

ANATOMÍA ECOLÓGICA DE ALGUNAS ESPECIES DEL GÉNERO *PASPALUM* (POACEAE, PANICOIDEAE, PANICEAE) ¹

SANDRA S. ALISCIONI ²

*Instituto de Botánica Darwinion, Casilla de Correo 22, B1642HYD San Isidro, Buenos Aires, Argentina.
E-mail: saliscioni@darwin.edu.ar*

ABSTRACT: Aliscioni, S. S. 2000. Ecological anatomy of some species of the genus *Paspalum* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). *Darwiniana* 38(3-4): 187-207.

Paspalum L. has a large number of species with a wide morphological variability and extensive geographical distribution. Species of the genus grow in very diverse habitats, from humid or aquatic environments to dry places with clay or sandy soils, frequently saline. Given the diversity of habitats where the species of *Paspalum* occur, foliar anatomical characters were studied in order to explain different adaptative strategies. A description of the foliar anatomy of the genus is given, and several characters are discussed in relationship to the habitat.

Key words: *Paspalum*, Ecological anatomy, Leaf, Adaptation.

RESUMEN: Aliscioni, S. S. 2000. Anatomía ecológica de algunas especies del género *Paspalum* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). *Darwiniana* 38(3-4): 187-207.

El género *Paspalum* L. presenta un elevado número de especies, con una amplia variabilidad morfológica y una extensa distribución geográfica. Sus especies crecen en hábitats sumamente diversos, desde ambientes muy húmedos o acuáticos, a lugares secos de suelos arcillosos o arenosos, muchas veces salinos. Dada la diversidad de ambientes en los que puede hallarse *Paspalum*, se estudiaron las características anatómico-foliares presentes en el género con la finalidad de interpretar diferentes estrategias adaptativas en distintas especies. Se presenta una descripción general de la anatomía foliar del género y se discuten ciertos caracteres anatómicos, interpretando su posible relación con las condiciones del hábitat.

Palabras clave: *Paspalum*, Anatomía ecológica, Hoja, Adaptación.

INTRODUCCIÓN

Paspalum L. es uno de los géneros más importantes dentro de la tribu Paniceae; presenta un elevado número de especies y una marcada variabilidad morfológica. Comprende alrededor de 330 especies (Clayton & Renvoize, 1986) distribuidas en regiones tropicales y subtropicales de América, con pocas especies en África y Asia. En América del Sur, el género presenta una mayor diversidad específica en Brasil, Paraguay, Uruguay y Argentina. Incluye hierbas perennes, rara vez anuales, cespitosas, bajas a muy robustas, a veces rastreras. Se distingue de otros miembros de la tribu por presentar inflorescencias con racimos espiciformes, unilaterales; espiguillas solitarias o apareadas, en 2 a 4 hileras, abaxiales, plano-convexas, biconvexas o

cóncavo-convexas; gluma inferior usualmente ausente y antecio superior endurecido, obovoide a elipsoide.

Las especies del género *Paspalum* crecen en una amplia diversidad de hábitats y presentan una gran adaptabilidad ecológica. Preferentemente viven en sabanas o praderas abiertas con suelos húmedos, desde el nivel del mar hasta los 2500 m s.m. aproximadamente, llegando en algunos casos hasta los 4200 m s.m., como las especies de los grupos Bonplandiana y Racemosa (Cialdella et al., 1995; Morrone et al., 1995). Otras crecen en las márgenes de ríos o arroyos, en costas marinas o en terrenos periódicamente inundables, en algunos casos como plantas acuáticas flotantes de aguas poco profundas (Morrone et al., 1996). A diferencia de esto, especies de otros grupos prefieren suelos secos, arcillosos o arenosos, generalmente salinos (Burkart, 1969).

¹El presente trabajo constituye una parte de la Tesis Doctoral presentada en la Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de La Plata.

²Becaria postdoctoral, CONICET.

Los estudios llevados a cabo sobre este género hasta la fecha son revisiones parciales y contribuciones a floras regionales (Chase, 1927, 1929; Parodi, 1928, 1932, 1937; Hitchcock, 1951; Barreto, 1954, 1957, 1966, 1967; Burkart, 1969; Rosengurt et al., 1970; Quarín, 1975; Sendulsky & Burman, 1978, 1980a, b; da Silva et al., 1979; Pohl, 1980; Smith et al., 1982; Renvoize, 1984, 1987; Crins, 1991; Judziewicz, 1990; Filgueiras, 1993; Cialdella et al., 1995; Morrone et al. 1995, 1996, 2000).

Dado el elevado número de especies y la diversidad morfológica presentes en el género, distintos autores dividieron a *Paspalum* en subgéneros, secciones o grupos informales de especies, considerándose en este trabajo la clasificación establecida por Chase (1929) con modificaciones propuestas por Zuloaga & Morrone (inéd.).

En lo que se refiere a trabajos sobre anatomía foliar, diversos autores estudiaron a *Paspalum* con la finalidad de establecer criterios anatómicos que permitan predecir el tipo de vía fotosintética, concluyendo que el género incluye especies Kranz, C₄, del subtipo anatómico MS y fisiológicamente NADP-me (Brown, 1977; Ellis, 1977).

Por otro lado, Türpe (1967) estudió la anatomía foliar de las especies de *Paspalum* que crecen en Argentina, sin establecer relaciones entre ellas. Aliscioni & Arriaga (1998) revisaron la anatomía foliar comparada de los grupos Virgata y Quadrifaria, observando una estrecha relación entre ambos grupos. Aliscioni (1999) realizó un estudio histofoliar comparado de las especies más representativas de diferentes grupos de *Paspalum*, demostrando que el género es anatómicamente heterogéneo, asimismo se detectaron caracteres anatómicos diferenciales en ciertos grupos de especies.

Contrariamente a esto, Türpe (1967) considera a *Paspalum* como un género muy homogéneo en cuanto a sus características anatómicas, concluyendo que los caracteres de la lámina foliar reflejan las condiciones ecológicas del medio en el cual habitan las especies.

Muchos caracteres morfológicos y anatómicos, tanto vegetativos como reproductivos están claramente relacionados con condiciones ambientales determinadas, siendo éstos caracteres adaptativos, aunque tal relación es en muchos casos dudosa o difícil de establecer (Ehrendorfer, 1973). Reeve y Sherman (1993) definen a la adaptación como una variante fenotípica que resulta en el más alto éxito

reproductivo entre un conjunto específico de variantes en un determinado ambiente. A pesar de ello, el término adaptativo ha sido ampliamente utilizado en anatomía vegetal para describir a ciertos caracteres anatómicos asociados a determinadas condiciones ambientales.

El objetivo del presente trabajo es realizar un estudio histofoliar comparado de especies de *Paspalum* con la finalidad de relacionar los caracteres anatómicos con el tipo de ambiente en el que desarrollan las especies. Asimismo, se plantean interpretaciones sobre la posible función de dichos caracteres asociados a diversos factores ecológicos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las especies estudiadas fueron seleccionadas sobre la base de las descripciones anatómicas realizadas por Aliscioni (1999), comparándose algunas de ellas con los datos aportados por Türpe (1967). Asimismo, se consideraron representantes de diferentes tipos de hábitats, tratando de abarcar la máxima variabilidad de ambientes en los que pueden desarrollar las distintas especies del género.

Las investigaciones se realizaron sobre la base de material de herbario procedente de las siguientes instituciones: BAA, CAY, CTES, G, LPB, MEXU, MO, P, SF, SI, US, USM, VEN, según siglas tomadas de Holmgren et al. (1990). También se contó con material fresco, fijado en FAA o en alcohol 70%, coleccionado en distintos viajes de campaña o de ejemplares cultivados en el jardín de la Facultad de Agronomía, Buenos Aires, Argentina (Apéndice 1).

La metodología utilizada consistió en la obtención de cortes transversales y preparados epidérmicos de la lámina foliar; y su posterior observación microscópica. En todos los casos se utilizó un fragmento del tercio medio de la lámina foliar de la segunda hoja de una innovación estéril.

El material herborizado fue recuperado sumergiendo pequeños fragmentos de lámina en agua caliente (70° aproximadamente) durante 10 a 40 minutos.

Los cortes transversales fueron realizados a mano alzada o utilizando un micrótopo rotatorio en materiales incluidos en parafina. Previamente al proceso de inclusión, el material fue desilicificado mediante la utilización de ácido fluorhídrico al 10 % durante 48 hs. Los preparados epidérmicos se realizaron aplicando la metodología propuesta por

Metcalfe (1960). Los colorantes utilizados fueron “alcian blue-safranina” (Cutler, 1978).

Se realizaron dibujos mediante el uso de un microscopio Wild M 20 EB con tubo de dibujo adicional. Se obtuvieron fotomicrografías de transcorres de lámina mediante el uso de un microscopio Zeiss con cámara fotográfica adicional.

Las descripciones fueron realizadas siguiendo la terminología propuesta por Ellis (1976, 1979).

Se llevaron a cabo observaciones con microscopía electrónica de barrido mediante el uso de un equipo JEOL modelo JSM-T100 perteneciente al Servicio de Microscopía Electrónica de la Facultad Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina. Para esto se utilizó material deshidratado el cual fue tratado previamente con xileno y ultrasonido para la remoción de ceras epicuticulares (Dávila & Clark, 1990).

OBSERVACIONES

Descripción histofoliar del género *Paspalum*

Caracteres histofoliales en corte transversal

Corte transversal: en la mayoría de las especies se presenta en forma de “V”, abierto desde 90° a expandido, con semiláminas generalmente simétricas, de aproximadamente 100-200 µm de espesor, márgenes rectos o ligeramente involutos, con número variable de haces de 1.º orden, superficies adaxial y abaxial lisas o con costillas más o menos pronunciadas. *Paspalum erianthoides* (grupo Eriantha) y *P. lineare* (grupo Linearia) (Fig. 1 E y F) se diferencian por presentar corte transversal de contorno elíptico, con o sin escotadura en la cara adaxial, con haces vasculares dispuestos periféricamente y zona central ocupada por parénquima incoloro, superficie adaxial reducida y abaxial lisa a sublisa. *Paspalum lindenianum* (Fig. 1 D) y *P. filiforme* (Fig. 1 B) (grupo Filiformia) presentan corte transversal de contorno semicircular, representado por la costilla central muy desarrollada y las alas extremadamente reducidas, superficie adaxial con ligeras ondulaciones y abaxial convexa con costillas poco pronunciadas, parénquima incoloro abundante dispuesto hacia la cara adaxial y haces vasculares de posición abaxial. *Paspalum bertonii* (Fig. 1 A) y *P. liloi* (grupo Bertoniana) presentan corte transversal convoluto o forma de “U”, de 125-150 µm de espesor en las zonas costales y 40-43 µm en las intercostales, superficie adaxial

con costillas muy desarrolladas redondeadas, agudas o con ápice recto estrechándose hacia la base, asociadas a haces de 1.º y 2.º orden y surcos muy profundos asociados a haces de 3.º orden; superficie abaxial sublisa; parénquima incoloro en posición adaxial y abaxial, formando trabas en haces de 1.º y 2.º orden. Otras especies, como *P. proximum* (grupo Linearia) (Fig. 1 C) y *P. ammodes* (grupo Eriantha) presentan corte transversal conduplicado cerrado, con un grupo de células buliformes adaxiales centrales ubicadas sobre la costilla central. *Paspalum proximum* se distingue de *P. ammodes* por presentar parénquima incoloro formando extensiones abaxiales de las vainas en haces vasculares de 1.º orden, las cuales se continúan formando una capa parenquimática abaxial casi continua.

Costilla central: inconspicua a desarrollada, generalmente compacta, de forma redondeada, a veces aquillada, asociada a parénquima incoloro hacia la cara adaxial y haces vasculares desplazados hacia la cara abaxial. En otros casos la costilla central es hueca o esponjosa debido a la presencia de cavidades aeríferas, las cuales desarrollan con distinto grado, en algunos casos llegando a ocupar gran parte del volumen de la misma. Cuando las cavidades aeríferas desarrollan en gran dimensión, constituyen canales a lo largo de la hoja que presentan diafragmas a modo de tabiques constituidos por células aerenquimáticas de contorno estrellado, que interrumpen estos canales a intervalos, evitando el colapsamiento de los mismos; esto se observa en *P. repens* (grupo Dissecta), *P. modestum* y *P. palustre* (grupo Plicatula) (Fig. 2 E). *Paspalum repens* se diferencia de las restantes especies por presentar cavidades aeríferas de menor desarrollo dispuestas a ambos lados del haz central, el cual está desplazado hacia la superficie adaxial de la costilla central debido a la presencia de parénquima incoloro formando trabas hacia la cara adaxial y abaxial (Fig. 2 A y B). *Paspalum modestum* y *P. palustre* presentan cavidades aeríferas de gran tamaño ocupando la mayor parte de la costilla central, con escaso parénquima incoloro y haces vasculares dispuestos hacia la cara abaxial (Fig. 2 C, D y F). Por otro lado, *P. alcalinum*, *P. lividum* (grupo Livida), *P. arundinellum* (grupo Quadrifaria), *P. virgatum* y *P. wettsteinii* (grupo Virgata) presentan cavidades más pequeñas, ubicadas entre el clorénquima y el parénquima incoloro, intercaladas entre los haces vasculares.

