

Universidad de Concepción Dirección de Postgrado Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas – Programa de Magíster en Ciencias mención Botánica

Delimitación de las especies nativas del género Anthoxanthum (Poaceae: Anthoxanthinae) de Chile y Argentina

Tesis para optar al grado de Magíster en Ciencias mención Botánica

NICOLÁS IGNACIO VILLALOBOS VILLALOBOS CONCEPCIÓN-CHILE 2019

> Profesor Guía: Víctor L. Finot Saldías Dpto. de Producción Animal, Facultad de Agronomía Universidad de Concepción

Profesor guía: Dr. Víctor Lionel Finot Saldías

Departamento de Producción animal Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas Universidad de Concepción

Profesor co-guía: Dr. Eduardo Ruiz Ponce

Departamento de Botánica Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas Universidad de Concepción

Evaluador externo: Dr. Patricio Peñailillo Brito

Instituto de Ciencias Biológicas, Área de Biodiversidad Universidad de Talca

Profesora Dra. Fabiola Cruces López

Directora

Programa de Magister en Cs. mención Botánica

Departamento de Botánica

Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas

Universidad de Concepción

Índice

Agradecimientos	I
Introducción	1
Distribución del género Anthoxanthum	5
El género Anthoxanthum en Sudamérica austral	9
Problemas presentes	13
Referencias	19
Problema de investigación	24
Objetivo general	24
Objetivos específicos	24
CAPÍTULO 1: Anatomía foliar y micromorfología de las especies nativas del g	énero
Anthoxanthum de Chile.	25
Resumen	
Introducción	26
Materiales y métodos	29
Anatomía	
Resultados	32
Epidermis de la lámina en vista superficial	32
Corte transversal de la lámina (Microscopía óptica, MO) (Fig. 7. A-F)	36
Análisis de coordenadas principales.	40
Análisis de coordenadas principales de los caracteres anatómicos	44
Discusión	45
Material examinado	49
Referencias	53
CAPÍTULO 2: Estudio taxonómico de las especies nativas del género Anthoxa	nthum de
Chile (Poaceae, Anthoxanthinae)	56
Introducción	59
Materiales y métodos	61
Resultados	64
Discusión	68

Tratamiento taxonómico	73
Clave para el reconocimiento de las especies sudamericanas de Anthoxa	enthum76
Descripción de las especies	78
Anthoxanthum juncifolium (Hack.) Veldkamp	78
Anthoxanthum moorei (De Paula) N. Villalobos & Finot, comb. nov	81
Anthoxanthum pusillum (Hack. ex Dusén) Veldkamp	84
Anthoxanthum quebrada (Connor & Renvoize) N. Villalobos & Finot co	omb. nov87
Anthoxanthum redolens (Vahl) P. Royen	89
Clave para las variedades de Anthoxanthum redolens (Vahl) P. Royen	92
Anthoxanthum redolens (Vahl) P. Royen var. gunckelii (Parodi) N. Villa	alobos & Finot,
comb. nov.	92
Anthoxanthum redolens (Vahl) P. Royen var. redolens	94
Anthoxanthum utriculatum (Ruiz & Pav.) Y. Schouten & Veldkamp	97
Clave para las variedades de Anthoxanthum utriculatum	98
Anthoxanthum utriculatum var. altissim <mark>um (Ste</mark> ud.) N. Villalobos & Fin	ot. comb. nov.98
Anthoxanthum utriculatum var. utri <mark>culatum</mark>	
Bibliografía	104
Apéndice I	108
Conclusiones	II

Agradecimientos

Agradezco cordialmente la ayuda brindada desde los inicios de mis estudios de postgrado a los profesores de la Universidad del Bío-Bío, con su apoyo permanente de manera personal y en mi formación como profesional. A los Dres. Luis Lillo, Gerardo Cabello, Gonzalo Collado, Cristian Torres y Julio Alarcón. Al Dr. Gerardo Cabello y Sr. Cristian Suarez, por facilitar el microscopio electrónico de barrido bajo el proyecto CONICYT-FONDEQUIP (No EQM-140088) en la adquisición del Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) Hitachi. A las curadoras de los herbarios, Alicia Marticorena (CONC), Gloria Rojas (SGO), Adriana Bartoli (BAA) y personal del Missouri Botanical Garden (MO) por facilitar y conseguir el material necesario para este estudio. Al Dr. Fernando Zuloaga por su buena disposición y facilitación de las ilustraciones de las especies incluidas en este trabajo. Al Sr. Jorge Campos por su apoyo y asesoría en los análisis estadísticos. A los profesores del programa de Magíster en Ciencias mención Botánica, a la Universidad de Concepción por las becas de postgrado otorgadas, que sin ellas no hubiese sido posible realizar mis estudios de postgrado. A la Dra. Fabiola Cruces por su excelente disposición y preocupación para culminar mi Magíster. A mi familia y amigos quienes me han brindado su apoyo. Especialmente agradezco a mi profesor guía el Dr. Víctor L. Finot, por su buena disposición, enseñanza, paciencia, quien me ha entregado el conocimiento para culminar mi tesis y sabios consejos en el ámbito académico y personal.

Introducción

El género *Anthoxanthum sensu lato* (incl. *Hierochloe*), es un género de gramíneas anuales o perennes, que comprende unas 54 especies, de regiones templadas y frías del mundo. El género fue descrito por Carl von Linné y publicado en *Species Plantarum* en 1753. La especie tipo es: *Anthoxanthum odoratum* L. (Soreng *et al.* 2003). *Anthoxanthum* se encuentra incluido en la familia Poaceae, una de las familias de plantas más importantes, debido al gran número de especies con valor económico, alimenticio y ecológico (Bruinsma 2003, GPWG 2012). Dentro de las recientes revisiones en Poaceae, esta familia se encuentra subdividida en 12 subfamilias, siete supertribus, 52 tribus, cinco supertribus, 90 subtribus, 771 géneros y aproximadamente 12074 especies (Fig. 2) (Soreng *et al.* 2017). *Anthoxanthum* se encuentra dentro de la subfamilia Pooideae, que incluye a la mayoría de las especies de zonas templadas y presentan diversas sinapomorfías, tales como la presencia de ramas estilares separadas desde el ovario, existencia de un hilum linear en la cariópside y endosperma lipídico (Kellogg 2016). Dentro de esta subfamilia, la subtribu Anthoxanthinae, está incluida en la tribu Poeae (Grupo cloroplastidial 1: Tipo Aveneae) (*sensu* Soreng *et al.* 2015, 2017) (Fig. 1).

Las principales características morfológicas del género son: Espiguillas con tres antecios (de aquí en adelante serán expresados como f1, f2 y f3 desde la base del callo) (Fig. 2), caducos en conjunto; raquilla desarticulada por encima de las glumas y no prolongada junto a la flor terminal; dos glumas lanceoladas, agudas u obtusas, membranáceas o escariosas, transparentes, ambas 3-nervias, nervio medio (quilla) liso o escabroso que llega hasta el ápice de la gluma, los nervios laterales llegan hasta el tercio medio de las glumas; antecios basales masculinos o estériles, subisomorfos, siendo f1 generalmente menor o igual, raramente mayor que f2,

lemmas 5-nervias, aquilladas, papiráceas, castañas o cobrizas, pestañosas o glabras, aristadas o múticas, con aristas insertas apical, subapical o dorsalmente desde el ápice de la lemma; pálea membranosa, uni o bi-nervada, biaquillada, de ápice bífido, menor, igual o mayor que su lemma; androceo con tres estambres, anteras grandes y fértiles; antecio terminal hermafrodita o femenino, lemma papirácea, 3-5-nervia, redondeada en el dorso, glabra o pestañosa, mútica o aristada; pálea uni o bi-nervada. Son plantas perennes, rizomatosas, con aroma a cumarina; vainas abiertas; lígula membranácea o escariosa, obtusa; láminas lineares, planas o convolutas; panoja laxa, contraída o espiciforme (De Paula 1975, Parodi 1941, Connor 2012).

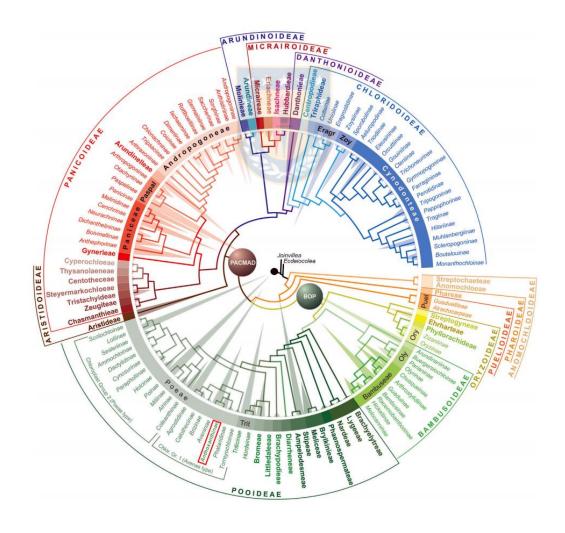


Fig. 1. Clasificación filogenética de Poaceae, incluye 12 subfamilias, 51 tribus y 80 subtribus reunidas a favor de las manecillas del reloj, donde Joinvilleae y Ecdeiocolea son los grupos externos. Los triángulos son proporcionales al número de taxones, donde Poinae es el mayor, con 697 especies. Clado BOP: Bambusoideae, Oryzoideae y Pooideae; PACMAD: Panicoideae, Aristiodoideae, Chloridoideae, Micrairoideae, Arundinoideae y Danthonioideae. En rectángulo rojo se destaca la subtribu Anthoxanthinae incluida dentro de la subfamilia Pooideae, supertribu denominada "Grupo cloroplastidial 1: Tipo Aveneae", en la tribu Poeae (Soreng *et al.* 2015).

Comúnmente las especies del género *Anthoxanthum* presentan un intenso aroma a cumarina, compuesto de la familia de las benzopironas, metabolitos secundarios encontrados en estas especies, y que le dan el aroma característico. Este compuesto es generado por la planta como defensa ante la herbivoría, provocando la pérdida de apetito por el depredador. Adicionalmente, la cumarina tiene un sabor amargo y los animales la evitan siempre que pueden, pues produce hemorragias internas, lo que explica su bajo valor forrajero. También se ha descubierto que posee propiedades antimicrobianas, captadoras de radiación UV e inhibidoras de la germinación (Link 1959).

Dentro del género se pueden encontrar diversas formas florales, reflejo de procesos microevolutivos en el género (Connor 2012). La estructura general de la espiguilla es andromonoica, lo que implica la existencia de dos antecios inferiores masculinos y un antecio apical hermafrodita. Esta estructura es propia de las especies de Norteamérica, Eurasia y Australasia. Por otro lado, hay especies con espiguillas monoicas, característica propia de las especies sudamericanas, en las que los antecios inferiores son masculinos y su antecio apical es femenino, presentando estaminodios. También se encuentran especies con estados intermedios (con un antecio apical hermafrodita y sus dos antecios inferiores en su mayoría

con paleas, que pueden ser masculinos o estériles) encontradas en Europa, clasificadas por algunos autores bajo la sección *Ataxia* de *Anthoxanthum* (Parodi 1941, Connor 2012, Pimentel *et al.* 2013).



Fig. 2: Ejemplo de una espiguilla típica de *Anthoxanthum* (*A. redolens*, Villagrán 5294).

A. 1 y 2: Glumas que cubren los antecios. **B.** Antecios: f1, f2 y f3. Antecios basales (f1 y f2) masculinos; antecio terminal (f3) femenino, en las especies sudamericanas. Escala 2 mm.

Estudios sobre la estructura floral de los representantes de la subtribu Anthoxanthinae demostraron la existencia de especies con características intermedias entre las especies andromonoicas y monoicas de *Anthoxanthum*, incluidas en la sección *Ataxia* (Schouten & Veldkamp 1985), sección creada a partir del género *Ataxia* R.Br. Estas formas intermedias pusieron en duda la separación taxonómica entre *Anthoxanthum* y *Hierochloe*, por lo que algunos autores propusieron su fusión en un único género, *Anthoxanthum sensu lato* (Schouten & Veldkamp 1985, Soreng *et al.*, 2003, 2015, Zhenlan & Phillips 2006, Allred & Barkworth 2007), mientras que otros apoyan la separación genérica, basándose en las diferencias florales y su número cromosómico básico: x = 5 en *Anthoxanthum* y x = 7 en *Hierochloe* (Weimarck 1975, Clayton & Renvoize, 1986, Connor 2008, 2012, Edgar &

Connor 2010). La evolución de estas estructuras florales aún está en estudio, y tampoco hay estudios de cariotipo en las especies sudamericanas de *Anthoxanthum* (Connor 2009). Pimentel *et al.* (2013) planteó el posible origen híbrido de las especies de la sección *Ataxia*. Esta hibridación pudo estar asociada a la diversificación que se produjo en muchos linajes de gramíneas a partir del Mioceno (23 Ma) debido al descenso de las temperaturas y el incremento de la aridez a nivel global (Strömberg 2005). Las migraciones de grupos de especies, asociadas a estos cambios ambientales, podrían ser las causantes de hibridación entre un linaje de *Anthoxanthum*, con dos flores inferiores estériles y una apical fértil, y uno con las tres flores fértiles, en el Mioceno (23–5 Ma) (Pimentel *et al.* 2013).

Distribución del género Anthoxanthum

Anthoxanthum tiene una distribución cosmopolita, principalmente distribuida en zonas templadas y frías del mundo (Fig. 2). Presente en zonas templadas, montañas tropicales y subtropicales del Viejo Mundo [Eurasia (de España a Japón), Macaronesia, Norte de África, Este de África tropical, Sur de África, Madagascar y Sudeste Asiático] y Centroamérica (Watson & Dallwitz 2008, Clayton *et al.* 2016). También ampliamente presente en Norteamérica (región boreal y costa oeste), Sudamérica (de Venezuela a Tierra de Fuego) y Oceanía (Australia y Nueva Zelanda) (De Paula 1975, Watson & Dallwitz 2008, Connor 2012, Clayton *et al.* 2016).

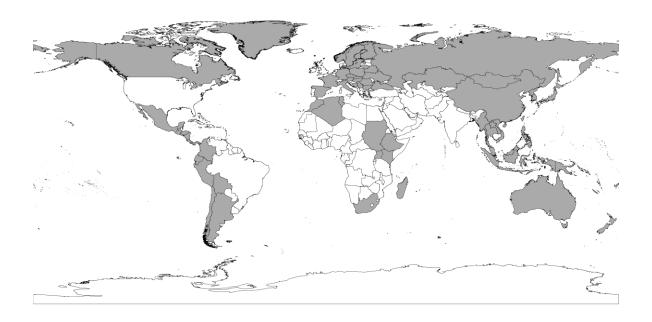


Fig. 2. Principales áreas de distribución de *Anthoxanthum sensu lato*. Referencias: De Paula (1975), Tutin (1980), Zhenlan & Phillips (2006), Allred & Barkworth (2007), Connor & Renvoize (2009), Sede (2012), Connor (2012), Pimentel *et al.* (2013), Clayton *et al.* (2016) y Tusiime *et al.* (2017).

En el Hemisferio Sur, *Anthoxanthum* se encuentra en Australia, Nueva Zelanda y Sudamérica. En Australia, crecen cuatro especies, tres de las cuales son endémicas de ese país (bajo *Hierochloe) Hierochloe fraseri* Hook. f., *H. rariflora* Hook.f. y *H. submutica* F.Muell. (Connor 2008).

En Nueva Zelanda se han descrito siete especies, *Anthoxanthum redolens* especie nativa y seis endémicas bajo *Hierochloe*: *H. equiseta* Zotov, *H. novae-zelandiae* Gand., *H. recurva* (Hack.) Zotov, *H. brunonis* Hook. f., *H. cuprea* Zotov y *H. fusca* Zotov) (Edgar & Connor 2010). En Sudamérica, el género está representado por una especies nativa (*A. redolens*), una introducida (*A. odoratum*) y siete endémicas. Se distribuyen a lo largo de los Andes, desde Venezuela a Tierra del Fuego. *A. redolens* (Vahl) P. Royen es la especie con mayor

distribución, presente en Argentina Bolivia, Chile, Ecuador y Perú (De Paula 1975, Soreng 2003, Tropicos 2018). *Hierochloe quebrada* Connor & Renvoize, endémica de Perú (Connor 2009). *Anthoxanthum juncifolium* (Hack.) Veldkamp presente en Argentina, Chile y Perú (De Paula 1975, Tovar 1993, Sede 2012, Soreng 2003), *Anthoxanthum altissimum* (Steud.) Veldkamp y *A. spicatum* (Parodi) Veldkamp, especies endémicas de Chile. Las especies restantes: *Anthoxanthum gunckelii* (Parodi) Veldkamp, *A. pusillum* (Hack. ex Dusén) Veldkamp y *A. utriculatum* (Ruiz & Pav.) Y. Schouten & Veldkamp, se encuentran en la parte austral del continente sudamericano, desde Concepción a Tierra del Fuego en Chile y con una distribución similar en Argentina (Marticorena & Quezada. 1985, Parodi 1941, Sede 2012, Soreng 2003).

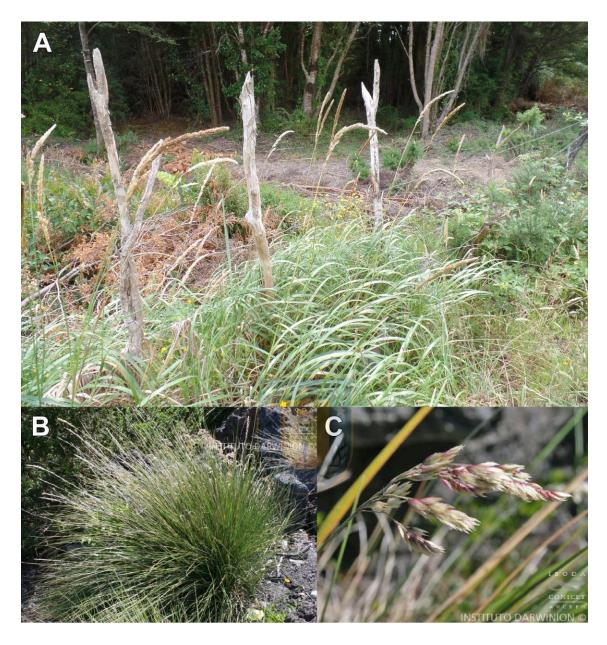


Fig. 3. A, Habito natural de *Anthoxanthum altissimum* en Chiloé, Región de los Lagos, Chile (*Villalobos 190*). B y C, Habito y espiguillas de *Anthoxanthum juncifolium* (Instituto de Botánica Darwinion, 2018).

El género Anthoxanthum en Sudamérica austral

El número definitivo de especies en Sudamérica austral, ha sido fuente de controversia, debido a la alta variabilidad y al solapamiento de los caracteres morfológicos tradicionalmente utilizados para delimitar especies. Parodi (1941) realiza un estudio taxonómico de las especies Sudamericanas de Anthoxanthum (bajo Hierochloe), describió dos nuevas especies y una variedad (*Hierochloe gunckelii* Parodi, *H. spicata* Parodi y *H. redolens* var. *micrantha* Parodi). Limitando la distribución de H. spicata solo a Chile y de H. gunckelii y H. redolens var. micrantha para Argentina y Chile, agregando dos especies a las cinco ya descritas anteriormente, en ese tiempo descritas bajo Hierochloe (antes del trabajo de Schouten & Veldkamp, 1985) (Hierochloe redolens, H. utriculata, H. altissima, H. pusilla y H. juncifolia). Los aportes que Parodi entrega a la taxonomía del género, fue la aplicación de la anatomía foliar de la lámina en sección transversal para la delimitación de especies, que complementan a los caracteres morfológicos de la espiguilla ya existentes. La necesidad de utilizar la anatomía de la lámina como carácter taxonómico, surge debido a la dificultad para delimitar las especies afines a H. redolens, debido a las similitudes morfológicas, principalmente de sus inflorescencias. En su trabajo, reconoce tres tipos anatómicos, el primero se caracteriza por poseer haces vasculares trabados y la epidermis abaxial en contacto directo con el colénquima, sin presencia de una capa continua de esclerénquima ya sea en la epidermis abaxial o adaxial, característica compartida por las especies H. redolens y H. gunckelii. El segundo tipo, son aquellas laminas que presentan haces vasculares trabados y la presencia de una capa continua de células esclerenquimáticas entre la epidermis abaxial y el colénquima, encontradas en H. altissima, H. utriculata y H. juncifolia, y un tercer tipo, aquellas que presentan haces vasculares

libres, excepto en la nervadura media que es trabada y no posee esclerénquima, característico de *H. pusilla*. Este autor destaca que se trata de especies "elementales", especies que podrían ser potencialmente categorizadas como subespecies o variedades. Parodi (1941) genera una clave para la determinación de especies, utilizando caracteres morfológicos (inflorescencias, espiguillas, altura de la planta y forma externa de la lámina) incluyendo sólo como carácter anatómico, la presencia o ausencia de la capa continua de esclerénquima subepidérmico abaxial.

Posteriormente en 1974 y 1975 De Paula (De Paula 1974, 1975), realiza un nuevo estudio de las especies del género *Anthoxanthum* (bajo *Hierochloe*) para Argentina y Chile, dentro del registro de la flora patagónica. Describe dos nuevas especies (*H. moorei* y *H. sorianoi*). De Paula (1975) además de la descripción de estas nuevas especies y realizar el estudio con un mayor número de especímenes, generó una nueva clave para la determinación de especies, un poco más acotada que la realizada años atrás por Parodi (1941).

Poco tiempo después del trabajo realizado por De Paula (1974, 1975), algunos autores (Moore & Doggett, 1975; Schouten & Veldkamp, 1985) discrepan en el reconocimiento de algunas de las especies y variedades descritas anteriormente por Spegazinni (1896) (*Hierochloe redolens* var. *major*), Parodi (1941) (*H. redolens* var. *micrantha*) y De Paula (1974) (*H. sorianoi* y *H. moorei*), pasándolas a la sinonimia de *H. redolens*, argumentando que solo son parte de esta especie altamente variable.

