso y brillante, las células largas son angostas y con las paredes anticlinales longitudinales sinuosas. Se observó en las especies analizadas de *Moorochloa*, *Melinis*, *Tricholaena*, *Panicum* y en *Brachiaria longiflora*.

Tipo Dyctioneura. En este patrón, inicialmente descrito por Thompson & Estes (1986), existen crestas transversales leves e irregulares correspondientes a la zona de la pared anticlinal transversal

(Fig. 2D-F). Las crestas longitudinales de las paredes periclinales externas están ausentes así como las papilas y las verrugas. Este patrón se observó en especies de *Brachiaria* (tentativamente ubicadas en *Urochloa*), en *Urochloa*, y en los géneros *Leucophrys*, *Setaria* y *Paspalidium*.

Tipo Dura. En este patrón, descrito inicialmente por Thompson & Estes (1986), se observa una superficie sin crestas longitudinales ni transversales (Fig. 2G-I), con papilas simples de 2-4 μm , asociadas a la zona de la pared anticlinal transversal (una en cada pared). Se halló en especies de *Brachiaria* (= *Urochloa*), *Urochloa* y en *Panicum deustum*.

Tipo Leucacrantha. En este caso se observan crestas transversales leves, como en el tipo *Dyctioneura*, pero en cada pared anticlinal transversal se halla asociada una papila simple de 4-7 μm , similar a las observadas en el tipo *Dura* (Fig. 2J-L). Se presenta únicamente en dos especies, *Brachiaria leucacrantha* (= *Urochloa*) y *Urochloa oblita*.

Tipo Thuarea. Difiere por presentar crestas longitudinales irregulares, producto de la protrusión de las paredes periclinales externas, lo que da a la lemma un aspecto longitudinalmente estriado (Fig. 2M-O). Las crestas transversales y papilas están ausentes; ocasionalmente se observaron papilas simples, aisladas, asociadas a las paredes anticlinales transversales. Se encuentra en especies de *Thuarea*, *Pennisetum* y *Stenotaphrum*.

Tipo Eriochloa. Descrito por Thompson & Estes (1986), se caracteriza por tener crestas longitudinales, producto de la protrusión de las paredes periclinales externas, y por la presencia de papilas grandes, de 11-16 μm , con 2-5 verrugas asociadas a la pared anticlinal transversal (Fig. 3A-C). Hallado en especies de *Eriochloa*, *Urochloa* y *Scutachne*.

Tipo Brachylopha. Este patrón, previamente descrito por Thompson & Estes (1986), se caracteriza por poseer crestas longitudinales conspicuas, con crestas transversales ausentes o en ocasiones levemente pronunciadas (Fig. 3D-F). Muestra características similares al del tipo *Eriochloa* por tener papilas verrucosas de 18-24 μm asociadas a las paredes anticlinales transversales. No obstante, se separa por la presencia de dos papilas simples, de 2-5 μm , asociadas a las paredes periclinales externas. Caracteriza a especies de *Brachiaria* (= *Urochloa*), *Urochloa* e *Yvesia*.

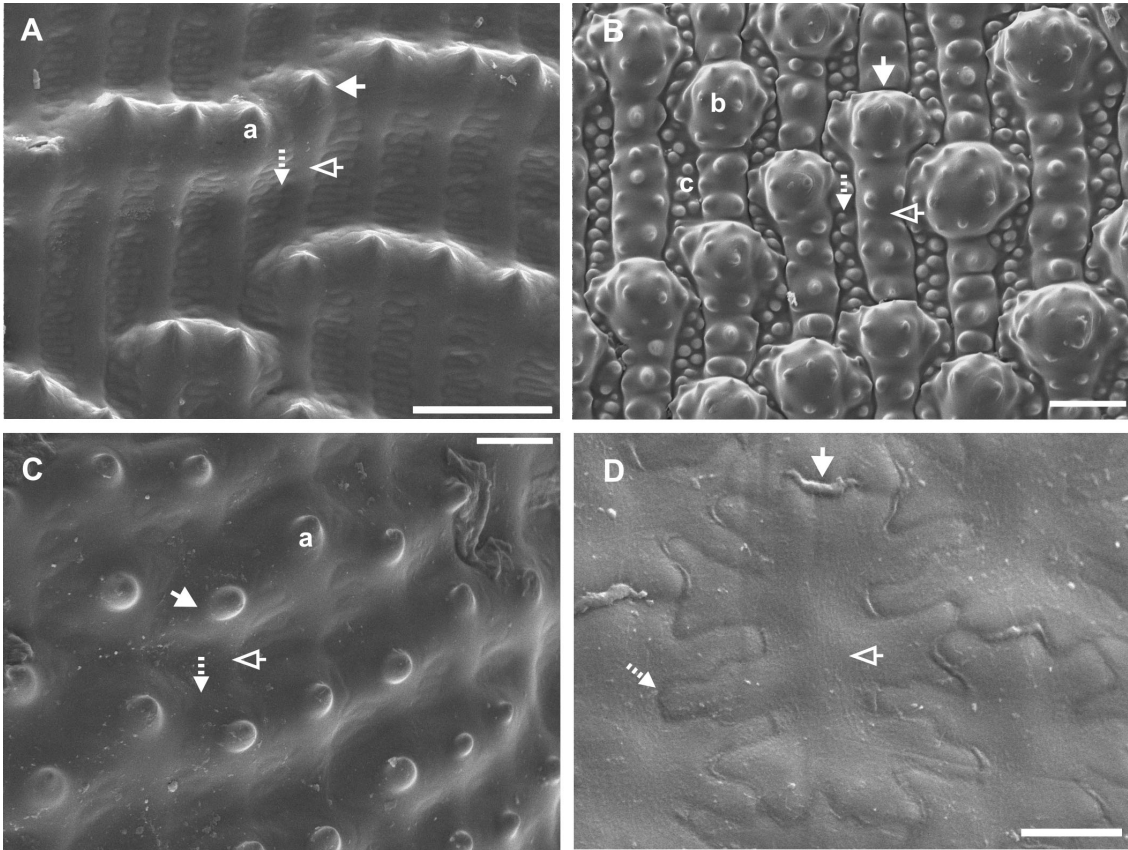


Fig. 1. Fotomicrografías de MEB de patrones de ornamentación. **A,** *Megathyrsus maximus*. **B,** *Chaetium bromoides*. **C,** *Urochloa oblita*. **D,** *Leucophrys mesocoma*. Abreviaturas y símbolos: flecha sólida, pared anticlinal transversal; flecha vacía, pared periclinal externa; flecha punteada, pared anticlinal longitudinal; a, papila simple; b, papila verrucosa; c, verruga. Escalas: A= 50 μm , B= 20 μm , C= 20 μm , D= 12 μm .

Tipo Brizantha. En el mismo la lemma posee un aspecto suavemente reticulado dado por la presencia de crestas longitudinales y transversales leves (Fig. 3G-I). En general existen en este tipo 2 papilas simples de 4-7 μm asociadas a la pared anticlinal transversal. Sólo presente en especies de *Urochloa*.

Tipo Platyphylla. En este tipo de ornamentación se observaron crestas longitudinales y transversales muy conspicuas, producto de la protrusión de las paredes periclinales y anticlinales transversales. La superficie de la lemma posee un aspecto fuertemente reticulado, en donde las paredes anticlinales longitudinales se ubican dentro de depresiones (Fig. 3J-L). Asociadas a las paredes anticlinales transversales es común la presencia de papilas verrucosas de 15-25 μm y ocasionalmente pueden observarse papilas simples en las paredes peri-

clinales. Este patrón fue hallado exclusivamente en especies de *Urochloa*.

Tipo Radicans. Este patrón, descrito por Thompson & Estes (1986), se halla sólo en especies de *Urochloa* y presenta crestas longitudinales y transversales conspicuas, no tan marcadas como en el tipo Platyphylla. Las crestas transversales están formadas por 3-12 células y llevan una papila verrucosa de 12-25 μm asociada a la pared anticlinal transversal. Las papilas simples sobre la pared periclinal externa están ausentes (Fig. 3M-O). Encontrado sólo en especies de *Urochloa*.

Tipo Panicoides. Es similar al tipo Radicans (Fig. 4A-C) por poseer crestas longitudinales y transversales conspicuas, estas últimas asociadas con papilas verrucosas de 20-25 μm ; las paredes anticlinales longitudinales se encuentran dentro de depresiones. Se distingue del tipo Radicans por

Tabla 2. Resumen de las características encontradas en los distintos patrones de ornamentación. Abreviaturas: PAT, pared anticlinal transversal; PAL, pared anticlinal longitudinal; PPE, pared periclinal externa^a. Las papilas simples grandes y las papilas verrucosas fueron encontradas siempre sobre la pared anticlinal transversal.