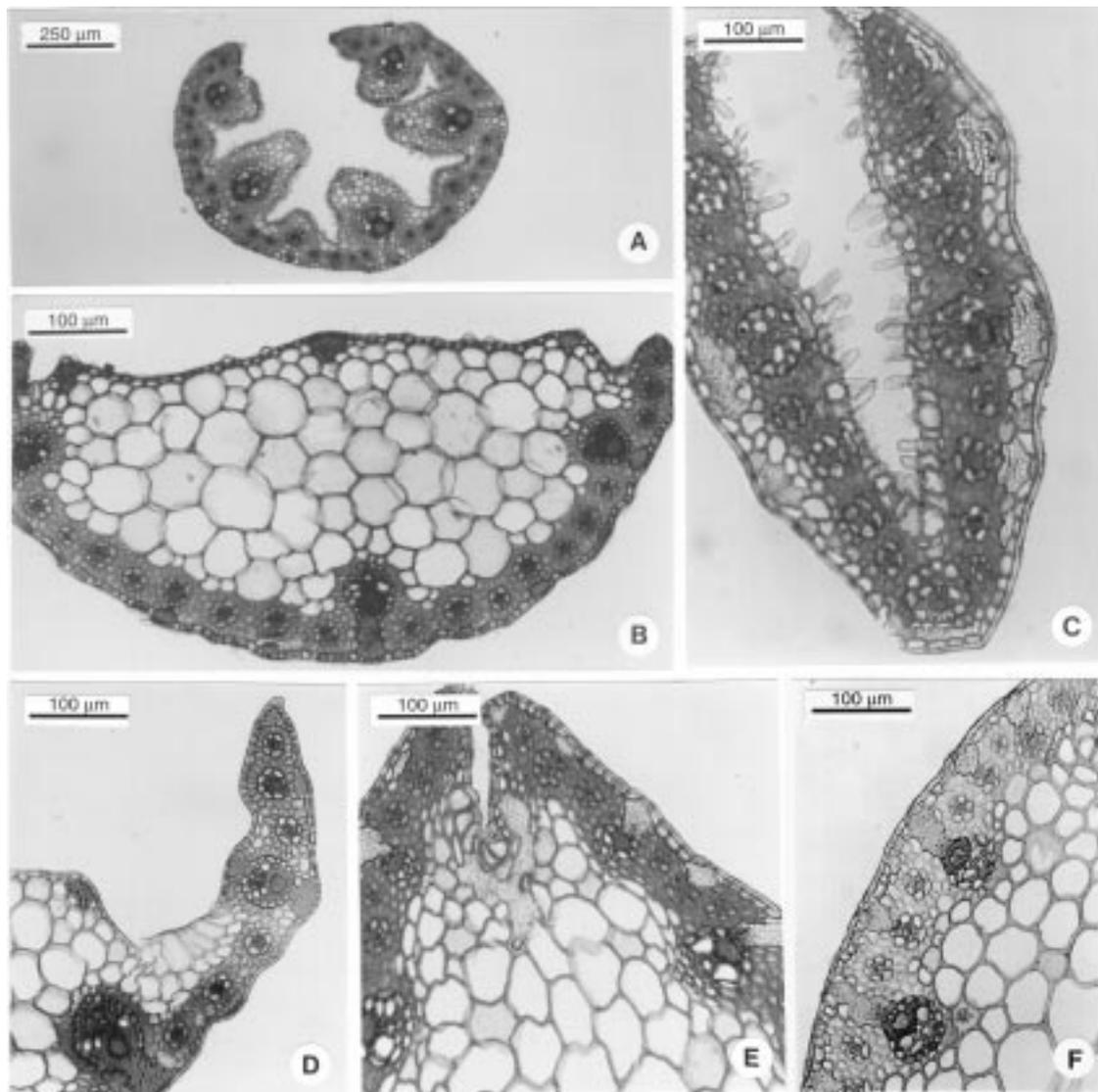


Fig. 1.- Tipos de cortes transversales. A: *P. bertonii*, corte transversal convoluto o cerrado en forma de "U". B: *P. filiforme*, corte transversal semicircular. C: *P. proximum*, corte transversal conduplicado. D: *P. lindenianum*, sector de corte transversal semicircular. E-F: *P. lineare*, sector de corte transversal elíptico. Fotos obtenidas con microscopio óptico. (A, de Hunziker 9941; B, de Ekman 946; C, de Jonsson 307a; D, de Ekman 947; E, de Löfgren 351; F, de Glaziou 22475).

Haces vasculares de las alas: dispuestos en el centro del transcorte, aproximadamente equidistantes de ambas epidermis, o haces de 1.^{er} orden centrales y haces de 2.^o y 3.^{er} orden desplazados hacia la cara abaxial; haces vasculares de 1.^{er} orden de contorno circular a ligeramente elíptico, con vaina perifloemática o sin ella, vasos de metaxilema de contorno circular o angular; haces de 2.^o orden, cuando diferenciados, de contorno hexagonal a octogonal y haces de 3.^{er} orden de contorno cua-

drangular a pentagonal, con xilema y floema escasamente diferenciados.

Vaina de los haces: en número de 1 rodeando todos los haces vasculares, continua o interrumpida por trabas esclerenquimáticas, compuesta por células globosas de tamaño homogéneo o irregular, de paredes ligeramente engrosadas, con cloroplastos especializados de posición centrífuga, en la mayoría de los casos la vaina no presenta extensiones.

Células distintivas Kranz: presentes solamente en las especies de los grupos Bonplandiana y Racemosa, cuando presentes, globosas, con paredes ligeramente engrosadas, ubicadas en la parte media del transcorte, solitarias o en grupos de 3 a 4 células, conectadas entre sí y con los haces vasculares a través de venillas transversales, con cloroplastos especializados.

Esclerénquima: discontinuo, de posición subepidérmica, formando casquetes o trabas asociados a los haces vasculares; esclerénquima marginal formando un casquete de escaso a mediano desarrollo.

Mesofilo: formado por clorénquima compacto, de disposición radiada a irregularmente radiada, dispuesto en un solo ciclo de células alrededor de los haces vasculares, células clorénquimáticas isodiamétricas, tabulares o irregulares, con (1)-2(-3) células clorénquimáticas entre haces vasculares contiguos o entre haces y células distintivas Kranz.

Epidermis adaxial: con células buliformes en grupos extensos o grupos regulares en forma de abanico, ocupando 1/4 a 1/2 del espesor del transcorte, a igual nivel o hundidas en relación a las restantes células epidérmicas, en algunos casos asociadas a células parenquimáticas incoloras; las restantes células epidérmicas adaxiales con pared tangencial externa lisa, convexa o papilosa, cutícula continua y de desarrollo variable.

Epidermis abaxial: con pared tangencial externa recta, convexa o papilosa; cutícula continua y variable en su desarrollo.

Epidermis abaxial en vista topográfica

Zonas costales e intercostales: distinguibles, las zonas costales formadas generalmente por 2-4 hileras de células de ancho y las zonas intercostales de 4-10 hileras de células de ancho.

Células largas intercostales: de contorno rómbico, cuadrangular o rectangular, con paredes anticlinales longitudinales paralelas a levemente angulosas y anticlinales transversales rectas, ambas lisas o con ondulaciones marcadas.

Aparatos estomáticos: de tamaño variable, en general de 20-35 μm de longitud y 12-26 μm de

ancho, con células subsidiarias en forma de domo o de contorno triangular.

Papilas: presentes o ausentes, cuando presentes en número de uno por célula, redondeadas ocupando una porción de la superficie de la célula o su totalidad.

Asperezas: presentes o ausentes, cuando presentes de tipo gancho o aguijón, a veces silicificados, dispuestos en zonas intercostales y/o costales.

Micropelos: bicelulares, de 30-55 μm de longitud, abundantes, dispuestos en las zonas intercostales, con ambas células fusiformes (tipo panicoide), célula basal de paredes engrosadas generalmente dispuesta por encima del nivel de las células epidérmicas, la distal de paredes muy delgadas y ápice agudo. *Paspalum maritimum* (grupo Paniculata) y *P. vaginatum* (grupo Disticha) se diferencian por presentar la célula basal hundida entre las células epidérmicas, muy por debajo del nivel de las mismas, quedando solamente expuesta la célula distal del micropelo.

Macropelos: ausentes o presentes, cuando presentes con frecuencia variable, de tipo unicelular, de 170-550 μm de longitud, rígidos, rectos o curvados, con paredes gruesas, base bulbosa, generalmente con células epidérmicas sobreelevadas formando un cojín.

Cuerpos silíceos: costales nodulares, rectangulares o halteriformes de eje corto, alternando con células suberosas y células largas; cuerpos silíceos intercostales ausentes o presentes, cuando presentes transversalmente alargados o cuadrangulares, en algunos casos formando pares sílico-suberosos.

Células suberosas: rectangulares, cuadrangulares o transversalmente alargadas, en las zonas costales o intercostales.

Epidermis adaxial en vista topográfica

Generalmente con características semejantes a la epidermis abaxial, diferenciándose de ésta por la presencia de células buliformes dispuestas en las zonas intercostales, de contorno cuadrangular, hexagonal o rectangular.

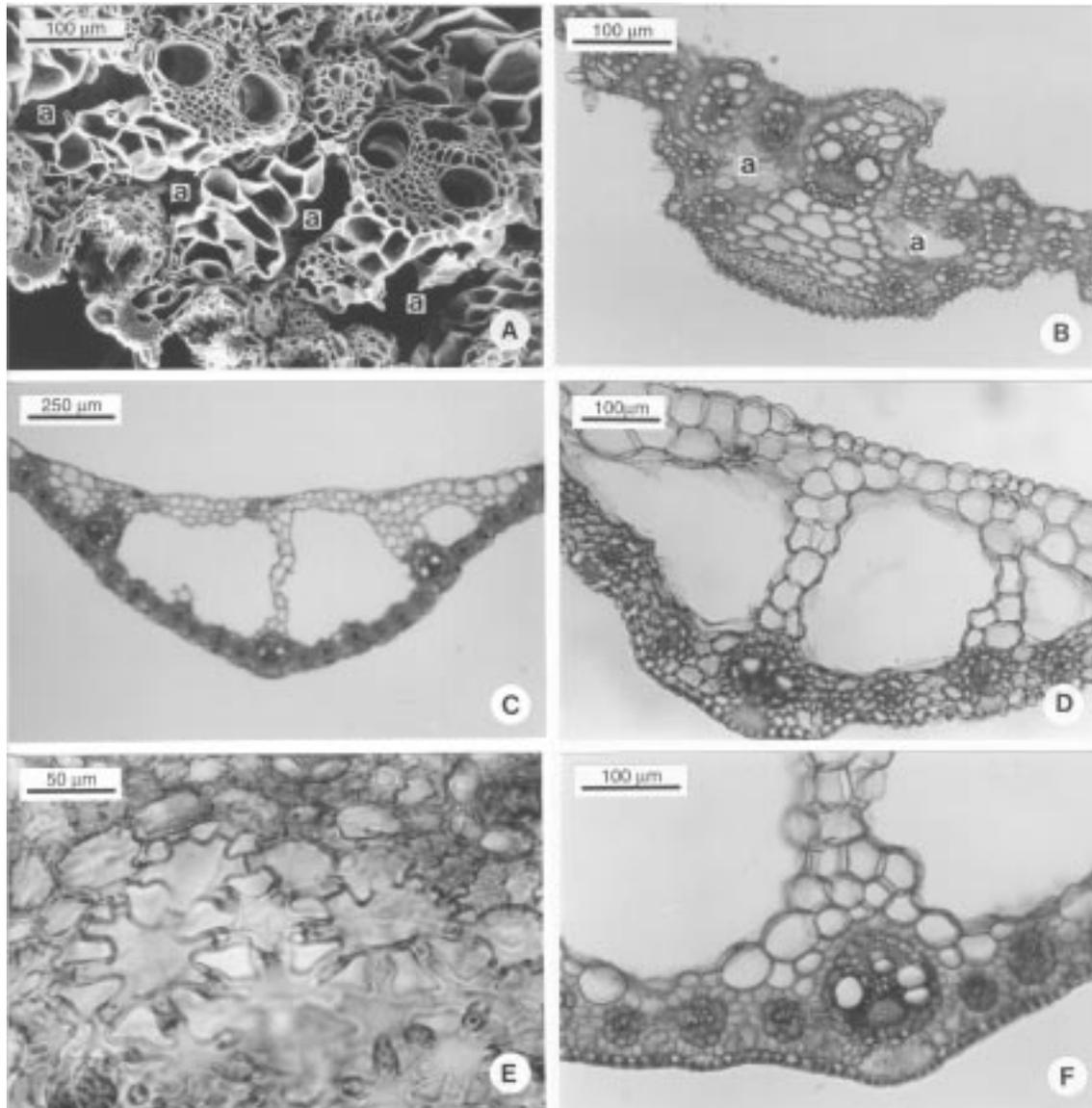


Fig. 2.- Cavidades aeríferas. A-B: *P. repens*. A: sector de costilla central. B: costilla central. C-D: *P. modestum*, costilla central con cavidades aeríferas desarrolladas. E-F: *P. palustre*. E: células aerenquimáticas estrelladas. F: sector de costilla central con cavidades aeríferas desarrolladas. Referencias: a, cavidades aeríferas. A: Foto obtenida con microscopio electrónico de barrido. B-F: Fotos obtenidas con microscopio óptico. (A, de Burkart 4355; B, de Pedersen 8322; C, de Ahumada et al. 920; D, de Burkart & Bacigalupo 21093; E-F, de Rojas 2774).