Schouten y Veldkamp (1985) realizan una revisión del género *Anthoxanthum* que incluye a *Hierochloe* de Malasia y Tailandia. Basados en las similitudes morfológicas entre estos géneros, Schouten y Veldkamp concluyen que no existe evidencia suficiente para separar

ambos géneros y crean nuevas combinaciones para las especies de *Hierochloe* descritas hasta entonces bajo *Anthoxanthum*, incluyendo las siete especies aceptadas de Sudamérica Austral cómo se especifica en la tabla 1, combinación que no ha tenido aceptación universal.



Tabla 1. Taxones presentes en Sudamérica austral y su clasificación por distintos autores.

Parodi (1941)	De Paula (1975)	Schouten y Veldkamp (1985)	Sede (2012, sólo especies presentes en Argentina)	Connor (2009)	Presente trabajo
Hierochloe altissima Steud.	Hierochloe altissima Steud.	Anthoxanthum altissimum (Steud.) Veldkamp			Anthoxanthum utriculatum var. altissimum (Steud.) N. Villalobos & Finot
<i>Hierochloe gunckelii</i> Parodi	Hierochloe gunckelii Parodi	Anthoxanthum gunckelii (Parodi) Veldkamp	Anthoxanthum gunckelii (Parodi) Veldkamp		Anthoxanthum redolens var. gunckelii (Parodi) N. Villalobos & Finot
Hierochloe juncifolia (Hack.) Parodi	Hierochloe juncifolia (Hack.) Parodi	Anthoxanthum juncifolium (Hack.) Veldkamp	Anthoxanthum juncifolium (Hack.) Veldkamp		Anthoxanthum juncifolium (Hack.) Veldkamp
	Hierochloe moorei De Paula	Anthoxanthum redolens (Vahl) P. Royen	Anthoxanthum redolens (Vahl) P. Royen		Anthoxanthum moorei (De Paula) N. Villalobos & Finot
		*	* *	Hierochloe quebrada Connor & Renvoize	Anthoxanthum quebrada (Connor & Renvoize) N. Villalobos & Finot
Hierochloe redolens (Vahl) Roem. & Schult.	Hierochloe redolens (Vahl) Roem. & Schult.	Anthoxanthum redolens (Vahl) P. Royen	Anthoxanthum redolens (Vahl) P. Royen		Anthoxanthum redolens var. redolens
<i>Hierochloe redolens</i> var. <i>micrantha</i> Parodi	Hierochloe redolens var. micrantha Parodi	Anthoxanthum redolens (Vahl) P. Royen	Anthoxanthum redolens (Vahl) P. Royen		Anthoxanthum redolens var. redolens
Hierochloe redolens var. major Speg.	Hierochloe redolens var. major Speg.	Anthoxanthum redolens (Vahl) P. Royen	Anthoxanthum redolens (Vahl) P. Royen		Anthoxanthum redolens var. redolens
Hierochloe pusilla Hack. ex <u>D</u> usén	Hierochloe pusilla Hack. ex Dusén	Anthoxanthum pusillum (Hack. ex Dusén) Veldkamp	Anthoxanthum pusillum (Hack. ex Dusén) Veldkamp		Anthoxanthum pusillum (Hack. ex Dusén) Veldkamp
Hierochloe spicata Parodi	Hierochloe spicata Parodi	Anthoxanthum spicatum (Parodi) Veldkamp			Anthoxanthum spicatum (Parodi) Veldkamp
	Hierochloe sorianoi De Paula	Anthoxanthum redolens (Vahl) P. Royen	Anthoxanthum redolens (Vahl) P. Royen		Anthoxanthum redolens var. redolens
Hierochloe utriculata (Ruiz & Pav.) Kunth	Hierochloe utriculata (Ruiz & Pav.) Kunth	Anthoxanthum utriculatum (Ruiz & Pav.) Y. Schouten & Veldkamp	Anthoxanthum utriculatum (Ruiz & Pav.) Y. Schouten & Veldkamp		Anthoxanthum utriculatum var. utriculatum

Problemas presentes

Para el reconocimiento de las especies de *Anthoxanthum* ha sido de importancia el uso de caracteres exomorfológicos, vegetativos de la inflorescencia y de las espiguillas. De las especies presentes en Chile, solamente *A. pusillum* y *A. juncifolium* pueden ser diferenciadas con facilidad mediante caracteres exomorfológicos. *A. pusillum* es la única especie que posee un tamaño menor a 10 cm. Otra característica distintiva es la inserción de la arista, donde *Hierochloe moorei* y *Anthoxanthum juncifolium*, poseen antecios masculinos con aristas insertas dorsalmente, el resto de las especies pueden ser múticas (*A. pusillum*), poseer antecios con aristas apicales (*A. utriculatum*) o insertas subapicalmente (*A. altissimum*, *A. gunckelii*, *A. redolens* y *A. spicatum*). Pese a estas características distintivas entre las especies, *H. moorei* fue sinonimizada con *A. redolens*. El resto de las especies son morfológicamente afines a *A. redolens*, agrupándolas según De Paula, al complejo *A. redolens*.

La anatomía de la lámina en sección transversal de las especies de Argentina y Chile de *Anthoxanthum* (bajo *Hierochloe*) fue abordada brevemente por Parodi (1941), utilizando pocos especímenes representativos (25) en su estudio, lo que no permitió tener una buena percepción de la variabilidad. En su trabajo, destaca la forma de la lámina en sección transversal (convolutas, plegadas, planas o subconvolutas), el número y disposición de los haces vasculares a lo largo de la lámina (libres o trabados hacia la epidermis abaxial o adaxial) y la presencia de esclerénquima continuo en la epidermis abaxial (presente, limitado a los haces vasculares o ausente), este último, fue el único carácter anatómico utilizado en la clave creada por Parodi (1941) para las especies de Chile y Argentina.

Posteriormente, De Paula (1974, 1975), crea una nueva clave para la identificación de las especies nativas de Chile y Argentina de *Anthoxanthum* (bajo *Hierochloe*), incluyendo un mayor número de especímenes, comparado al trabajo de Parodi (1941) y la descripción de dos nuevas especies (*H. moorei* De Paula y *H. sorianoi* De Paula). Especies mencionadas en un trabajo posterior realizado por Moore & Doggett (1975) sobre *Anthoxanthum redolens* (también bajo *Hierochloe*). Concluyen, basados en los caracteres morfológicos de la inflorescencia utilizados, que las especies descritas por De Paula, no serían especies válidas, sino que serían parte de la variación continua, que muestra la variable especie circumantártica *H. redolens* (Moore & Doggett 1975).

Pese a que Parodi (1941) y De Paula (1975) realizaron acabados estudios en las especies nativas de *Anthoxanthum* de Chile y Argentina, quedan ciertos temas inconsistentes en estas especies. Ambos autores mencionan en sus trabajos, la dificultad para delimitar especies utilizando solamente caracteres exomorfológicos. Parodi hace alusión a que las especies pueden tratarse de "especies elementales" y que podrían subordinarse a subespecies o variedades aunque no solucionaría el problema taxonómico (Parodi 1941). De Paula (1975) presenta una nueva clave para la identificación de las especies nativas de *Hierochloe*, mencionando al inicio de su trabajo, la similitud morfológica de algunas especies que conforman el complejo *H. redolens* (*H. altissima, H. gunckelii, H. redolens, H. spicata* y *H. utriculata*), especies altamente variables, especialmente *H. redolens*, en donde los límites de los caracteres tradicionalmente utilizados, se superponen y que sin la ayuda de la anatomía no sería posible diferenciarlas de forma clara (Parodi 1941, De Paula 1975, Moore & Doggett 1975).

No hay estudios enfocados en explorar la variabilidad de los caracteres morfológicos y anatómicos, desde una perspectiva integrativa en las especies nativas de *Anthoxanthum* en

Chile y Argentina. Estudios realizados por Connor referente a la biología floral de las especies nativas de *Anthoxanthum s.l.* de Europa, Sudamérica, Australia y Nueva Zelanda (Connor 2012) ha abordado la variabilidad de estas especies, encontrando en muchas de las especies, diferencias significativas. Los trabajos de Connor, se han centrado más en la diferenciación entre *Anthoxanthum y Hierochloe* que a nivel intraespecífico.

Estudios recientes realizados por Lema-Suárez et al. 2018 en Anthoxanthum (bajo Hierochloe), realizan una aproximación taxonómica en las especies Sudamericanas denominadas por Connor (2012) como sección Monoecia (sección que incluye a las especies sudamericanas, que presentan antecios basales masculinos y el terminal femenino). Este trabajo combina información citológica, morfológica y molecular y evalúan el estado taxonómico de cada una de las especies sudamericanas. Concluyen que solo cuatro de las ocho especies estudiadas se sostienen en base a los caracteres utilizados: Hierochloe quebrada de Perú, H. juncifolia, H. redolens y H. pusilla serían especies válidas y bien definidas. El resto de las especies deberían ser subordinadas como variedades de H. redolens (Lema-Suárez et al. 2018). Pese a incluir nuevos caracteres (principalmente caracteres cualitativos) combinados con algunos de los tradicionalmente utilizados, plantean la necesidad de utilizar un mayor número de individuos y otros caracteres para clarificar la estructura del complejo H. redolens (Lema-Suárez et al. 2018).

La epidermis en vista superficial de la lámina y de las partes de los antecios, no ha sido estudiada en las especies nativas del género *Anthoxanthum*, presentando una nueva perspectiva de estudio y permite obtener nuevos caracteres con valor taxonómico.

Como mencionamos anteriormente, debido a sus similitudes morfológicas y anatómicas, las especies el complejo *Anthoxanthum redolens* podrían ser diferenciadas por caracteres

morfológicos y anatómicos cuantitativos y/o cualitativos, especialmente adecuados para ser analizados mediante métodos estadísticos multivariados (análisis de conglomerados, análisis de componentes principales, análisis de coordenadas principales, análisis discriminante) y estadística uni o bivariante. Esto permite establecer relaciones entre los taxones, sabiendo el valor discriminante de los caracteres, lo que contribuye a delimitar taxones y el establecimiento de la variabilidad dentro y entre las poblaciones. Este tipo de análisis se aplicará con el mayor número de individuos como sea posible. Análisis estadísticos multivariantes no se han aplicado a la taxonomía del género *Anthoxanthum* en Chile y representa, por lo tanto, un nuevo enfoque para el estudio del género y para la interpretación de la morfología espiguilla en este grupo de plantas.

Para solucionar estos problemas es necesario realizar análisis precisos que permitan tener una mejor percepción de la variación morfológica en el complejo *A. redolens* y sus relaciones con las otras especies del género en Chile. Enfoques que combinan micromorfología y análisis morfométricos han demostrado ser especialmente útiles en la familia Poaceae (Giraldo-Cañas 2002, 2004, Finot 2010, Escobar *et al.* 2011, Finot *et al.* 2018), la combinación de datos morfológicos y anatómicos han sido utilizados para dilucidar las relaciones entre *Anthoxanthum odoratum* y *A. alpinum* (Pimentel & Sahuquillo 2008), así como en otros géneros.

De manera análoga, estudios morfométricos realizados en especies europeas de *Anthoxanthum* (Pimentel *et al.* 2006, 2007), mostraron que los caracteres morfológicos tradicionalmente utilizados, para distinguir a *A. aristatum* de *A. ovatum* no permiten una clara diferenciación de estas especies y de otros taxones infraespecíficos, siendo necesario el uso de otros caracteres

(anatómicos, citológicos, moleculares) que permitan clarificar el estado taxonómico de estas especies (Pimentel *et al.* 2006).

Pimentel & Sahuquillo (2003) hicieron un estudio anatómico de la epidermis abaxial y la sección de la hoja en cuatro especies europeas de *Anthoxanthum*. Las especies estudiadas por estos autores (*Anthoxanthum odoratum*, *A. amarum*, *A. ovatum* y *A. aristatum*) muestran cierta variación entre los taxones pero la sección epidérmica de la hoja muestran poca variación entre las diferentes especies. Las mismas características se pueden observar en los dibujos y descripciones anatómicas de la lámina de las especies nativas de *Anthoxanthum* de Chile y Argentina y de Nueva Zelanda, siendo consistente en una vía fotosintética C3. Sin embargo, la distribución de esclerénquima es más variable en las especies estudiadas (De Paula 1974; Zotov 1973). La epidermis abaxial de las hojas mostraron algunas diferencias entre las especies estudiadas por Pimentel & Sahuquillo (2003): *A. ovatum* se pueden distinguir por los tipos celulares de las zonas intercostales. *A. odoratum* presenta la mayor variabilidad y se caracteriza por la ausencia de células cortas, tanto en zonas intercostales como en zonas costales. *A. amarum* es similar a *A. odoratum* excepto por la presencia de células cortas silíceas. *A. aristatum* se define por el tamaño de las células largas.

En el presente trabajo las distintas especies sudamericanas del género *Anthoxanthum* se someterán a diversos análisis morfométricos multivariados (Stuessy *et al.* 2003), que incluirán caracteres vegetativos y reproductivos, micromorfología de las lemmas de los antecios masculinos, mediante microscopía electrónica de barrido (MEB), anatomía de la hoja en la sección transversal, y de la epidermis abaxial de la hoja en vista superficial, lo que permitirá tener una mejor percepción de la variabilidad tradicionalmente utilizados y nuevos caracteres

que surgirán de este trabajo, que ayudarán a la delimitación de especies y establecer el valor taxonómico de cada uno de ellos.



Referencias

Allred, K.W. & M.E. Barkworth. 2007. *Anthoxanthum* L. & *Hierochloë* R.Br. In: Barkworth M.E., K.M. Capels, S. Long, L.K. Anderton, M.B. Piep (ed.). *Flora of North America vol. XXIV*. New York: Oxford University Press.

Bruinsma, J. 2003. World Agriculture: Towards 2015/2030: a FAO Perspective. Earthscan.

Connor, H.E. 2008. Floral biology of Australian species of *Hierochloë* (Gramineae). *Australian Journal of Botany* 50: 166–176.

Connor, H.E. 2012. Flowers and floral biology of the holy grasses (*Hierochloë* and *Anthoxanthum*: Aveneae, Gramineae). *Flora* 207: 323–333.

Connor, H. E. & S.A. Renvoize. 2009. *Hierochloë quebrada* (Poaceae), a new species from Peru and notes on floral biology in South American species. *Kew bulletin* 64: 727–734.

Clayton, W.D. & S. Renvoize 1986. Genera Graminum: Grasses of the world. *Kew Bulletin*, Additional series 13: 1–389.

Clayton, W.D., M.S. Vorontsova, K.T. Harman & H. Williamson. 2016. Grassbase - The Online World Grass Flora. *Kew*: Royal Botanic Gardens Kew. http://www.kew.org/data/grasses-db.html [consultado el 10/9/2018].

De Paula, M.E. 1974. Novedades en el género *Hierochloe* (Gramineae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 15(1): 393-402.

De Paula, M.E. 1975. Las especies del género *Hierochloe* (Gramineae) de Argentina y Chile. *Darwiniana* 19: 422–457.

Edgar, E. & Connor H.E. 2010. *Flora of New Zealand* vol. V, 2nd edition. Lincoln: Manaaki Whenua Press.

Escobar, I., E. Ruiz, V. L. Finot, M. A. Negritto & C. M. Baeza. 2011. Revisión taxonómica del género *Eragrostis* Wolf en Chile, basado en análisis estadísticos multivariados. *Gayana Botánica* 68(1): 47-81.

Finot, V. L. 2010. Analysis of species boundaries in *Trisetum* Pers. Sect. Trisetaera Asch. & Graebn. (Poaceae) in America using statistical multivariate methods. *Current Topics in Plant Biology* 11: 39-74.

Finot V. L.; R. J. Soreng, L. M. Giussani & R. G. Muñoz. 2018. A multivariate morphometric delimitation of species boundaries in the South American genus *Nicoraepoa* (Poaceae: Pooideae: Poeae). *Plant Systematics and Evolution*. 304: 679-697.

Giraldo-Cañas, D. 2002. Estudios micromorfológicos y anatómicos en el género neotropical *Axonopus* (Poaceae: Paniceae). II. Antecio superior. *Caldasia* 24 (2): 293-316.

Giraldo-Cañas, D. 2004. Características micromorfológicas y anatómicas de la espiguilla y el antecio superior del género *Digitaria* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Caldasia* 26 (1): 1-35.

Grass Phylogeny Working Group II (GPWG II). 2012. New grass phylogeny resolves deep evolutionary relationships and discovers C4 origins. *New Phytologist* 193: 304-312.

Instituto de Botánica Darwinion. 2018. Flora del Cono Sur: Catalogo de plantas vasculares *Anthoxanthum juncifolium*. Recuperado de http://www.darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/DetalleEspecie.asp?forma=&variedad=&subespecie=&especie=juncifolium&genero=Anthoxanthum&espcod=22197

Kellogg, E. A. 2016. Flowering Plants. Monocots. The Families and Genera of Vascular Plants 13. Doi: 10.1007/978-3-319-15332-2_20. Cham: *Springer International Publishing*.

Lema-Suárez, I.; E. Sahuquillo, G. Estévez, J. Loureiro, S. Castro & M. Pimentel. 2018. A Taxonomic and evolutionary review of the South American *Hierochloë* section Monoecia (Poaceae: Anthoxanthinae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 186: 389–413.

Link, K.P. 1959. The discovery of dicumarol and its sequels. Circulation 19: 97-107.

Marticorena, C. & M. Quezada. 1985. Catálogo de la flora vascular de Chile. *Gayana Botánica* 42: 5-157.

Moore, D. M. & M. C. Doggett. 1975. *Hierochloe redolens* (Vahl) Roem. & Schult. In Tierra del Fuego and adjacent regions. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 16: 390-396.

Parodi, L. R. 1941. Revisión de las gramíneas sudamericanas del genéro *Hierochloe*. *Revista del Museo de La Plata, sección Botánica* 3: 183 – 212.

Pimentel, M. & E. Sahuquillo. 2003. Study of the leaf anatomy of Iberian species of genus *Anthoxanthum* (Poacae). *Bocconea* 16 (2): 683-689.

Pimentel, M.; M. Perille, D. Romero & E. Sahuquillo. 2006. Taxonomical relationships between *Anthoxanthum aristatum* and *A. Ovatum* (Poaceae: Pooideae) assessed by Numerical Taxonomy Methods. *Bocconea* 19: 55-64.

Pimentel, M.; G. Estévez P. & E. Sahuquillo B. 2007. European Sweet Vernal Grasses (*Anthoxanthum*: Poaceae, Pooideae, Aveneae): A Morphometric Taxonomical Approach. *Systematic Botany* 32 (1): 43-59.

Pimentel, M. & E. Sahuquillo. 2008. Relationships between the close congeners *Anthoxanthum odoratum* and *A. Alpinum* (Poaceae: Pooideae) assessed by morphological and molecular methods. *Botanical Journal of the Linnean Society* 156: 237–252.

Pimentel, M., E. Sahuquillo, Z. Torrecilla, M. Popp, P. Catalán & C. Brochmann. 2013. Hybridization and longdistance colonization at different time scales: towards resolution of long-term controversies in the sweet vernal grasses (*Anthoxanthum*). *Annals of Botany* 112: 1015–1030.

Schouten, Y. & J. F. Veldkamp. 1985. A revision of *Anthoxanthum* including *Hierochloë* (Gramineae) in Malesia and Thailand. *Blumea* 30: 319-351.

Sede, S. 2012. *Anthoxanthum* L., en F. O. Zuloaga, Z. E. Rúgolo & A. M. Anton (eds.), Flora vascular de la República Argentina: Volumen 3, tomo 2, pp. 135-140. Córdoba: *Gráficamente Ediciones*.

Soreng, R. J.; P. M. Peterson, G. Davidse, E. J. Judziewicz, F. O. Zuloaga, T. S. Filgueiras & O. Morrone. 2003. Catalogue of New World Grasses (Poaceae): IV. Subfamily Pooideae. *Contributions from the United States National Herbarium* 48: 111–115.

Soreng, R. J.; P. M. Peterson, K. Romaschenko, D. Gerrit, F. O. Zuloaga, E. J. Judziewicz, T. S. Filgueiras, J. I. Davis & O. Morrone. 2015. A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae). *Journal of Systematics and Evolution* 53: 117–137.

Soreng, R. J.; P. M. Peterson, K. Romaschenko, G. Davidse, J. K. Teisher, L. G. Clark, P. Barberá, L. J. Gillespie & F. O. Zuloaga. 2017. A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae) II: An update and a comparison of two 2015 classifications. *Journal of Sytematics Evolution* 55: 259–290.

Spegazinni, C. 1896. *Hierochloe redolens* var. *major* Speg. en *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 5: 81.

Strömberg C.A.E. 2005. Decoupled taxonomic radiation and ecological expansion of open-habitat grasses in the Cenozoic of North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 102: 11980–11984.

Stuessy, T. F.; K. Tremetsberger, A. N. Müllner, J. Jankowicz, Y. P. Guo, C. M. Baeza & R. M. Samuel. 2003. The melding of systematics and biogeography through investigations at the populational level: examples from the genus *Hypochaeris* (Asteraceae). *Basic and Applied Ecology* 4: 287–296.

Tovar, O. 1993. *Hierochloe* R. Brown. en Tovar, O. Las gramíneas (Poaceae) del Perú. Ruizia 13: 164-166.

Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. Consultado en diciembre de 2018, http://www.tropicos.org

Tutin, T. G. 1980. *Anthoxanthum* L. & *Hierochloë* R.Br. In: T. G. Tutin, V. H. Heywood, N. A. Burges, D. M. Moore, D. H. Valentine, S. M. Walters & D. A. Webb. Flora Europaea Vol. V. Cambridge: *Cambridge University Press*, pg. 229–230.

Tusiime, F. M.; A. Gizaw, T. Wondimu, C. A. Masao, A. A. Abdi, W. Muwanika, P. Travnicek, S. Nemomissa, M. Popp, G. Eilu, C. Brochmann & M. Pimentel. 2017. Sweet vernal grasses (*Anthoxanthum*) colonized African mountains along two fronts in the Late Pliocene, followed by secondary contact, polyploidization and local extinction in the Pleistocene. *Molecular Ecology* 26: 3513-3532. doi: 10.1111/mec.14136

Watson L, Dallwitz M.J. 2008. The families of flowering plants: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. Vancouver: DIALOG.

Weimarck G. 1975. Karyotypes of eight taxa of *Hierochloë* (Gramineae). *Hereditas* 81: 19–22.