Patrón de ornamentación	Elementos epidérmicos						
	Crestas longitudinales	Crestas transversales	Papilas simples pequeñas (2 - 10 um)			Papilas ^a simples grandes (20 - 50 um)	Papilas ^a verrucosas
			PAT	PAL	PPE		
Brachylopha	Sí	No	No	No	Sí	No	Sí
Brizantha	Sí, leves	Sí, leves	Sí	No	No	No	No
Clavipila	No	Sí, cortas e irregulares	Sí, cónicas	No	No	No	No
Dictyoneura	No	Sí, leves e irregulares	No	No	No	No	No
Dura	No	No	Sí	No	No	No	No
Eriochloa	Sí	No	No	No	No	No	Sí
Foliosa	No	Sí, prominentes	No	No	No	No	No
Leucacrantha	No	Sí, leves e irregulares	Sí	No	No	No	No
Miliacea	No	No	No	No	No	No	No
Ovalis	Sí, leves e irregulares	Sí, leves e irregulares	No	No	No	Sí	No
Panicoides	Sí	Sí	No	No	Sí	No	Sí
Paucispicata	Sí, leves	Sí, prominentes	Sí, cónicas	No	No	No	No
Plantaginea	No	Sí	No	Sí	No	No	Sí
Platyphylla	Sí, prominentes	Sí, prominentes	No	No	Sí, pero con baja frecuencia	No	Sí
Radicans	Sí	Sí	No	No	No	No	Sí
Setaria	No	Sí, prominentes	Sí	Sí, pero no en todas las especies	No	No	No
Thuarea	Sí	No	Sí, pero con baja frecuencia	No	No	No	No
Urochloa	Sí	No	No	Sí	Sí	No	Sí
Venosa	No	No	No	No	No	Sí	No

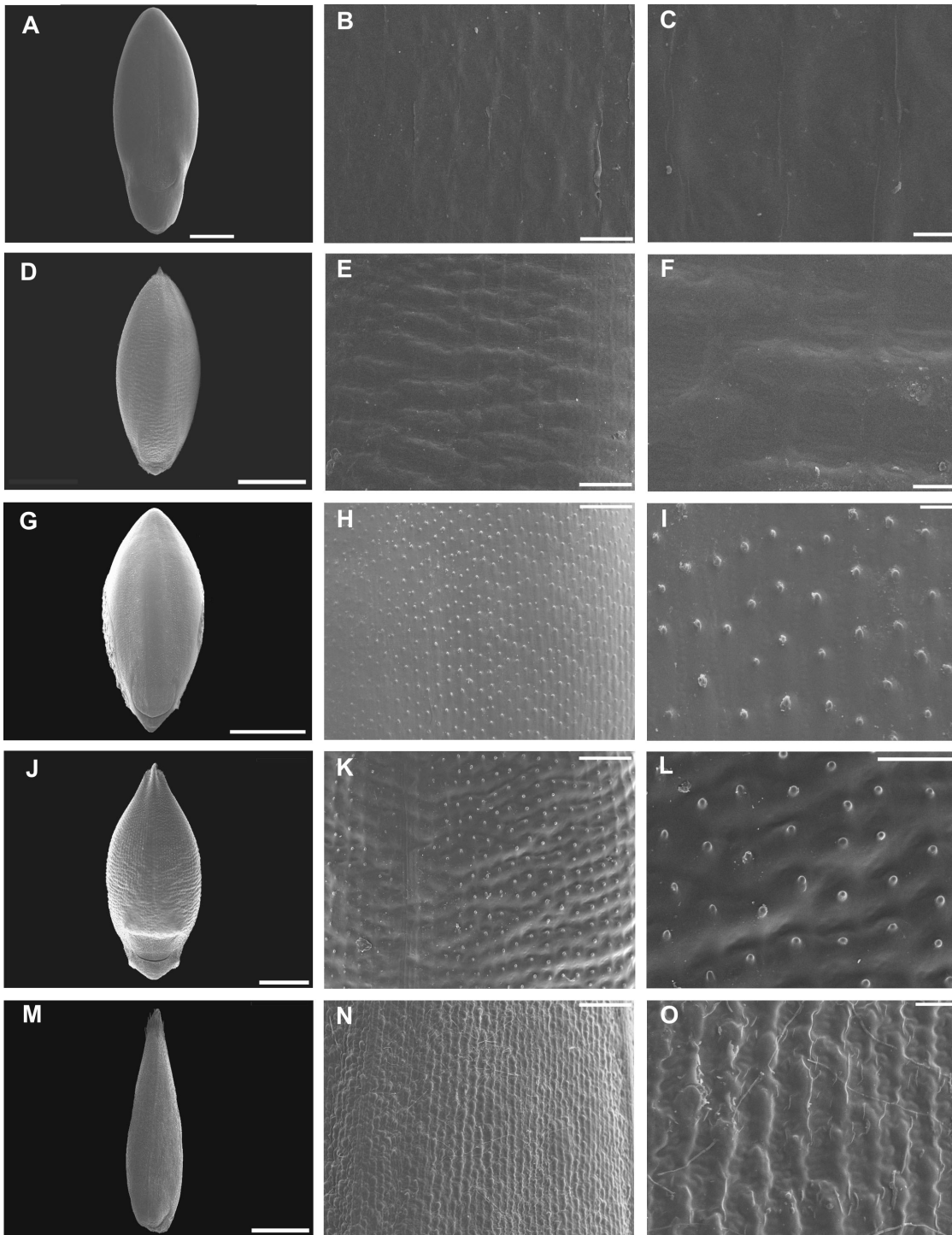


Fig. 2. Fotomicrografías de MEB de patrones de ornamentación. **A-C,** *Urochloa longiflora*. **D-F,** *U. jubata*. **G-I,** *U. dura*. **J-L,** *U. leucacrantha*. **M-O,** *Thuarea involuta*. Escalas: A= 1000 μ m, B= 50 μ m, C= 12 μ m, D= 1000 μ m, E= 100 μ m, F= 20 μ m, G= 1000 μ m, H= 100 μ m, I= 20 μ m, J= 500 μ m, K= 100 μ m, L= 50 μ m, M= 1000 μ m, N= 100 μ m, O= 20 μ m.

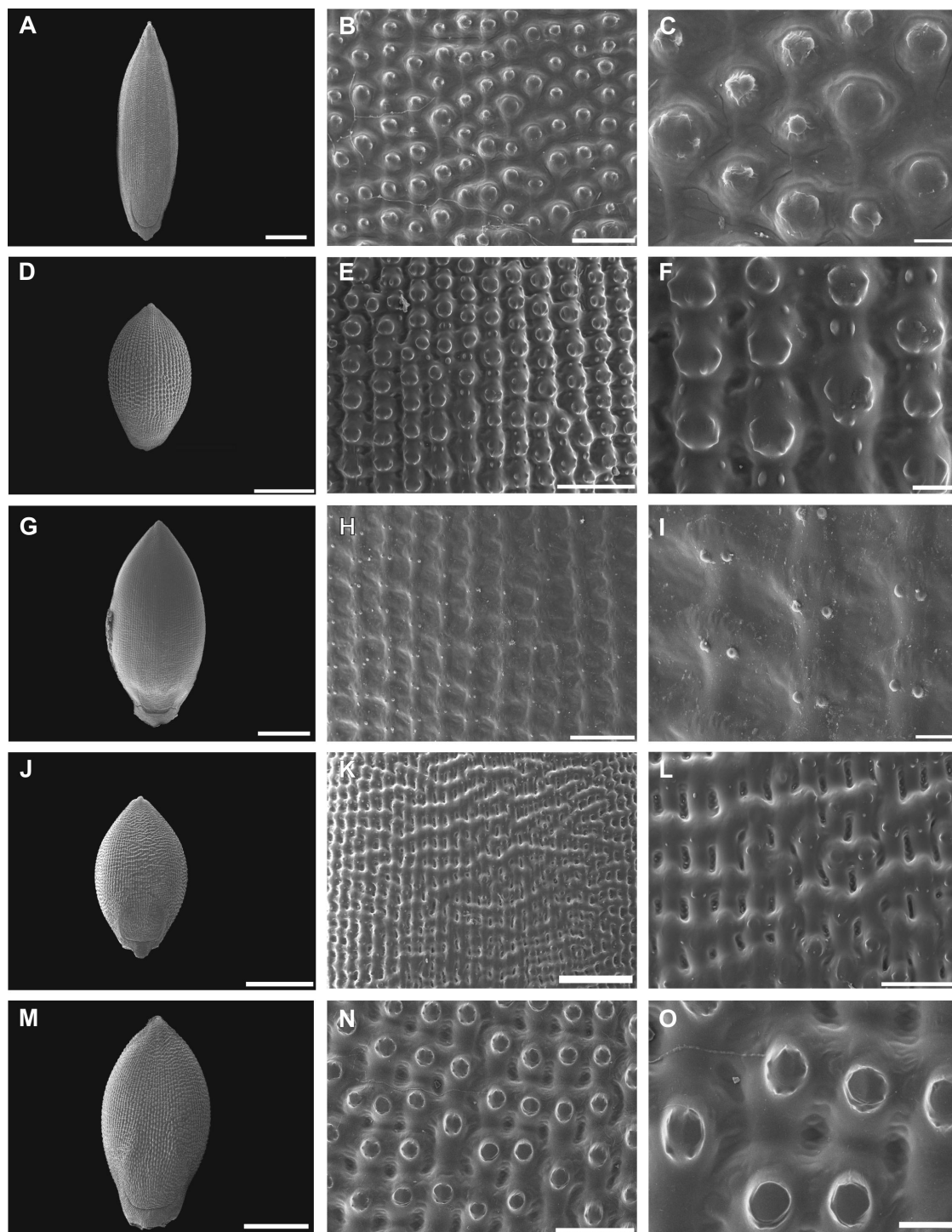


Fig. 3. Fotomicrografías de MEB de patrones de ornamentación. **A-C**, *Urochloa acuminata*. **D-F**, *Brachiaria scalaris*. **G-I**, *U. brizantha*. **J-L**, *U. ciliatissima*. **M-O**, *U. atrisola*. Escalas: A= 1000 μ m, B= 80 μ m, C= 20 μ m, D= 500 μ m, E= 100 μ m, F= 20 μ m, G= 1000 μ m, H= 100 μ m, I= 20 μ m, J= 1000 μ m, K= 250 μ m, L= 100 μ m, M= 1000 μ m, N= 100 μ m, O= 10 μ m,