DISCUSIÓN

Reducción o plegamiento de la lámina foliar

La reducción o el plegamiento de la lámina son características presentes en especies xerófitas (Böcher, 1979). Una de las estrategias adaptativas de las plantas que viven bajo condiciones de aridez

es minimizar el proceso de transpiración y para ello reducen al máximo sus hojas (Fahn & Cutler, 1992). A pesar de esto, existen muchas Monocotiledóneas palustres que presentan hojas más o menos lineares (Sculthorpe, 1967).

Kaufman (1959) describe el desarrollo de las hojas en Gramíneas, considerando distintas regiones

meristemáticas en el primordio foliar, las cuales tienen patrones de crecimiento diferenciales. Las hojas con estructura radial surgen de una activa división de las células del meristema adaxial (formación de la parte central de la hoja), acompañado por la supresión temprana del meristema marginal y laminar (crecimiento de los márgenes de la hoja y extensión de las alas de la lámina) (Kaplan, 1970).

La mayor parte de las especies de *Paspalum* presentan láminas abiertas o expandidas, a pesar de ello algunas tienen láminas con cortes transversales de contorno elíptico o semicircular. Estas láminas, las cuales muestran una estructura radial, serían homólogas a la zona de la costilla central de una lámina abierta o expandida con las alas laterales muy reducidas (Böcher & Olesen, 1978) (Fig. 3 A y B).

Paspalum filiforme, *P. lindenianum* y *P. lineare* viven en sabanas abiertas, relativamente secas o en laderas arbustivas de piedra caliza. La reducción de la superficie foliar en estas especies, podría estar relacionada con el ambiente e interpretarse como un método eficaz para reducir la pérdida de agua por transpiración, clasificándose a dichas especies como xerófitas.

Contrariamente, *P. erianthoides* presenta láminas de contorno elíptico pero se desarrolla en campos de inundación y bañados, al igual que *P. durifolium* donde también se observó la presencia de este tipo de transcorte foliar en la zona basal de la lámina (Arriaga & Aliscioni, 1996).

Otra estrategia utilizada por las plantas que crecen en ambientes secos es el plegamiento de la lámina foliar. Böcher (1979) considera que las plantas con hojas plegadas o cerradas acompañadas de una epidermis asociada a un indumento denso, representan un grado de adaptación para evitar la pérdida excesiva de agua, constituyendo éstos caracteres xeromorfos.

Pyykkö (1966) describe la anatomía foliar de las gramíneas que crecen en la zona este de la Patagonia Argentina, encontrando que el plegamiento o cierre de la lámina es un carácter xeromorfo presente en especies que habitan zonas de semidesierto, a diferencia de otras especies mesófitas que presentan transcortes expandidos y crecen en áreas más húmedas.

A pesar de ello, algunas especies de *Paspalum* que habitan ambientes acuáticos presentan el transcorte foliar convoluto o plegado en forma de "U", como es el caso del grupo Bertoniana cuyas

especies habitan entre grandes piedras o suelos arenosos, en las barrancas de ríos rápidos con cascadas, como el río Iguazú: desde Paraguay y S de Brasil hasta la provincia de Misiones en Argentina. Estas plantas podrían considerarse hidrófitas por el hábitat en el que se desarrollan, pero presentan caracteres xeromorfos (transcorte foliar cerrado, superficie adaxial con costillas pronunciadas y epidermis papilosa) (Fig. 3 C). La respuesta adaptativa de estas especies podría ser el plegamiento de la hoja como un mecanismo de protección evitando el daño mecánico que pudiese ocasionar el constante golpeteo de las gotas de agua.

En otros casos, las láminas se pliegan por la zona media, presentando un corte transversal conduplicado, también considerado como característico de ambientes secos. Ejemplo de esto es *P. ammodes*, especie posiblemente xerófita que se desarrolla en suelos arenosos o pedregosos secos. Sin embargo, *P. proximum* también posee transcorte conduplicado pero la lámina externamente presenta aspecto filiforme (Fig. 3 D); esta especie habita zonas húmedas de suelos inundables. Una posible interpretación de la reducción o plegamiento de las láminas foliares en especies que habitan suelos inundables, como *P. erianthoides* y *P. proximum*, podría ser que las hojas presentan un aspecto filiforme debido a que quedan parcialmente sumergidas en el agua y de esta manera ofrecen menor superficie de roce que las láminas expandidas, haciendo a las primeras más resistentes en estos ambientes.

Seddon (1974) define como xerófitas a aquellas plantas que crecen en hábitats secos, haciendo referencia solamente a las condiciones del ambiente, sin considerar las características que presenta la especie; y menciona ejemplos de plantas xerófitas que no presentan caracteres xeromorfos. Contrariamente a esto se puede caracterizar a *P. erianthoides*, *P. bertonii*, *P. lilloi* y *P. proximum* como especies hidrófitas según el ambiente en el que desarrollan, pero con caracteres anatómicos foliares xeromorfos (Tabla 1).

Protección de los aparatos estomáticos

Al describir los estomas presentes en *Paspalum* se utilizó el término aparato o complejo estomático (Stace, 1965) el cual incluye las células oclusivas y las células subsidiarias; éstas son células que difieren por su forma de las restantes células epidérmicas.

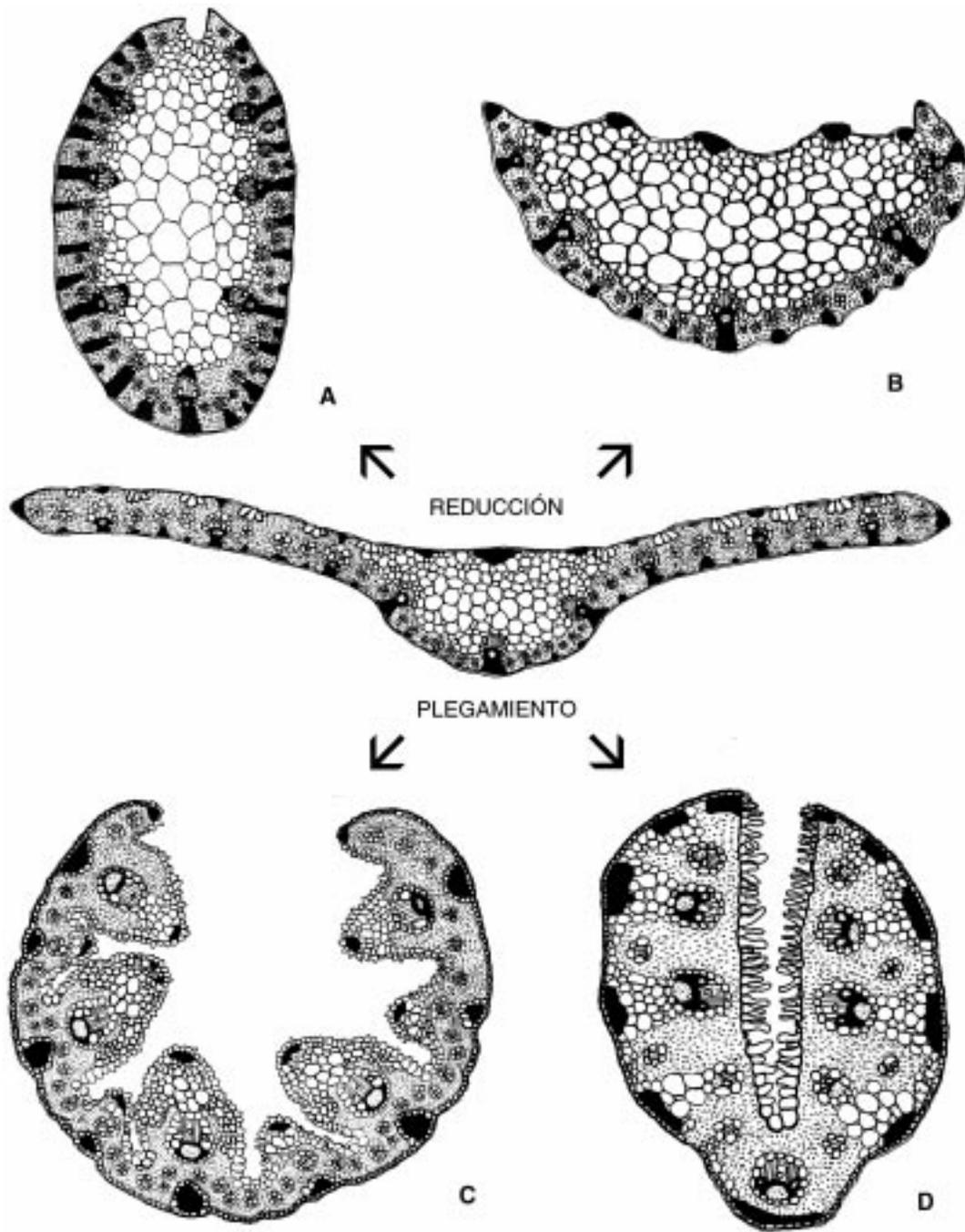


Fig. 3.- Esquema representativo de diferentes tipos de cortes transversales originados como posibles modificaciones de una lámina abierta o expandida. A: Corte transversal elíptico. B: Corte transversal semicircular. C: Corte transversal convoluto. D: Corte transversal conduplicado.

cas y participan junto con las oclusivas de la apertura y cierre del estoma (Van Cotthem, 1970).

Los aparatos estomáticos en el género *Paspalum* se distribuyen generalmente en ambas epidermis,

con mayor frecuencia en la epidermis abaxial en aquellas especies que presentan láminas expandidas. Las células subsidiarias tienen forma triangular o de domo, generalmente dispuestas en el mismo

Tabla 1.- Lista de las especies de *Paspalum* estudiadas con sus correspondientes hábitats y los caracteres anatómicos presentes en cada una de ellas. Referencias: A, corte transversal reducido; B, corte transversal plegado; C, estomas dispuestos en el fondo de surcos adaxiales; D, macropelos; E, células epidérmicas adaxiales con pared tangencial externa papilosa; F, células epidérmicas abaxiales con pared tangencial externa papilosa; G, cavidades aeríferas; H, micropelos con célula basal hundida.

Grupo	Especie	Hábitat	A	B	C	D	E	F	G	H
Anachyris	<i>P. simplex</i>	campos abiertos y suelos secos				X		X		
Bertoniana	<i>P. bertonii</i>	márgenes rocosos de ríos corrientosos		X	X		X			
	<i>P. lilloi</i>	márgenes rocosos de ríos corrientosos		X	X		X			
Caespitosa	<i>P. indecorum</i>	suelos rocosos, pedregosos				X		X		
Ceresia	<i>P. humboldtianum</i>	suelos pedregosos, matorrales				X	X	X		
	<i>P. polyphyllum</i>	campos abiertos, laderas rocosas				X	X	X		
Conjugata	<i>P. conjugatum</i>	campos bajos y húmedos				X	X			
Dissecta	<i>P. repens</i>	aguas poco profundas, orillas de ríos				X	X	X	X	
Disticha	<i>P. distichum</i>	campos bajos y húmedos					X	X		
	<i>P. vaginatum</i>	suelos arcillosos y salobres			X		X			X
Eriantha	<i>P. ammodes</i>	campos arenosos o pedregosos		X		X	X			
	<i>P. erianthoides</i>	bañados, campos de inundación	X							
Fasciculata	<i>P. equitans</i>	campos húmedos, márgenes de río					X			
Filiformia	<i>P. filiforme</i>	sabanas secas, laderas rocosas	X							
	<i>P. lindenianum</i>	sabanas secas, laderas rocosas	X							
Linearia	<i>P. lineare</i>	sabanas abiertas, con período seco	X							
	<i>P. proximum</i>	campos húmedos y bañados		X			X			
Livida	<i>P. alcalinum</i>	suelos alcalinos, campos húmedos				X		X	X	
	<i>P. lividum</i>	campos bajos y húmedos				X		X	X	
Notata	<i>P. maculosum</i>	campos bajos y húmedos				X		X		
	<i>P. notatum</i>	campos bajos de pastura				X				
Paniculata	<i>P. maritimum</i>	suelos arenosos del litoral marino				X				X
Parviflora	<i>P. minarum</i>	pastizales abiertos, colinas rocosas				X				
Pectinata	<i>P. aspidiotes</i>	campos secos y pedregosos				X		X		
	<i>P. lanciflorum</i>	suelos pedregosos, matorrales				X				
Plicatula	<i>P. modestum</i>	esteros y bordes de laguna							X	
	<i>P. palustre</i>	bordes de ríos, suelos inundados				X			X	
Quadrifaria	<i>P. arundinellum</i>	campos bajos y húmedos				X			X	
Racemosa	<i>P. pygmaeum</i>	laderas abiertas y pedregosas				X	X	X		
Saccharoidea	<i>P. saccharoides</i>	campos secos, laderas arbustivas			X	X	X			
Virgata	<i>P. virgatum</i>	campos abiertos y húmedos				X			X	
	<i>P. wettsteinii</i>	campos abiertos y húmedos				X			X	

nivel que las células oclusivas y las restantes células epidérmicas (Fig. 4 A).