Zhenlan, W. & S. M. Phillips. 2006. *Anthoxanthum* L. In: W. Zhengyi, P. H. Raven, H. Deyuan. Flora of China Vol. XXII. Beijing: *Science Press*.

Zotov, V.D. 1973. *Hierochloe* (Gramineae) in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 11: 561-580.

Problema de investigación

Los caracteres existentes, no permiten una determinación sencilla de las especies del género *Anthoxanthum*, especialmente aquellas que comprenden el complejo *A. redolens*. A partir de ello, surgen algunos aspectos que no han sido investigados:

- 1. ¿Cuáles son las especies válidas para Chile?
- 2. ¿Cuáles son los caracteres que permiten delimitar las especies?
- 3. ¿Cuál es la variabilidad fenotípica de los caracteres?

Objetivo general

• Realizar un tratamiento taxonómico actualizado del género *Anthoxanthum*, para las especies nativas de Chile y Argentina.

Objetivos específicos

- Evaluar el valor discriminante de caracteres morfológicos y anatómicos utilizados tradicionalmente para delimitar las especies chilenas del género *Anthoxanthum*.
- Analizar la variabilidad de los caracteres obtenidos, para las especies del género Anthoxanthum.
- Clarificar las relaciones entre las especies chilenas del género *Anthoxanthum*.

CAPÍTULO 1: Anatomía foliar y micromorfología de las especies nativas del género *Anthoxanthum* de Chile.

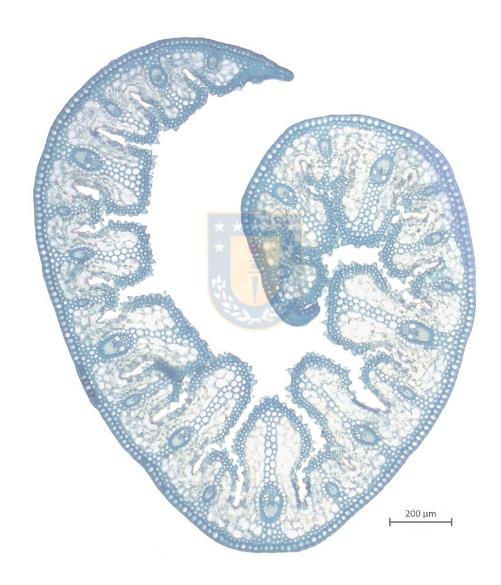


Fig. 4. Corte en sección transversal de Anthoxanthum juncifolium (CONC 135224).

Resumen

La delimitación de especies en la familia Poaceae se ha basado principalmente sobre la morfología de las inflorescencias, esto ha causado dificultades taxonómicas en algunos grupos donde los límites de las especies se solapan, diversos caracteres obtenidos de la anatomía foliar han resultado de gran utilidad para delimitar estas especies. El género *Anthoxanthum* está representado en la parte austral de Sudamérica por siete especies nativas, distribuidas desde Concepción (Chile) y Neuquén (Argentina) hasta Tierra del Fuego. Dos de ellas son fácilmente reconocibles, pero el resto se encuentran, según algunos autores, dentro del complejo *A. redolens* donde los limites específicos se superponen. Investigamos la utilidad taxonómica de los caracteres anatómicos de la sección transversal y vista superficial de la lámina de especímenes de herbario, cubriendo gran parte de la distribución y variabilidad de los caracteres para cada una de las especies del género *Anthoxanthum* descritas para Chile y Argentina. Caracteres como la presencia de una capa continua de esclerénquima abaxial subepidérmico, presencia y cantidad de aguijones en la epidermis abaxial, longitud de las células epidérmicas, entre otros caracteres, permiten delimitar cuatro grupos anatómicos.

Introducción

Tradicionalmente los estudios taxonómicos en la familia Poaceae han utilizado caracteres de las partes reproductivas de la planta, principalmente de las espiguillas e inflorescencias, sobre todo en las de tipo herbácea (Longhi-Wagner 2012). También, el uso de la anatomía foliar, resulta de utilidad como carácter con importante valor taxonómico en la mayoría de los casos donde se dificulta la delimitación de géneros y especies (Parodi 1941, Metcalfe 1960, Zotov

1973, De Paula 1975, Ellis 1976, Ellis 1979, Giraldo-Cañas 2002, 2004, Finot 2010, Villalobos & Finot 2016, Finot *et al.* 2018).

El género Anthoxanthum L. (incl. Hierochloe R. Br.) Incluye unas 54 especies de hábito anual o perenne. Género ampliamente distribuido en zonas templadas y frías del mundo (Connor 2008). Schouten & Veldkamp (1985), basados en las similitudes morfológicas presentes entre los géneros Anthoxanthum y Hierochloe, transfieren la mayoría de las especies de Hierochloe y crean nuevas combinaciones bajo Anthoxanthum. En Sudamérica, el género está representado por siete especies nativas y una introducida (A. odoratum). Anthoxanthum redolens (Vahl) P. Royen, es la especie con mayor distribución en el continente, presente en Argentina, Bolivia, Chile, Ecuador y Perú (De Paula 1975, Tovar 1993, Soreng et al. 2003,), Hierochloe quebrada Connor & Renvoize, endémica de Perú, Anthoxanthum juncifolium endémica de Argentina, Chile y Perú (Tovar 1993). Anthoxanthum gunckelii, A. pusillum y A. utriculatum presentes en Chile y Argentina distribuidas desde Concepción (Neuquén en Argentina) hasta Tierra del Fuego en ambos países. Y con distribución similar, A. altissimum y A. spicatum descritas para Chile (Parodi 1941, De Paula 1975, Marticorena & Quezada 1985, Soreng 2003, Sede 2012).

Parodi (1941) entregó las primeras descripciones anatómicas de la lámina para las especies Chileno-Argentinas. Discute la utilidad taxonómica para diferenciar las especies de *Anthoxanthum* (bajo *Hierochloe*). Reconoce tres tipos anatómicos basados en los cortes de la lámina en sección transversal, donde el primer tipo incluye a las especies *A. redolens*, *A. gunckelii y A. spicatum* que poseen haces vasculares trabados y sin tejido esclerenquimático subepidérmico abaxial continuo, el segundo tipo incluye a las especies *A. altissimum*, *A. utriculatum y A. juncifolium*, que poseen haces vasculares trabados y una capa de tejido

esclerenquimático subepidérmico abaxial y, el tercer tipo, integrado por la especie A. pusillum, que posee hacecillos libres y rodeados por el colénquima. Destaca la utilidad de la anatomía para la identificación de las especies y que sólo con caracteres morfológicos, no serían posible reconocer. Posteriormente De Paula (1974), describe dos especies nuevas (bajo *Hierochloe*) (H. sorianoi De Paula y H. moorei De Paula). Un año siguiente (De Paula, 1975) realiza otro trabajo sobre Anthoxanthum (bajo Hierochloe), destacando el valor taxonómico de la anatomía de las especies estudiadas, sobre todo aquellas donde sus límites se superponen, en lo que denominó como el complejo A. redolens, que incluye a A. altissimum, A. gunckelii, A. redolens, A. spicatum y A. utriculatum, debido a la similitud exomorfológica de las inflorescencias y superposición en su distribución. Connor (2009) describe una nueva especie bajo el género Hierochloe para Perú (H. quebrada Connor & Renvoize), basado en caracteres morfológicos y anatómicos haciendo alusión a la similitud anatómica de esta especie a la especie chilena A. altissimum. Recientemente en una revisión taxonómica de las especies nativas de Anthoxanthum (bajo *Hierochloe*) realizada por Lema-Suarez et al. (2018) abordan las especies de Argentina, Chile y Perú denominada *Hierochloe* sección *Monoecia* (sensu Connor 2012), utilizando principalmente caracteres cualitativos anatómicos, exomorfológicos y moleculares, obteniendo resultados satisfactorios al combinar estos caracteres. Concluyen que las especies más antiguas del continente serían H. quebrada, A. pusillum y A. juncifolium, y el resto de las especies (complejo A. redolens) se agrupan en un clado monofilético. Mencionan que las especies del complejo A. redolens, podrían ser subordinadas a variedades de A. redolens. Estudios que incluyan un mayor número de especímenes y nuevos caracteres podrían ayudar a clarificar la estructura del complejo A. redolens (Lema-Suarez et al. 2018).

Se evalúa el valor taxonómico y la variabilidad de los caracteres anatómicos utilizados tradicionalmente para delimitar las especies nativas de *Anthoxanthum*.

Materiales y métodos

Este estudio se basó en material depositado en los herbarios CONC, BAA y SGO (Thiers 2018). La identificación de las especies se realizó siguiendo los trabajos taxonómicos de Parodi (1941), De Paula (1975) y Sede (2012). Adicionalmente se accedió a imágenes de alta resolución de los tipos disponibles en JSTOR y se analizó la morfología de las partes vegetativas y reproductivas mediante análisis estadísticos multivariados para asegurar la identificación de las especies. En el estudio anatómico se incluyeron 131 especímenes del herbario (CONC) de las siete especies nativas y endémicas de *Anthoxanthum* descritas para Chile (Apéndice 1).

Anatomía

Para los estudios anatómicos de la lámina, se extrajo una pequeña parte (2 cm), de la zona media de la penúltima hoja de la innovación para cada espécimen, posteriormente las muestras fueron restituidas e hidratadas por una hora a 70°C en solución SDS (dodecilsulfato sódico). Una vez restituidas, el fragmento de hoja fue divido en 3 partes, para los cortes en sección transversal, para la epidermis abaxial y para la epidermis adaxial. Los cortes en sección transversal fueron preparados a mano alzada utilizado las técnicas propuestas por Metcalfe (1960). Las muestras fueron decoloradas con solución de hipoclorito de sodio al 5%, hasta quedar traslucidas, posteriormente fueron lavadas con abundante agua destilada, teñidas con azul de metileno y fijadas con una gota de gelatina de Kisser. Para la epidermis abaxial, fue

removida la epidermis adaxial y parénquima con ayuda de un escalpelo, posteriormente la epidermis abaxial fue decolorada hasta quedar traslucida y fijadas con una gota de glicerina de Kisser (sin tinción). Tanto las muestras del corte transversal como las de la epidermis abaxial fueron observadas y fotografiadas con una cámara Zeiss Axiocam ERc5s acoplada a un microscopio óptico (MO) Zeiss Axiostar a 5x y 10x. Para la epidermis adaxial luego de ser restituidas, fueron secadas para ver al microscopio electrónico de barrido (MEB) marca Hitachi SU3500 ubicado en el laboratorio de Microscopía electrónica, del Departamento de Ciencias Básicas de la Universidad del Bío-Bío, Sede Chillán. Las muestras fueron medidas con ayuda del software Zen ver. 2.0, para los caracteres cualitativos se utilizó caracteres de presencia y ausencia y para los caracteres cuantitativos el promedio de las observaciones registradas para cada espécimen de herbario 34 caracteres anatómicos fueron registrados (Apéndice I), en una planilla de cálculo. Para la descripción de los caracteres anatómicos, se utilizó la terminología descriptiva de Ellis (1976, 1979).

Análisis de datos. El análisis de los datos se llevó a cabo mediante la aplicación de métodos univariados y multivariados. Mediante boxplot se grafica la distribución de los valores, donde las cajas muestran la variabilidad de estos valores calculado como la media ± el error estándar y los bigotes calculados como la media ± la desviación estándar para cada carácter estudiado. Los análisis multivariados se realizaron mediante análisis de conglomerados (AC) y análisis de coordenadas principales (ACoP) (Legendre & Legendre 1998; Legendre & Anderson 1998). Para describir y analizar las observaciones multidimensionales se realizó test de normalidad de Shapiro Wilks modificado (Mahibbur & Govindarajulu 1997), y posteriormente con los caracteres normalizados, se realizó análisis de coordenadas principales a la matriz básica de datos (MBD) que contiene 31 caracteres (18 caracteres de la epidermis en vista superficial y

13 caracteres de la lámina en sección transversal, de los cuales 28 son caracteres cuantitativos y 3 cuantitativos) (Tabla 1) y 134 especímenes (UTOs). Para el análisis de conglomerados se eligió el método de agrupamiento de Encadenamiento promedio (Sokal & Michener 1958) y el de Ward (Ward 1963), utilizando el coeficiente de Gower para ambos casos (Gower 1971). El análisis de los datos se llevaron a cabo utilizando los programas InfoStat 2016 (Di Rienzo *et al.* 2016), STATISTICA (StatSoft, Inc. 2004) y Origin (OriginLab, Northampton, MA).

Tabla 1. Caracteres anatómicos utilizados en los análisis.

Caracteres epidérmicos en vista	Codificación	Caracteres del corte transversal	Codificación
superficial		de la lamina	
Largo células largas intercostales (µm)	LCLI	Grosor de la lámina en la zona	GLZI
		intercostal (µm)	
Ancho células largas intercostales	ACLI	Grosor de la lámina en la zona	GLZC
(µm)	* 4	<mark>co</mark> stal (μm)	
Relación largo/ancho células largas	R L/A CCI	Profundidad del surco (μm)	PS
intercostales	4	A CO	
Largo células cortas intercostales (µm)	LCCI	Ancho del surco (µm)	AS
Ancho células cortas intercostales	ACCI	Grosor epidermis abaxial (µm)	GEAB
(µm)			
Relación largo/ancho células cortas	R L/A CCI	Grosor epidermis adaxial (µm)	GEAD
intercostales			
Largo células largas costales (µm)	LCLC	Longitud células buliformes (µm)	LCB
Ancho células largas costales (µm)	ACLC	Grosor costilla central (µm)	GCC
Relación largo/ancho células largas	R L/A CLC	Longitud aguijones epidermis	LAEAD
costales		adaxial (µm)	
Largo células cortas costales (µm)	LCCC	Número de costillas	NC
Ancho células cortas costales µm)	ACCC	Traba esclerenquimática adaxial*	TEAD
Relación largo/ancho células cortas	R L/A CCC	Traba esclerenquimática abaxial*	TEAB
costales			
Relación longitud células largas	R L CLI/CCI	Capa continua de esclerénquima	CCEAB
intercostales/células cortas		abaxial subepidérmico*	
intercostales.			
Relación longitud células largas	RL		
costales/longitud células cortas	CLC/CCC		
costales.			
Grosor pared celular anticlinal (µm)	GPCA		

Longitud aguijones en epidermis	LAEAB	
abaxial (µm)		
Número de aguijones de la epidermis	NAEAB	
abaxial por unidad de área (UA) (UA=		
0,5 mm ²)		
Número de células cortas por unidad	NCC	
de área (UA) (UA= 0,5 mm ²)		

^{*} Caracteres cualitativos.

Resultados

Epidermis de la lámina en vista superficial

Epidermis abaxial (Microscopía óptica, MO) (Fig. 5. A-F).

Células largas intercostales de forma generalmente rectangular o levemente hexagonal; paredes anticlinales horizontales rectas, con ondulaciones leves o moderadas y paredes anticlinales verticales rectas u oblicuas; células de tamaños variables, de 100-450 μm x 9-45 μm, de 4 hasta 30 veces más largas que anchas, paredes anticlinales de grosor poco variable, de 2 a 8 μm, con perforaciones visibles, generalmente las células de la zona intercostal más anchas que las de la zona costal. *Células cortas intercostales* de formas variables, suberosas o silíceas, rectangulares o cuadradas (*A. altissimum, A. gunckelii, A. redolens, y A. utriculatum*), excepcionalmente más anchas que largas (*A. pusillum*), o levemente enangostadas en el centro (*A. juncifolium*), hasta 4 veces más largas en relación a su ancho, de 4 a 50 μm de largo x 10 a 30 μm, paredes anticlinales de la misma forma y grosor que las células largas, paredes poco, leve o moderadamente onduladas, distribuidas generalmente alternadas con las células largas, simples o agrupadas en pares, variando en cantidad a lo largo de la epidermis de 12 a 200 células cortas por UA. *Células largas costales* en general presentan la misma morfología que las células intercostales, siendo más angostas y largas que las células intercostales, de 90-370

μm x 6-30 μm, de 6 hasta 46 veces más largas en relación a su ancho. *Células cortas costales* similares a las células cortas intercostales, de 4-45 μm x 8-21 μm, pudiendo ser más anchas que largas o hasta 4 veces más largas en relación a su ancho, de distribución similar a las células cortas intercostales. *Estomas* generalmente ausentes, limitados principalmente a la epidermis adaxial. *Aguijones* variando en presencia y cantidad en cada especie. Pueden estar ausentes (*A. pusillum* y *A. juncifolium*), escasamente presentes (*A. redolens y A. gunckelii*), o presentes (*A. altissimum y A. utriculatum*), variando de 0 a 70 aguijones por UA., de 40 a 130 μm de largo, siendo de mayor tamaño las de la zona costal, base de forma redondeada u ovalada, barbas con tamaño medio (mitad) o grande (doble) en relación a su base, desarrollada levemente desde la base o levantadas. *Macropelos* presentes en *A. pusillum*, varían de 45 a 100 μm de largo, poco presentes en el resto de las especies.

Epidermis adaxial (Microscopía electrónica de barrido, MEB) (Fig. 6. A-F).

Surcos presentes, varían de 100 a 390 μm de profundidad desde el ápice de la costilla. Células buliformes presentes en el fondo del surco. Macropelos abundantemente presentes en A. pusillum, sin base bulbosa, escasamente presentes en el resto de las especies. Aguijones en forma de gancho, con base bulbosa (A. altissimum, A. juncifolium, A. gunckelii, A. redolens y A. utriculatum), limitados al ápice, hasta el tercio superior de la costilla, variando en densidad y tamaño, de 23 a 100 μm de largo. Estomas presentes en la base de la costilla, de 2 a 6 estomas por costilla, muy próximos a la altura del haz vascular, sobre las células buliformes.

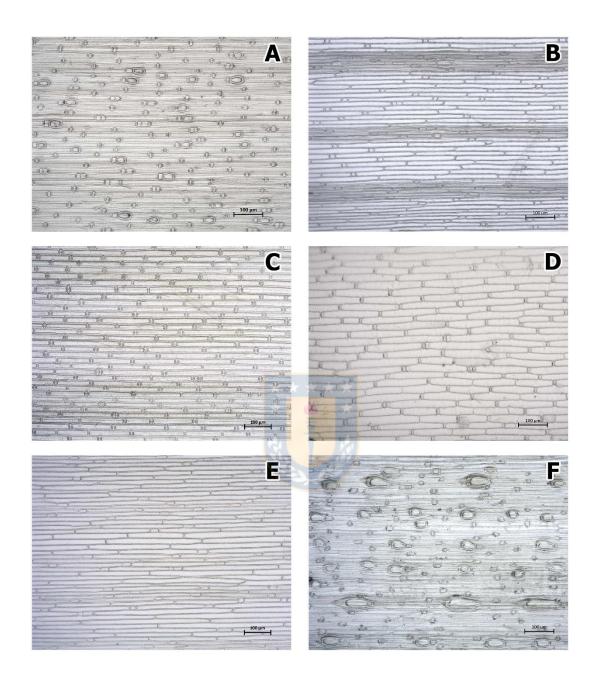


Fig. 5. Epidermis abaxial (MO) de las especies de *Anthoxanthum*. A. A. altissimum, B. A. gunckelii, C. A. juncifolium, D. A. pusillum, E. A. redolens, F. A. utriculatum. Escala 100 μm. A, Meza y Águila 6744 (CONC); B, Gunckel 697 (CONC); C, Marticorena et al. 444 (CONC); D, Domínguez 136 (CONC); E, Pisano et al. 8444 (CONC); F, Parra y Torres 503 (CONC).

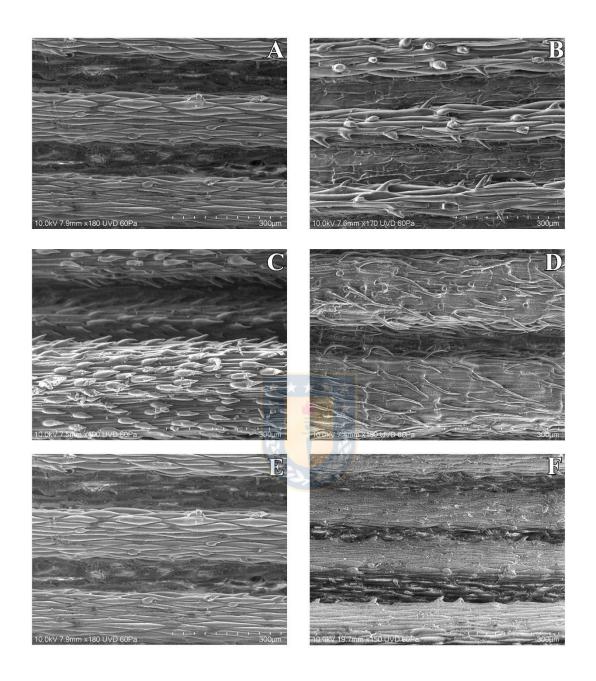


Fig. 6. MEB de la epidermis adaxial para cada una de las especies de *Anthoxanthum*. A. A. altissimum, B. A. gunckelii, C. A. juncifolium, D. A. pusillum, E. A. redolens, F. A. utriculatum. A, Meza y Águila 6744 (CONC); B, Gunckel 697 (CONC); C, Marticorena et al. 444 (CONC); D, Domínguez 136 (CONC); E, Pisano et al. 8444 (CONC); F, Parra y Torres 503 (CONC).

Corte transversal de la lámina (Microscopía óptica, MO) (Fig. 7. A-F).