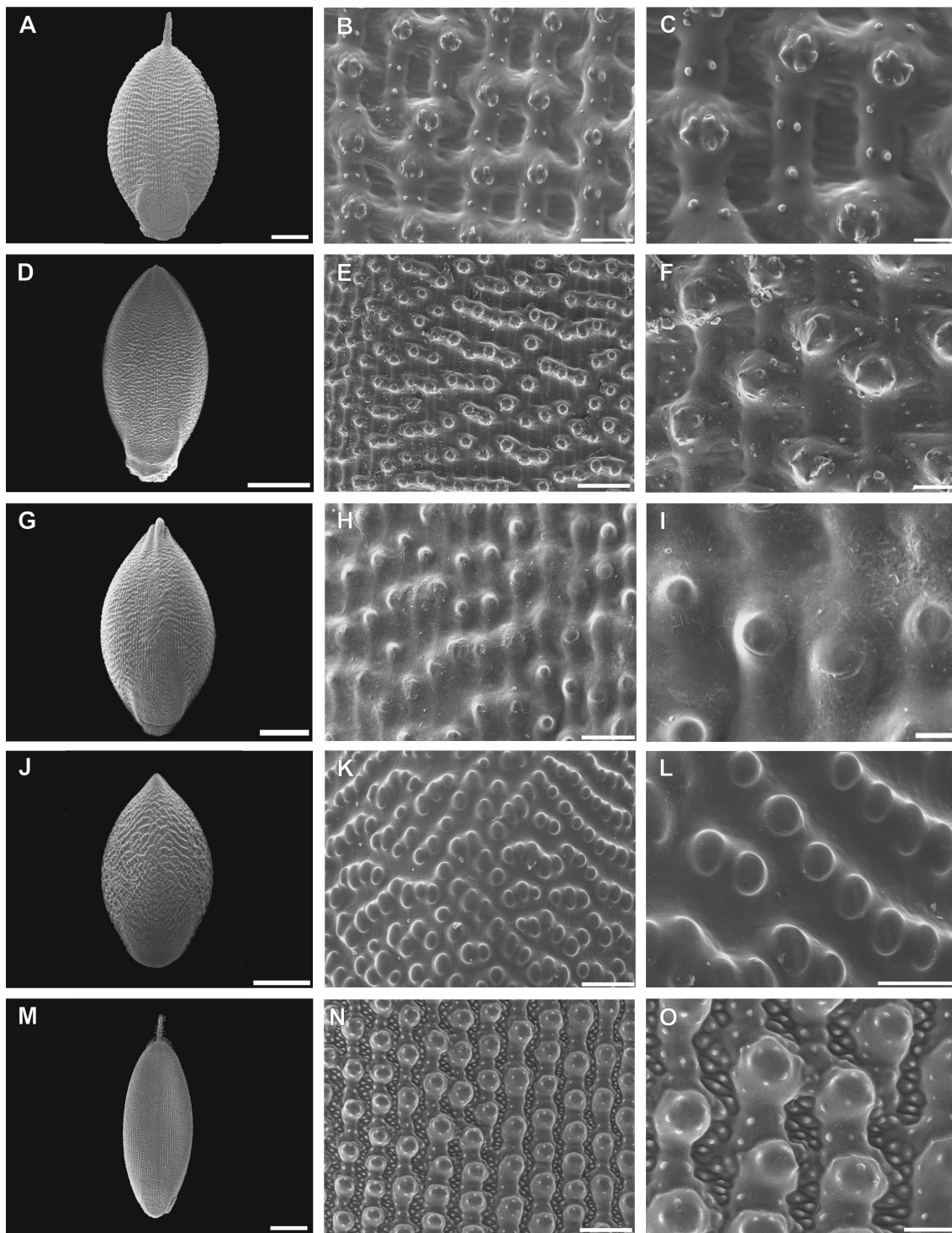


Fig. 4. Fotomicrografías de MEB de patrones de ornamentación. **A-C,** *Urochloa panicoides*. **D-F,** *U. plantaginea*. **G-I,** *U. ovalis*. **J-L,** *U. venosa*. **M-O,** *U. echinolaenoides*. Escalas: A= 500 μ m, B= 100 μ m, C= 20 μ m, D= 1000 μ m, E=100 μ m, F= 20 μ m, G= 500 μ m, H= 50 μ m, I= 12 μ m, J= 500 μ m K= 100 μ m L= 50 μ m M= 500 μ m, N= 50 μ m, O= 20 μ m.

tener las paredes periclinales externas asociadas a numerosas papilas simples de 2-4,5 μm . Está presente en especies de *Urochloa*.

Tipo Plantaginea. Posee crestas transversales conspicuas y cortas, formadas por 2-6(-8) células y crestas longitudinales ausentes u ocasionalmente presentes, suavemente pronunciadas (Fig. 4D-F). Las paredes anticlinales transversales están asociadas a una papila verrucosa, de 15-20 μm , mientras que las paredes anticlinales longitudinales no se encuentran dentro de depresiones y pueden tener papilas simples. Se halla únicamente en especies de *Urochloa*.

Tipo Ovalis. Este tipo, hallado únicamente en *U. ovalis*, posee crestas transversales leves, distribuidas irregularmente, asociadas a papilas simples, grandes de 15-20 μm (Fig. 4G-I); las crestas longitudinales también son poco conspicuas.

Tipo Venosa. Se caracteriza por la presencia de crestas transversales, las que están formadas por la coalescencia de grandes papilas simples, en forma de domo de 25-50 μm ; las crestas longitudinales están ausentes (Fig. 4J-L). Se encuentra en *Urochloa multiculma* y *U. venosa* y ha sido citado por Zuloaga & Morrone (1996) para algunas especies de *Panicum* sect. *Panicum*.

Tipo Urochloa. Este patrón, descrito por Thompson & Estes (1986) y presente en especies de *Urochloa* y *Chaetium*, se caracteriza por tener crestas longitudinales marcadamente conspicuas y crestas transversales ausentes (Fig. 4M-O). Las paredes anticlinales transversales están asociadas a papilas verrucosas de 20-25 μm y numerosas papilas pequeñas, simples de 2-4 μm se distribuyen en las paredes periclinales y anticlinales longitudinales.

Tipo Setaria. Este patrón, también citado por Thompson & Estes (1986), está caracterizado por tener crestas transversales prominentes (Fig. 5A-C), mientras que las crestas longitudinales están ausentes o son muy leves. Generalmente una papila simple de 5-8 μm está asociada a la pared anticlinal transversal; en algunas especies se ha observado la presencia de varias papilas simples que se ubican en las paredes anticlinales longitudinales (e.g. *U. deflexa*). Este patrón fue encontrado en especies de *Brachiaria* (= *Urochloa*), *Urochloa* y *Megathyrsus*.

Tipo Foliosa. Este tipo de ornamentación es similar al tipo *Setaria* por tener las crestas transversales prominentes y las crestas longitudinales leve-

mente desarrolladas (Fig. 5D-F), sin embargo se diferencia por la ausencia de papilas en su superficie. Sólo se encuentra en *U. foliosa*.

Tipo Paucispicata. Posee crestas transversales conspicuas, aunque más leves que las presentes en los tipos *Setaria* y *Foliosa* (Fig. 5G-I); a la vez, las crestas longitudinales, aunque presentes, están débilmente desarrolladas. Cada pared anticlinal transversal se halla asociada a una papila simple, cónica, de 10-15 μm . Este patrón se encontró en especies de *Urochloa*.

Tipo Clavipila. En este patrón, característico de *Brachiaria clavipila* y *Setaria palmifolia*, las crestas longitudinales se hallan ausentes y las paredes anticlinales transversales forman crestas cortas de 1 a 4 células, distribuidas irregularmente, confiriéndole a la superficie de la lemma un aspecto escamoso (Fig. 5J-L). Cada una de las paredes anticlinales transversales esta asociada a una papila cónica de 4,5-6 μm , similar a las presentes en el tipo *Paucispicata*.