Diversos autores han estudiado la frecuencia, tamaño y disposición de los estomas en diferentes especies y su relación con las condiciones ambientales (Parkhurst, 1978). Dentro de las Gramíneas se

ha demostrado que las plantas que crecen en ambientes húmedos y sombríos desarrollan estomas de mayor tamaño (Wilson, 1971), mientras que las plantas que viven en zonas secas comúnmente presentan una distribución restringida de los estomas en las zonas de los surcos los cuales son profun-

dos, quedando así protegidos. Otro carácter xeromorfo es la protección de los estomas por células epidérmicas papilosas (Ellis, 1979).

Las especies de *Paspalum* con surcos profundos en sus láminas presentan los estomas en el fondo de los mismos, protegidos en algunos casos por las células epidérmicas vecinas papilosas, como por ejemplo en *P. bertonii* (Fig. 4 B) y *P. lilloi* (grupo Bertoniana), *P. vaginatum* (grupo Disticha) y *P. saccharoides* (grupo Saccharoidea).

En otras especies, donde la superficie de la lámina es lisa y los estomas quedan más expuestos, las células anexas presentan papilas o proyecciones papilosas que protegen al estoma, cubriendo parcialmente el ostíolo, como ocurre en *P. conjugatum* (grupo Conjugata) (Fig. 4 C, D, E y F).

Entre las especies mencionadas, solamente *P. vaginatum* y *P. saccharoides* viven en ambientes relativamente secos, pudiéndose considerar a las mismas como xerófitas; mientras que las restantes especies se desarrollan en hábitats donde el factor hídrico no es limitante (Tabla 1).

Presencia de macropelos

La presencia de macropelos es un carácter muy frecuente en el género *Paspalum*; la mayoría de las especies poseen macropelos en una o ambas epidermis, pudiendo ser largos y muy abundantes como por ejemplo en *P. minarum* (grupo Parviflora) (Fig. 5 A), *P. aspidiotes* y *P. lanciflorum* (grupo Pectinata), o escasos y dispersos en la superficie como por ejemplo *P. repens* (grupo Dissecta) o *P. maritimum* (grupo Paniculata) (Fig. 5 B). En todos los casos son unicelulares, con paredes más o menos engrosadas, con la base bulbosa hundida en la epidermis, asociada en algunos casos, a un grupo de células epidérmicas sobreelevadas formando un cojín (Fig. 5 C).

Los macropelos varían en longitud, frecuencia, espesor de la pared, ángulo de emergencia y tipo de base entre las distintas especies, y en algunos casos entre distintos ejemplares de una misma especie, por lo cual su carácter diagnóstico es relativo. Esto ha quedado demostrado en estudios filogenéticos realizados en el género donde la presencia de macropelos es considerada como carácter polimorfo (Aliscioni, 1999).

En general dentro de las Poaceae, los macropelos no representan un carácter diagnóstico específico y se ha observado que macropelos de tipos similares ocurren en géneros poco afines (Ellis, 1979).

En relación a las condiciones ambientales, la frecuencia de macropelos puede aumentar con la intensidad de la luz solar, la exposición al viento, la sequedad del suelo, del aire y la altitud (Ellis, 1979); por lo cual son más característicos de plantas de zonas áridas (Pyykkö, 1966). Si bien los macropelos son considerados como carácter xeromorfo, en el género *Paspalum* están también presentes en especies hidrófitas como es el caso de *P. repens*. Sin embargo, aumentan en longitud y abundancia en especies como *P. minarum*, *P. aspidiotes* y *P. lanciflorum*, las que crecen en terrenos rocosos o arenosos, generalmente secos (Tabla 1).

Presencia de papilas

La presencia de papilas dentro del género *Paspalum* es frecuente, pero las mismas difieren en su ubicación en las distintas especies. Pueden estar presentes sólo en la epidermis adaxial, como por ejemplo en *P. bertonii*, *P. lilloi* (grupo Bertoniana) (Fig. 6 E y F), *P. vaginatum* (grupo Disticha) (Fig. 6 A y B), *P. equitans* (grupo Fasciculata), *P. proximum* (grupo Linearia), *P. saccharoides* (grupo Saccharoidea); o en la epidermis abaxial como en el caso de *P. simplex* (grupo Anachyris), *P. alcalinum* (Fig. 6 C), *P. lividum* (grupo Livida), *P. maculosum* (grupo Notata), *P. indecorum* (grupo Caespitosa); o menos frecuentemente en ambas epidermis como por ejemplo en *P. humboldtianum*, *P. polyphyllum* (grupo Ceresia), *P. repens* (grupo Dissecta) (Fig. 6 D), *P. distichum* (grupo Disticha) y *P. pygmaeum* (grupo Racemosa).

Las papilas pueden presentar distinto grado de desarrollo según la especie; la pared tangencial externa de las células epidérmicas se presenta convexa o inflada (*P. pygmaeum*) o muy evaginada formando una emergencia digitiforme (*P. saccharoides*), existiendo toda una gama de variación intermedia entre ambos casos.

Este tipo de estructura epidérmica es considerada como característica de gramíneas de ambientes secos (Metcalf, 1960) o lugares salinos (Ellis, 1979). A pesar de ello, dentro del género *Paspalum* la presencia de papilas no representa una adaptación directa a climas secos, ya que están presentes en especies de hábitats muy variados, encontrándose aún en especies que habitan ambientes acuáticos como *P. bertonii*, *P. lilloi* y *P. repens*, o zonas inundables o de bañados como *P. proximum*, *P. maculosum*, *P. distichum*, *P. equitans*, *P. alcalinum* y *P. lividum* (Tabla 1).

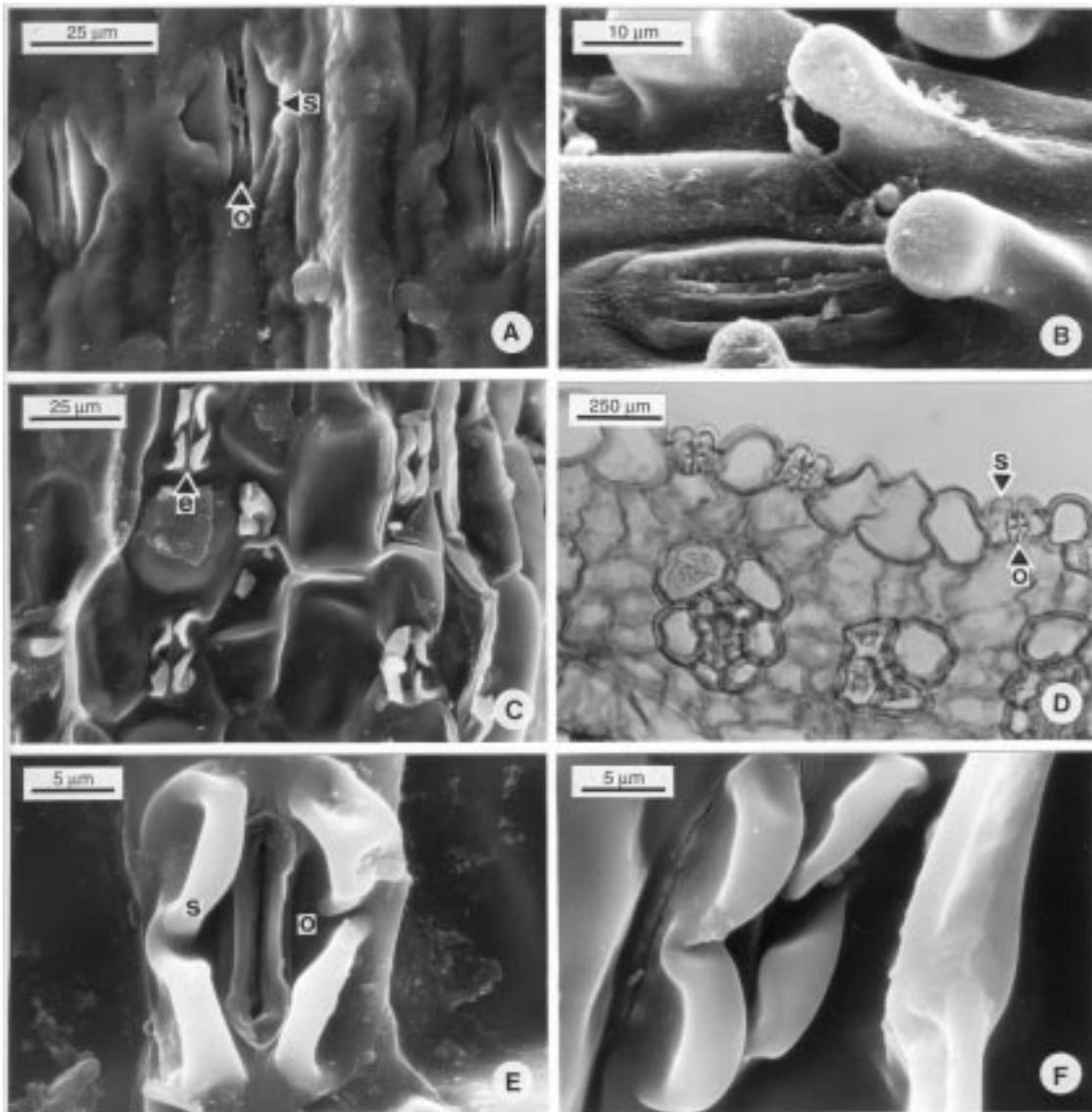


Fig. 4.- Protección de los aparatos estomáticos. A: *P. notatum*, epidermis abaxial con estomas tipo panicoide típicos. B: *P. bertonii*, epidermis adaxial con estoma protegido por célula epidérmica papilosa. C-F: *P. conjugatum*. C: epidermis abaxial con estomas. D: detalle de sector de corte transversal con estomas en epidermis adaxial. E-F: detalle de estoma en epidermis abaxial con células subsidiarias papilosas. Referencias: s, células subsidiarias; e, estoma; o, células oclusivas. A-C y E-F: Fotos obtenidas con microscopio electrónico de barrido. D: Foto obtenida con microscopio óptico. (A, de Juzepczuk 5317; B, de Hunziker 9941; C-F, de Hunziker et al. 11016).

Presencia de cavidades aeríferas

Una de las características de las plantas hidrófitas, palustres o anfíbias es la presencia de cavidades aeríferas. Las mismas se desarrollan tempranamente en los distintos órganos de estas plantas, y su número y tamaño varía con la edad y naturaleza del órgano (Sculthorpe, 1967).

Todas las especies estudiadas de *Paspalum* que presentan cavidades aeríferas crecen en ambientes acuáticos, zonas húmedas o regiones inundables, por lo menos durante cierto período del año.