Contorno de la lámina convoluta (A. juncifolium), conduplicada (A. pusillum), casi plana con un ángulo menor o cercano a 180°, levemente cóncava en los extremos (A. altissimum, A. gunckelii, A. redolens y A. utriculatum), simétricos a ambos lados de la lámina. Surcos adaxiales, abiertos, ubicados entre los haces vasculares, en forma de U o V, de profundidad variable, de más de la mitad en comparación al grosor de la lámina en la zona costal, de 100 a 390 µm de profundidad desde el ápice de la costilla hasta el fondo del surco, surcos excepcionalmente estrechos (A. juncifolium) variando de 18 a 195 µm de ancho a la altura del haz vascular, siempre presentes. Costillas presentes en la cara adaxial de la lámina, distribuidas sobre los haces vasculares, de ápices redondeados, planos o puntiagudos, de igual tamaño (A. altissimum, A. gunckelii, A. redolens, A. pusillum y A. utriculatum), independiente si están sobre un haz vascular de primer o segundo orden, de 180 a 600 µm de alto, o notoriamente alternadas en tamaño a lo largo de la lámina (A. juncifolium), costillas asociadas a haces vasculares de segundo orden de 160 a 330 µm de alto, mientras que las costillas asociadas a haces vasculares de primer orden varían entre 320 a 570 µm de alto. Nervio medio puede ser de igual tamaño al resto de las costillas (A. altissimum, A. gunckelii, A. redolens, A. pusillum y A. utriculatum), de 180 a 530 µm de alto, o excepcionalmente mayor al resto (A. juncifolium) de 310 a 870 µm de alto. Haces vasculares de primer orden oboyados o elípticos, con cavidad protoxilemática y grandes vasos metaxilemáticos, de tamaño similar o casi el doble de tamaño en comparación con las células de la vaina parenquimática, verticalmente elongados, rodeados por dos vainas, una interna mestomática y una externa parenquimática. Vaina parenquimática verticalmente alargada, de forma similar al haz, en general, con ausencia de cloroplastos,

incompleta en el lado abaxial, levemente interrumpida, de una a tres células de paredes engrosadas, la vaina parenquimática unida a la epidermis adaxial puede estar ausente o estar unida por una hilera de células uni, bi o tri-seriada, la vaina parenquimática puede estar ausente (A. pusillum) o presente, unida por una hilera de células uni, bi o multiseriada a la epidermis abaxial. Vaina mestomática continua, con células de menor tamaño que las células de la vaina parenquimática, más engrosadas, rodeando completamente al haz. Haces vasculares de segundo orden verticalmente alargados, angulares (hexagonal u octagonal) con xilema y floema distinguibles, al igual que los haces vasculares de primer orden, están rodeados por una vaina interna mestomática y una externa parenquimática. Vaina parenquimática elíptica, verticalmente alargada, rodeando completamente a la vaina o interrumpida en el lado abaxial por células esclerenquimáticas de una a tres fibras, células que rodean el haz, de mayor tamaño hacia la cara adaxial, vaina parenquimática hacia el lado adaxial, sin extensiones o con extensiones estrechas (uniseriada o biseriada) o amplias (triseriada), de paredes engrosadas, generalmente más grandes que las células que rodean el haz, de dos a más de cinco células de alto, unidas a una banda esclerenquimática presente en la epidermis adaxial de la hoja, vaina parenquimática hacia el lado abaxial sin extensiones o con extensiones estrechas (biseriada) o amplias (triseriada o multiseriada) unida hacia la cara abaxial, por células parenquimáticas engrosadas o células esclerenquimáticas extendidas desde la epidermis abaxial. Vaina mestomática continua, con células de menor tamaño que las células de la vaina parenquimática, más engrosadas hacia el lado abaxial (floema) o engrosadas de forma homogénea. Mesófilo con células isodiamétricas, estrechamente unidas, rodeando completamente los haces vasculares, adaxialmente interrumpido por células buliformes entre las costillas o interrumpido por extensiones de la vaina parenquimática. Esclerénquima del lado adaxial, presente,

subepidérmico, formando una fila simple de células, arqueado, siguiendo la forma del ápice de la costilla, no unido al haz vascular o unido al haz vascular con banda uni o triseriada, (A. utriculatum), esclerénquima del lado abaxial, ausente o si está presente, de forma triangular o trapezoidal, trabando o no el haz vascular con una hilera de células bi, tri o multiseriada, más angosta que el haz vascular, de distribución limitada al haz vascular o continua, formando una banda continua pajo la epidermis abaxial, esclerénquima del margen bien desarrollado, de forma puntiaguda o muy puntiaguda, curvada con el esclerénquima extendiéndose hacia el lado abaxial de la lámina. Epidermis abaxial con células epidérmicas engrosadas en la pared tangencial externa, de 12 a 39 µm de alto. Epidermis adaxial con células buliformes presentes, limitadas al fondo del surco entre las costillas, en forma de abanico, células con pared tangencial externa más corta que la pared tangencial interna; células centrales generalmente mayor que el resto, de 15 a 59 µm de alto, células epidérmicas de igual o irregular tamaño, no mayores a ¼ del grosor de la hoja, sin engrosamiento, generalmente menores a las células buliformes, de 14 a 35 µm de alto, estomas presentes en el fondo del surco, sobre las células buliformes, aguijones presentes, de base bulbosa o redondeada, con barba o puntiagudos, varían de 23 a 100 µm de largo.

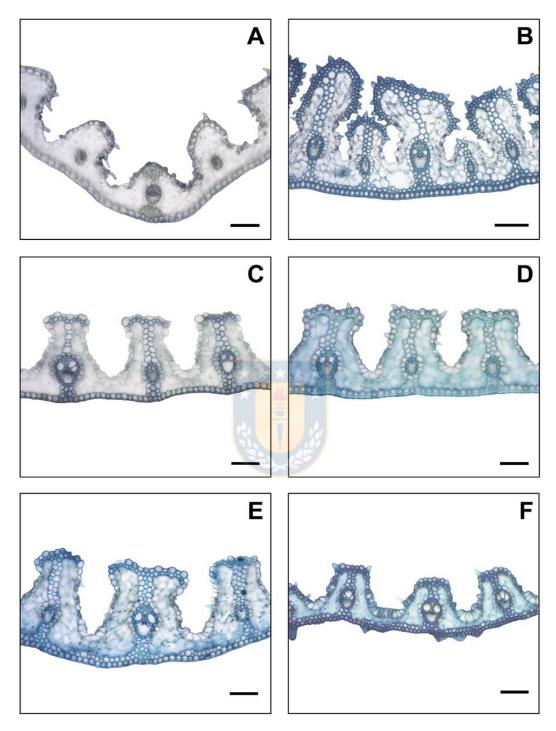


Fig. 7. Imágenes representativas del corte transversal de la lámina (MO) de cada una de las especies de *Anthoxanthum*. A. *A. altissimum*, B. *A. gunckelii*, C. *A. juncifolium*, D. *A. pusillum*, E. *A. redolens*, F. *A. utriculatum*. A, *Meza y Águila 6744* (CONC); B, Gunckel 697 (CONC); C, *Marticorena et al. 444* (CONC); D, *Domínguez 136* (CONC); E, Pisano *et al.* 8444 (CONC); F, *Parra y Torres 503* (CONC). Escala: 100 μm.

Análisis de coordenadas principales.

El análisis de coordenadas principales que incluye a las especies *A. altissimum, A. gunckelii, A. juncifolium, A. pusillum, A. redolens* y *A. utriculatum,* reconoce 4 grupos anatómicos (Fig. 5).

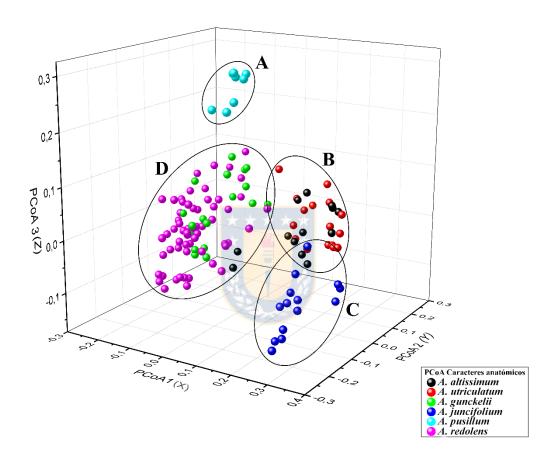


Fig. 8. Análisis de coordenadas principales que muestra cuatro grupos anatómicos diferenciables dentro de las especies estudiadas. A. A. pusillum, B. A. altissimum y A. utriculatum, C. A. juncifolium y D. A. gunckelii y A. redolens.

A continuación se describen las principales características de cada uno de los grupos anatómicos obtenidos del análisis de coordenadas principales.

Grupo A (Fig. 8 A). Comprende los especímenes de A. pusillum, que se caracterizan por la ausencia de trabas esclerenquimáticas en casi todos los haces vasculares, los que se encuentran rodeados por células del mesófilo, el haz del nervio medio se encuentra trabado por el lado abaxial y adaxial de la lámina por células parenquimáticas engrosadas y esclerenquimáticas. El grosor de la lámina en la zona costal (Fig. 8 C), la profundidad del surco (Tabla 2) (Fig. 8 D), la relación de la profundidad del surco en relación al grosor de la lámina (Fig. 8 E) y el número de costillas destacan en esta especie, al presentar los menores valores registrados del resto de las especies estudiadas. La presencia de largos pelos en la epidermis abaxial (Fig. 7 H) sólo se presentó en los especímenes de A. pusillum, (Fig. 6 A) además de células epidérmicas de la zona intercostal más anchas en comparación a las de las otras especies (Fig. 5A).

Grupo B (Fig. 8 B). Conformado por *A. utriculatum* y *A. altissimum* que poseen haces vasculares trabados tanto del lado abaxial como adaxial, la presencia de una capa esclerenquimática continua sobre la epidermis abaxial. Diferencias estadísticamente significativas en la longitud de las células largas intercostales, longitud de las células cortas costales e intercostales, longitud de aguijones en la epidermis abaxial (38-133 μm), el número de aguijones, el grosor de la epidermis abaxial y el número de costillas, difieren del resto de los grupos anatómicos.

Grupo C (Fig. 8 C). Comprende los especímenes de *A. juncifolium*. Se caracteriza por la presencia de una capa continua de células esclerenquimáticas sobre la epidermis abaxial, haces vasculares trabados por células esclerenquimáticas en la cara abaxial y células parenquimáticas engrosadas hacia la cara adaxial, costillas de gran tamaño (grosor de la lámina sobre los haces vasculares), las mayores de las especies estudiadas (Tabla 2), surcos profundos y estrechos entre las costillas. Costilla central bastante diferenciable que puede llegar hasta las 870 μm en

los especímenes estudiados, gran número de células cortas llegando hasta las 220 por unidad de área y gran número de células cortas por unidad de área (Fig. 8C) (Tabla 2), en la epidermis en vista superficial se aprecian células intercostales de menor longitud, tanto costales como intercostales en comparación al resto de las especies estudiadas (Fig. 6A y D), y aguijones prácticamente ausentes en la epidermis abaxial (Fig. 7I), limitándose solo a la epidermis adaxial.

Grupo D (Fig. 8 D). Comprende a las especies A. redolens y A. gunckelii. Sus características anatómicas del corte transversal que destacan del resto de los grupos anatómicos son la ausencia de la capa esclerenquimática continua sobre la epidermis abaxial, el esclerénquima abaxial se limita solo a la zona de los haces vasculares que son trabados con la epidermis abaxial. Haces vasculares rodeados por células del mesófilo y trabados a la epidermis adaxial por células parenquimáticas con paredes engrosadas. Dentro de los caracteres de la epidermis en vista superficial que destacan dentro del grupo: Largo de células largas costales, siendo las mayores dentro de los grupos estudiados (Fig. 7 A), relación del largo/ancho de las células cortas costales. El grupo D es el que posee la mayor variabilidad en gran parte de los caracteres estudiados (Tabla 2).

Tabla 2. Rango de variabilidad de caracteres anatómicos según grupo anatómico. Media, desviación estándar y valores máximos y mínimos para cada carácter.

Grupo anatómico	Grupo A	Grupo B	Grupo C	Grupo D
Codificación	Media ± DE	Media ± DE	Media ± DE	Media ± DE
carácter	(Min - Max)	(Min - Max)	(Min - Max)	(Min - Max)
LCLI	$221,4 \pm 52,3$	$233,3 \pm 46,0$	$152,6 \pm 34,6$	$286,3 \pm 68,4$
	(127,4 - 296,1)	(136,0 - 305,8)	(112,9 - 238,4)	(116,0 - 452,5)
ACLI	$27,4 \pm 3,0$	$18,2 \pm 6,0$	$17,1 \pm 2,3$	17.8 ± 3.9
	(24,7 - 32,8)	(12,6 - 45,7)	(14,4 - 20,7)	(8,9 - 31,1)
R L/A CCI	$8,1 \pm 2,1$	$13,5 \pm 3,6$	$9,1 \pm 2,4$	$16,6 \pm 4,9$
	(5,1 - 11,1)	(4,0 - 21,6)	(6,2 - 13,1)	(7,1 - 31,7)
LCCI	$10,1 \pm 1,6$	$15,2 \pm 5,1$	$6,4 \pm 1,3$	$21,5 \pm 7,0$

	(8,0 - 12,2)	(7,4 - 29,8)	(4,0 - 8,9)	(10,4 - 50,0)
ACCI R L/A CCI	$19,3 \pm 1,8$	17,6 ± 2,9	19,1 ± 1,9	$15,5 \pm 3,3$
	(17,1 - 22,9)	(13,1 - 25,2)	(16,2 - 22,4)	(10,0 - 29,4)
	0.5 ± 0.1	0.9 ± 0.4	0.3 ± 0.1	$1,5 \pm 0,6$
	(0,4 - 0,6)	(0,5 - 1,8)	(0,2 - 0,6)	(0,4 - 3,8)
LCLC	$164,6 \pm 65,2$	$202,0 \pm 40,3$	$145,3 \pm 36,2$	230.9 ± 56.1
	(97,6 - 296,1)	(121,7 - 333,3)	(104,1 - 223,6)	(91,2 - 372,0)
ACLC	18.5 ± 7.4	$12,9 \pm 2,5$	$14,1 \pm 3,2$	10.8 ± 2.5
	(6,1-29,7)	(8,3 - 18,2)	(8,3 - 19,7)	(6,2 - 16,4)
R L/A CLC	9.6 ± 3.4	16.0 ± 4.1	10.7 ± 3.0	$22,4 \pm 7,4$
RETICEC	(5,6 - 16,0)	(9.8 - 31.4)	(6,8 - 16,4)	(9,5 - 46,0)
LCCC	9.5 ± 2.2	17.4 ± 5.8	$8,3 \pm 2,9$	$28,6 \pm 6,6$
Lece	(6.9 - 12.8)	(7,3-28,3)	(4,3-15,7)	(11,5 - 45,5)
ACCC	$(0,9 \pm 12,0)$ $15,9 \pm 3,5$	14.6 ± 2.5	16.7 ± 1.8	$11,8 \pm 2,1$
ACCC	(9,0 - 19,8)	(10,6-21,1)	(14,4-20,3)	(7.8 - 16.5)
D I /A CCC	0.6 ± 0.2	$1,3 \pm 0,5$	0.5 ± 0.2	$(7,8 \pm 10,5)$ $2,5 \pm 0,8$
R L/A CCC	(0.5 - 0.9)	(0,5 - 2,5)	(0.3 ± 0.2) (0.2 - 0.9)	(0.9 - 4.6)
R L CLI/CCI	(0,3-0,9) $22,1 \pm 5,2$	(0,3-2,3) $16,6 \pm 5,2$	(0,2 - 0,9) $24,2 \pm 4,6$	(0.9 - 4.0) 14.0 ± 3.9
R L CLI/CCI			, ,	
R L CLC/CCC	(15,1 - 32,8)	(9,6 - 27,2)	(17,4 - 30,6)	(8,1 - 30,0)
R L CLC/CCC	17.0 ± 4.3	12.7 ± 4.6	18.8 ± 6.2	$8,3 \pm 2,0$
CDC 4	(12,9 - 24,6)	(6,9 - 25,0)	9,9 - 30,6)	4,7 - 15,3)
GPCA	3.9 ± 0.7	4,8 ± 1,1	6.8 ± 1.1	5,2 ± 1,3
7.17.17	(2,8 - 5,1)	(2,1 - 7,0)	(5,0 - 8,4)	(2,5 - 8,7)
LAEAB		81.4 ± 23.7	46.0 ± 2.9	$65,5 \pm 14,6$
		(38,2 - 133,3)	(44,0 - 48,0)	(44,9 - 102,4)
NAEAB	$0,0 \pm 0,0$	$17,7 \pm 15,2$	$0,4 \pm 1,6$	$3,4 \pm 12,4$
	(0,0 - 0,0)	(0,0 - 58,0)	(0,0 - 6,0)	(0,0 - 71,0)
NCC	$72,0 \pm 18,7$	$80,9 \pm 26,9$	$155,5 \pm 36,8$	$61,5 \pm 26,3$
	(42,0 - 100,0)	(16,0 - 152,0)	(92,0 - 217,0)	(12,0 - 142,0)
GLZI	$101,7 \pm 15,8$	$102,6 \pm 18,3$	$129,3 \pm 13,2$	$100,4 \pm 26,3$
	(83,9 - 132,8)	(64,0 - 141,7)	(108,5 - 148,8)	(55,4 - 213,9)
GLZC	$252,7 \pm 28,4$	$291,5 \pm 64,7$	$371,6 \pm 66,3$	$327,7 \pm 79,6$
	(185,5 - 280,1)	(181,3 - 474,2)	(282,5 - 510,0)	(189,9 - 602,0)
PS	$151,0 \pm 23,0$	$188,9 \pm 53,6$	$242,2 \pm 63,0$	$227,3 \pm 63,3$
	(101,1 - 181,9)	(108,5 - 332,5)	(162,8 - 373,5)	(110,7 - 388,2)
R PS/ GLZC	0.6 ± 0.1	0.6 ± 0.1	0.6 ± 0.1	0.7 ± 0.1
	(0,5 - 0,7)	(0,5 - 0,7)	(0,6 - 0,8)	(0,5 - 0,8)
AS	$78,0 \pm 32,2$	$76,0 \pm 27,6$	$37,5 \pm 14,3$	$103,1 \pm 36,2$
	(41,0 - 140,2)	(22,4 - 151,4)	(18,0 - 60,3)	(40,3 - 195,0)
GEAB	$27,3 \pm 3,5$	$20,0 \pm 2,5$	$25,1 \pm 4,5$	$26,1 \pm 4,2$
	(21,0 - 33,5)	(16,4 - 26,2)	(11,7 - 29,8)	(18,6 - 38,7)
GEAD	24.8 ± 2.3	$20,0 \pm 3,3$	$16,9 \pm 3,3$	$22,5 \pm 3,7$
	(20,1 - 27,9)	(14,7 - 29,2)	(13,8 - 27,0)	(15,6 - 35,6)
LCB	$32,4 \pm 2,9$	$32,2 \pm 6,3$	$26,6 \pm 5,4$	$33,4 \pm 9,1$
	(30,0 - 38,9)	(21,7 - 44,7)	(15,8 - 35,0)	(20,3 - 58,6)
GCC	$226,0 \pm 49,4$	$310,4 \pm 71,8$	548,3 ± 156,6	353.8 ± 89.8
	(180,6 - 331,1)	(206,6 - 503,0)	(310,1 - 869,6)	(190,2 - 639,9)
LAEAD	62,0 ± 19,1	$37,5 \pm 5,6$	$35,3 \pm 4,0$	44,0 ± 9,3
	(44,7 - 102,3)	(24,2 - 48,4)	(28,2 - 41,4)	(22,9 - 80,2)
NC	$9,1 \pm 2,0$	24.6 ± 8.2	20.7 ± 3.8	16.9 ± 4.6
	(7,0 - 12,0)	(8,0 - 41,0)	(12,0 - 25,0)	(10,0 - 32,0)

Análisis de coordenadas principales de los caracteres anatómicos

El análisis de coordenadas principales permitió reconocer cuatro grupos anatómicos (Fig. 3): El grupo A (Fig. 8A) comprende los especímenes de *A. pusillum*, que se caracterizan por la ausencia de trabas esclerenquimáticas, haz del nervio medio trabado con la epidermis abaxial y adaxial de la lámina por células parenquimáticas engrosadas y esclerenquimáticas. El grosor de la lámina en la zona costal, la profundidad de los surcos, la relación de la profundidad de los surcos en relación al grosor de la lámina y el número de costillas presentaron valores menores en comparación con las restantes especies. La presencia de pelos largos en la epidermis abaxial sólo se presentó en *A. pusillum*, además de células epidérmicas de las zonas intercostales más anchas en comparación a las de las otras especies.

El grupo B (Fig. 8 B), está conformado por *A. utriculatum* y *A. altissimum*, con haces vasculares trabados abaxial y adaxialmente, presencia de un estrato esclerenquimático continuo bajo la epidermis abaxial. En general, la mayoría de los caracteres epidérmicos mostraron valores menores en comparación a las especies más afines, *A. redolens* y *A. gunckelii*, así como mayor número de aguijones y éstos de mayor tamaño, especialmente en *A. utriculatum*, menor grosor de la epidermis abaxial en *A. altissimum* y *A. utriculatum* y mayor número de costillas, poseen los valores más altos de los grupos anatómicos estudiados.

El grupo C (Fig. 8 C) comprende los especímenes de *A. juncifolium*. Se caracteriza por la presencia de una capa continua de células esclerenquimáticas bajo la epidermis abaxial, haces vasculares trabados por células esclerenquimáticas en la cara abaxial y células parenquimáticas engrosadas hacia la cara adaxial, costillas de gran tamaño (grosor de la lámina sobre los haces vasculares), las mayores de las especies estudiadas, surcos profundos y estrechos entre las

costillas; costilla central bastante diferenciable que puede llegar hasta las 870 µm en los especímenes estudiados, alto número de células cortas llegando hasta las 220 por unidad de área, además de ser las más cortas registradas en el grupo junto con *A. pusillum*; los aguijones están prácticamente ausentes (no más de 5 por U.A) en la epidermis abaxial, limitándose solo a la epidermis adaxial.

El grupo D (Fig. 8 D) comprende a las especies *A. redolens* y *A. gunckelii*. Se caracteriza por la ausencia de un estrato esclerenquimático continua bajo la epidermis abaxial, haces vasculares trabados a la epidermis adaxial por células parenquimáticas con paredes engrosadas; células largas costales e intercostales mayores que en las restantes especies estudiadas; relación mayor largo/ancho de las células cortas costales. Este grupo es el que posee la mayor variabilidad anatómica entre las especies estudiadas.