DISCUSIÓN

Los 19 patrones epidémicos encontrados muestran que la ornamentación de la lemma superior en *Urochloa* y géneros afines constituye un carácter complejo de alta variación.

El tipo *Miliacea* de antecio superior, liso y sin ornamentación, se encuentra únicamente en los géneros *Moorochloa*, *Melinis*, *Tricholaena* y especies pertenecientes a *Panicum* s. str. También se halló este tipo de ornamentación en *B. longiflora*, especie de dudosa ubicación dentro del clado PCK. Este resultado coincide con el análisis filogenético del clado utilizando regiones cloroplastidiales (Salariano et al., en preparación), en el que *Moorochloa* (= *Brachiaria*), junto con *Melinis* y *Tricholaena* claramente se separan de *Urochloa* y géneros vecinos. *Brachiaria longiflora*, especie africana que se caracteriza por poseer espiguillas hasta de 8,5 mm de largo y antecios con un callo prominente en su base (Clayton, 1980), también presenta una posición aislada del resto de las especies de *Urochloa*. En consecuencia, el patrón de ornamentación observado apoyaría la separación de *B. longiflora* de las especies de *Urochloa*, ya que el tipo *Miliacea* no está presente en el resto de las especies del género.

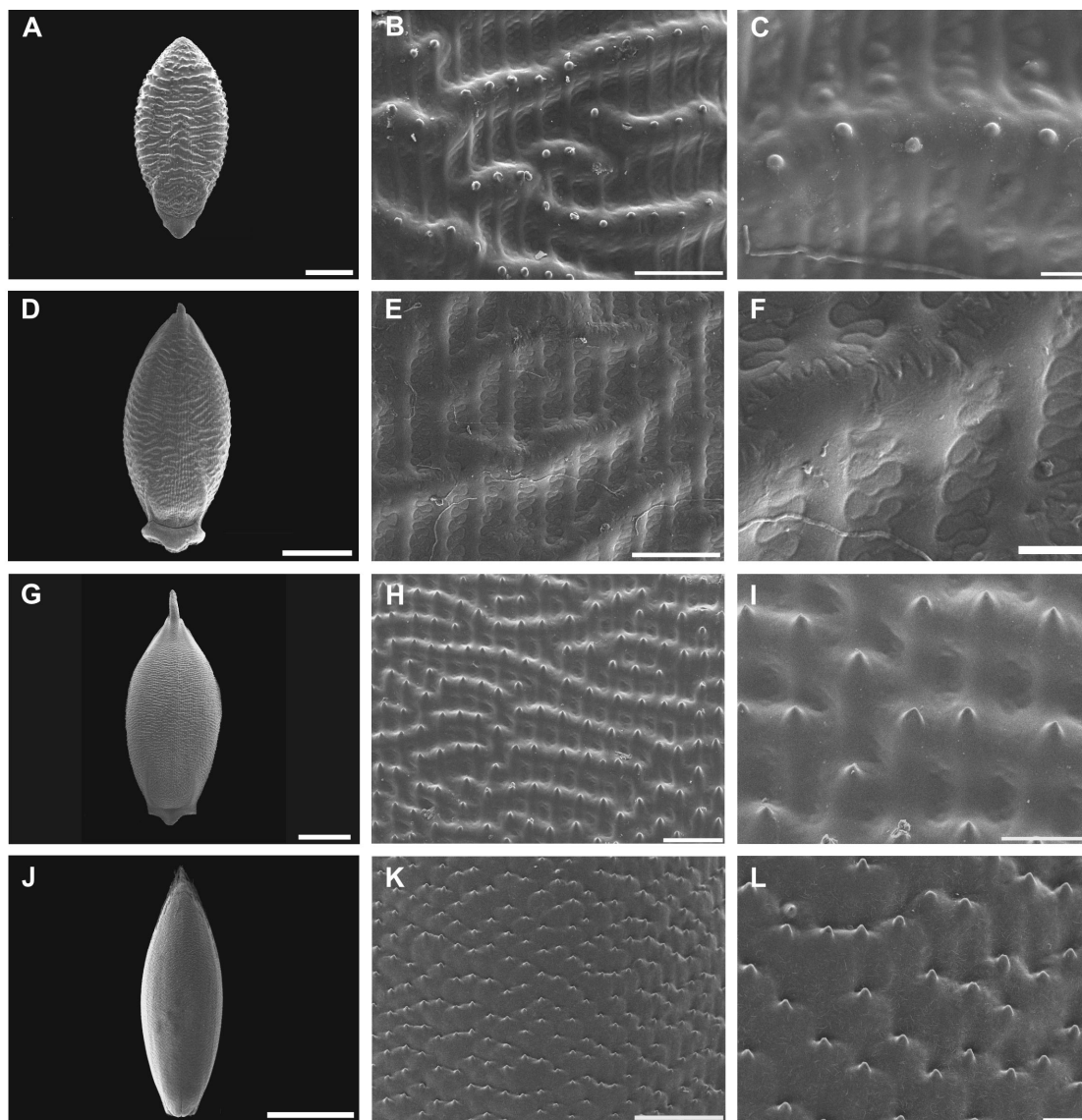


Fig. 5. Fotomicrografías de MEB de patrones de ornamentación. **A-C**, *Urochloa deflexa*. **D-F**, *U. foliosa*. **G-I**, *U. paucispicata*. **J-L**, *Brachiaria clavipila*. Escalas: A= 1000 μ m, B= 100 μ m, C= 20 μ m, D= 1000 μ m, E= 100 μ m, F= 25 μ m, G= 1000 μ m, H= 100 μ m, I= 50 μ m, J= 1000 μ m, K= 100 μ m, L= 20 μ m.

Existen varios patrones de ornamentación que incluyen especies de géneros "PCK" exclusivamente del Viejo Mundo o americanas. Entre las primeras se pueden citar a los tipos *Dictyoneura*, *Dura*, *Brachylopha*, *Brizantha*, *Plantaginea*, y *Urochloa* (excepto *Chaetium bromoides*), mientras que el tipo *Platyphylla* incluye únicamente especies americanas.

De los tipos africanos, el *Dictyoneura* incluye

especies de *Urochloa* afines como *Urochloa dictyoneura*, *U. humidicola*, *U. jubata*, *U. subulifolia* y *U. bovonei*, junto con especies de los géneros *Leucophrys*, *Paspalidium* y *Setaria*. Estas especies de *Urochloa* fueron originalmente agrupadas por Stapf (1917-1934) dentro de la sección *Reticulatae* de *Brachiaria*, y se caracterizan por tener inflorescencias con ramificaciones de primer orden, raquis ancho y aplanado, espiguillas elípticas a ovadas y

con la gluma inferior tan larga como la espiguilla (Renvoize et al., 1996). *Brachiaria stigmatisata*, especie que presenta el mismo patrón epidérmico, también es morfológicamente afín a estas especies (Renvoize et al., 1996) y debería ser transferida a *Urochloa*. Con respecto a *Brachiaria epacridifolia*, especie endémica de Madagascar y caracterizada por sus plantas pequeñas, de hábito postrado y con láminas reducidas (Stapf, 1917-1934), parece no estar relacionada morfológicamente a las restantes especies del grupo.

El tipo Dictyoneura también está presente en *Leucophrys mesocoma*. Esta especie fue tratada bajo *Brachiaria* por Camus (1930) y Clayton & Renvoize (1986) y relacionada morfológicamente con especies como *Urochloa lachnantha*, *U. nigropedata* y *Brachiaria serrata* (Renvoize et al., 1996); sin embargo los estudios filogenéticos revelan que se halla separada de estas especies y se encuentra cercanamente relacionada con el género *Moorochloa* (Salariato et al., en preparación).

El tipo Dura de ornamentación incluye taxones sin afinidad morfológica aparente; incluye a *U. dura* y *U. lachnantha*, dos especies no relacionadas desde el punto de vista morfológico (Renvoize et al., 1996) o filogenético (Salariato et al., en preparación). A la vez, la relación de *Brachiaria umbellata* tampoco es clara ya que Renvoize et al. (1996) no logran incluirla en ninguno de los grupos morfológicos que establecen. También se incluye en Dura a *Panicum deustum*, especie perteneciente a la sección Clavelligera de *Panicum* (Stapf, 1917-1934), caracterizada por presentar pelos glandulares claviformes en el pedúnculo, eje principal y el raquis de la inflorescencia. Ellis (1988) cita para esta especie una anatomía foliar del tipo PS, con cloroplastos centrífugos y la fotosíntesis del tipo C₄ PEP-ck, sugiriendo de esta forma una posible relación con los demás géneros PCK de las Paniceae. Los análisis filogenéticos recientes (Salariato et al., en preparación) muestran que *P. deustum* está incluida en el clado PCK y por lo tanto debería ser excluida del género *Panicum*.