Algunas son acuáticas o subacuáticas, fijas al sustrato o semiflotantes, creciendo en bordes de ríos o arroyos, en pantanos o canales de riego de aguas poco profundas, en algunos casos formando

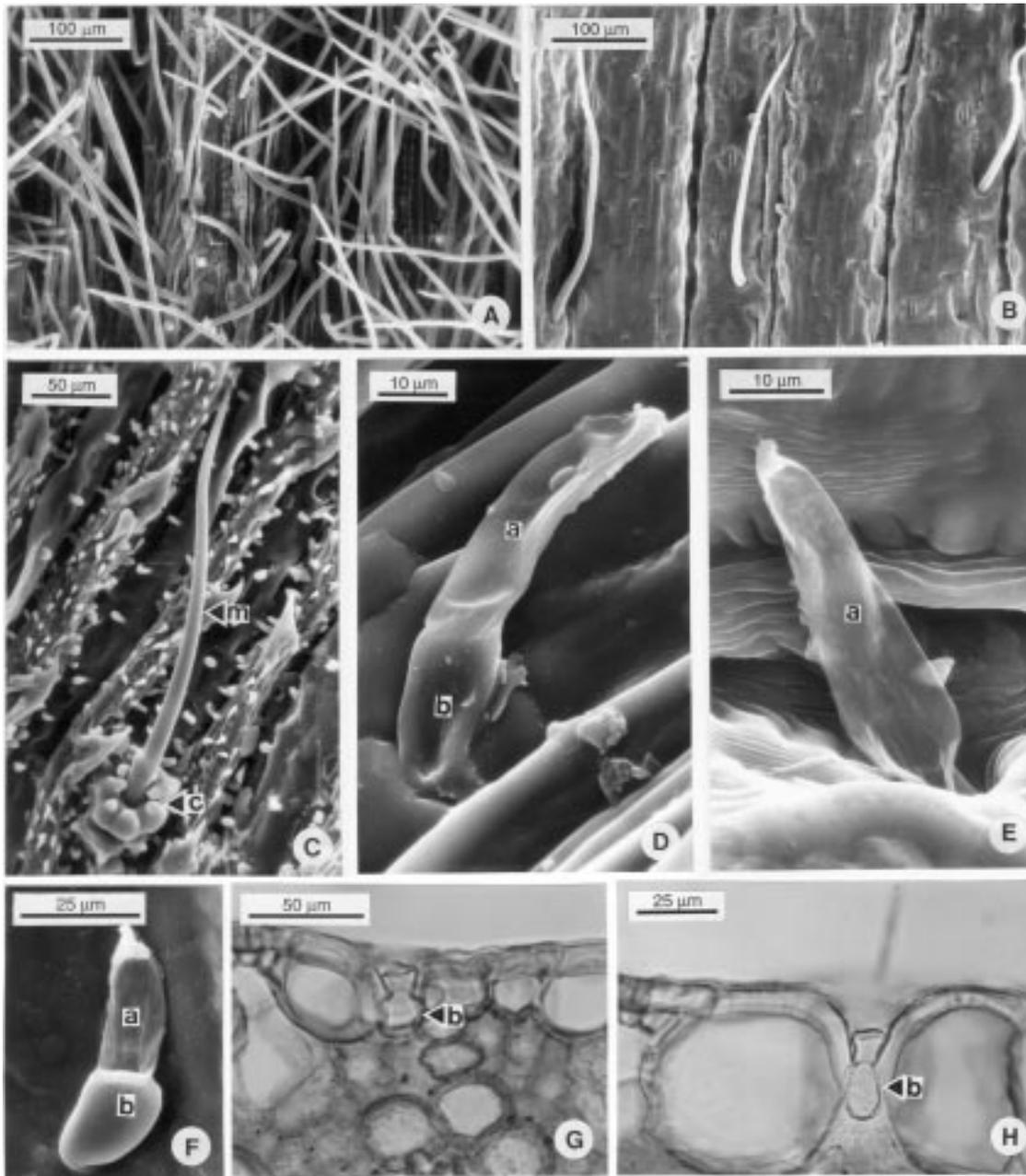


Fig. 5.- A-C: Macropelos. A: *P. minarum*, epidermis adaxial con abundantes macropelos. B: *P. maritimum*, epidermis adaxial con escasos macropelos. C: *P. repens*, epidermis abaxial con detalle de macropelo con base en cojín. D-H: Micropelos. D: *P. minarum*, detalle de micropelo en epidermis abaxial. E, G-H: *P. maritimum*. E: detalle de micropelo con célula basal hundida en epidermis abaxial. G-H: detalle de epidermis adaxial en transcorte, se señala célula basal de micropelo. F: *P. proximum*, detalle de micropelo en epidermis abaxial con engrosamiento apical de cutina. Referencias: a, célula apical; b, célula basal; c, cojín; m, macropelo. A-F: Fotos obtenidas con microscopio electrónico de barrido. G-H: Fotos obtenidas con microscopio óptico. (A, D, de Hatschbach 48242; B, E, de Chase 9761; C, de Burkart 4355; F, de Jonsson 307a; G-H, de Swallen 4668).

embalsados. Ejemplos de éstas son *P. repens*, *P. modestum* y *P. palustre*. En todas ellas se observan cavidades aeríferas en las láminas y también en las vainas donde desarrollan con mayor magnitud.

Otras especies, como *P. alcalinum*, *P. lividum*, *P. arundinellum*, *P. virgatum* y *P. wettsteinii*, que viven en suelos anegados o periódicamente inundables, también presentan cavidades pero con menor desarrollo (Tabla 1). Si bien estas especies son terrestres, pueden acomodarse a la vida acuática. Font Quer (1970) utiliza el término “anfíbio” para calificar a estas plantas que pueden vivir tanto en el agua como en la tierra.

Origen de las cavidades aeríferas: El origen de las cavidades puede ser lisígeno o esquizógeno. Las cavidades lisígenas son reconocidas por la presencia de remanentes de paredes celulares en los espacios formados, mientras que las esquizógenas se producen por separación de las células durante el desarrollo del tejido, sin dejar remanentes celulares (Esau, 1977; Smirnov & Crawford, 1983).

En el caso particular de *Paspalum*, las cavidades observadas en la lámina foliar son de origen lisígeno, debido a la presencia de restos de pared celular, correspondientes a la ruptura de las células parenquimáticas que originaron la cavidad.

Función de las cavidades aeríferas: Las cavidades aeríferas juegan un rol importante en plantas acuáticas en el transporte y difusión de gases entre las partes aéreas y las raíces (Williams & Barber, 1961); reducen el stress a la inundación favoreciendo la respiración y la oxidación de compuestos tóxicos (Schussler & Longstreth, 1996).

Las plantas acuáticas emergentes, flotantes o arraigadas poseen hojas que a la madurez están expuestas a la atmósfera, pero durante los primeros estadios de desarrollo permanecen cubiertas por el agua, en un medio deficiente de oxígeno. Los órganos emergentes desarrollan aerénquima como respuesta a la escasez de oxígeno de las partes de la plantas que quedan bajo el agua, actuando como un reservorio de gas que oxigena a los órganos sumergidos (Teal & Kanwisher, 1966). Esta podría ser la principal función que cumplen las cavidades aeríferas en las especies hidrófitas del género *Paspalum*. En el caso particular de *P. repens*, *P. modestum* y *P. palustre*, además otorgan flotabilidad a las hojas, reduciendo el peso específico de las mismas.

Importancia filogenética de las cavidades aeríferas: Distintos autores han enfatizado que las plantas hidrófitas presentan en sus órganos aéreos

lagunas lisígenas, las cuales se hacen más conspicuas si la planta queda sumergida. Pero la capacidad de desarrollar estas cavidades es probablemente un carácter genético, potencial que en las plantas hidrófitas se resalta como reacción al medio ambiente (Sculthorpe, 1967).

Dentro del género *Paspalum* se ha comprobado en *P. modestum* y *P. wrightii* que bajo distintas condiciones hídricas del suelo la presencia de aerénquima resultó ser un carácter constante (Fabbri & Rua, 1998). Por tales motivos dicho carácter tendría cierto valor informativo por lo cual debería ser considerado en futuros análisis sistemáticos y filogenéticos del género.

Presencia de micropelos con posible función secretora: Los micropelos presentes en el género *Paspalum* son del tipo panicoide, según la clasificación de Tateoka et al. (1959) y Johnston & Watson (1976). Presentan una célula basal de paredes engrosadas y una célula distal o sombrero, alargada y angosta, con una relación elevada entre la longitud total del micropelo y su diámetro (Fig. 5 D).

La presencia de micropelos bicelulares es común a todas las especies de *Paspalum*, pero la frecuencia, la forma y la disposición de los mismos es variable. Pueden presentar distintas longitudes, relación variable entre la longitud de la célula basal y la célula distal, algunos presentan un engrosamiento de cutina en el extremo de la célula distal (Fig. 5 F).

La ultraestructura de los micropelos tipo panicoide fue descrita por Amarasinghe & Watson (1988). Ambas células presentan núcleo prominente, retículo endoplásmico rugoso desarrollado, numerosas mitocondrias y dictiosomas. Estas características celulares se asocian generalmente a una actividad metabólica elevada, por ejemplo en relación a la secreción (Fahn, 1979; Christ & Schnepf, 1985).

Liphschitz & Waisel (1982) describen la presencia de micropelos secretores de sal en 16 géneros de Chloridoideae y 17 de Panicoideae, mencionando a *Paspalum distichum*, como una especie con micropelos de mediana actividad secretora. Si bien en este trabajo los autores llaman indistintamente glándulas de sal a estos micropelos, sin comprobar una activa secreción de los mismos, establecen una relación entre la eficiencia de la secreción en relación al tamaño y la profundidad en la que se dispone la célula basal. Así, los micropelos con célula basal

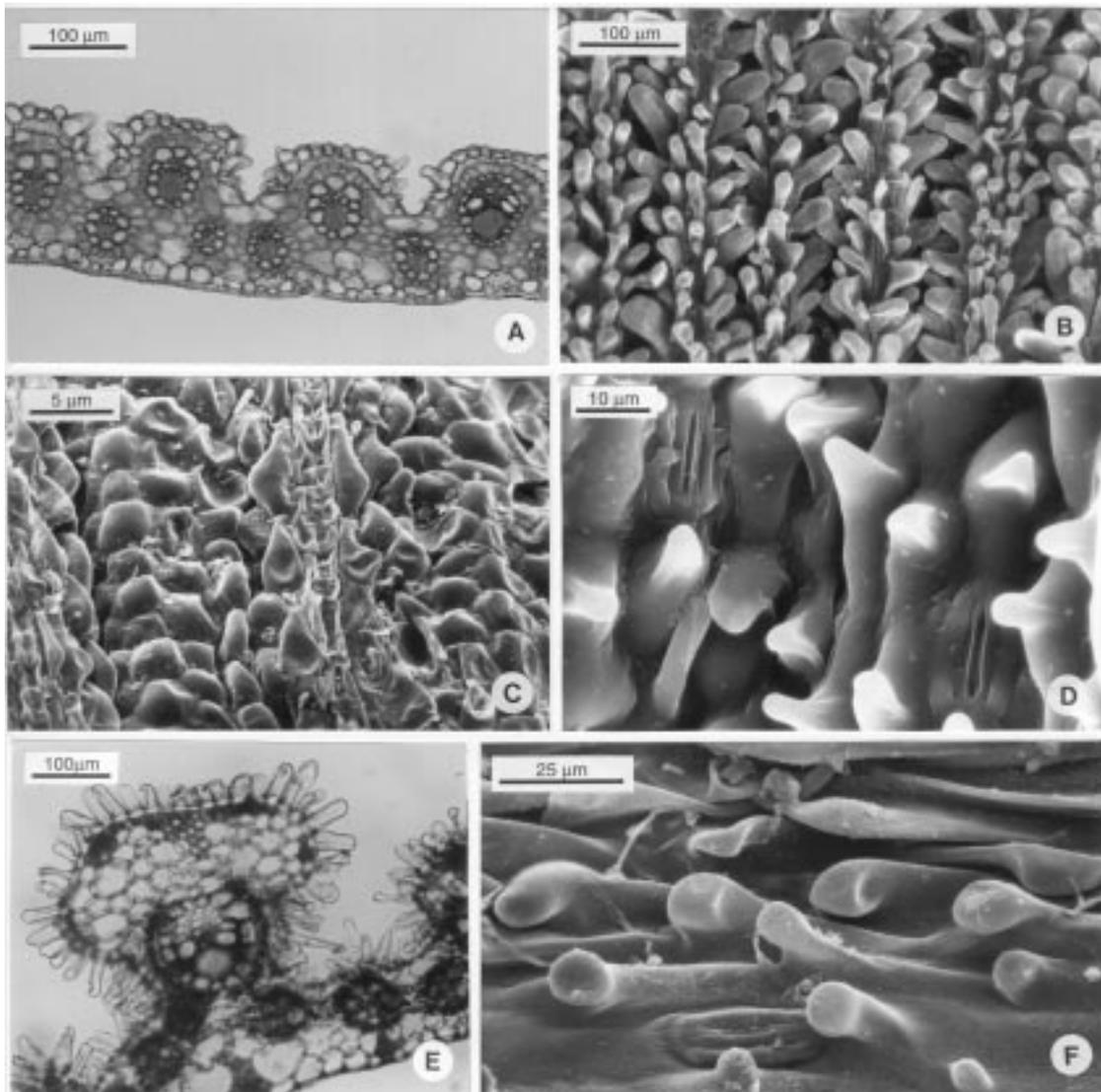


Fig. 6.- Papilas. A-B: *P. vaginatum*. A: sector de corte transversal con epidermis adaxial con papilas. B: epidermis adaxial con papilas muy desarrolladas. C: *P. alcalinum*, epidermis adaxial papilosa. D: *P. repens*, detalle de papilas en epidermis adaxial. E: *P. lilloi*, sector de corte transversal con epidermis adaxial con papilas muy desarrolladas. F: *P. bertonii*, detalle de epidermis adaxial con papilas. A: Foto obtenida con microscopio óptico. B-F: Fotos obtenidas con microscopio electrónico de barrido. (A, de Angulo & Ridoutt 0279; B, de Davidse et al. 17785 B; C, de Ramírez 190; D, de Pedersen 8322; E, de Rambo 53619; F, de Hunziker 9941).

grande y muy hundida presentarían una mayor eficiencia en la secreción de sal.