Discusión

Basados en los análisis de coordenadas principales de los caracteres anatómicos es posible reconocer cuatro grupos anatómicos dentro de las especies nativas *Anthoxanthum* descritas para Chile. No se encontraron diferencias anatómicas dentro de las especies, que puedan estar sujetas a factores ambientales directamente relacionados con la distribución latitudinal o altitudinal de cada especie, por lo que concluimos de manera preliminar, que las características anatómicas propias de cada especie no están sujetas a variables ambientales. *A. redolens* la especie con mayor distribución, no posee esclerénquima continuo en ninguno de los especímenes estudiados, ni siquiera en aquellos individuos con distribución más austral. Caso similar ocurre con *A. altissimum*, *A. utriculatum* y *A. juncifolium* donde la anatomía permanece

poco variable y característica para cada especie independiente de su distribución latitudinal o altitudinal. Gracias al número de especímenes y el tipo de caracteres utilizados (mayormente caracteres cuantitativos) fue posible obtener una mejor percepción de la variabilidad de cada uno de los caracteres y observar gráficamente (mediante Boxplot) el solapamiento de los caracteres entre las especies.

Parodi (1941) en su trabajo sobre las gramíneas sudamericanas del género *Anthoxanthum* (bajo *Hierochloe*), reconoció tres tipos anatómicos, el primero, incluye a las especies *H. redolens*, *H. gunckelii* y *H. spicata*, el segundo tipo que incluye a las especies *H. altissima*, *H. utriculata* y *H. juncifolia*, y el tercer tipo integrado por la especie *H. pusilla*, agrupados por sus similitudes anatómicas del corte transversal de la lámina.

En nuestro trabajo y con los caracteres utilizados no fue posible diferenciar a la especie descrita por Parodi *A. spicatum*, tampoco a las especies descritas por De Paula (1975) *H. sorianoi* y *H. moorei*.

El uso combinado de caracteres anatómicos vegetativos de la lámina en vista superficial y del corte transversal, permiten delimitar claramente a *Anthoxanthum pusillum* debido a su particularidad anatómica: haces vasculares libres rodeados por células del mesófilo, exceptuando el haz central, característica presente solo en los especímenes determinados como *A. pusillum*.

El grupo C que involucra a los especímenes determinados como *A. juncifolium*, presentan también una anatomía particular como fue descrita en los resultados de este trabajo, costillas pronunciadas, surcos profundos, una gran costilla central, y una capa continua esclerenquimática sobre la epidermis abaxial que se extiende a lo largo de la lámina, destacan de entre los caracteres de la anatomía del corte transversal en *A. juncifolium*. El gran número

de células cortas por unidad de área, un mayor grosor de la pared celular anticlinal, células cortas de pequeña longitud (las menores en comparación al resto de las especies estudiadas), y una epidermis abaxial con un número muy bajo de aguijones y de corta longitud, permite utilizar la epidermis en vista superficial como una herramienta bastante útil para identificar esta especie sin la necesidad de realizar un corte transversal de la hoja, y que según nuestro criterio, son caracteres con un alto valor taxonómico que diferencia a *A. juncifolium* del resto de las especies.

El problema se centra en las especies que componen el complejo *A. redolens*: *A. altissimum*, *A. gunckelii*, *A. utriculatum* y *A. redolens*, que presentan una morfología floral bastante similar y que sin la ayuda de la anatomía, se dificulta su identificación (Parodi 1941, De Paula 1975). En base a los especímenes estudiados se evidencian dos grupos diferenciables: el grupo "B", *A. altissimum - A. utriculatum* y el grupo "D", *A. gunckelii - A. redolens*, los principales caracteres que diferencias estos grupos son la ausencia de la capa esclerenquimática sobre la epidermis abaxial, ausente en todos los especímenes de *A. gunckelii* y *A. redolens* pero presente en *A. altissimum* y *A. utriculatum*. El largo de las células epidérmicas cortas costales e intercostales, siendo más cortas en el grupo B y mayores en el grupo D, un menor número de aguijones presentes en la epidermis abaxial en el grupo D y mayor en B, la profundidad del surco de la costilla y la altura de la costilla, demuestran diferencias anatómicas en el grosor de la lámina, entre estos dos grupos siendo menor en el grupo B y láminas con costillas más pronunciadas en el grupo D.

Este trabajo entrega antecedentes no presentados anteriormente para las especies nativas de Chile del género *Anthoxanthum* mostrando la variabilidad de cada uno de los caracteres estudiados para cada especie, el valor taxonómico de cada uno de ellos, y con ello fue posible

diferenciar cuatro grupos. El uso combinado de los caracteres anatómicos aquí utilizados, no permiten diferenciar a *A. utriculatum* de *A. altissimum*, debido a la similitud en la mayoría de los caracteres, lo que podría sugerir que *A. altissimum* pueda ser subordinado como una variedad de *A. utriculatum*. Los caracteres anatómicos y los análisis estadísticos aquí realizados respaldan la separación de *A. altissimum* y *A. utriculatum* del complejo *A. redolens*, por lo que no encontramos pertinente considerar a estas especies como variedades de *A. redolens* como lo sugiere en su reciente trabajo, Lema-Suárez *et al.* (2018). Tampoco fue posible diferenciar a *A. gunckelii* de *A. redolens*, eventualmente por la similitud que ambas especies presentan, tanto anatómica como morfológica, lo que podría sugerir que *A. gunckelii* podría ser una variedad de *A. redolens*, estudios que combinan caracteres anatómicos y morfológicos, con un gran número caracteres y especímenes permitirán, dilucidar este problema de estas especies "elementales" que Parodi (1941) mencionó en su trabajo sobre las gramíneas sudamericanas y que recientemente en trabajos que combinan diversos caracteres también lo han sugerido (Lema-Suarez *et al.* 2018).

Material examinado

Anthoxanthum altissimum: CHILE. Región de la Araucanía: Prov. Cautín, Nueva Imperial, Lomas Cholchol, 38°36' S-72°51' W, 60 m, 12 -XII- 1979, Montero 11230 (CONC 85406); Cherquenco, zona volcán Llaima, 38°43'S-71°43'W, 945 m, 10-XII-1982, Montero 12383 (CONC 85397); Puerto Saavedra, 38°47'S-73°23'W, 10 m, XII-1946, Gunckel 52163 (CONC 71270); Puerto Saavedra, 38°47'S-73°23'W, 10 m, XII-1919, Hollermayer 2441 (CONC 71234). **Región del Biobío:** Prov. de Arauco, Isla Mocha, La Ballena, 38°22'S-73°55', 280 m, X-1958, Kunkel M-306 (CONC 71267); Laraquete, 37°10'S-73°11', 10 m, 9-XI-1939, Pfister s.n. (CONC 6157). Región de Los Lagos: Prov. Chiloé, Isla Chaulinec, east side, 42°38'S-73°18'W, 30 m, 5-II-1983, Villagrán 5294 (CONC 109891); Isla Chuit, 42°39'S-73°04', 15 m, 31-I-1985, Meza & Aguilar 6744 (CONC 69231). Prov. Osorno, Osorno, Centinela, Puerto Octay, 40°59'S-72°52'W, 60 m, 29-I-1943, *Ponce* 59 (CONC 144802). **Región de Los Ríos**: Prov. Valdivia, Corral, El Barro, 39°52'S-73°26'W 20 m, 15-X-1931, Gunckel 2426 (CONC 54698); Corral, El Barro, 39°52'S-73°26'W, 20 m, 15-X-1931, Gunckel 2426 (CONC 71273); Llancacura, 40°19'S-73°25'W 20 m, 21-XII-1947, Gunckel 17061 (CONC 71238); Niebla, 39°51'S-73°24'W 20-25 m, 13-XII-1931, Gunckel 2859 (CONC 71241); Chanchan, 39°51'S-72°07' 200 m, 19-XI-1958, Kunkel 673 (CONC 71264); Cau-Cau, 39°48'S-73°15'W 5 m, 28-I-1924, Gunckel 539 (CONC 71271); Cerro Mirador, Cordillera Pelada, 40°10'S 73°29'W 1040 m, 1-II-1965, Ricardi & al. 1189 (CONC 30202).

Anthoxanthum gunckelii: CHILE: Región de Aysén del General Carlos Ibáñez del Campo: Prov. De Capitán Prat, Puerto Consuelo, Isla Rio Pratt, 51°32'S-72°43'W, 5-XII-1958, Magens 3698 (CONC 141047); Parque Nacional Laguna San Rafael, playa sector Hotel, 46°37'5"S-73°53'W, 31-I-1988, Pisano 6252 (CONC 104592). Prov. General Carrera, Rio Cofré, 46°11'S-72°47'W, 500 m, 25-II-1996, Vogel 532 (CONC 135545). Región de Los Lagos: Prov. Osorno, Puyehue, Parque Nacional Puyehue, al NW de Paso Cardenal Antonio Samore a Argentina, E de Osorno, 95 km, 40°42'38"S-71°56'50"W, 1320 m, 27-I-2002, Soreng 2002 (CONC 158345); Paso Puyehue, 40°40'S-71°58'W, 1200 m, 19-III-1954, Sparre & Constance 10818 (CONC 17464); Camino internacional Puyehue cerca de la frontera, 40°40'S-71°58', 1300 m, 14-I-1954, Pfister s.n. (CONC 14542). Prov. Chiloé, Isla Quilán, sector SW costa, 43°24'S-74°15'W, 25 m, 1-II-1986, Villagrán y Leiva 7217 (CONC 76728);

Trayecto entre Caleta Santa Bárbara y Cana, costa, 42°49'S-72°50'W, 5 m, 18-I-1986, *Villagrán 7124* (CONC 76697); Isla Quilán, entre Punta Mala y Punta Abrigo, costa, 43°24'S-74°15'W, 20 m, 2-II-1986, *Villagrán y Leiva 7270* (CONC 76676); Isla Grande de Chiloé, Comunidad de Compu, 42°52'S-73°42'W, 20 m, 7-II-1983, *Villagrán 4842* (CONC 71287). **Región de Los Ríos:** Prov. Valdivia, La Barra, Rio Bueno, 40°14'S-73°42'W, 2 m, 9-I-1938, *Moreno 3301* (CONC 85395); Corral, Cerro Marina, 39°53'S-73°25'W, 55 m, 17-X-1934, *Gunckel 4882* (CONC 134433); San Carlos, 39°52'S-73°26'W, 20 m, XI-1929, *Gunckel 697* (CONC 71272); Niebla, 39°51'S-73°24'W, 15-20m, 26-XII-1932, *Gunckel 12631* (CONC 71266); Vista Alegre, 39°34'S-72°51'W, 225 m, 23-I-1962, *Oehrens s.n.* (CONC 71265). **Región de Magallanes y la Antártica Chilena**: Prov. Magallanes, Puerto Bella Vista, Parque Nacional Monte Balmaceda, 51°37'S-73°20'W, 15-I-1996, *Pisano & al. 8486*, (CONC 142160); Rio San Juan, 53°40'S-70°59'W, 9-XI-1970, *Pisano 2753* (CONC 51396).

Anthoxanthum juncifolium: CHILE: Región de Aysén del General Carlos Ibáñez del Campo: Prov. Aysén, Lago Yulton, terraza orilla W, 495 m, 22-I-2007, García 4007 (CONC 166020); Prov. Capitán Prat, Rio Ñadis, 47°30'S-72°56'W, 90 m, 23-I-2007, *Jiménez 195* (CONC 171642). Región de la Araucanía: Prov. Cautín, Parque Nacional Conguillío, 38°38'086"S-71°43'677"W, 1164 m, 22-II-2006, Marticorena & Jiménez 537 (CONC 173405); Pucón, Camino al Volcán Villarrica, 39°16S-71°58W, 600 m, 29-II-1971, Montero 10030 (CONC 150655); Volcán Villarrica, 39°25'S-71°57', 1000 m, 9-XII-1945, Gunckel 15418 (CONC 71249); Parque Nacional Villarrica, 1 km al este de Lago Quilleihue, 7 km al Este del Hito Paso Mamuil Malal a Argentina, en camino hacia Pucón, cerca de Curarrehue, 39°33'49"S-71°30'43"W, 1133 m, 1-I-2002, Soreng 7145 (CONC 158256). Prov. Malleco: Volcán Lonquimay faldeo sur, 38°25'S-71°32'W, 1200 m, 7-I-1994, Villagrán & al. 8038 (CONC 129474); Lonquimay, 38°27'S-71°22'W, 950 m, 12-II-1991, Demanet s.n. (CONC 124160); Melipeuco, Laguna Conguillío, 38°39'S-71°38'W, 1000 m, 19-XII-1980, Montero 11824 (CONC 85403). Región de Los Lagos: Prov. Osorno, Bosque Lago Puyehue, 40°42'S-72°30'W, 200 m, 17-XII-1964, sin colector (CONC 85806); Antillanca, ladera exposición Este, 40°45'S-72°10'W, 1500 m, 17-I-1996, Marticorena & al. 444 (CONC 135224); Parque Nacional Puyehue, Antillanca a 1 km de Hotel Antillanca en camino a Crater Rayhuen, 40°45'S-72°20'W, 1300 m, 10-XI-1993, Landrum 8084 (CONC 131749). Región de Los

Ríos: Prov. Valdivia, Volcán Villarrica, 39°25'S-71°57'W, 1200 m, 8-III-1933, *Hollermayer* 1253 (CONC 136569). **Región Metropolitana**: Prov. Santiago, Quebrada el Yeso, 33°39'S-70°04'W, 2500 m, 28-I-1986, *Araya 4* (CONC 92921).

Anthoxanthum pusillum: ARGENTINA: Prov. Santa Cruz, Dpto. Güer Aike, Estancia Rospentek, próximo puesto Dos Antonios, 51°39'S-72°10'60"W, 1-II-1978, *T.B.P.A.-FIT 4151* (CONC 65436). CHILE: Región de Magallanes y la Antártica Chilena: Prov. Última Esperanza, Estancia La Cumbre, Sierra Baguales, Valle del río Baguales, 50°40'S-72°30'W, 640 m, 2-XII-1978, *Pisano 4679* (CONC 137241); Estancia La Cumbre, Sierra Baguales, Estepa de altura, 50°40'S-72°30'W, 650-800 m, 3-XII-1978, *Pisano 4698* (CONC 137591); Parque Nacional Torres del Paine, al sur de laguna Los Flamencos, 51°01'S-72°50'W, 170 m, 22-XI-2001, *Domínguez 450* (CONC 162042); Prov. Magallanes: San Gregorio, Parque Nacional Pali Aike, Sector Laguna Ana, 51°58S-69°45'W, 105 m, 16-XII-2000, *Domínguez 6* (CONC 157084); San Gregorio, Parque Nacional Pali Aike, Sector bajos Los Guanacos, 52°04'S-69°46'W, 100 m, 18-II-2000, *Domínguez & Elvebakk 28* (CONC 157111); San Gregorio, Parque Nacional Pali Aike, Camino cueva de Pali Aike, 52°07'S-69°45'W, 180 m, 6-I-2004, *Domínguez 136* (CONC 159060); San Gregorio, Parque Nacional Pali Aike, 52°07'S-69°45'W, 170 m, 5-I-2004, *Domínguez 161* (CONC 159085).

Anthoxanthum utriculatum: CHILE: Región de la Araucanía: Prov. Cautín, Temuco, Isla Cautín, 38°44'S-72°33'W, 106 m, 4-X-1935, Montero 2449 (CONC 85401); Temuco, Río Cautín, 38°44'S-72°33'W, 120 m, 1-XII-1957, Montero 5747 (CONC 85396); Costa al sur de lago Budi, al sur de Puerto Saavedra, 38°57'17"S-73°19'50"W, 20 m, 2-XII- 2001, Soreng 7106 (CONC 158291). Prov. Malleco, Angol, Camino a los Alpes, 37°51'S-72°36'W, 25 m, 24-XII-1959, Montero 5923 (CONC 85400); Lonquimay, 38°27'S-71°22'W, 950 m, II-1955, Montero 4810 (CONC 85405). Región del Bíobio: Prov. Arauco, Contulmo, 37°59'S-73°15'W, 10 m, IX-1911, Tzschabran s.n. (CONC 71242); Reducción Lleulleu Grande, 38°06'S-73°26'W, 20 m, 22-II-2001, Parra y Torres 822 (CONC 154572); 4 km al norte de Tirúa, 38°19'S-73°29'W, 90 m, 20-II-2001, Parra y Torres 691 (CONC 154571); A 8 km del cruce Caleta Yanes, playa, 37°21'S-73°39'W, 5 m, 11-I-2001, López, & al. 2342 (CONC 154573); A 3 km desde la playa Morguilla, 37°40'S-73°38'W, 108 m, 6-II-2001, Parra y Torres 476, (CONC 154569); A 8 km del cruce a Quinahue, camino Lebu-Los Álamos,

37°42'S-73°36'W, 70 m, 19-II-2001, *Parra y Torres 503* (CONC 154570); Playa Lloncao, playa Los Morros, 37°54'S-73°31'W, 5 m, 27-I-2001, *Parra y Torres 372* (CONC 154568). Prov. Concepción, Isla Santa María, Laguna en Caleta Inglés, 37°04'S-73°33'W, 20 m, 23-II-2010, *Marticorena 1160* (CONC 173766); Isla Santa María, al lado pista aterrizaje, 37°04'S-73°33'W, 20 m, 25-II-2010, *Marticorena 1207* (CONC 173764); Hualpén, cerca río Bíobío, 36°47'S73°09'W, 10 m, 23-X-1941, *Gunckel 12691* (CONC 71243); San Pedro, 36°50'S-73°06', 10 m, X-1919, *Barros 1639* (CONC 71240). **Región de Los Ríos**: Prov. Valdivia, Corral, Niebla, 39°51'S-73°24'W, 20 m, XII-1936, *Gunckel 41085* (CONC 71237).



Referencias

Connor, H. E. 2008. Floral biology of Australian species of *Hierochloe* (Gramineae). *Australian Journal of Botany* 56: 166-176.

Connor, H. E. & S. A. Renvoize. 2009. *Hierochloe quebrada* (Poaceae), a new species from Peru and notes on floral biology in South American species. *Kew Bulletin* 64: 727-734.

Connor, H. E. 2012. Flowers and floral biology of the holy grasses (*Hierochloe*, *Anthoxanthum*: Poaceae, Aveneae), *Flora* 207: 323-333.

De Paula, M. E. 1974. Novedades en el género *Hierochloe* (Gramineae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 15(1): 393-402.

De Paula, M. E. 1975. Las especies del género *Hierochloe* (Gramineae) de Argentina y Chile. *Darwiniana* 19: 422–457.

Di Rienzo, J.A.; F. Casanoves, M.G. Balzarini, L. González, M. Tablada & C.W. Robledo. InfoStat versión 2009. *Grupo InfoStat*, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.

Ellis, R. P. 1976. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. I. The leaf-blade as viewed in transverse section. *Bothalia* 12: 65-109.

Ellis, R. P. 1979. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. II. The epidermis as seen in surface view. *Bothalia* 12: 641-671.

Finot, V. L. 2010. Analysis of species boundaries in *Trisetum* Pers. Sect. Trisetaera Asch. & Graebn. (Poaceae) in America using statistical multivariate methods. *Current Topics in Plant Biology* 11: 39-74.

Finot V. L.; R. J. Soreng, L. M. Giussani & R. G. Muñoz. 2018. A multivariate morphometric delimitation of species boundaries in the South American genus *Nicoraepoa* (Poaceae: Pooideae: Poeae). *Plant Systematics and Evolution*. 304: 679-697.

Giraldo-Cañas, D. 2002. Estudios micromorfológicos y anatómicos en el género neotropical *Axonopus* (Poaceae: Paniceae). II. Antecio superior. *Caldasia* 24(2): 293-316.

Giraldo-Cañas, D. 2004. Características micromorfológicas y anatómicas de la espiguilla y el antecio superior del género *Digitaria* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Caldasia* 26 (1): 1-35.

Gower, J. C. 1971. General coefficient of similarity and some of its properties. Biometrics 27: 857-874.

Holmgren, P. K.; N. H. Holmgren & L. C. Barnett. 1990. Index Herbariorum, Part I: The herbaria of the World ed. 8, *Regnum Veg.* 120:1–693.

Legendre, P. & J. Anderson. 1998. Program DistPCoH. User's manual. Montreal: Université de Montreal, Département de Sciences Biologiques, http://www.bio.umontreal.ca/casgrain/en/telecharger/index.html#DistPCoA [consultado el 10 de 2018].

Legendre, P. & L. Legendre. 1998. Numerical Ecology. 2th edn London: *Elsevier Academic Press*. 853 p.

Lema-Suárez, I.; E. Sahuquillo; G. Estévez; J. Loureiro; S. Castro & M. Pimentel. 2018. A Taxonomic and evolutionary review of the South American *Hierochloë* section Monoecia (Poaceae: Anthoxanthinae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 186: 389–413.

Longhi-Wagner H.M. 2012. Poaceae: an overview with reference to Brazil. *Rodriguesia* 63(1): 89-100.

Mahibbur, R. M. & Z. Govindarajulu. 1997. A modification of the test of Shapiro and Wilks for normality. *Journal of Applied Statistics* 24(2): 219-235.

Marticorena, C. & M. Quezada. 1985. Catálogo de la flora vascular de Chile. *Gayana Botánica* 42: 5-157.

Metcalfe, C. R. 1960. Anatomy of the monocotyledons I. Gramineae. Oxford, *Clarendon Press*. 731 pp.

OriginLab. 2016. Data analysis and graphing software. OriginLab Corp., Northampton https://www.originlab.com/.

Parodi, L. R. 1941. Revisión de las gramíneas sudamericana del genéro *Hierochloe*. Revista del Museo de La Plata, Sección Botánica 3: 183 – 212.

Schouten, Y. & J. F. Veldkamp. 1985. A revision of *Anthoxanthum* including *Hierochloë* (Gramineae) in Malesia and Thailand. *Blumea* 30: 319-351.

Sede, S. 2012. *Anthoxanthum* L., en F. O. Zuloaga, Z. E. Rúgolo & A. M. Anton (eds.), Flora vascular de la República Argentina: Volumen 3, tomo 2, pp. 135-140. Córdoba: *Gráficamente Ediciones*.

Sokal, R.R. & C.D. Michener. 1958. A Statistical Methods for Evaluating Systematic Relationships. *University of Kansas Science Bulletin* 38: 1409-1438.