El tipo de ornamentación Brachylopha agrupa especies africanas, asiáticas y australiana de *Urochloa*, las cuales fueron agrupadas por Stapf (1917-1934) bajo la sección Lachnathae de *Brachiaria* (= *Urochloa*). Estas especies se caracterizan por sus espiguillas pilosas, con la lemma infe-

rior de bordes plegados, presentando dos mechones de pelos a la altura del tercio medio y con antecios superiores anchamente ovoides y de ápice agudo-acuminado. Las especies de *Brachiaria* que presentan este tipo de ornamentación también se hallan relacionadas con las especies de *Urochloa* anteriormente descritas y por tanto deberían ser transferidas a este último género. Con respecto a *Yvesia madagascariensis*, única especie del género restringido a Madagascar, si bien en estudios filogenéticos recientes se ha confirmado su inclusión dentro del clado PCK (Salariato et al., en preparación), su relación con las demás especies que presentan este tipo de ornamentación no es aún clara.

El tipo de ornamentación Brizantha agrupa únicamente especies de *Urochloa*, las que se hallan distribuidas en el continente Africano y se caracterizan por presentar inflorescencias racemosas bilaterales, con el raquis aplanado y espiguillas solitarias, las cuales presentan un estípite en su base y un entrenudo manifiesto entre la gluma inferior y la superior (Clayton & Renvoize, 1982; Clayton, 1989). Renvoize et al. (1996) agrupan estas especies bajo un mismo grupo morfológico y si bien la filogenia nuclear de Torres González & Morton (2005) no recupera la monofilia de este grupo, ésta sí se obtiene cuando se utilizan regiones cloroplásticas (Salariato et al., en preparación).

El tipo de ornamentación Plantaginea también agrupa exclusivamente especies africanas de *Urochloa*. De ellas, *U. plantaginea* y *U. vittata* resultan afines en cuanto a su morfología, siendo ambas plantas anuales, de inflorescencias racemosas, con raquis plano y espiguillas presentando un entrenudo manifiesto entre la gluma inferior y superior (Morrone & Zuloaga, 1992). *Brachiaria pseudodichotoma* (= *Urochloa*) se caracteriza por ser una planta anual pequeña, con ramificaciones de aspecto pseudodicotómico (Bossert, 1966) y Renvoize et al. (1996) la incluyen en el mismo grupo morfológico que *U. plantaginea* por presentar inflorescencias racemosas, raquis plano y gluma inferior abrazadora. *Urochloa mutica* se distingue de las especies antes citadas por ser plantas perennes, robustas, hasta de 3 m de alto, con inflorescencias radiadas, ramificaciones hasta de segundo orden y espiguillas con gluma inferior pequeña y no abrazadora (Morrone & Zuloaga, 1992).

El tipo de ornamentación Urochloa incluye especies del género *Urochloa* mayoritariamente

africanas, a excepción de *U. gilesii* que es nativa de Australia, las que se caracterizan por presentar las espiguillas orientadas abaxialmente con respecto al raquis cuando éstas son solitarias (excepto *U. platynota*) y por la tener la lemma superior aristada en el ápice (Stapf, 1917-1934; Clayton & Renvoize, 1982; Webster, 1987; Clayton, 1989). En los análisis filogenéticos del grupo (Salariato et al., en preparación) las especies con esta ornamentación forman un grupo monofilético. Este último clado incluye también a *Chaetium bromoides*, especie distribuida en Mesoamérica, la cual comparte, además del patrón epidérmico *Urochloa*, el antecio superior aristado (Chase, 1911).

Aunque todas las especies con ornamentación del tipo *Platyphylla* son nativas de América, las relaciones entre ellas no son claras. *Urochloa lorentziana* y *U. adspersa* fueron originalmente tratadas bajo *Panicum* sect. *Fasciculata* (Hitchcock & Chase, 1910) y poseen afinidad morfológica con *U. arizonica*, *U. fusca* y *U. mollis* (Morrone & Zuloaga, 1992, 1993), especies que están dentro del patrón *Setaria*. Sin embargo, los análisis filogenéticos (Salariato et al., en preparación) sólo recuperan la monofilia de las últimas tres últimas especies mientras que *U. lorentziana* y *U. adspersa* aparecen como no relacionadas. *Urochloa platyphylla* está relacionada con *U. arrecta* y *U. discifera*, mientras que *U. ciliatissima*, especie distribuida en el sur de los Estados Unidos de América, no parece presentar una clara afinidad morfológica con las restantes especies analizadas.

El patrón *Radicans* incluye únicamente especies de *Urochloa*. Entre ellas están *U. distachya* y *U. subquadripara*, dos especies distribuidas en Asia, islas del Pacífico y África, las cuales se encuentran estrechamente relacionadas y se diferencian por el tamaño de sus espiguillas (Clayton & Renvoize, 1982; Webster, 1987). Es también afín *U. atrisola* (Webster, 1987; Simon, 1992), especie nativa de Australia con el mismo patrón epidérmico y *Brachiaria distachyoides* (= *Urochloa*), relacionada con estas especies por Clayton & Renvoize (1982), y que se diferencia de las primeras por carecer de entrenudo conspicuo entre las glumas. Con respecto a *U. arrecta* y *U. discifera*, nativa de África y endémica de México respectivamente, estudios filogenéticos recientes (Salariato et al., en preparación) muestran que se encuentran formando un clado junto *U. platyphylla*, otra espe-

cie americana la cual presenta el tipo de ornamentación que lleva su nombre.

El tipo de ornamentación *Panicoides* incluye especies del género *Urochloa* mayoritariamente africanas, a excepción de *U. meziana* que se halla restringida a México, las cuales se caracterizan por presentar las espiguillas orientadas abaxialmente con respecto al raquis cuando éstas son solitarias (excepto *U. meziana*) y por tener la lemma superior aristada en el ápice (Stapf, 1917-1934; Clayton & Renvoize, 1982; Webster, 1987; Clayton, 1989). En los análisis filogenéticos del grupo (Salariato et al., en preparación), las especies con ornamentación *panicoides* forman un grupo monofilético que a su vez está incluido en un clado junto a las especies que exhiben el patrón *Urochloa*.

El patrón *Ovalis* se encuentra únicamente en *Brachiaria ovalis*, especie de distribución africana y caracterizada por presentar espiguillas solitarias o de a pares, estipitadas y con antecios superiores crestado - mucronados (Clayton & Renvoize, 1982). Este tipo de ornamentación es único en el grupo de especies analizado; aunque en cierta medida afín al tipo *Venosa*, difiere de éste por tener papilas simples más pequeñas y las paredes periclinales externas más conspicuas. Si bien esta especie fue relacionada por Renvoize et al. (1996) al grupo morfológico que incluye mayoría de especies con ornamentación tipo *Setaria*, como *U. deflexa* y *U. leersioides* entre otras, los caracteres morfológicos compartidos no parecen suficientes para establecer afinidad con ese u otro grupo y su ubicación en el género debería ser estudiada en futuros análisis filogenéticos.

El tipo de ornamentación *Eriochloa* agrupa a todas las especies de *Eriochloa* analizadas en este trabajo y coincide con el patrón informado por Arriaga (1987) para el género. También se encuentra en *Scutachne dura*, especie distribuida en islas del Caribe (Zuloaga et al., 2003) y caracterizada por sus espiguillas estipitadas y de ápice acuminado (Chase, 1911). Este patrón también se presentó en tres especies de *Urochloa*, las cuales se hallan restringidas al Brasil y se caracterizan por presentar inflorescencias laxas, radiadas, con espiguillas estipitadas y antecios superiores con macropelos acintados en el ápice (Morrone & Zuloaga, 1992, 1996). Recientemente, tanto por evidencia morfológica como molecular (Salariato et al., en preparación) estas especies han sido

segregadas a un nuevo género; en consecuencia el género *Urochloa* no presentaría este tipo de ornamentación.

La especie australiana *Urochloa foliosa*, la cual posee un tipo de ornamentación no compartido por ninguna otra especie analizada, presenta afinidad morfológica con *U. paucispicata* y *U. texana* (Webster, 1987).

El patrón Paucispicata también incluye únicamente especies del género *Urochloa* como *U. paucispicata* y *U. texana*, especies relacionadas que se distribuyen en América del Norte y América del Sur respectivamente (Morrone & Zuloaga, 1992, 1993); estas especies forman un grupo monofilético apoyado tanto por morfología como por caracteres moleculares (Salariato et al., en preparación). *Urochloa nigropedata*, especie de origen africano y que también presenta este patrón, es morfológicamente afin a las especies africanas que presentan el patrón Brachylopha (Renvoize et al., 1996).

El resto de los patrones analizados agrupa taxones aparentemente no relacionados de diferentes géneros.