Los micropelos presentes en *P. maritimum* y *P. vaginatum* poseen similares características morfológicas, por lo que podrían funcionar como glándulas de sal (Fig. 5 E, G y H). Si bien tal interpretación debería ser corroborada con estudios químicos específicos, ambas especies son definidas

como halófitas, pues toleran un relativo nivel de salinidad. *Paspalum maritimum* crece en bancos arenosos y húmedos del litoral marino y *P. vaginatum*, en campos bajos, arcillosos y salobres, así las características del ambiente en los que desarrollan ambas especies suman mayor evidencia a tal interpretación (Tabla 1).

CONCLUSIONES

Mediante el estudio anatómico llevado a cabo pudo comprobarse que el género *Paspalum* presenta una gran diversidad de tipos foliares, asociados a diferentes estrategias adaptativas utilizadas por las especies aquí consideradas.

La presencia de cavidades aeríferas es el único carácter anatómico hidromorfo dentro del género *Paspalum* que demostró una relación directa con el hábitat, estando siempre asociado a especies de ambientes acuáticos o con excesiva humedad, permitiendo definir a la especie que lo posee como hidrófita.

Así también la presencia de micropelos con la célula basal hundida, los cuales han sido interpretados como estructuras secretoras de sal, fueron observados solamente en especies de suelos salinos, lo que permite definir a éstas como halófitas.

A diferencia de esto, el resto de los caracteres que fueron discutidos, considerados tradicionalmente como xeromorfos (presencia de láminas reducidas o plegadas, estomas protegidos, presencia de macropelos y papilas) están presentes en especies de *Paspalum* que crecen en ambientes muy diversos. Se ha observado que diferentes condiciones ambientales pueden generar características anatómicas similares en las distintas especies.

Las diferencias anatómicas descritas, permiten definir láminas foliares con distintos tipos anatómico-ecológicos para las especies, considerándose el término "tipo anatómico-ecológico" como una expresión que reúne un conjunto de caracteres estructurales, histológicos, morfológicos y ecofisiológicos.

Tipos anatómico-ecológicos similares fueron encontrados en láminas foliares de especies de diferentes grupos (por ejemplo *P. erianthoides*, grupo Eriantha y *P. lineare*, grupo Linearia). Asimismo, se observó dentro de un mismo grupo, especies con tipos distintos de láminas (*P. lineare* y *P. proximum*, grupo Linearia), lo cual podría sugerir escasa relación filogenética entre ambas.

Sin embargo, en otros casos pudo observarse que especies de un mismo grupo utilizan la misma estrategia adaptativa manifestándose fenotípicamente de igual manera ante una situación de stress, como lo hacen las especies del grupo Bertoniana.

AGRADECIMIENTOS

Expreso mi agradecimiento a mis directores de tesis doctoral, el Dr. F. Zuloaga y la Dra. M. Arriaga por el permanente apoyo brindado, y a las autoridades del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" por permitirme desarrollar las tareas de investigación en dicha Institución. Parte de este estudio fue financiado con fondos otorgados por la National Geographic Society # 5765-96 y # 6024-97.

BIBLIOGRAFÍA

- Aliscioni, S. S. 1999. *Estudio histofoliar comparado de especies americanas del género Paspalum L. (Poaceae: Panicoideae: Paniceae)*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP: 1-275.
- & Arriaga, M. O. 1998. Estudio histofoliar de las especies de los grupos Virgata y Quadrifaria del género *Paspalum* L. (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Candollea* 53: 333-348.
- Amarasinghe, V. & Watson, L. 1988. Comparative ultrastructure of microhairs in grasses. *Bot. J. Linn. Soc.* 98: 303-319.
- Arriaga, M. O. & Aliscioni, S. S. 1996. Características anatómicas de *Paspalum durifolium* Mez. *XXV Jornadas Argentinas de Botánica, Mendoza. Libro de Resúmenes*: pág. 10.
- Barreto, I. L. 1954. Las especies afines a *Paspalum virgatum* en la América del Sur. *Revista Argent. Agron.* 21: 125-142.
- . 1957. Las especies de *Paspalum* con dos racimos conjugados en Río Grande do Sul (Brasil). *Revista Argent. Agron.* 24: 89-117.
- . 1966. Las especies afines a *Paspalum quadrifarium* (Gramineae) en la América del Sur de clima subtropical y templado. *Darwiniana* 14: 130-155.
- . 1967. As espécies de *Paspalum* (Gramineae) afins a *Paspalum corcovadense* do Rio G. Sul. *Bol. Técn. Inst. Agron. S.* 6: 125-138.
- Böcher, T. W. 1979. Xeromorphic leaf types. Evolutionary strategies and tentative semophyletic sequences. *Biol. Skr.* 22: 1-71.
- & Olesen, P. 1978. Structural and ecophysiological pattern in the xerohalophytic C₄ grass *Sporobolus rigens* (Tr.) Desv. *Biol. Skr.* 22: 1-48.
- Brown, W. V. 1977. The Kranz syndrome and its subtypes in grass systematics. *Mem. Torrey Bot. Club.* 23: 1-97.
- Burkart, A. 1969. *Paspalum*, pp. 369-411, en A. Burkart (ed.), Fl. II. Entre Ríos (Argentina), *Colecc. Ci. Inst. Nac. Tecnol. Agropecu.* 4(2).
- Chase, A. 1927. *Paspalum*, pp. 434-455, en A. S. Hitchcock (ed.), The grasses of Ecuador, Perú, and Bolivia. *Contr. U. S. Natl. Herb.* 24.

- . 1929. The North American Species of *Paspalum*. *Contr. U.S. Natl. Herb.* 28: 1-310.
- Christ, P & Schnepf, E. 1985. The nectaries of *Cyananchem vincetoxicum* (Asclepiadaceae). *Israel J. Bot.* 34: 79-90.
- Cialdella, A. M., Morrone, O. & Zuloaga, F. O. 1995. Revisión de las especies del género *Paspalum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) grupo Bonplandiana. *Darwiniana* 33: 67-95.
- Clayton, W.D. & Renvoize, S. A. 1986. *Genera Graminum Grasses of the World*. Kew Bull., *Additional Series* 13: 1-389.
- Crins, W. J. 1991. The genera of Paniceae (Gramineae: Panicoideae) in the Southeastern United States. *J. Arnold Arb., Suppl. Ser.* 1: 171-312.
- Cutler, D. F. 1978. *Applied plant anatomy*. Ed. Longman Group Ltd. London.
- da Silva, T. S., Burman, A. G. & Sendulsky, T. 1979. Especies de *Paspalum* L. da Ilha do Cardoso, Estado de São Paulo. *Hoehnea* 8: 11-28.
- Dávila, P. & Clark, L. 1990. Scanning electron microscopy survey of leaf epidermis of *Sorghastrum* (Poaceae: Andropogoneae). *Amer. J. Bot.* 77: 499-511.
- Ehrendorfer, F. 1973. Adaptive significance of major taxonomic characters and morphological trends in Angiosperms, pp. 317-327, en V. H. Heywood (ed.), *Taxonomy and Ecology*. Academic Press Inc. London.
- Ellis, R. 1976. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae, I The leaf blade as viewed in transverse section. *Bothalia* 12: 65-109.
- . 1977. Distribution of the Kranz Syndrome in the Southern African Eragrostoideae and Panicoideae according to bundle sheath anatomy and cytology. *Agroplanta* 9: 73-110.
- . 1979. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae, II. The epidermis as seen in surface view. *Bothalia* 12: 641-671.
- Esau, K. 1977. *The anatomy of seed plants*. Ed. John Wiley & Sons, New York.
- Fabbri, L. & Rua, G. 1998. Plasticidad de algunos caracteres anatómicos en dos especies del género *Paspalum* grupo Modesta (Poaceae). *XXVI Jornadas Argentinas de Botánica, Río Cuarto, Córdoba. Libro de Resúmenes*: pág. 193.
- Fahn, A. 1979. *Secretory Tissues in Plants*. Ed. Academic Press. London.
- & Cutler, D. 1992. *Xerophytes*. Gebrüder Borntraeger. Berlín.
- Filgueiras, T. S. 1993. Nomenclatural and critical notes on some Brazilian species of *Paspalum* (Poaceae: Paniceae). *Acta Amazon.* 23: 147-162.
- Font-Quer, P. 1970. *Diccionario de Botánica*. Ed. Labor, Barcelona.
- Hitchcock, A. S. 1951. *Manual of the Grasses of the United States*. Segunda edición. *U.S.D.A. Misc. Publ.* 200: 1-1051.
- Holmgren, P. K., Holmgren, N. H. y Barnett, L. C. 1990. Index Herbariorum. Part I. The herbaria of the World, ed. 8. *Regnum Veg.* 120: 1-693.
- Johnston, C. R. & Watson, L. 1976. Microhairs: a universal characteristic of non-festucoid grass genera? *Phytomorphology* 26: 297-301.
- Judziewicz, E. J. 1990. *Paspalum*, en A. R. A. Görts-Van Rijn (ed.), *Flora of the Guianas* 8: 453-515.
- Kaplan, D. R. 1970. Comparative foliar histogenesis in *Acorus calamus* and its bearing on the phyllode theory of monocotyledonous leaves. *Amer. J. Bot.* 57: 331-361.
- Kaufman, P. B. 1959. Development of the shoot of *Oryza sativa* L. II. Leaf histogenesis. *Phytomorphology* 9: 277-309.
- Lipshitz, N. & Waisel, Y. 1982. Adaptation of plants to saline environments: salt excretion and glandular structure, en D. N. Sen & K. S. Rajpurohit (eds), *Tasks Vege. Sci.* 2: 197-214.
- Metcalf, C. R. 1960. *Anatomy of the Monocotyledons, I. Gramineae I-XLIX*. Ed. Clarendon Press, Oxford.
- Morrone, O., Zuloaga, F. O. & Carbone, E. 1995. Revisión del grupo Racemosa del género *Paspalum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 82: 82-116.
- , Vega, A. & Zuloaga, F. O. 1996. Revisión del grupo Dissecta (s. str.) del género *Paspalum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Candollea* 51: 2-34.
- , Denham, S. S., Aliscioni, S. S. & Zuloaga, F. O. 2000. Revisión de las especies de *Paspalum* (Panicoideae: Paniceae), subgénero Anachyris. *Candollea* 55: 105-135.
- Parkhurst, D. 1978. The adaptative significance of stomatal occurrence on one or both surfaces of leaves. *J. Ecol.* 66: 139-154.
- Parodi, L. R. 1928. Gramíneas de la Flora Argentina. II Serie. *Physis (Buenos Aires)* 9: 12-45.
- . 1932. Algunas gramíneas nuevas o críticas. *Physis (Buenos Aires)* 9: 12-24.
- . 1937. Contribución al estudio de las Gramíneas del género *Paspalum* de la flora uruguaya. *Revista Mus. La Plata, Secc. Bot.* 1: 211-250.
- Pohl, R. W. 1980. Gramineae, pp. 350-392, en W. Burger (ed.), *Fl. Costaricensis. Field. Bot.* 4.
- Pyykkö, M. 1966. The leaf anatomy of East Patagonian xeromorphic plants. *Ann. Bot. Fenn.* 3: 453-622.
- Quarín, C. 1975. Notas sobre el género *Paspalum* (Gramineae). *Bonplandia* 3: 195-210.
- Reeve, H. K. & Sherman, P. W. 1993. Adaptation and goals of evolutionary research. *Quat. Rev. Biol.* 68: 1-32.
- Renvoize, S. A. 1984. *The Grasses of Bahia*. Royal Botanical Gardens, Kew.