Soreng, R.J., P. M. Peterson, G. Davidse, E. J. Judziewicz, F. O. Zuloaga, T. S. Filgueiras & O. Morrone. 2003. Catalogue of New World Grasses (Poaceae): IV. Subfamily Pooideae. *Contributions from the United States National Herbarium* 48: 111–115.

StatSoft, Inc. 2004. STATISTICA (data analysis software system), version 7. www.statsoft.com.

Thiers, B. [permanentemente actualizado, consulta 2018] Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium, http://sweetgum.nybg.org/ih

Tovar, O. 1993. *Hierochloe* R. Brown. en Tovar, O. Las gramíneas (Poaceae) del Perú. Ruizia 13: 164-166.

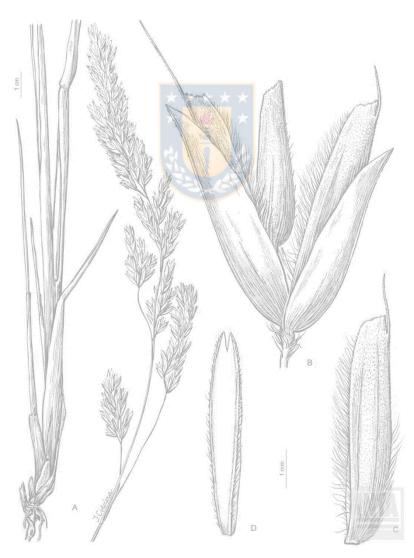
Villalobos, N. & V. Finot. 2016. Anatomía foliar y micromorfología de la lemma de *Hierochloe* (Poaceae: Anthoxanthinae) en Sudamérica Austral. Concón: XXVII Reunión Anual de la Sociedad de Botánica de Chile.

Ward, J. H. 1963. Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function. *Journal of the American Statistical Association* 58: 236-244.

Zotov, V. D. 1973. *Hierochloe* (Gramineae) in New Zealand. New Zealand Journal of Botany 11: 561-580.

CAPÍTULO 2: Estudio taxonómico de las especies nativas del género *Anthoxanthum* de Chile (Poaceae, Anthoxanthinae)

Manuscrito: Nicolás I. Villalobos, Eduardo Ruiz P., Patricio Peñailillo, Gonzalo Collado I. & Víctor L. Finot, **ESTUDIO MORFOMÉTRICO Y TAXONÓMICO DE LAS ESPECIES NATIVAS DEL GÉNERO** *ANTHOXANTHUM* **DE CHILE (POACEAE, POOIDEAE, ANTHOXANTHINAE)**



Abstract

A morphometric study was carried out to delimit the species of genus *Anthoxanthum* native to Chile, using 261 herbarium specimens. Through uni and multivariate statistical analyzes based on morphological and anatomical characters, together with the micromorphological study of the abaxial epidermis of the lemma and adaxial epidermis of the leaves, seen under a scanning electron microscope, it was possible to circumscribe six of the nine species described: *Anthoxanthum juncifolium*, *A. moorei*, *A. pusillum*, *A. redolens*, *A. spicatum* and *A. utriculatum*. New combinations are established for *H. moorei* and *H. quebrada* under *Anthoxanthum*. *Anthoxanthum altissimum* and *A. gunckelii* are treated as varieties within *A. utriculatum* and *A. redolens*, respectively. *Hierochloe sorianoi* is treated as synonym of *A. redolens* var. *redolens*. A key for the identification of the taxa, maps, distribution data, and morphometric descriptions of the vegetative and reproductive parts of the epidermis in surface view and the cross section of the leaf for each taxon were included.

Keywords. *Anthoxanthum*; Chile; discriminant analysis; *Hierochloe*; leaf anatomy; micromorphology; principal coordinates analysis; species delimitation.

Resumen

Se realizó un estudio morfométrico para delimitar las especies de *Anthoxanthum* nativas de Chile, utilizando 261 especímenes. Mediante análisis estadísticos uni y multivariados basados en caracteres morfológicos y anatómicos, junto con el estudio micromorfológico de la epidermis abaxial de la lemma y epidermis adaxial de las hojas vistas bajo microscopio electrónico de barrido, fue posible delimitar seis de las nueve especies descritas en el país: *Anthoxanthum juncifolium*, *A. moorei*, *A. pusillum*, *A. redolens*, *A. spicatum* y *A. utriculatum*; se establecen nuevas combinaciones para *H. moorei* y *H. quebrada* bajo *Anthoxanthum*. *Anthoxanthum altissimum* y *A. gunckelii* son tratadas como variedades de *A. utriculatum* y *A. redolens*, respectivamente. *Hierochloe sorianoi* es tratada como sinónimo de *A. redolens*. Se incluye una clave multivariada, mapas, datos de distribución, descripciones morfométricas detalladas de las partes vegetativas y reproductivas, de la epidermis en vista superficial y de la sección transversal de las láminas para cada taxón.

Palabras clave. Análisis multivariado; anatomía foliar; *Anthoxanthum*; Chile; delimitación de especies; *Hierochloe*; micromorfología.

Introducción

El género *Anthoxanthum* L. *s.l.* (Poaceae, Pooideae, Poeae, Anthoxanthinae) (Soreng et al., 2017) incluye unas 54 especies anuales o perennes (incl. *Hierochloe*), ampliamente distribuidas en zonas frías y templadas del mundo (De Paula, 1975; Connor, 2008; Sede, 2012; Lema-Suárez, 2017; Lema-Suárez et al., 2018) (Fig. 1). Algunos taxónomos continúan aceptando la circunscripción tradicional, separando a *Hierochloe* de *Anthoxanthum*, Schouten & Veldkamp (1985), concluyeron que no hay distinción morfológica entre ambos géneros, y análisis filogenéticos moleculares subsiguientes han demostrado que no hay separación clara entre estos dos géneros (Pimentel et al., 2008, 2013).

En América existen 17 especies y nueve taxones infraespecíficos en *Anthoxanthum* s.l. (Soreng, 2003), incluidas tradicionalmente en *Hierochloe*. Una nueva especie fue descrita en Perú (Connor & Renvoize, 2009) bajo *Hierochloe*, *H. quebrada* Connor & Renvoize. Ocho especies de estas gramíneas han sido tradicionalmente reconocidas como parte de la flora de Chile, de las cuales siete son nativas (Soreng, 2003). La nomenclatura utilizada por los distintos autores ha sido fuente de controversia, como se muestra en la Tabla 1. Trabajos recientes realizados por Lema-Suárez (2017) y Lema-Suárez et al. (2018) aceptan sólo tres de las siete especies nativas del continente bajo *Hierochloe*: *H. quebrada*, *H. redolens* (Vahl) Roem. & Schult. (=*A. redolens* [Vahl] P. Royen), *H. pusilla* Hack. ex Dusén (=*A. pusillum* [Hack. ex Dusén] Veldkamp) y *H. juncifolia* (Hack.) Parodi (= *A. juncifolium* [Hack.] Veldkamp), en tanto, subordinan a *H. altissima* Steud. (= *A. altissimum* [Steud.] Veldkamp), *H. gunckelii* Parodi (= *A. gunckelii* [Parodi] Veldkamp), *H. spicata* Parodi (= *A. spicatum* [Parodi] Veldkamp) y *H. utriculata* Ruiz & Pav. (=*A. utriculatum* [Ruiz & Pav.] Y. Schouten &

Veldkamp) como variedades de *A. redolens. Hierochloe moorei* De Paula y *H. sorianoi* De Paula se consideran sinónimos de *H. redolens* (Moore & Doggett, 1975).

En Sudamérica, el género se distribuye a lo largo de la cordillera de los Andes, desde Venezuela a Tierra del Fuego (Parodi, 1941; De Paula, 1975). *Anthoxanthum redolens* (Vahl) Roem. & Schult. es la especie con mayor distribución en el continente, encontrándose en Ecuador, Bolivia, Chile y Argentina (De Paula, 1975; Trópicos, 2018). Especie originaria de Australia, Nueva Zelanda y Nueva Guinea, pero se considera que el tipo de *Holcus redolens* especie bajo la que fue descrita originalmente *A. redolens*, es de Tierra del Fuego (De Paula, 1975). El resto de las especies se encuentra exclusivamente en la parte austral del continente, desde la Región Metropolitana hasta la Región de Magallanes y Antártica Chilena en Chile y desde Neuquén hasta Tierra del Fuego en Argentina. *Anthoxanthum altissimum* (Steud.) Veldkamp y *A. spicatum* (Parodi) Veldkamp, han sido hasta ahora consideradas especies endémicas de Chile (De Paula, 1975; Soreng et al., 2003; Sede, 2012; Lema-Suárez et al., 2018).

Las especies sudamericanas de Anthoxanthum son muy difíciles de separar mediante caracteres exomofológicos. Parodi (1941) dice textualmente "no discutiré que se trata de especies elementales que se podrían subordinar a especies mayores como subespecies o variedades, pero esto, además de no resolver el problema, dificultaría la separación de los linneones en complejos homogéneos". De mucha utilidad para la separación de las especies resultan los caracteres anatómicos, que combinados con caracteres morfológicos, permiten una mejor delimitación de especies (Parodi, 1941; De Paula, 1975; Pimentel et al., 2006, 2007). La combinación de datos morfológicos y anatómicos han presentado gran utilidad para dilucidar las relaciones entre taxones relacionados en el complejo Anthoxanthum odoratum (Pimentel & Sahuquillo, 2013), así como en otros géneros de la familia Poaceae (Pimentel et al., 2007;

López et al., 2017; Peña et al., 2017; Finot et al., 2018; Lema-Suárez et al., 2018). Para el caso de las especies chilenas de *Anthoxanthum*, la mayor dificultad la presentan aquellas especies que De Paula (1975) reúne en el complejo *A. redolens*, que incluye a *A. altissimum*, *A. gunckelii*, *A. redolens*, *A. spicatum* y *A. utriculatum*.

Recientemente Lema-Suárez et al. (2018), realizaron estudios filogenético-moleculares incluyendo especies de Argentina, Chile y Perú de las especies nativas de *Anthoxanthum* tratadas bajo *Hierochloe* sección Monoecia sensu Connor (2012). Entre sus resultados destacan que las especies más antiguas del continente serían *H. quebrada* del Perú, *A. pusillum* y *A. juncifolium*, y las especies del complejo *A. redolens* se agruparon en un clado no resuelto, donde como grupo externo utilizan a *A. odoratum* en sus análisis genéticos, lo que puede ocasionar una distorsión en la separación de los clados dentro de *Anthoxanthum*.

En este trabajo se presenta un estudio morfométrico basado en caracteres morfológicos de las partes vegetativas, reproductivas y caracteres anatómicos de las especies nativas de *Anthoxanthum* de Chile, con el propósito de conocer la variabilidad y determinar si estos caracteres permiten la delimitación de especies. Se entrega un estudio morfométrico detallado, una clave basada en datos multivariados, descripciones, mapas, datos de distribución y fenología, para las especies estudiadas.

Materiales y métodos

Especímenes

Se revisó un total de 261 especímenes depositados en los herbarios CONC, BAA, SGO y MO (abreviaturas según Thiers, 2018). Adicionalmente se accedió a imágenes de alta resolución de los especímenes tipo disponibles en JSTOR (plants.jstor.org). El estudio de la variabilidad de

los caracteres morfológicos se completó con 205 individuos incluidos en los análisis univariados. Los caracteres anatómicos y morfológicos se completaron con un total de 131 especímenes, considerados como unidades taxonómicas operativas (UTOs), para la confección de una matriz básica de datos (MBD) que se sometió a los análisis uni y multivariados.

La identificación de los especímenes se basó en los trabajos taxonómicos previos de Parodi (1941), De Paula (1975) y Sede (2012). El número de especímenes estudiados de cada especie varió conforme a la disponibilidad del material: *A. altissimum* (20), *A. gunckelii* (27), *A. juncifolium* (25), *A. pusillum* (11), *H. quebrada* (12), *A. redolens* (90) y *A. utriculatum* (32). Se incluyó un espécimen citado por De Paula (1975) bajo *Hierochloe moorei* (*Pisano 2753*), y un espécimen de *H. spicata* (*Gunckel 12631*), de *H. sorianoi* sólo se tuvo acceso a las imágenes del tipo (JSTOR), por lo que no fue incluido en los análisis multivariados, pero si en los análisis morfológicos.

Caracteres

Se definieron 76 caracteres, de los cuales 42 corresponden a caracteres morfológicos y 34 a caracteres anatómicos (Apéndice 1), cuidando de incluir los caracteres considerados con valor discriminante en trabajos taxonómicos previos (Parodi, 1941; De Paula, 1975; Sede, 2012). Los caracteres se midieron utilizando una lupa estereoscópica Zeiss Axiostar equipada con una cámara digital Axiocam ERc5s; las mediciones se realizaron con ayuda del software Zen ver. 2.0 y se registraron en una planilla de cálculo Excel[®].

Para los caracteres anatómicos de la lámina, se extrajo una muestra (2 cm) de la zona media de la penúltima hoja de cada planta, las que posteriormente fueron hidratadas por 60 min a 70°C en solución SDS. Una vez restituida, la muestra fue divida en tres partes, las que se utilizaron para la sección transversal, epidermis abaxial y epidermis adaxial. Las secciones transversales

fueron preparadas a mano alzada. Las muestras fueron decoloradas con solución de hipoclorito de sodio al 10%, lavadas con agua destilada, teñidas con azul de metileno y fijadas con una gota de glicerina de Kisser en portaobjeto (Metcalfe, 1960). Para observar las epidermis abaxiales, fue removida la epidermis adaxial y células parenquimáticas con ayuda de un escalpelo, posteriormente las epidermis abaxiales fueron decoloradas con solución de hipoclorito de sodio al 10%, hasta quedar traslúcidas, y luego fijadas con una gota de glicerina de Kisser en portaobjeto (Metcalfe, 1960). Tanto las muestras del corte transversal como las de la epidermis abaxial fueron observadas y fotografiadas con una cámara Zeiss Axiocam ERc5s acoplada a un microscopio óptico (MO) Zeiss Axiostar a 5x y 10x, las muestras fueron medidas con ayuda del software Zen ver. 2.0 y los valores registrados en una planilla de cálculo Excel[®]. Las epidermis adaxiales luego de ser restituidas, fueron secadas y observadas mediante microscopio electrónico de barrido (MEB) marca Hitachi SU3500 ubicado en el laboratorio de Microscopía electrónica, del Departamento de Ciencias Básicas de la Universidad del Bío-Bío, Sede Chillán. Para la descripción de los caracteres anatómicos, se utilizó la terminología descriptiva de Ellis (1976, 1979).

Análisis estadísticos

Para realizar los análisis univariados, se construyó una matriz básica de datos (MBD inicial) con 206 especímenes (OTUs) y 74 caracteres (variables). La MBD inicial fue analizada mediante la aplicación de métodos univariados: mínimos, máximos, media, desviación estándar y valores perdidos de las variables cuantitativas. Para determinar la distribución de las variables se aplicó el test de normalidad de Shapiro Wilk's modificado (Mahibbur & Govindarajulu, 1997); las variables que no mostraron distribución normal fueron transformadas a log₁₀; los caracteres que no se alcanzaron dicha distribución luego de la

transformación, fueron eliminados de la matriz, creando una segunda MBD para los análisis multivariados (MBD combinada). Los análisis sucesivos se realizaron en la nueva MBD que contenía 131 OTUs y 41 variables (26 variables cuantitativas y 15 cualitativas), a las cuales se les aplicó análisis de conglomerados (AC) y análisis de coordenadas principales (ACoP) (Legendre & Legendre, 1998; Legendre & Anderson, 1998). Para el AC se aplicaron los algoritmos de agrupamiento por encadenamiento promedio no ponderado (UPGMA) (Sokal & Michener, 1958) y el algoritmo de Ward (Ward, 1963), utilizando el coeficiente de distancia de Gower en ambos casos (Gower, 1971). Para delimitar los taxones, se realizó análisis discriminante (AD) considerando variables no correlacionadas que presentaban distribución normal, que resultaron finalmente en 16 variables (2 cualitativos y 14 cuantitativos) y 131 OTUs. Los análisis se llevaron a cabo utilizando los programas InfoStat 2016 (Di Rienzo et al., 2016), STATISTICA (StatSoft Inc., 2004), Origin (OriginLab, 2016) y Statgraphics (Statgraphics Centurion, 2009).

Tratamiento taxonómico

En el presente estudio se siguieron los métodos tradicionales de la taxonomía vegetal. Para cada taxón se entregan descripciones morfométricas detalladas, ilustraciones, fotografías, claves de identificación y mapas de distribución para cada taxón.

Resultados

Análisis univariado de la MBD inicial

Con los datos registrados en la MBD inicial, se realizó una tabla resumen (no mostrada, disponible si se solicita) con los parámetros estadísticos obtenidos. Adicionalmente, mediante

Boxplot, se grafica la variabilidad para los 74 caracteres (variables) (Figs. 2-5, 8-9), información que fue utilizada para la descripción de los taxones estudiados.

Análisis multivariado de la MBD combinada

El análisis de coordenadas principales (PCoA) de la MBD combinada permitió reconocer cinco grupos (Fig. 6) para las especies chilenas de *Anthoxanthum*.

El grupo A (Fig. 6A) comprende a los especímenes identificados como *Anthoxanthum juncifolium*; el grupo B (Fig. 6B) comprende a los especímenes identificados como *A. pusillum*; el grupo C (Fig. 6C) comprende a los especímenes identificados como *A. altissimum* + *A. utriculatum*; el grupo D (Fig. 6D) incluyó a los especímenes identificados como *A. gunckelii* y el grupo E, a los especímenes identificados como *A. redolens* (Fig. 6E). Las tres primeras coordenadas principales explicaron un 44% de la varianza.

El análisis de conglomerados (AC) (Fig. 7), realizado con las mismas OTUs y caracteres, mostró una tendencia de agrupamiento similar al análisis de coordenadas principales realizado sólo con caracteres anatómicos. El conglomerado I, agrupó a los especímenes determinados como *A. pusillum*, fue el más distante (65%), seguido por el conglomerado II que incluyó a todos los especímenes de *A. juncifolium*, con un nivel de distancia menor (52%). También fue posible distinguir dos conglomerados con un nivel de distancia de un 45%, el conglomerado III, que incluyó a los especímenes identificados como *A. redolens* y *A. gunckelii*, con excepción de A3 y A10, que fueron identificados como *A. altissimum*. El conglomerado IV incluyó especímenes identificados como *A. utriculatum* y *A. altissimum*, y algunos especímenes identificados como *A. gunckelii* y *A. redolens*.

Basado en los resultados de los análisis de coordenadas principales y de conglomerados, que delimitaron a *Anthoxanthum pusillum* y *A. juncifolium* se excluyeron de los análisis siguientes,

dejando solo a las especies que comprenden el complejo *A. redolens* (*A. altissimum*, *A. gunckelii*, *A. redolens* y *A. utriculatum*). A la MBD combinada que contenía 108 UTOs y 16 variables morfológicas y anatómicas (Apéndice I), se aplicó análisis discriminante (AD).

El AD fue aplicado a la matriz con dos grupos designados a priori, basados en la presencia o ausencia de esclerénquima subepidérmico abaxial: El grupo AU que incluyó a *Anthoxanthum altissimum* y *A. utriculatum*, caracterizado por la presencia de una capa de esclerénquima continua bajo la epidermis abaxial y el grupo RG que incluye a *A. redolens* y *A. gunckelii*, que no poseen la capa esclerenquimática continua bajo la epidermis abaxial. El análisis determinó un 92,59% del total de los casos correctamente clasificados, utilizando las 16 variables predictoras (Tabla 2). La selección por pasos determinó 6 variables (Tabla 3), con un 91,67% de casos correctamente clasificados.

Un segundo AD fue aplicado para dos grupos a priori basados en relación al largo de la gluma con su antecio adyacente. El grupo GAU (que incluyó a *Anthoxanthum gunckelii*, *A. altissimum* y *A. utriculatum*), asignado para los especímenes que poseían glumas menores o iguales a sus antecios adyacentes y el grupo RED (*A. redolens*) para los especímenes con glumas más largas que sus antecios adyacentes. El análisis determinó un 92,59 % de casos correctamente clasificados de 106 casos con las 16 variables predictoras (Tabla 4). La selección por pasos (hacia adelante) para los grupos a priori, definió cinco variables predictoras con un 91,67% de casos correctamente clasificados (Tabla 5).

Un tercer AD fue aplicado a grupos a priori basados en la presencia de esclerénquima continuo subepidérmico abaxial, la relación de la gluma con su antecio adyacente y la forma de la espiguilla, que posee dos estados, U o V. De esta manera, se crearon cuatro grupos a priori: 1) especímenes que poseían esclerénquima continuo bajo la epidermis abaxial, glumas más cortas

que sus antecios y espiguillas en forma de V, asignados como *A. altissimum*; 2) especímenes con esclerénquima continuo, glumas más cortas que sus antecios y espiguillas en forma de U, fueron asignados como *A. utriculatum*; 3) especímenes con ausencia de la capa de esclerénquima continuo subepidérmico, glumas más cortas en relación a su antecio y espiguillas en forma de V, asignados como *A. gunckelii* y 4) especímenes que no presentaban capa continua de esclerénquima abaxial, glumas más largas que sus antecios adyacentes y espiguillas en forma de V, fueron asignados a *A. redolens*.

El análisis determinó un 83,96% de los casos correctamente clasificados utilizando las 16 variables incluidas en el análisis y un 77,36% con 4 variables predictoras mediante el análisis hacia atrás y hacia adelante (Tablas 6 y 7). Los análisis discriminantes hacia atrás y hacia adelante, determinaron el mismo porcentaje de casos correctamente clasificados (77,36%), con la misma cantidad y los mismos caracteres: Longitud de las espiguillas, longitud de la pálea, grosor de la epidermis abaxial, presencia aguijones epidermis abaxial. Los valores de los ejes canónicos (CAN 1 y CAN 2) se representaron gráficamente para los cuatro grupos a priori (A. altissimum, A. gunckelii, A. redolens y A. utriculatum) (Fig. 10). El grupo A. redolens se representó en el primer eje canónico, dispersándose a lo largo del segundo eje, su centroide ubicado en el extremo positivo del primer eje canónico, diferenciado del resto de los grupos. El grupo A. gunckelii no se diferenció en ninguno de los ejes canónicos, su centroide ocupó una posición intermedia entre A. redolens y A. utriculatum a lo largo del eje canónico 1. El grupo A. utriculatum, se agrupó en el extremo negativo del primer eje canónico mientras que A. altissimum, se agrupó cercanamente a A. utriculatum, evidenciado por la cercana posición entre los centroides (Fig. 10). El Eigenvalue asociado con la primera función discriminante canónica fue de 3,2264 con un porcentaje relativo asociado de 93,03%, el segundo de 0,218542

con un 6,30%; y el tercero de 0,023 con un 0,67%, donde las 2 primeras funciones derivadas poseen valores menores a 0,05, estadísticamente significativos con un nivel de confianza del 95,0%.