Urochloa venosa, especie que presenta el patrón Venosa, ha sido ubicada en estudios filogenéticos recientes (Salariato et al., en preparación) dentro del grupo de *Panicum* sect. *Panicum*, coincidiendo esto con las observaciones de Zuloaga & Morrone (1996) sobre la presencia del mismo tipo epidérmico en especies de *Panicum* pertenecientes a esta sección, como por ejemplo *P. hirticaule* var. *verrucosum*. *Urochloa multiculma*, especie de distribución restringida a las Islas Galápagos y que también presenta este patrón, fue citada en cambio por Hitchcock & Chase (1910), bajo *Panicum multiculmum*, como especie estrechamente relacionada con *Panicum fasciculatum* (= *U. fusca*); no obstante, las relaciones filogenéticas de esta especie aún no se han analizado.

El patrón de ornamentación Setaria ha sido citado previamente para las especies del género que lleva su nombre (Rominger, 1962; Pensiero, 1999); las especies examinadas que presentan este tipo de ornamentación pueden agruparse mayoritariamente en dos grupos: el primero incluye especies de *Urochloa* y *Brachiaria* originarias de África como *U. deflexa*, *U. leersioides*, *U. ramosa*, *B. humbertiana*, *B. chusqueoides*, *B. grossa* y *B. serrifolia*. Estas especies se caracterizan por tener espiguillas de a pares, pedicelos elongados y ra-

quis de contorno triangular. Renvoize et al. (1996) agrupan a estas especies bajo un mismo grupo morfológico. El otro grupo con ornamentación tipo Setaria esta formado por las especies americanas *U. albicoma*, *U. arizonica*, *U. fusca* y *U. mollis*, las cuales se encuentran relacionadas tanto por evidencia morfológica como molecular (Morrone & Zuloaga, 1992, 1993; Salariato et al., en preparación). Adicionalmente, el género *Megathyrsus*, que también comparte este patrón, estaría relacionado, según estudios filogenéticos (Torres González & Morton, 2005; Salariato et al., en preparación) con *U. deflexa*.

Brachiaria clavipila muestra un tipo de ornamentación único (Clavipila) dentro del grupo de especies PCK estudiadas y compartido solo por *Setaria palmifolia*. *Brachiaria clavipila* se caracteriza por poseer pelos claviformes en el raquis y las espiguillas (Clayton & Renvoize, 1982); Renvoize et al (1996) no incluyen a esta especie bajo ningún grupo morfológico, lo que sugiere que su posición en el género *Urochloa* debería ponerse a prueba en futuros análisis filogenéticos.

El tipo de ornamentación Leucacrantha reúne dos especies claramente no relacionadas, tanto por morfología como por los resultados obtenidos en las filogenias moleculares (Clayton & Renvoize, 1982; Clayton 1989, Salariato et al., en preparación): *Urochloa leucacrantha*, especie nativa de África y caracterizada por presentar espiguillas acuminadas, con mechones de pelos a ambos lados del nervio medio y *Urochloa oblita*, la cual crece sólo en Perú (Morrone & Zuloaga, 1992) y parece estar relacionada con las especies americanas que presentan el patrón Paucispicata (Salariato et al., en preparación).

El patrón de ornamentación Thuarea agrupa a especies de Paniceae pertenecientes al clado de las setas ("bristle clade") (Giussani et al., 2001; Doust & Kellogg, 2002), incluyendo especies de *Pennisetum* y *Stenotaphrum* junto con *Thuarea involuta*. El género *Thuarea* posee dos especies distribuidas desde Madagascar a Polinesia; se caracteriza por presentar un raquis foliáceo que se vuelve leñoso a la madurez formando una cápsula de dispersión acuática (Clayton & Renvoize, 1986). Estudios filogenéticos recientes (Salariato et al., en preparación) muestran que el género *Thuarea* está incluido dentro del clado PCK.

Al contrastar los patrones analizados con los grupos morfológicos propuestos por Renvoize et

al. (1996) se observó que en varios de los tipos de ornamentación existe una predominancia de especies de algún grupo. Así, el patrón Dictyoneura fue encontrado mayoritariamente en especies clasificadas en el grupo informal n° 6, el patrón Brizantha para el n° 5, el patrón Deflexa para el n° 1 y el patrón Radicans para los grupos n° 3 y 4. En el caso de los tipos Glumaris y *Urochloa* la mayoría de especies se encontraban incluidas dentro del género *Urochloa* circunscripto por Stapf (1917-1934) y Clayton & Renvoize (1982).

A partir del análisis filogenético con secuencias de ITS se obtuvo un único árbol más parsimonioso

de 700 pasos (ci= 0.403, RI= 0.527), en el cual más de la mitad de las ramas están soportadas. Al optimizar los diferentes patrones epidérmicos sobre esta topología se observó que el tipo de ornamentación es un carácter altamente variable en el clado PCK (Fig. 6). Solo los clados *Moorochloa eruciformis* - *Melinis repens* y *Urochloa humidicola* - *U. dictyoneura* se hallan definidos por un tipo único de ornamentación, los tipos Miliaceae y Dytioneura respectivamente. El resto de los clados no poseen ningún tipo de ornamentación que los defina. Así, los patrones epidérmicos analizados muestran numerosos orígenes independientes y eventos de reversión: por

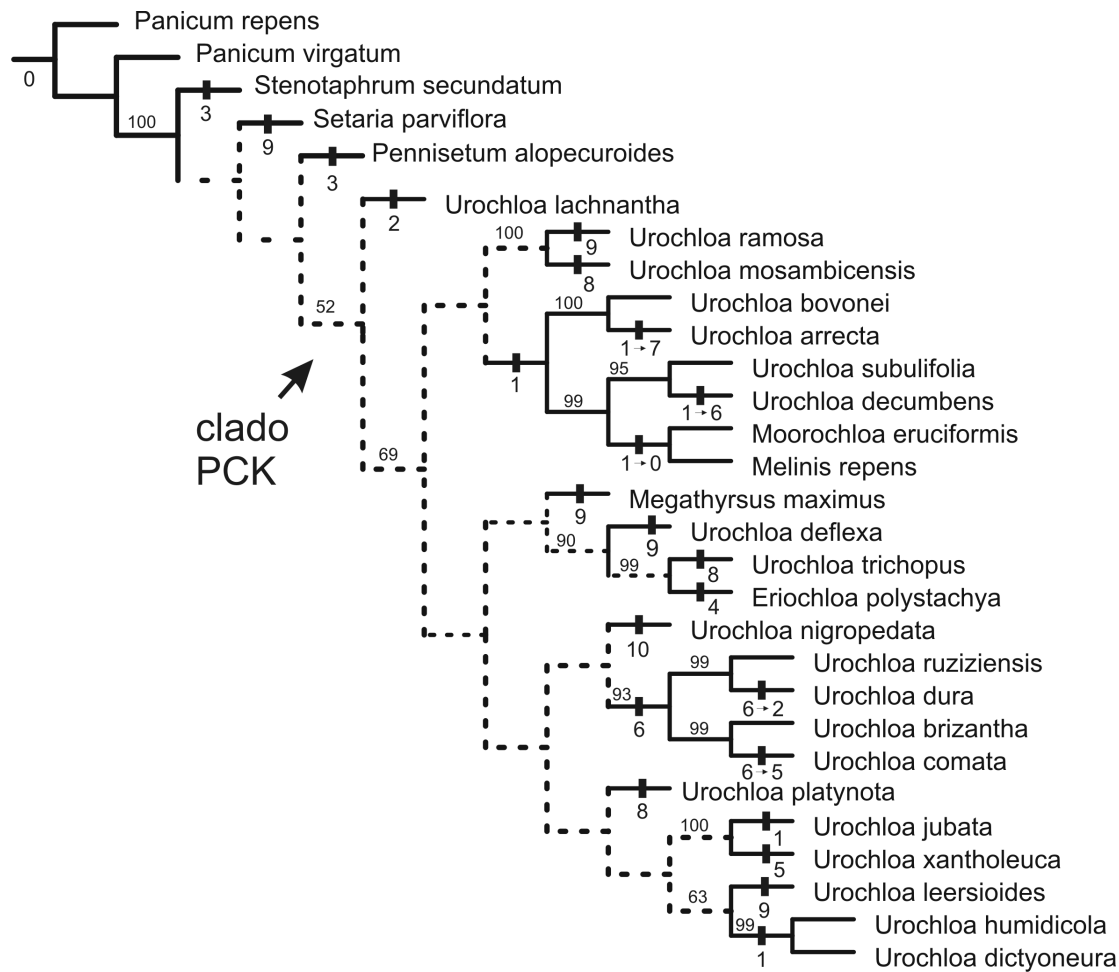


Fig. 6. Mapeo del patrón de ornamentación sobre el árbol más parsimonioso obtenido a partir de secuencias de ITS. La asignación de los distintos patrones se indican según: (0) Miliaceae, (1) Dytioneura, (2) Dura, (3) Thuarea, (4) Eriochloa, (5) Brachylopha, (6) Brizantha, (7) Radicans, (8) Urochloa, (9) Setaria, (10) Paucispicata. Las ramas del árbol con línea punteada indican asignación de estado ambigua. Los valores de soporte de jackknife > 50% figuran arriba de las ramas.

ejemplo, el tipo *Urochloa* puede tener hasta 3 orígenes independientes, el tipo *Setaria* hasta 4 orígenes independientes y el tipo *Dictyoneura* puede presentar hasta 3 orígenes independientes y 3 reversiones. La mayoría de las ramas internas del árbol tuvieron una asignación ambigua del patrón de ornamentación y los tipos asignados para el nodo ancestral del clado PCK fueron *Dictyoneura* / *Dura* / *Thuarea* / *Urochloa* / *Setaria*.