- . 1987. New grasses from Paraná, Brazil. *Kew Bull.* 42: 921-925.
- Rosengurtt, B., Arrillaga de Maffei, B. R. & Izaguirre de Artucio, P. 1970. *Gramíneas Uruguayas*. Universidad de la República, Montevideo.
- Schussler, E. E. & Longstreth, D. J. 1996. Aerenchyma develops by cell lysis in roots and cell separation in leaf petioles in *Sagittaria lancifolia* (Alismataceae). *Amer. J. Bot.* 83: 1266-1273.
- Sculthorpe, C. D. 1967. *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. Edward Arnold (Publishers) Ltd. London.
- Seddon, G. 1974. Xerophytes, xeromorphs and sclerophylls: the history of some concepts in ecology. *Biol. J. Linn. Soc.* 6: 65-87.
- Sendulsky, T. & Burman, A. G. 1978. *Paspalum* species of the Serra do Cipó (I): a contribution to the study of the Brazilian Poaceae. *Revista Brasil. Bot.* 1: 1-15.
- & ———. 1980a. *Paspalum* species of the Serra do Cipó (II): a contribution to the study of the Brazilian Poaceae. *Revista Brasil. Bot.* 3: 23-35.
- & ———. 1980b. A new species of *Paspalum* (Gramineae) from Brazil. *Brittonia* 32: 487-489.
- Smirnov, N. & Crawford, R. M. 1983. Variation in the structure and response to flooding of root aerenchyma in some wetland plants. *Ann. Bot.* 51: 237-249.
- Smith, L. B., Wasshausen, D. C. & Klein, R. M. 1982. Gramíneas, Part. I, *Paspalum-Zea*, pp. 910-1407, en R. Reitz (ed.), *Flora Ilustrada Catarinense*, Itajaí, Santa Catarina.
- Stace, C. A. 1965. Cuticular characters as an aid to plant taxonomy. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bot.* 4: 3-78.
- Tateoka, T., Inoue, S. & Kawano, S. 1959. Notes on some grasses IX: systematic significance of bicellular microhairs of leaf epidermis. *Bot. Gaz.* 121: 80-91.
- Teal, J. M. & Kanwisher, J. W. 1966. Gas transport in the marsh grass, *Spartina alterniflora*. *J. Exp. Bot.* 17: 355-361.
- Türpe, A. M. 1967. Histotaxonomía de las especies argentinas del género *Paspalum*. *Lilloa* 32: 1-272.
- Van Cotthem, W. R. J. 1970. A classification of stomatal types. *Bot. J. Linn. Soc.* 63: 235-246.
- Williams, W. T. & Barber, D. A. 1961. The functional significance of aerenchyma in plants. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 15: 132-144.
- Wilson, D. 1971. Selection responses of stomatal length and frequency, epidermal ridging, and other leaf characteristics in *Lolium perenne* L. *New Zealand J. Agric. Res.* 14: 761-771.
- Zuloaga, F. O. & Morrone, O. inéd. Revisión de las especies de *Paspalum* para América del Sur Austral (Argentina, Bolivia, Sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay).

Original recibido el 25 de febrero de 2000; aceptado el 8 de septiembre de 2000.

Apéndice 1.- Material examinado.

Anachyris

Paspalum simplex Morong ex Britton

PARAGUAY. **Central:** Asunción, 28-II-1948, *Hartley & Rojas 54185* (US); Trinidad, Jardín Botánico, IV-1943, *Pavetti & Rojas 7895* (US); 29-XII-1943, *Rojas 10811* (US). **Cordillera:** Piribebuy, Colonia Pedro P. Caballero, VI-1946, *Rojas 13445* (US). **Chaco:** Bahía Negra, 30-XI-1946, *Rojas 13813* (US). **Ñeembucú:** Estancia "Yacaré Pilar", 22-I-1949, *Rosengurt B-5527* (US); Río Pilcomayo, 1888/1890, *Morong 1583* (US).

Bertonia

Paspalum bertonii Hack.

ARGENTINA. **Misiones:** Candelaria, en isla del Río Paraná, 183 m s.m., 8-VII-1945, *Montes 988* (SI); Iguazú, Salto Uruguay, 50 km al S de Iguazú, 13-XI-1978, *Hunziker 9941* (SI); Montecarlo, Colonia Caraguatay, 17-VIII-1943, *Porta 55* (SI); San Ignacio, Salto Tabay, X-1977, *Cabrera et al. 28787* (SI); 27°S 55°13'W, 9-XI-1973, *Boelcke et al. 5393* (SI); Jardín América, 10-XI-1976, *Quarín 3448* (SI).

BRASIL. **Paraná:** Guaíra, Sete Quedas, 220 m s.m., 27-I-1962, *Reitz & Klein 12139* (US).

Paspalum lilloi Hack.

BRASIL. **Paraná:** Salto Iguazú, 11-I-1952, *Rambo 53619* (US).

Caespitosa

Paspalum indecorum Mez

ARGENTINA. **Corrientes:** Santo Tomé, Garruchos, 22-IX-1974, *Krapovickas et al. 26060* (SI). **Misiones:** Cainguás, Salto Las Golondrinas, 8-X-1975, *Zuloaga & Deginani 506* (SI); Candelaria, Loreto, 19-X-1945, *Montes 1357* (SI); Santa Ana, 1-X-1946, *Montes 2334* (SI); Villa Venecia, 11-X-1978, *Renvoize 3024* (SI).

PARAGUAY. **Guairá:** Iturbe, 20-X-1952, *Montes 12739* (CTES).

Ceresia

Paspalum humboldtianum Flügge

BOLIVIA. **Cochabamba:** sin localidad, 4-I-1924, *Hitchcock 22795* (US).

COLOMBIA. **Antioquia:** Medellín, 1500 m s.m., 13-XI-1930, *Archer 894* (US). **Cauca:** Chisquío, Finca "Los Derrumbos", 1700 m s.m., 3-II-1940, *Asplund 10498* (US); El Tambo, 1700 m s.m., 18-VI-1934, *Sneidern 158* (US). **Santander:** Valle, Cordillera Occidental, Loma Los Cristales, 1300-1400 m s.m., 25-XII-1959, *Cuatrecasas*

et al. 25702 (US); Zapoteca, 5650 ft, 22-VII-1944, *Fassett 25502* (US).

ECUADOR. **Azuay:** Cuenca, along Río Milchichic, 8200-8900 ft, 19-IV-1945, *Prieto 2743* (US).

PERÚ. **Cuzco:** Convención, Amaybamba, 1800 m s.m., I-1948, *Marín 951* (US).

VENEZUELA. **Distrito Federal:** Galipán, near the crest of Cerro de Avila, 1800-2400 m s.m., 20-V-1913, *Pittier 6206* (US). **Táchira:** Andrés Vello, Aldea Salomón, Loma Blanca, 27-IX-1942, *Tamayo 2281* (US).

Paspalum polyphyllum Nees ex Trin.

BOLIVIA. **Santa Cruz:** Sara, Buena Vista, 1/31-III-1921, *Steinbach 5385* (US).

BRASIL. **Mato Grosso:** Tres Lagoas, 300-325 m s.m., 4/5-II-1939, *Chase 10740* (US). **Minas Gerais:** Serra do Cipó, km 117, Chapeu de Sol, Santa Luzia, 6-VII-1936, *Archer et al. 4995* (US). **Paraná:** Ponta Grossa, 15-III-1946, *Swallen 8772* (US). **Rio de Janeiro:** Itatiaia, entre Maceieira y km 16, 29-VII-1925, *Kuhlmann s.n.* (US). **Santa Catarina:** Mafra, 10 km northwest of Mafra, 800-850 m s.m., 13-III-1957, *Smith & Reitz 12106* (US).

PARAGUAY. **Alto Paraná:** sin localidad, 1909/1910, *Fiebrig 6222* (US). **Amambay:** Sierra de Amambay, II-1907/1908, *Rojas 10209* (US). **Central:** Ypacaraí, Lago Ypacaraí, 1913, *Hassler 11561* (US).

Conjugata

Paspalum conjugatum Berg.

ARGENTINA. **Jujuy:** Valle Grande, Parque Nacional Calilegua, just NW of the town of Calilegua, 15-16 km W-NW from the park, 23°40'S 64°57'W, 1210-1240 m s.m., 22-III-1994, *Taylor et al. 11377* (MO, SI). **Misiones:** Apóstoles, San José, Escuela Agrotécnica Pascual Gentilini, 10-II-1978, *Cabrera & Saénz 29087* (SI); Candelaria, Loreto, 2-I-1947, *Montes 2455* (SI); El Dorado, 7-XII-1943, *Burkart 14544* (SI); Gral. Belgrano, 5 km Ruta 101 desde Deseado al SW, 13-XII-1983, *Hunziker et al. 11016* (SI); Iguazú, Delicia, 17-IX-1949, *Montes 6950* (SI); Posadas, sin localidad, 25-XI-1943, *Burkart 14024* (SI); San Javier, Co. Monje, X-1977, *Cabrera et al. 28659* (SI).

BOLIVIA. **Santa Cruz:** Sara, Dolores, Cant. Buenavista, 450 m s.m., 7-IV-1916, *Steinbach 1910* (SI); Warnes, III-1944, *Zabala 627* (SI).

Dissecta

Paspalum repens Berg.

ARGENTINA. **Buenos Aires:** Delta del Paraná, Carabelas, 10-II-1932, *Burkart 4355* (SI); 16-II-1932, *Burkart 4343* (SI). **Chaco:** Río de Oro, 1900, *Holmberg*

s.n. (SI). **Entre Ríos:** La Paz, Piedras Blancas, 7-IV-1967, *Pedersen 8322* (SI); Puerto La Paz, 9/11-IV-1968, *Burkart et al. 26830* (SI). **Santa Fe:** Garay, Santa Rosa, 26-III-1971, *León & Fossati 922* (SI); San Jerónimo, Riacho Coronda, frente a Puerto Gaboto, I/III-1949, *Morello 16873* (SI); Islas del Río Paraná, entre Rosario, Coronda, Diamante y Victoria, II-1949, *Morello 500* (SI).

PERÚ. **Loreto:** Maynas, small islands in Río Amazonas, below Yanamono Island, 120 m s.m., 3°27'S 72°45'W, 29-VI-1983, *Gentry 42338* (MO, SI).

VENEZUELA. **Guárico:** Camaguán, sabanas a 10 km al norte de Camaguán, 100 m s.m., 8°14'N 67°36'W, 7-VII-1983, *Zuloaga et al. 4353* (SI, VEN).

Disticha

Paspalum distichum L.

BOLIVIA. **Cochabamba:** sin localidad, 4-I-1924, *Hitchcock 22793* (US). **Potosí:** sur de Chichas, 10-I-1924, *Hitchcock 22882* (US).

COLOMBIA. **Chocó:** sin localidad, 13-VI-1913, *Hitchcock 19908* (US).

ECUADOR. **Pichincha:** Tumbaco, 2400 m s.m., 29-V-1939, *Asplund 6571* (US).

HAITÍ. Area between Terrier Rouge and Fort Liberté, 26-VI-1941, *Bartlett 17483* (US).

PARAGUAY. **Central:** in regione lacus Ypacaraí, VI-1913, *Hassler 12452* (US); playas del Río Paraguay, frente al Jardín Botánico, III-1942, *Pavetti & Rojas 9448* (US); in regione cursus inferioris fluminis Pilcomayo, 1906, *Rojas 322* (US).

PERÚ. **Piura:** Hacienda Buenos Aires, 16-IV-1948, *Anderson 668* (US).

PUERTO RICO. **Ponce:** sin localidad, 9-XI-1913, *Chase 6483* (US).

Paspalum vaginatum Sw.

BRASIL. **Bahia:** Itacaré, 5-I-1967, *Belén & Periheiro 2985* (US). **Pará:** Marapanim, village of Camara, ca. 11 km northwest of Marudá, 0°37'S 47°42'W, 2-IV-1980, *Davidse et al. 17785 B* (US).

COLOMBIA. **Magdalena:** Santa Marta, 1898/1898, *Smith 179* (US).

CUBA. **Habana:** Guanimar, 22-VIII-1929, *León 14168* (US).

GUAYANA FRANCESA. **Isla de Cayena:** Anse de Montabo, 4°57'N 52°18'W, 22-V-1987, *Hoff 5168* (CAY, P, US).

PARAGUAY. **Paraguarí:** Caacupú, Barreritos, 13-III-1950, *Anderson 1125* (US).

PERÚ. **La Libertad:** Trujillo, de Trujillo a Huamdu, 16-IV-1948, *Angulo & Ridoutt 0279* (US). **Lima:** Lima, Chorillos, 15-V-1940, *Asplund 10906* (US).

Eriantha

Paspalum ammodes Trin.

BRASIL. **Goiás:** Serra do Caiapó, 17°12'S 51°47'W, 800-1000 m s.m., 19-X-1964, *Irwin & Soderstrom 7040* (SI). **Paraná:** Jaguaríaiva, 20-II-1914, *Dusén 16025* (G). **São Paulo:** São Jose dos Campos, 23-XI-1951, *Morello s.n.* (SI).

Paspalum erianthoides Lindm.

BRASIL. **Paraná:** Rio das Almas, 10-XII-1966, *Hatschbach 15356* (US).