Discusión

Análisis que combinan caracteres morfológicos y anatómicos resultan de especial utilidad en casos donde los límites entre las especies se superponen (Pimentel et al., 2007; Finot et al., 2018; Lema-Suárez et al., 2018). Adicionalmente, el análisis discriminante se ha empleado en estudios taxonómicos porque es un método práctico para evaluar diferencias entre grupos, encontrar rasgos distintivos adicionales y establecer identidades en especímenes atípicos (Semple et al., 1990; Cook et al., 2009).

Basados en los análisis uni, multivariados y análisis discriminantes se reconocen los siguientes taxones para Chile: *Anthoxanthum juncifolium, Anthoxanthum moorei, A. pusillum, A. redolens* (incluyendo la variedad típica y la var. *gunckelii) y A. utriculatum* (inlcuyendo la variedad típica y la var. *altissimum*). En el presente estudio, la nomenclatura y nuevas combinaciones que se proponen, se basan en los resultados de los análisis obtenidos y se determinaron después de revisar las diferencias entre taxones.

Parodi (1941) delimitó tres grupos anatómicos, basado en la presencia de esclerénquima continuo subepidérmico y la traba de los haces vasculares, delimitando a *Anthoxanthum pusillum* que pose haces vasculares libres, *A. altissimum*, *A. juncifolium* y *A. utriculatum*, que poseen haces trabados y una capa esclerenquimática continua subepidérmica abaxial, y el tercer grupo que reúne a *A. gunckelii*, *A. redolens* y *A. spicatum*, que poseen haces trabados y

esclerénquima abaxial discontinuo. Posteriormente, De Paula (1975) delimitó dos grupos, en base a la presencia de esclerénquima continuo subepidérmico.

En base a caracteres anatómicos se realizó análisis de coordenadas principales, permitiendo delimitar los especímenes en cuatro grupos. El primer grupo reúne a los especímenes identificados como Anthoxanthum pusillum, el segundo grupo a los especímenes identificados como A. juncifolium, el tercer grupo que incluye especímenes determinados como A. gunckelii + A. redolens, y el cuarto grupo incluye a especímenes determinados como A. altissima + A. utriculata, separando algunos taxones (A. pusillum y A. juncifolium) pero no ayuda a la delimitación entre A. gunckelii - A. redolens y A. altissimum - A. utriculatum (complejo A. redolens). A diferencia de los trabajos anteriores, y sólo con la anatomía es posible diferenciar a A. juncifolium del grupo A. altissimum + A. utriculatum, formando el cuarto grupo, donde ambos comparten la presencia de una capa uniseriada de esclerénquima continuo subepidérmico, ausente en el resto de las especies y carácter tradicionalmente utilizado para diferenciar estos grupos del complejo A. redolens. La presencia de esclerénquima continuo subepidérmico abaxial, es un carácter que permanece constante en las especies A. altissimum, A. juncifolium y A. utriculatum. Adicionalmente nuevos caracteres de la epidermis en vista superficial aportan considerablemente a la identificación y delimitación de las especies estudiadas. El largo y ancho de las células epidérmicas, presencia y número de aguijones, mostraron cierta consistencia para cada especie, lo que permitió incluir nuevos caracteres en las claves multivariadas y descripciones presentadas en este trabajo.

El análisis de coordenadas principales de la matriz combinada, agrupa a los especímenes en cinco grupos, dos grupos anteriormente diferenciados con caracteres anatómicos: *A. pusillum* y *A. juncifolium*. Adicionalmente, se distingue un nuevo grupo, diferenciando parcialmente a

Anthoxanthum gunckelii de A. redolens. Anthoxanthum altissimum y A. utriculatum, no forman grupos aislados.

El espécimen citado por De Paula (1974, 1975) como *Hierochloe moorei*, presenta diferencias significativas, basándonos en sus características morfológicas, no encontradas en los especímenes de *Anthoxanthum redolens* estudiados: Espiguillas en forma de U en *H. moorei* y forma de V en *A. redolens*, la inserción de la arista del antecio masculino superior, dorsal en *H. moorei* y subapical en *A. redolens*, el tamaño de la panícula y de la planta, siendo menor en *H. moorei*, comparado al promedio de *A. redolens*. Los caracteres anteriormente señalados y en base a trabajos anteriores (Villalobos & Finot, 2016), consideramos pertinente la revalidación de *H. moorei*, contrario a lo propuesto por Moore y Doggett (1975), de pasar esta especie a la sinonimia de *A. redolens* debido a su gran variabilidad, además, proponemos la nueva combinación de *H. moorei* bajo *Anthoxanthum*.

Los análisis de coordenadas principales y de conglomerados permiten definir claramente a *A. juncifolium* y *A. pusillum*, que fueron excluidas de los análisis posteriores, de manera de centrar el estudio en las especies del complejo *A. redolens: A. altissimum*, *A. gunckelii*, *A. redolens* y *A. utriculatum*. Se llevaron a cabo distintos análisis discriminantes, combinando distintos grupos a priori, con el fin de evaluar la delimitación de las especies del complejo *A. redolens* y evaluar la validez de los caracteres tradicionalmente utilizados para delimitar los taxones que incluyen este complejo (Parodi, 1941; De Paula, 1975), la presencia una capa de esclerénquima continuo subepidérmico abaxial, forma de la espiguilla y relación de la gluma en base a su antecio contiguo, obteniendo, en todos los casos evaluados, sobre el 77% de casos correctamente clasificados. Los caracteres mencionados anteriormente permanecen constantes a lo largo del perfil latitudinal y altitudinal en los especímenes estudiados, descartando factores

ambientales, latitudinales o altitudinales que puedan influir en la variabilidad de estos caracteres.

Lema-Suárez et al. (2018), basados en caracteres morfológicos y moleculares, reconocieron cuatro especies de la sección Monoecia (*Hierochloe quebrada*, *Anthoxanthum juncifolium*, *A. pusillum* y *A. redolens*) mientras que el resto de las especies (*A. altissimum*, *A. gunckelii*, *A. spicatum* y *A. utriculatum*) debieran ser subordinadas a variedades de *A. redolens*. Por otro lado, estos autores se refirieron a la necesidad de realizar nuevos estudios que incluyan un gran número de especímenes y nuevos marcadores moleculares, para dilucidar la estructura del complejo *A. redolens*.

Basados en los resultados obtenidos en este trabajo, no se considera pertinente subordinar a las especies *A. utriculatum* y *A. altissimum* como variedades de *A. redolens*, ya que, como se ha mencionado anteriormente, ambos taxa *A. utriculatum* y *A. altissimum*, poseen diversos caracteres no presentes en *A. redolens* (ver clave), incluso en aquellos especímenes donde sus distribuciones geográficas se solapan. Si bien *Anthoxanthum altissimum* y *A. utriculatum* poseen algunas diferencias morfológicas consistentes (inserción de la arista, apical en *A. utriculatum*, y subapical en *A. altissimum* y espiguillas en forma de U en *A. utriculatum* y forma de V en *A. altissimum*), pero diversas similitudes anatómicas reflejadas en los análisis y variabilidad de los caracteres, consideramos que *A. altissimum* debe ser considerada una variedad de *A. utriculatum*.

Caso similar ocurre con *Anthoxanthum gunckelii* que posee diversos caracteres en común con *A. redolens*, que fue posible diferenciarlas por la forma de la panícula, (contraída en *A. gunckelii*, laxa en *A. redolens*), glumas iguales o más cortas que sus antecios en *A. gunckelii* y glumas que cubren totalmente a sus antecios en *A. redolens*, y, en general, espiguillas más

pequeñas que en *A. redolens*, concordando con otros autores en trabajos anteriores (Parodi, 1941; De Paula, 1975; Lema-Suárez et al., 2018). El resto de los caracteres se superponen y dificultan la diferenciación entre estos taxa, coincidiendo con Lema-Suárez et al. (2018) de subordinar a *A. gunckelii* a la categoría de variedad de *A. redolens*.

El espécimen *Gunckel 12631*, asignado por De Paula (1975) como *A. spicatum*, fue determinado como *A. gunckelii* en nuestro trabajo. A pesar del número de especímenes estudiados, no se encontró especímenes que se asemejen a las descripciones de *A. spicatum*, especie que no presenta diferencias significativas con *A. redolens*, morfológicas ni anatómicas, exceptuando la densidad de la panícula similar a *A. gunckelii*. El mismo autor (Parodi, 1941), menciona que *Anthoxanthum spicatum* puede ser una variación "desinflora" de *H. redolens* var. *micrantha* Parodi, con algunos caracteres que, según él, permiten diferenciar la especie. En base a la imagen observada del espécimen tipo y descripciones publicadas por Parodi (1941) y De Paula (1975), consideramos pertinente mantener a *A. spicatum* como especie válida, estudios con un mayor número de especímenes podrían ayudar a dilucidar la validez de este taxón.

Adicionalmente, se incluyeron especímenes de *Hierochloe quebrada*, especie descrita por Connor & Renvoize (Connor & Renvoize, 2009), distribuida en Perú, que posee características morfológicas y anatómicas similares a *Anthoxanthum juncifolium* (inserción dorsal de la arista y capa continua de esclerénquima continuo, haces vasculares de primer y segundo orden alternados a lo largo de la lámina) y a *A. altissimum* (caracteres exomorfológicos, forma, densidad de la panícula y tamaño de la planta). Pese a las similitudes morfológicas y anatómicas con las especies chileno-argentinas y un aislamiento geográfico consistente (*H. quebrada* fue descrita sólo para Perú, mientras que *A. altissimum* y *A. juncifolium* crecen en

Chile y Argentina) esta especie es diferenciable de las especies nativas de Chile y Argentina. Adicionalmente, caracteres moleculares usados por Lema-Suárez et al. (2018), sustentan la separación de *H. quebrada* con las especies australes del continente. De acuerdo a esto, se crea una nueva combinación de *H. quebrada* bajo *Anthoxanthum*.

Tratamiento taxonómico

Las siguientes descripciones corresponden a las especies nativas sudamericanas del género Anthoxanthum.

Anthoxanthum L. Sp. Pl. 1: 28. 1753. TIPO: Anthoxanthum odoratum L. Habitat in Europae pratis. (LT: LINN-46.1!, designado por T. A. Cope, Regnum Veg. 127:19. 1993).

Plantas perennes, con aroma a cumarina, cespitosas, robustas o laxas, con rizomas horizontales o estoloniformes; culmos lisos, con nudos basales cubiertos por las láminas; lígulas membranáceas, triangulares o lanceoladas borde superior dentado, sin aurículas; láminas foliares rígidas, lineares, planas, convolutas o conduplicadas, finamente escabrosas en el margen, glabras o rugosas, lustrosas u opacas por la cara abaxial; panículas, espiciformes, densas, contraídas o laxas, a veces interrumpidas en la base; espiguillas aovadas, obovadas, con forma de U o V, con 2 glumas, agudas u obtusas, membranosas, 3-nervias, el nervio medio llega hasta el ápice de la gluma, a veces escabroso, los nervios laterales pueden llegar hasta el tercio superior, glumas menores, iguales o mayores que sus antecios, gluma inferior menor, igual o excepcionalmente mayor que la gluma superior; con tres antecios (excepcionalmente cuatro), dos basales masculinos (f1 y f2) y un antecio terminal femenino (f3) (especies monoicas), caducos en conjunto; antecios masculinos subiguales, con tres estambres; antecio f1 generalmente mayor que el antecio f2, excepcionalmente iguales o f1 menor a f2; lemmas

5-nervadas, con callo piloso, lemmas glabras o finamente ciliadas tanto en la quilla como en el margen, escabrosas por pequeños aguijones presentes en la epidermis abaxial, múticas o aristadas; aristas f1, rectas o torcidas en la mitad, insertas en el tercio superior de la lemma; aristas f2 rectas, dobladas o retorcidas en su tercio inferior, insertas en el tercio superior o tercio medio de la lemma; páleas membranosas, binervias, de ápice bífido; antecio terminal femenino con lemmas 3-5 nervadas, glabras o finamente ciliadas en la quilla, múticas o aristadas, aristas insertas en el tercio superior, paleas uni o binervias, con dos pequeñas lodículas de forma redondeada, membranosas; androceo con dos o tres estaminodios, gineceo con dos estilos y estigmas plumosos alargados que sobresalen completamente por el ápice del antecio, cariopsis alargada, color café. Figs. 11 y 12.

Epidermis en vista superficial

Epidermis abaxial con zonas costales e intercostales diferenciables o poco diferenciables; células largas intercostales de forma rectangular o levemente hexagonal, paredes anticlinales con o sin perforaciones visibles; células cortas intercostales suberosas o silíceas, cuadradas, rectangulares o levemente enangostadas en el centro, distribuidas de manera alternada con las células largas, solitarias o en pares; estomas ausentes o escasamente presentes, limitados principalmente a la epidermis adaxial; aguijones ausentes, o presentes, de base redondeada u ovalada, barbas de la mitad, igual o el doble de largo, en relación a su base; macropelos presentes o ausentes; papilas ausentes. Epidermis adaxial con aguijones en forma de gancho, con base bulbosa presentes desde tercio superior de la costilla hasta al ápice de la misma, macropelos ausentes o presentes, limitados principalmente a la zona del ápice de las costillas. Figs. 13 y 14 A-H.

Anatomía de la lámina en sección transversal

Lamina en sección transversal convoluta, conduplicada, casi plana, con un ángulo menor o cercano a 180° o plana, semiláminas de igual longitud a ambos lados de la costilla central; costillas presentes en el lado adaxial de la lámina, distribuidas sobre los haces vasculares, de ápices redondeados, planos o agudos, costillas de igual tamaño o alternadas en tamaño (de mayor tamaño sobre haces vasculares de 1° orden, seguidas costillas de menor tamaño sobre haces vasculares de 2° orden) a lo largo de la lámina; surcos intercostales abiertos, en forma de U o V, estrechos o amplios, profundidad del surco igual o mayor a la mitad de la lámina, desde el ápice de la costilla; costilla central igual o mayor que el resto de las costillas; haces vasculares de primer orden, obovados o elípticos, con cavidad protoxilemática y grandes vasos metaxilemáticos, vasos de tamaño similar o casi el doble en comparación a las células de la vaina parenquimática, rodeados por dos vainas, una interna mestomática y una externa parenquimática; haces vasculares de segundo orden obovados, angulares (hexagonal u octagonal) con xilema y floema distinguibles, al igual que los haces vasculares de primer orden, están rodeados por una vaina interna mestomática y una externa parenquimática; esclerénquima del lado adaxial, ausente, presente solo en el nervio central o presente en todas las costillas, subepidérmico, formando una fila simple de células, siguiendo la forma del ápice de la costilla, no unido al haz vascular o unido al haz vascular con banda uni o triseriada; esclerénquima del lado abaxial, ausente o presente, si está presente, en contacto con el haz vascular, de forma triangular o trapezoidal, con filas de células bi, tri o multiseriadas, más angostas que el haz vascular, células esclerenquimáticas limitadas al haz vascular o formando una banda continua, uniseriada; esclerénquima del margen bien desarrollado, de forma redondeada o puntiaguda, extendiéndose hacia el lado abaxial de la lámina; estomas presentes en la epidermis adaxial, en el surco de la costilla, próximos a la altura del haz vascular, sobre las células buliformes, variando de 2 a 6 estomas por costilla, de forma ovoide; células buliformes en forma de abanico (centrales de mayor tamaño), o similares en tamaño, presentes en el fondo del surco entre las costillas, células con pared tangencial externa más corta que la pared interna; epidermis abaxial con células epidérmicas con engrosamiento en la pared tangencial externa; papilas ausentes; aguijones ausentes o presentes; epidermis adaxial con células epidérmicas de tamaño similar o irregular, no mayores a ¼ del grosor de la hoja, sin engrosamiento, menores a las células buliformes. Fig. 15 A-G.

Distribución y hábitat

En Sudamérica está presente en Argentina, Bolivia, Chile, Ecuador y Perú. En Chile *Anthoxanthum* se distribuye de Santiago hasta Tierra del Fuego, 33°39'S a 55°58'S, principalmente en sectores costeros, cercanos a desembocaduras de ríos, y en sectores cordilleranos con sustrato seco, arenoso, de los 2 a 2500 m. *A. utriculatum* var. *altissimum* y *A. spicatum* está descrita sólo para Chile, mientras que el resto de las especies se encuentran tanto en Chile y Argentina con una distribución latitudinal muy similar (33°S a 55°S). Fig. 21 A.

Clave para el reconocimiento de las especies sudamericanas de *Anthoxanthum*

1. Plantas de 5-11 cm de alto; panícula de 1-2 cm de largo; antecios masculinos no aristados;
 de 7 a 12 costillas por lámina; haces vasculares libres (excepto el haz central)
 A. pusillum

1. Plantas de 26-140 cm de alto; panícula de 5-27 cm de largo; antecios masculinos aristados;
de 10 a 40 costillas por lámina; haces vasculares trabados a la epidermis abaxial y
adaxial2
2(1). Espiguillas con glumas iguales o menores que sus antecios contiguos; con capa
esclerenquimática subepidérmica continua
2. Espiguillas con glumas menores, iguales o mayores que sus antecios contiguos, sin capa
esclerenquimática subepidérmica4
3(2). Plantas de 60 a 100 cm; espiguillas ovadas, antecios aristados; especie que crece en
Perú
3. Plantas de 32 a 123 cm; espiguillas obovadas, en forma de U o V; especies que crecen en
Argentina y/o Chile
4(2). Plantas de 40 a 50 cm de largo; paníc <mark>ula cont</mark> raída de 6-10 cm x 1,5-2 cm; espiguillas en
forma de U, glumas mayores que sus antecios contiguos; antecios masculinos con arista f2
inserta en el tercio medio a 1-2 mm
4. Plantas de 50 a 140 cm de largo; panícula laxa o contraída de 7-27 cm x 2-5 cm; espiguillas
en forma de V, glumas menores, iguales o mayores que sus antecios contiguos; antecios
masculinos con arista f2 inserta en el tercio superior a 0,3-3,0 mm
5(3). Espiguillas en forma de U o V; antecio masculino f2 con arista inserta en el tercio superior
de 0-1,5 mm, aristas rectas; laminas planas, epidermis abaxial
escabrosa
5. Espiguillas obovadas; antecio masculino f2 con arista inserta en el tercio medio de 0,5-3,0
mm, arista con base retorcida en su tercio inferior; láminas convolutas, epidermis abaxial
glabra

Descripción de las especies

Anthoxanthum juncifolium (Hack.) Veldkamp, Blumea 30(2): 348. 1985. Hierochloe utriculata var. juncifolia Hack., Anales Mus. Nac. Buenos Aires 21: 64. 1911. Hierochloe juncifolia (Hack.) Parodi, Notas Mus. La Plata, Bot. 3: 27. 1938. TIPO: Argentina: Chubut: Patagonia, valle de Avilas, 20-III-1901, N. Illin 222 (holotipo W; isotipos BAA-Col. Typus 1436 imagen!, BAA-Col. 1437 imagen!, CORD-1671 imagen!, LP-2543 imagen!, US-990307 imagen!). Figs. 11, 17 B.

Planta perenne, cespitosa, de 55.5 ± 16.9 (32.5-93.5) cm de alto; lígulas de 2.1 ± 0.9 (1.0-4.0) mm de largo; láminas foliares rígidas, erguidas, junciformes, punzantes, finamente pubescentes en el margen, glabras y lustrosas por la cara abaxial, de 25.3 ± 6.7 (17-35) x 0.5 ± 0.1 (0.3-0.7) cm; panícula espiciforme, a veces interrumpida en la base de $9.5 \pm 1.9 (5.5-13.1) \times 1.4 \pm 0.5$ (0,7-3,2) cm; espiguillas aovadas de $6,1 \pm 0,5 (5,3 -7,5)$ mm de largo; glumas subiguales, glumas iguales o mayores que sus antecios, gluma inferior de 5,5 \pm 0,5 (4,5-6,5) x 1,5 \pm 0,3 (0.8-2.1) mm; gluma superior de 5.9 ± 0.5 (4.7-7.0) x 1.6 ± 0.3 (1.1-2.1) mm; antecios fly f2 con estambres de 3,1 \pm 0,6 (2,3-4,1) mm de largo; lemma f1 de 5,5 \pm 0,5 (4,5-6,5) x 1,3 \pm 1,1 (1,2-1,6) mm, aristada, con arista recta de 0.5 ± 0.3 (0.2-1.1) mm de largo, insertas en el tercio superior de 0.5 ± 0.17 (0.3-1.0) mm desde el ápice; lemma f2 de 4.4 ± 0.3 (4.3-6.1) x 1.2 ± 0.1 (1,0-1,5) mm, aristada, con arista de 2.5 ± 0.6 (0.9-3.7) mm de largo, retorcidas en la base, insertas subapical o dorsalmente a $2,0 \pm 0,5$ (0,6-2,8) mm desde el ápice; páleas f1 de $4,9 \pm 0,4$ (4,3-5,8) mm de largo; páleas f2 de $5,0\pm0,4$ (4,0-5,8) mm de largo; antecios f3 con androceo con dos estaminodios, sin polen de 0.5 ± 0.1 (0.4-0.6) mm de longitud; lemma de 4.4 ± 0.3 $(3,4-4,7) \times 0.9 \pm 0.1 (0,7-1,2)$ mm, múticas o brevemente aristadas; páleas de $4.2 \pm 0.3 (3,4-1)$

4,3) mm, membranáceas uni o binervadas; gineceo con dos estigmas plumosos de 4,5 \pm 0,3 (4,1-4,8) mm de largo.