CONCLUSIONES

Este estudio aporta un total de 11 nuevos patrones morfológicos en antecios superiores de géneros de Paniceae del clado PCK, los que se suman a los 8 previamente descritos. Se describen estructuras novedosas en los tipos *Leucacrantha*, *Thuarea*, *Brizantha*, *Platyphylla*, *Panicoides*, *Plantaginea*, *Ovalis*, *Venosa*, *Foliosa*, *Paucispicata* y *Clavipila*.

A partir del análisis de los distintos patrones epidérmicos presentes en la lemma fértil de especies PCK podemos concluir:

1. El patrón de antecios lisos (tipo Miliacea) segrega a *Moorochloa*, *Melinis*, *Tricholaena* y *Brachiaria* longiflora del resto de los géneros PCK, hecho que también se corrobora en los análisis filogenéticos (Salariato et al., en preparación).

2. El patrón *Eriochloa* no está presente en *Urochloa*. Tal como se observó anteriormente, se presenta en tres especies, *U. acuminata*, *U. decidua* y *U. megastachya*, las que han sido segregadas (Salariato et al., en preparación) recientemente del género.

3. La congruencia entre algunos patrones y los grupos morfológicos existentes dentro del género *Urochloa* (Renvoize et al., 1996) muestra que estos caracteres podrían tener valor para la sistemática infragenérica del grupo. Los tipos *Brizantha*, *Platyphylla*, *Radicans*, *Panicoides*, *Plantaginea*, *Ovalis*, *Foliosa* y *Paucispicata* son exclusivos de *Urochloa*.

4. Al contrastar los patrones epidérmicos aquí discutidos con la filogenia molecular de ITS publicada por Torres González & Morton (2005), resulta claro que en la filogenia resultante los patrones epidérmicos muestran múltiples orígenes independientes y reversiones. Torres González & Morton (2005) señalan que la superficie estriada de la lemma superior es la única sinapomorfia morfológica presente

para la mayoría de las especies de *Urochloa*, exceptuando a *Moorochloa eruciformis* y *Melinis repens*. No obstante, cuando este carácter se analiza en profundidad, se observa una marcada variación morfológica, con patrones que presentan orígenes independientes y eventos de reversión. Estos resultados permiten concluir que la lemma superior transversalmente rugosa no debe ser considerada como uno de los principales caracteres diagnósticos para distinguir a *Urochloa* de los géneros afines (Webster, 1987; Morrone & Zuloaga, 1992; Ashalatha & Nair, 1993; Veldkamp, 2004).

5. Las especies del *Urochloa* comparten patrones epidérmicos con especies de los géneros *Chaetium*, *Eriochloa*, *Megathyrsus* y *Scutachne*, lo que refuerza la idea de parafilia en *Urochloa*, previamente obtenida en los trabajos filogenéticos realizados por Giussani et al. (2001), Aliscioni et al. (2003) y Torres González & Morton (2005). Algunos de estos patrones también pueden hallarse en géneros de Paniceae no pertenecientes al clado PCK, como en *Panicum* y *Setaria* (Zuloaga, 1987; Zuloaga & Morrone, 1996; Pensiero, 1999).

La ornamentación de la lemma superior muestra una falta de congruencia con las filogenias moleculares obtenidas hasta el momento. Los resultados obtenidos en este trabajo soportan el hecho que la ornamentación de la lemma es un carácter complejo y altamente variable dentro de *Urochloa*, por lo que no debería ser tomado como diagnóstico para la delimitación del género. Así, no existen sinapomorfias morfológicas o moleculares que apoyen la monofilia de *Urochloa*. Esta conclusión, junto a diversos análisis recientes (Giussani et al., 2001; Aliscioni & al., 2003; Torres González & Morton, 2005, Salariato et al., en preparación) muestran que una recircunscripción del género *Urochloa* es necesaria.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado en parte por ANPCyT (Agencia Nacional de Promoción Científica y Técnica, Argentina), subsidios 11739, 13374 y 32664; CONICET, subsidio 5453 y por la National Geographic Society, subsidio 7792-05. Agradecemos a Fabián Tricárico y Ángel Fusaro, técnicos del departamento de microscopía electrónica de barrido (MEB) del Museo de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" por su

valiosísima ayuda en este trabajo. Agradecemos también a los revisores por las valiosas sugerencias y críticas que contribuyeron a mejorar este trabajo.

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. *Amer. J. Bot.* 90: 796-821.
- Arriaga, M. 1987. Interpretación del ornamento del antecio de *Eriochloa* (Poaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 25: 131-141.
- Ashalatha, V. N. & V. J. Nair. 1993. *Brachiaria* Griseb. and *Urochloa* P. Beauv. (Poaceae) in India - A Conspectus. *Bull. Bot. Surv. India* 35: 27-31.
- Blake, S. T. 1958. New criteria for distinguishing genera allied to *Panicum*. *Proc. Roy. Soc. Queensland* 70: 15-19.
- Bosser, J. 1966. Notes Sur Les Graminées de Madagascar, III. *Adansonia* ser. 2, 6: 105-112.
- Brown, W. V. 1977. The Kranz syndrome and its subtypes in grass systematics. *Mem. Torrey Bot. Club* 23: 1-97.
- Camus, A. 1930. Graminees nouvelles de Madagascar. *Bull. Soc. Bot. France* 77: 638-641.
- Chase, A. 1911. Notes on genera of Paniceae, IV. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 24: 103-160.
- Clayton, W. D. 1979 [1980]. Some new African Grasses. *Kew Bull.* 34: 557-560.
- Clayton, W. D. 1989. Gramineae (Paniceae, Isachneae and Arundinelleae), en E. Launert & G.V. Pope (eds.), *Flora Zambesiaca*, vol. 10, part 3. London: Flora Zambesiaca Managing Committee.
- Clayton, W. D. & S. A. Renvoize. 1982. Gramineae, Part 3, en R.M. Polhill (ed.), *Flora Tropical East Africa*, pp. 451-898. Kew: Royal Botanic Gardens.
- Clayton, W. D. & S. A. Renvoize. 1986. Genera Graminum. *Kew Bull. Addit. Ser.* 13: 256-285.
- Cope, T. A. 1982. Gramineae, en E. Nasir & I. Ali (eds.), *Flora of Pakistan* 143, pp. 1-678. Karachi: University of Karachi.
- Ellis, R. P. 1977. Distribution of the Kranz syndrome in the Southern African Eragrostoideae and Panicoideae according to bundle sheath anatomy and cytology. *Agroplanta* 9: 73-110.
- 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.
- Ellis, R. P. 1988. Leaf anatomy and systematics of *Panicum* (Poaceae: Panicoideae) in Souther Africa. *Monogr. Syst. Bot. Missouri. Bot. Gard.* 25: 129-156.
- Doust, A. N. & E. A. Kellogg. 2002. Inflorescence diversification in the panicoid "bristle grass" clade (Paniceae, Poaceae): evidence from molecular phylogenies and developmental morphology. *Amer. J. Bot.* 89: 1203-1222.
- Duvall, R. M.; J. D. Noll & A. H. Minn. 2001. Phylogenetics of Paniceae (Poaceae). *Amer. J. Bot.* 88: 1988-1992.
- Giussani, L. M.; J. H. Cota-Sánchez, F. O. Zuloaga & E. A. Kellogg. 2001. A molecular phylogeny of the grass subfamily Panicoideae (Poaceae) shows multiple origins of C4 photosynthesis. *Amer. J. Bot.* 88: 1993-2012.
- Goloboff, P.; J. Farris & K. Nixon. 2003. T.N.T: *Tree analysis using new technology*. Program and documentation, available from the authors, and at <<http://www.zmuc.dk/public/phylogeny>>.
- Gómez-Martínez, R. & A. Culham. 2000. Phylogeny of the Subfamily Panicoideae with emphasis on the tribe Paniceae: Evidence from the trnL-F cpDNA Region, en S.W. Jacobs & J. Everett (eds.), *Grasses: Systematics and Evolution*, pp. 136-140. Collingwood: CSIRO.
- Gutiérrez, M.; G. E. Edwards & W. V. Brown. 1976. PEP carboxykinase containing species in the *Brachiaria* group of the subfamily Panicoideae. *Biochem. Syst. & Ecol.* 4: 47-49.
- Hall, T. A. 1999. Bioedit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucl. Acids Symp. Series* 41: 95-98
- Hattersley, P. W. 1987. Variations in Photosynthetic Pathway, en T.R. Soderstrom, K.W. Hilu, C.S. Campbell & M.E. Barkworth (eds.), *Grass Systematics and Evolution*, pp 49-64. Washington D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Hitchcock, A. S. & A. Chase 1910. The North American species of *Panicum*. *Contr. U.S. Natl. Herb.* 15, 1-136.
- Hitchcock, A. S. 1951. Manual of the Grasses of the United States. *U.S.D.A. Misc. Publ.* 200:1-1051.
- Hsu, C. C. 1965. The classification of *Panicum* (Gramineae) and its allies, with special reference to the characters of lodicule, style-base and lemma. *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sect. 3, Bot.* 9: 43-150.
- Morrone, O. & F. O. Zuloaga. 1992. Revisión de las especies sudamericanas nativas e introducidas de los géneros *Brachiaria* y *Urochloa* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Darwiniana* 31: 43-109.
- Morrone, O. & F. O. Zuloaga. 1993. Sinopsis del género *Urochloa* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) para México y América central. *Darwiniana* 32: 59-75.
- Morrone, O. & Zuloaga, F. O. 1996. New species of Paniceae (Poaceae: Panicoideae) from Brazil. *Novon* 6: 310-317.
- Nguyen, T. Q. 1966. Notulae criticae de Gramineis florae vietnamensis, I. *Novosti. Sist. Vysa. Rast* 3: 10-14.
- Parodi, L. R. 1969. Estudios sistemáticos sobre las gramíneas argentinas y uruguayas. *Darwiniana* 15: 65-111.
- Pensiero, J. F. 1999. Las especies sudamericanas del género *Setaria* (Poaceae, Paniceae). *Darwiniana* 37: 37-151.
- Renvoize, S. A.; W. D. Clayton & C. H. S. Kabuye. 1996. Morphology, taxonomy and natural distribution of *Brachiaria* (Trin.) Griseb., en J.W. Miles, B.L. Maas & C.B. Do Valle (eds.), *Brachiaria: Biology, Agronomy and Improvement*, pp. 1-15. Cali: Centro Tropical de Agricultura Forestal.
- Rominger, J. M. 1962. Taxonomy of *Setaria* (Gramineae) in North America. *Illinois Biol. Monogr.* 29: 1-132.
- Simon, B. K. 1992. Studies in Australian grasses: 5 New species of and new combinations for Queensland panicoid grasses. *Austrobaileya* 3: 585-607.
- Stapf, O. 1917-1934. Gramineae (Maydeae-Paniceae). en D. Prain, (ed.), *Flora of Tropical Africa*, vol. 9, pp. 422-606. Kent: L. Reeve & Co.
- Thompson, R. A. & J. R. Estes. 1986. Anthecial and foliar micromorphology and foliar anatomy of *Brachiaria* (Poaceae: Paniceae). *Amer. J. Bot.* 73: 398-408.
- Thompson, J. D.; T. J. Gibson, F. Plewniak, F. Jeanmougin & D. G. Higgins. 1997. The ClustalX windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucl. Acids Res.* 25: 4876-4882.
- Torres González, A. M. & C. M. Morton. 2005. Molecular and