PARAGUAY. **Amambay:** in altiplanitie "Sierra de Amambay", 1912/1913, *Hassler 11377* (US); *Hassler 11665* (US); in altiplanitie et declivibus "Sierra de Amambay", X-1907/1908, *Rojas s.n.* (US). **Central:** Paraguaría Centralis, prope Sapucay, IX-1913, *Hassler 12906* (US).

Fasciculata

Paspalum equitans Mez

ARGENTINA. **Corrientes:** Santo Tomé, Colonia Garabí, 8-XII-1974, *Quarín et al. 2753* (CTES, SI, US).

PARAGUAY. **Paraguarí:** este de la Cordillera de Villa Rica-Marais, 25-IX-1874; *Balansa 87* (P).

Filiformia

Paspalum filiforme Sw.

CUBA. **Pinar del Río:** Mariel, 4-VI-1921, *Ekman 946* (SI, US).

Paspalum lindenianum A. Rich.

CUBA. **Pinar del Río:** Mariel, limestone hills east of town, 15-VI-1921, *Ekman 947* (SI, US).

Linearia

Paspalum lineare Trin.

BRASIL. **Ceará:** sin localidad, *Gardner 2979* (P). **Goiás:** Capalinha, 1894, *Glaziou 22475* (G). **Minas Gerais:** sin localidad, 1844, *Weddell 1839* (P). **Piauí:** sin localidad, 1841, *Gardner 2975* (G, P). **São Paulo:** sin localidad, 12-XI-1987, *Löfgren 351* (P); sin localidad, *Riedel 949* (G); sin localidad, *Moricand 2975* (G).

Paspalum proximum Mez

BRASIL. **Santa Catarina:** Abelardo Luz, 8 a 12 km north of Abelardo Luz, 26°32'S 52°20'W, 900-1000 m s.m., 15-XI-1964, *Smith & Klein 13319* (P); Agua Doce, bog Campos da Palmas, near Paraná boundary, 20 km west of Horizonte, ca. 26°36'S 51°45'W, 1200-1300 m s.m., 5-XII-1964, *Smith & Klein 13653* (US); Fachinal

dos Guedes, bog, Urepema, ca. 26°51'S 52°14'W, 700-900 m s.m., 15-XII-1964, *Smith & Klein 14014* (US). **Paraná:** Jaguariáiva, 720 m s.m., 11-V-1914, *Jonsson 307a* (P). **São Paulo:** Butantan, 23-II-1931, *Gehrt 28535* (US); Estacás Calmon Vianna, 24-XI-1941, *Pickel 5520* (US); Itaripina, Campo Alegre, 21-I-1951, *Black 51-10994* (US).

PARAGUAY. **Guairá:** Villa Rica, 11-XII-1874, *Balansa 69* (G).

Livida

Paspalum alcalinum Mez

COLOMBIA. **Cundinamarca:** La Esperanza, XII-1941, *García Barriga 10009* (US).

PARAGUAY. **Alto Paraguay:** Puerto Casado, II-1931, *Rojas 5597* (US); Cerro Galván, 22-I-1919, *Rojas 2778* (US). **Chaco:** F. C. Casado, Km 18, 26-II-1950, *Rosengurt B-5863* (US); Estancia Gustafson, 20-I-1949, *Ramírez 190* (US), 23°30'S 58°25'W, *Rosengurt B-5470* (US).

Paspalum lividum Trin. ex Schldl.

ARGENTINA. **Entre Ríos:** Paraná, 11-I-1993, *Zucol 661* (SI); San José, Colón, 13-I-1993, *Zucol 655* (SI). **Santa Fe:** 9 de Julio, 2 km E de la ruta 95, a 50 km de Tostado, 12-XII-1986, *Pensiero & Vegetti 2740* (SF); San Justo, entre Vera, Piantado y Gómez Cello, 12-IV-1985, *Pensiero 2736* (SF).

Notata

Paspalum maculosum Trin.

BRASIL. **Distrito Federal:** 17 km From Brasília on Anapolis, 22-II-1965, *Clayton 4784* (US). **Maranhão:** Grajahú to Porto Franco, wet open places near Lageado River, 8/13-III-1934, *Swallen 3860* (US). **Minas Gerais:** São Miguel, northwest of Formiga, 600-625 m s.m., 9-I-1930, *Chase 10562* (US).

PARAGUAY. **Central:** Coronel Oviedo, X-1942, *Pavetti & Rojas 10023* (US); Tebicuary, campo terreno bajo, XI-1941, *Rojas 9292* (US). **Paraguari:** Caapucú, Estancia "Barrerito", 21-X-1949, *Ramírez 422* (US). **Amambay:** in alto planitie, XI-1912/1913, *Hassler 11428* (US). **San Pedro:** Lima, Estancia "Carumbé", 8-X-1967, *Pedersen 8575* (US).

Paspalum notatum Flügge

COLOMBIA. **Cundinamarca:** Fusagasuga, 18-VI-1926, *Juzepczuk 5317* (US).

Paniculata

Paspalum maritimum Trin.

BRASIL. **Ceará:** Baturité to Guaramirango, 30-IV-1934, *Swallen 11844* (US); open sand hills east of Fortaleza, 1934, *Swallen 4668* (US). **Maranhão:** São Luis to São José, 15-II-1934, *Swallen 3457* (US); sin localidad, *Riedel s.n.* (P). **Rio de Janeiro:** near Lagoa de Freitas, vicinity of Rio de Janeiro, 0-2 m s.m., 9-V-1925, *Chase 9761* (US).

Parviflora

Paspalum minarum Hack.

BRASIL. **Bahia:** Mucugê, rod. p/ Andaraí, entre km 5-15, 15-IX-1984, *Hatschbach 48242* (US); Andaraí, 17-IX-1984, *Hatschbach 48332* (US). **Minas Gerais:** Diamantina, Serra de San Antonio, 1200 m s.m., 27/30-XII-1929, *Chase 10324* (US).

Pectinata

Paspalum aspidiotes Trin.

BOLIVIA. **Santa Cruz:** Velasco, Campamento El Refugio, en Pampa de las Islas, 14°47'03''S 61°02'38''W, 150 m s.m., 26-V-1994, *Guillén & Choré 1530* (MO); Parque Nacional Noel Kempff M., Serranía Huanchaca, 13°54'22''S 60°48'52''W, 360 m s.m., 8-VI-1994, *Mostacedo et al. 2115* (MO); Las Gamas, 14°49'00''S 60°23'00''W, 900 m s.m., 27-III-1993, *Killeen et al. 4824* (MO); camino hacia las cataratas, 14°77'54''S 60°23'34''W, 825 m s.m., 13-VI-1994, *Gutiérrez et al. 1400* (MO).

Paspalum lanciflorum Trin.

BOLIVIA. **Santa Cruz:** Velasco, Parque Nacional Noel Kempff M., Campamento Las Gamas, 14°48'41''S 60°23'45''W, 900 m s.m., 30-III-1993, *Killeen et al. 4929* (MO).

BRASIL. **Pará:** Marabá, Serra dos Carajás, 19-III-1984, *da Silva et al. 1873* (MO).

VENEZUELA. **Bolívar:** Cedeño, Serranía Guanay, cabecera oriental del Río Parguaza, 5°55'N 66°23'W, 1700 m s.m., 20/28-X-1985, *Huber 10948* (MO).

Plicatula

Paspalum modestum Mez

ARGENTINA. **Corrientes:** Capital, Riachuelo, Arrocería Argentina, 4-II-1977, *Ahumada 608* (CTES, SI); Itatí, Ruta Nac. 12 km 60, E. de Itatí, Arrocería Rzepecki, 28-II-1977, *Ahumada et al. 920* (CTES, SI); Solari, al N. de Curuzú Cuatiá, 11-II-1966, *Vander Shuijs 1393* (SI). **Entre Ríos:** La Paz, 20 km al N de la ciudad, 16-I-1960, *Burkart & Bacigalupo 21084* (SI); Puerto Soto, Estancia "La Invernada", 16-I-1960, *Burkart & Bacigalupo 21093* (SI).

PARAGUAY. **Central:** esteros a orillas de lago Ypacaraí, *Hicken 111* (SI); San Bernardino, orillas de lago Ypacaraí, III-1915, *Rojas 1111* (US).

Paspalum palustre Mez

ARGENTINA. **Chaco:** 1° de Mayo, Puerto Antequera, 25-IV-1985, *Schinini et al. 24323* (US).

PARAGUAY. **Chaco:** Estancia “Loma Porá”, IV-1917, *Rojas 2774* (BAA, CTES).

Quadrifaria

Paspalum arundinellum Mez

ARGENTINA. **Corrientes:** Empedrado, El Sombrerito, Est. Experimental del INTA, 24-I-1974, *Quarín et al. 1953* (CTES); Ituzaingó, Isla Apipé Grande, Puerto Mora, 11-XII-1973, *Krapovickas et al. 24375* (CTES); Saladas, San Lorenzo, 20-IV-1973, *Schinini et al. 6405* (CTES).

PARAGUAY. **Central:** Tarumandy, 2-IV-1973, *Schinini 6171* (CTES).

Racemosa

Paspalum pygmaeum Hack.

ARGENTINA. **Jujuy:** Santa Ana, 29-II-1940, *Burkart & Troncoso 11670* (SI); sin localidad, 1940, *Parodi 16452* (SI). **Tucumán:** Tafi, Sierras Calchaqués, Peñas Azules, 3400 m s.m., 29-I-1933, *Burkart 5280* (SI).

BOLIVIA. **Cochabamba:** Quillacollo, abra entre comunidades de Choroco y Jatun, 3859 m s.m., 23-IV-1989, *Beck et al. 18079* (LPB, SI). **La Paz:** Ingavi, Cantón Jesús de Machaca, comunidad Titicani-Tacaca, a 20 km de Guaqui, 3950 m s.m., 12-III-1989, *Villavicencio 288* (LPB, SI); Murillo, 17 km al este de La Cumbre por el camino Unduavi, 4.2 km al este de Unduavi, 16°19'S 67°55'W, 3350 m s.m., 11-IV-1988, *Solomon 18263* (LPB, MO, SI); Omasuyos, Tiquina, a 6 km hacia La Paz, 3900 m s.m., 24-II-1980, *Beck 2923* (SI).

PERÚ. **Ancash:** Bolognesi, Tanás, cerro al sur de Chiquián, 3900 m s.m., 26-IV-1952, *Cerrate 1375* (SI, USM). **Huancavelica:** Huancavelica, Patacancha, pajonal entre Conaica y Luquia, 4000 m s.m., *Tovar 3155*

(SI, USM). **Junín:** Huancayo, cerros al este de Huancayo, 3900 m s.m., 2-V-1954, *Tovar 2164* (USM).

Saccharoidea

Paspalum saccharoides Nees

BOLIVIA. **La Paz:** Quebrada de Zongo, 1650 m s.m., 19-XI-1981, *Zuloaga & Vázquez Ávila 1831* (SI).

COLOMBIA. **Meta:** 10 km de la carretera Villavicencio a Bogotá, 700 m s.m., 13-VI-1989, *Zuloaga 3955* (SI); Quindío, Montenegro, Pueblo Tapado, Finca La Esmeralda, 26-VI-1989, *Zuloaga & Londoño 4186* (SI).

PANAMÁ. **Cocle:** savannas near El Valle, 4-VIII, 1963, *Duke & Mussell 6612* (SI, US). **Chiriquí:** Fotuna Dam area, on road leading to reservoir, just S of Quebrada Aleman, 8°42'N 82°14'W, 1100 m s.m., 19-IX-1984, *Churchill & Churchill 6141* (MO, SI).

VENEZUELA. **Bolívar:** entre Piedra de la Virgen y la parte alta de la Escalera, carretera a la Gran Sabana, 6°0'N 61°25'W, 500-1400 m s.m., 12-VIII-1989, *Zuloaga et al. 4394* (SI, VEN). **Distrito Federal:** entre Caracas y La Guaira, 23-VI-1946, *Burkart 16994a* (SI).

Virgata

Paspalum virgatum L.

GUYANA. **Georgetown:** along Lamaha Canal, 26-X-1919, *Hitchcock 16552* (US).

JAMAICA. Savana entre Ewarton y Linstead, 11-X-1912, *Hitchcock 576* (P).

TRINIDAD Y TOBAGO. **Tobago:** Frunchfield, X-1889, *Eggers 5553* (P).

MÉXICO. **Tabasco:** Tenosique, 27-VI-1939, *Matuda 3519* (MEXU).

Paspalum wettsteinii Hack.

BRASIL. **Rio de Janeiro:** Gavea, 29-IV-1894, *Glaziou 22609* (P). **Santa Catarina:** Porto Belo, 31-III-1957, *Smith et al. 12295* (US).

PARAGUAY. **Chaco:** Palmar Ustarez, 24-II-1950, *Rosengurt 5839* (US).