- morphological phylogenetic analysis of *Brachiaria* and *Urochloa* (Poaceae). *Molec. Phylog. Evol.* 37, 36-44.
- Veldkamp, J. F. 1996. *Brachiaria*, *Urochloa* (Gramineae-Panicaceae) in Malasya. *Blumea* 41: 413-437.
- Veldkamp, J. F. 2004. Miscellaneous notes on mainly Southeast Asian gramineae. *Reinwardtia* 12: 135-140.
- Webster, R. D. 1987. *The Australian Paniceae (Poaceae)*. Stuttgart: J. Cramer.
- Webster, R. D. 1988. Genera of the North American Paniceae (Poaceae: Panicoideae). *Syst. Bot.* 13: 576-609.
- Zuloaga F. O. 1987. Systematics of the New World species of *Panicum* (Poaceae: Paniceae), en T.R. Soderstrom, K.W. Hilu, C.S. Campbell & M.E. Barkworth (eds), *Grass Systematics and Evolution*, pp 287-306. Washington D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Zuloaga, F. O. & T. R. Soderstrom. 1985. Classification of the outlying species of *Panicum* (Poaceae: Paniceae). *Smithson. Contr. Bot.* 59: 1-63.
- Zuloaga, F. O. & O. Morrone 1996. Revisión de las especies americanas de *Panicum* subgénero *Panicum* sección *Panicum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 83: 200-280.
- Zuloaga, F. O.; O. Morrone & L. M. Giussani. 2000. A cladistic analysis of the Paniceae: A preliminary Approach, en S.W. Jacobs & J. Everett (eds.), *Grasses: Systematics and Evolution*, pp. 123-135. Collingwood: CSIRO
- Zuloaga, F. O.; O. Morrone, G. Davidse, T. S. Filgueiras, P. M. Peterson, R. J. Soreng & E. J. Judziewicz. 2003. Catalogue of New World Grasses (Poaceae): III. Subfamilies Panicoideae, Aristidoideae, Arundinoideae, and Danthoioideae. *Contr. U.S. Natl. Herb.* 46: 1-662.

Apéndice 1. Números de acceso GenBank de las secuencias usadas en los análisis filogenéticos.

Taxon	Números de acceso	Autores
<i>Eriochloa polystachya</i> Kunth	AY746596	Torres Gonzáles & Morton (2005)
<i>Megathyrsus maximus</i> (Jacq.) B.K. Simon & S.W.L. Jacobs	AY129712	Torres Gonzáles & Morton (2005)
<i>Melinis repens</i> (Willd.) Zizka	AY746595	Torres Gonzáles & Morton (2005)
<i>Moorochloa eruciformis</i> (Sm.) Veldkamp	AY346359	Torres Gonzáles & Morton (2005)
<i>Panicum repens</i> L.	AY129722	Missaoui & al., unpublsh
<i>Panicum virgatum</i>	AY129730	Missaoui & al., unpublsh
<i>Pennisetum alopecuroides</i> (L.) Spreng.	AY628108 (ITS1) AY628123 (ITS2)	Martel & al. (2004)
<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Kerguélen	AF019831	Hsiao & al. (1999)
<i>Stenotaphrum secundatum</i> (Walter) Kuntze	AF521902	Souto & al. (2006)
<i>Urochloa arrecta</i> (Hack. ex T. Durand & Schinz) Morrone & Zuloaga	AY346348	Torres Gonzáles & Morton (2005)
<i>Urochloa bovonei</i> (Chiov.) A.M. Torres & C.M. Morton	AY346353	Torres Gonzáles & Morton (2005)
<i>Urochloa brizantha</i> (Hochst. ex A. Rich.) R.D. Webster	AY346349	Torres Gonzáles & Morton (2005)
<i>Urochloa comata</i> (Hochst. ex A. Rich.) Sosef	AY346341	Torres Gonzáles & Morton (2005)
<i>Urochloa decumbens</i> (Stapf) R.D. Webster	AY346350	Torres Gonzáles & Morton (2005)
<i>Urochloa deflexa</i> (Schumach.) H. Scholz	AY346342	Torres Gonzáles & Morton (2005)
<i>Urochloa dictyoneura</i> (Fig. & De Not.) Veldkamp	AY346354	Torres Gonzáles & Morton (2005)

Apéndice 1. (Continuación).

Taxon	Números de acceso	Autores
<i>Urochloa dura</i> (Stapf) A.M. Torres & C.M. Morton	AY346351	Torres Gonzáles & Morton (2005)
<i>Urochloa humidicola</i> (Rendle) Morrone & Zuloaga	AY346355	Torres Gonzáles & Morton (2005)
<i>Urochloa jubata</i> (Fig. & De Not.) Sosef	AY346356	Torres Gonzáles & Morton (2005)
<i>Urochloa lachnantha</i> (Hochst.) A.M. Torres & C.M. Morton	AY346345	Torres Gonzáles & Morton (2005)
<i>Urochloa leersioides</i> (Hochst.) A.M. Torres & C.M. Morton	AY346343	Torres Gonzáles & Morton (2005)
<i>Urochloa nigropedata</i> (Munro ex Ficalho & Hiern) A.M. Torres & C.M. Morton	AY346346	Torres Gonzáles & Morton (2005)
<i>Urochloa mosambicensis</i> (Hack.) Dandy	AY346338	Torres Gonzáles & Morton (2005)
<i>Urochloa platynota</i> (K. Schum.) Pilg.	AY346357	Torres Gonzáles & Morton (2005)
<i>Urochloa subulifolia</i> (Mez) A.M. Torres & C.M. Morton	AY346358	Torres Gonzáles & Morton (2005)
<i>Urochloa ramosa</i> (L.) T.Q. Nguyen	AY346344	Torres Gonzáles & Morton (2005)
<i>Urochloa ruzizensis</i> (R. Germ. & Evrard) Crins	AY346352	Torres Gonzáles & Morton (2005)
<i>Urochloa trichopus</i> (Hochst.) Stapf	AY346339	Torres Gonzáles & Morton (2005)
<i>Urochloa xantholeuca</i> (Hack. ex Schinz) H. Scholz	AY346347	Torres Gonzáles & Morton (2005)