Epidermis en vista superficial

Epidermis abaxial con zonas costales e intercostales poco diferenciables; células largas intercostales de $152,6 \pm 34,6 \ (112,9-238,4) \ x \ 17,1 \pm 2,3 \ (14,4-20,7) \ \mu m$; células cortas intercostales, levemente enangostadas en el centro, de $6,4 \pm 1,3 \ (4,0-8,9) \ x \ 19,1 \pm 1,9 \ (16,2-22,4) \ \mu m$; distribuidas de manera alternada con las células largas, solitarias o en pares, de 92 a 217 células cortas por UA; células largas costales de $145,3 \pm 36,2 \ (104,1-223,6) \ x \ 14,1 \pm 3,2 \ (8,3-19,7) \ \mu m$; células cortas costales de $8,3 \pm 2,9 \ (4,3-15,7) \ x \ 16,7 \pm 1,8 \ (14,4-20,3) \ \mu m$; estomas ausentes en los especímenes examinados; aguijones prácticamente ausentes, de 0 a 6 aguijones por UA, de $46,0 \pm 2,9 \ (44,0 - 48,0) \ \mu m$ de largo, base de forma redondeada, barbas de la mitad de tamaño en relación a su base; macropelos y papilas ausentes. Figs. $18 \ y \ 19 \ B$.

Anatomía de la lámina en sección transversal

Lamina en sección transversal convoluta, de 12 a 25 costillas por lámina; de 371,6 \pm 66,3 (282,5-510,0) μ m de alto, con ápices redondeados, alternadas en tamaño (de mayor tamaño sobre haces vasculares de 1° orden, seguida de una de menor tamaño sobre haces vasculares de 2° orden) a lo largo de la lámina; costillas asociadas a haces vasculares de primer orden de 416,4 \pm 100,3 (260,5-721,5) μ m de alto, costillas asociadas a haces vasculares de segundo orden de 247,9 \pm 55,7 (134,8-382,6) μ m de alto; surcos entre costillas abiertos, estrechos, de 37,5 \pm 14,3 (18,0 - 60,3) μ m de ancho a la altura del haz vascular, surcos de 242,2 \pm 63,0 (162,8-373,5) μ m de profundidad desde el ápice de la costilla; costilla central notablemente mayor que el resto de las costillas, de 548,3 \pm 156,6 (310,1-869,6) μ m de alto; esclerénquima

adaxial, subepidérmico, formando una fila simple de células, siguiendo la forma del ápice de la costilla, esclerénquima abaxial, subepidérmico, formando una banda uniseriada continua de células a lo largo de la lámina, esclerénquima marginal bien desarrollado, de forma puntiaguda, esclerénquima extendiéndose hacia el lado adaxial de la lámina; estomas presentes en los surcos de las costillas, cercanos a la altura del haz vascular, sobre las células buliformes, células buliformes en forma de abanico de $26,6 \pm 5,4$ (15,8-35,0) μ m de alto. Fig. 20 B.

Iconografía. Parodi (1941:206-207, Figs. 10-11, bajo *H. juncifolia*); De Paula (1975:431, Fig. 1B y 8A, bajo *H. juncifolia*); Sede (2012: 137).

Etimología. El epíteto juncifolia hace alusión a la forma junciforme de sus láminas.

Distribución y hábitat. *Anthoxanthum juncifolium* ha sido descrita para Chile y Argentina. En Chile central, ha sido colectada en la Región Metropolitana, y al sur, desde la Región de la Araucanía a la Región de Aysén del General Carlos Ibáñez del Campo, desde los 33°39'S a 47°30'S. En Argentina, ha sido colectada en la provincia de Neuquén y la provincia de Río Negro. *Hábitat*. Se ha encontrado en suelo arenoso, tierra volcánica y en suelos de bosque subandino, de 90 a 2500 m s. m. (Fig. 21 C).

Observaciones. fl noviembre-abril.

Material representativo examinado

ARGENTINA. **Prov. de Neuquén.** Dpto. Huiliches, Parque Nacional Lanín, Valle inferior del arroyo Rucu-leufú, laderas próximas al curso medio arroyo Rucu-leufú, 16-II-1974, *Correa et al. 5624* (CONC). **Prov. Río Negro.** Parque Nacional Nahuel Huapi, Cerro Otto, 1000 m s.m., 07-I-1946, *sin colector* (BAA); Playa de la Península de San Pedro, Nahuel Huapi, *sin colector* (SGO).

CHILE. Región de la Araucanía. Prov. Cautín, Parque Nacional Conguillío, 1164 m s.m., 22-II-2006, Marticorena & Jiménez 537 (CONC). Prov. Malleco: Volcán Lonquimay faldeo sur, 1200 m s.m., 7-I-1994, Villagrán et al. 8038 (CONC). Región de Aysén del General Carlos Ibáñez del Campo. Prov. Aysén, Lago Yulton, terraza orilla oeste, 495 m s.m., 22-I-2007, García 4007 (CONC). Prov. Capitán Prat, Rio Ñadis, 90 m s.m., 23-I-2007, Jiménez 195 (CONC). Región de Los Lagos. Prov. Osorno, Volcán Casablanca, Antillanca, 13-II-1972, 1220 m s.m., Muñoz & Muñoz 491 (SGO). Prov. Llanquihue, Volcán Osorno, La Picada, 900-1500 m s.m., 28-XII-1939, Gunckel 9387 (CONC). Prov. Palena, Volcán Hornopirén, Carretera Austral, 500 m s.m., 01-III-1993, Godoy et al. 115 (CONC). Región de Los Ríos. Prov. Valdivia, Volcán Villarrica, 1200 m s.m., 8-III-1933, Hollermayer 1253 (CONC). Prov. Ranco, Neltume, Reserva Huilo Huilo, Pampa Pilmaiquén, 740 m s.m., 17-II-2011, Teillier et al. 6944 (CONC). Región Metropolitana. Prov. Santiago, Quebrada el Yeso, 2500 m s.m., 28-II-1986, Araya 4 (CONC).

Anthoxanthum moorei (De Paula) N. Villalobos & Finot, comb. nov. Hierochloe moorei De Paula, Bol. Soc. Argent. Bot. 15(4): 393. 1974. TIPO: Argentina: Tierra del Fuego: Isla de los Estados, Bahía Colnett, 28-II-1968, D. M. Moore 2064 (holotipo BAB-0253 imagen!). Figs. 12 y 17 C.

Planta perenne, rizomatosa, de 40 a 50 cm de altura; vainas foliares abiertas con los márgenes separados, las inferiores casi áfilas, las superiores más cortas que los nudos, finamente escabrosas y estriadas; lígula obtusa, membranácea, con el margen escabroso; lámina subconvoluta, angosta, de 3,0 a 5,0 mm de anchura por 20 a 30 cm de largo, adelgazándose

hacia el ápice, lisa en la cara abaxial, escabrosa en la cara adaxial, escabrosidades de mayor tamaño y más abundantes cerca de la lígula. Panoja contraída, de 6 a 10 cm de largo, ramas en general cortas, lisas, las inferiores desnudas en el tercio inferior, las superiores con espiguillas desde la base; pedicelos breves, hirsutos; espiguillas en forma de U, tri-floras, de 7,0 a 7,5 mm de largo (excluidas las aristas); raquilla desarticulada en la madurez por encima de las glumas; glumas membranáceas, 3-nervias, la inferior tan larga como su antecio, la superior generalmente lo sobrepasa; antecios masculinos aristados subiguales, el inferior con arista de 3,5 a 4,5 mm de longitud inserta en el tercio superior de la lemma, el superior con arista de 5,5 a 9,0 mm, que inserta en el tercio medio del antecio; lemmas de 6,0 a 6,5 mm de largo por 1,5 mm de ancho, con el ápice hendido, papiráceas, ocráceas, brillantes, escabrosas excepto en el ápice hialino cortado en bisel, con cortas pestañas en el margen, en el tercio inferior de la quilla y en la base de los nervios contiguos al nervio medio; palea hialina, binervada, escabrosa sobre los nervios, más corta que su lemma, ápice bífido; tres estambres con anteras de 3,0 a 3,9 mm de longitud; antecio femenino de 4,0 mm de longitud, con lemmas 3-5 nervias, múticas, lisas en el dorso, escabrosas en el tercio superior excepto el ápice que es liso y hialino; pálea poco menor que la lemma, hialina, uninervia; estambres dos, anteras estériles; ovario fusiforme, estilos dos, filiformes, estigmas plumosos que sobresalen por la extremidad del antecio; cariopsis fusiforme de 1,4 mm de longitud.

Epidermis en vista superficial

Epidermis abaxial con zonas costales e intercostales poco diferenciables, células de las zonas costales más cortas y angostas que las de la zona intercostal; células largas intercostales de 195 x 15 μm; células cortas intercostales cuadradas 14,5 x 14,8 μm; distribuidas de manera

alternada con las células largas, solitarias o en pares, 77 células cortas por UA; células largas costales de 171,7 x 7,6 µm, células cortas costales de 26,5 x 9,3 µm; estomas, aguijones, macropelos y papilas ausentes en el espécimen examinado. Figs. 18 y 19 C.

Anatomía de la lámina en sección transversal

Lamina en sección transversal subconvoluta, aproximadamente 30 costillas a lo largo de la lámina; costillas de 320 µm de alto, con ápices cuadrangulares; grosor de la lámina en la zona intercostal de 106 µm; surcos entre costillas abiertos de 108 µm de ancho a la altura del haz vascular, de 213 µm de profundidad desde el ápice de la costilla; esclerénquima adaxial, limitado a la zona costal, trabando los haces vasculares con la epidermis abaxial; células buliformes en forma de abanico de 28,5 µm de alto. Fig. 20 C.

Iconografía. De Paula (1974:394, Fig. 1, bajo *H. moorei*); De Paula (1975:434, Fig. 2, bajo *H. moorei*).

Etimología. Epíteto dedicado por la autora al Dr. David M. Moore que colectó el material tipo. **Distribución y hábitat**. *Anthoxanthum moorei* ha sido descrita por la autora (De Paula, 1974), en bosques de *Nothofagus* y *Drimys* en la Isla de los estados, Argentina y en juncales turbosos en la Provincia de Magallanes y Antártica Chilena en Chile.

Observaciones. Especie afín a *A. redolens*, de la que se diferencia por poseer aristas insertas dorsalmente, plantas de menor tamaño con panículas más pequeñas y contraídas.

Material examinado

CHILE. **Región de Magallanes y de la Antártica Chilena.** Prov. Magallanes, Río San Juan, 9-XI-1970, *Pisano 2753* (CONC).

Anthoxanthum pusillum (Hack. ex Dusén) Veldkamp, Blumea 30(2): 349. 1985. Hierochloe pusilla Hack. ex Dusén, Ark. Bot. 7 (2): 4 lám. 1, fig. 1 y lám fig. 1, 1907. TIPO: Hab. Río Fósiles in consortio Bolacis glebariae Comm. in alt. c. 1000 m, 10-IV-1905, P. Dusén 5999 (holotipo W 1916-0018309 imagen!; isotipos S-R-2929 imagen!, BAA-Col. Typus 1421 fragm. ex S imagen!, US-99925 fragm. ex W imagen!). Figs. 13 y 17 A.

Plantas perennes, con rizomas horizontales, de $7.8 \pm 1.8 (5.1-10.9)$ cm de alto; culmos erguidos de 6.5 ± 3.5 (4-9) cm de alto: lígulas de 2.4 ± 1.0 (1-4) mm de largo; láminas foliares rígidas, erguidas, conduplicadas, finamente escabrosas en el margen, glabras en la superficie abaxial, pilosas en la superficie adaxial, de 10-30 x 2,5-10 mm; panículas densas, espiciformes, de 1,4 \pm 0,2 (1,1-1,9) x 1,0 \pm 0,4 (0,7-1,8) cm; espiguillas aovadas, de 4,6 \pm 0,5 (3,8-5,4) mm de largo, glumas inferiores menores o iguales que las glumas superiores, ambas cubren totalmente los antecios; glumas inferiores de $4.3 \pm 0.6 (3.5-5.1) \times 1.4 \pm 0.3 (1.0-1.9)$ mm; glumas superiores de $4.6 \pm 0.6 (3.9-5.6)$ x $1.5 \pm 0.3 (1.1-1.9)$ mm; antecios múticos, antecio f1y f2 ciliados desde la mitad superior del margen, glabros en la quilla, antecio f1 menor, igual o levemente mayor que f2, con tres estambres de 1.6 ± 0.6 (1.1-2.2) mm de largo; lemma f1 de 3.9 ± 0.5 (3.4-4.6) $x 1,1 \pm 0,2 (0.9-1,3)$ mm; lemma f2 de $3.8 \pm 0.3 (3.4-4.4) \times 1.1 \pm 0.2 (0.9-1.5)$ mm; páleas f1 y f2 de 3.2 ± 0.4 (2.2-4.0) mm; antecio f3 papiráceo, brillante, androceo, con dos estaminodios, de 0.6 ± 0.1 (0.5-0.7) mm de largo; lemma de 2.9 ± 0.2 (2.5-3.3) x 1.0 ± 0.1 (0.8-1.1) mm, pálea de 2,7 \pm 0,3 (2,2-3,3) mm de largo, gineceo con dos estigmas de 4,5 \pm 0,3 (4,1-4,8) mm de largo.

Epidermis en vista superficial

Epidermis abaxial con zonas costales e intercostales diferenciables con células de las zonas costales más angostas que células de las zonas intercostales; células largas intercostales de 221,4 \pm 52,3 (127,4-296,1) x 27,4 \pm 2,96 (24,74-32,83) μ m; células cortas intercostales rectangulares, siendo más anchas que largas, de 10,1 \pm 1,6 (8,0-12,2) x 19,3 \pm 1,8 (17,1-22,3) μ m, de 42 a 100 células cortas por UA; células largas costales de 164,6 \pm 65,2 (97,6-296,1) x 18,5 \pm 7,4 (6,1-29,7) μ m; células cortas costales de 9,5 \pm 2,2 (6,9-12,8) x 15,9 \pm 3,5 (9,0-19,8) μ m; estomas ausentes, limitados a la epidermis adaxial; aguijones ausentes; macropelos generalmente ausentes, si están presentes, del mismo largo a las encontradas en la epidermis adaxial. Epidermis adaxial sin aguijones; macropelos presentes, de 62,0 \pm 19,1 (44,7-102,3) μ m de largo. Figs. 18 y 19 A.

Anatomía de la lámina en sección transversal

Contorno de la lámina conduplicada, de 7 a 12 costillas por lámina; costillas de igual tamaño a lo largo de la lámina, grosor de la lámina a la altura de las costillas de 252,7 \pm 28,4 (185,5-280,1) μ m; surcos abiertos, siempre presentes, ubicados entre los haces vasculares, en forma de U, amplios, de 78,0 \pm 32,2 (41,0-140,2) μ m de ancho; profundidad del surco de 151,0 \pm 23,0 (101,1-181,9) μ m desde el ápice de la costilla; haces vasculares libres, excepto el haz central que es trabado por células esclerenquimáticas o parenquimáticas engrosadas a la epidermis abaxial (células agrupadas de forma triangular o trapezoidal) y a la epidermis adaxial (células agrupadas en filas uni o biseriadas); estomas presentes en la epidermis adaxial, en el surco de la costilla, próximos a la altura del haz vascular, sobre las células buliformes; células buliformes de 32,4 \pm 2,9 (30,0 - 38,9) μ m de alto; epidermis abaxial de 27,3 \pm 3,5 (21,0 - 33,5)

 μ m de alto; epidermis adaxial con células epidérmicas de tamaño irregular de 24,8 \pm 2,3 (20,1 - 27,9) μ m de alto. Fig. 20 A.

Iconografía. Parodi (1941: 209-210, Figs. 12 y 13, bajo *H. pusilla*); De Paula (1975: 431, Fig. 1A y 8A, bajo *H. pusilla*); Sede (2012: 138).

Etimología. El epíteto *pusillum* deriva del latín, significa "muy pequeña", asociado al pequeño tamaño que presentan estas plantas.

Distribución y hábitat. *Anthoxanthum pusillum* ha sido descrita para Chile y Argentina. En Chile, ha sido colectada en la Región de Magallanes y la Antártica Chilena, entre las provincias de Magallanes y Última Esperanza, desde 50°40'S a 52°07'S. En Argentina, ha sido colectada desde la Provincia de Santa Cruz a Tierra del Fuego. Escasa en el intercoirón o presente en el coironal de *Festuca gracillima*, formando céspedes en vegas húmedas con suelos arenosos, de 100 a 900 m s. m. Fig. 21 D.

Observaciones. fl. noviembre a abril.

Material representativo examinado

ARGENTINA. **Provincia de Santa Cruz**. Dpto. Güer Aike, Estancia Rospentek, próximo puesto Dos Antonios, 1-II-1978, *T.B.P.A.-FIT 4151* (CONC).

CHILE. **Región de Magallanes y de la Antártica Chilena**. Prov. Última Esperanza, Estancia La Cumbre, Sierra Baguales, Valle del río Baguales, 640 m s.m., 2-XII-1978, *Pisano 4679* (CONC). Prov. Magallanes: San Gregorio, Parque Nacional Pali Aike, Sector bajos Los Guanacos, 100 m s.m., 18-II-2000, *Domínguez & Elvebakk 28* (CONC).

Anthoxanthum quebrada (Connor & Renvoize) N. Villalobos & Finot comb. nov. Hierochloe quebrada Connor & Renvoize, Kew Bull. 64(4): 728–732. 2009. TIPO: Perú: Ancash, 37 km E of Yungay, 5-IV-1988, S. A. Renvoize & S. Laegaard 5079 (holotipo K; isotipos AAU, MO-4945250 imagen!). Fig. 17 D.

Especie erecta; culmo de 60-100 cm; láminas de 20-40 cm x 5-10 mm; lígula membranosa de 6-11 mm; inflorescencia espiciforme de 10-20 x 1 cm; espiguillas trifloras, dos antecios basales masculinos y un antecio terminal femenino; glumas dos, 1-3-nervias, membranosas, glabras, subiguales; gluma inferior 4,5-6,2 mm de largo, gluma superior de 5-6,5 mm de largo; antecios masculinos, con tres estambres de 2,4-4,1 mm de largo; antecio f1 con lemma de 4,5-6,1 mm de largo, arista de 0,2-1,5 mm de largo, inserta subapicalmente; palea de 4,5-5,7 mm de largo; antecio f2 con lemma de 4,2-5,9 mm, aristas de 3-6,6 mm, con una base retorcida e higroscópica, recta o curvada, inserta dorsalmente en la lemma a 1 mm del ápice; palea f2 de 3,5-5 mm de largo; antecio f3 femenino, lemma 3-nervia, 3,4-4,5 mm; arista f3 si está presente, de 0,3-1 mm; pálea menor o igual a la lemma, de 3,8-4,8 mm, antecio con dos estaminodios de 0,6-1,2 mm; gineceo con ovario de 0,8 mm, estigmas de 1,5-4,5 mm; cariopsis de 1,3-2,2 x 0,4-0.6 mm.

Anatomía de la lámina en sección transversal

Laminas en sección transversal planas, superficie abaxial escabrosa debido a la presencia de aguijones. Superficie adaxial con costillas profundas, células epidérmicas pequeñas similares en tamaño a lo largo de la lámina. Epidermis abaxial levemente alargadas en la zona intercostal de la zona media. Estomas limitados a la epidermis adaxial, no se encontraron estomas en la

epidermis abaxial. Tejido esclerenquimático bien desarrollado formando una capa bajo la epidermis abaxial y adaxial, de una o dos filas de células de grosor, continua bajo la epidermis abaxial y limitado al ápice de las costillas en la epidermis adaxial. Fig. 18 D y 19 D.

Iconografía. Connor (2009: 729-730 Figs. 1 y 2).

Etimología. El epíteto *quebrada*, sustantivo en español indeclinable, hace alusión al terreno donde esta planta crece, en laderas (barrancos) de los cerros de Perú.

Distribución y Hábitat. *Anthoxanthum quebrada* ha sido colectada en Perú, particularmente en el Departamento de Áncash, en el Parque Nacional Huascarán, desde los 09°07'-28' S y 77°15'-31' O. Habita en laderas del noroeste a laderas del sur en suelo de granito y derivados; 4000 - 4600 m s.m. Fig. 21 B.

Material examinado

PERÚ. **Departamento de Áncash**. Prov. Carhuaz, Parque Nacional Huascarán, Quebrada Ishinca, lado sur del valle, 4260-4200 m s.m., 17-VII-1985, *Smith & Buddensiek 11241* (MO). Prov. Huaraz, Parque Nacional Huascarán, Quebrada Llaca, 4200 m s.m., 5-I-1985, *Smith et al. 9016* (MO). Prov. Huari, Parque Nacional Huascarán 4-5 km pasado el túnel Cahuish, 4350 m s.m., 23-XII-1984, *Smith & Goodwin 8733A* (MO). Prov. Huaylas, Parque Nacional Huascarán, Valle Parón, al Este del lago, 4200 m s.m., 27-IX-1985, *Smith 11494* (MO). Prov. Recuai, Cordillera Blanca 35 km al NE de Catac en la ruta hacia Chavin desde Huantar, 4140 m s.m., *Peterson 13844* (MO).

Anthoxanthum redolens (Vahl) P. Royen, Alpine Fl. New Guinea 2: 1185, f. 382 1979. Holcus redolens Vahl, Symb. Bot. 2: 102. 1791. Avena redolens (Vahl) Pers., Syn. Pl. 1: 100. 1805. Hierochloe redolens (Vahl) Roem. & Schult., Syst. Veg. (ed. 15 bis) 2: 514. 1817. Torresia redolens (Vahl) Roem & Shult., Syst. Veg. (ed. 15 bis) 2: 516. 1817. Hierochloe antarctica (Vahl) Roem. & Schult. var. redolens (Vahl) Brongn., Voy. Monde 2 (2): 144, t. 23. 1829 (1833). TIPO: Habitat in Terra del Fuego, 20 Dec 1774-3 Jan 1775, J. R. & G. Forster (holotipo C-10017002 imagen!).

Plantas perennes, robustas, de 72,2 ± 25,6 (26,0-137,5) cm de altura; con rizomas estoloniformes; culmo erguido, liso, entrenudos visibles; lígula membranosa, triangular, borde superior dentado, de 2.9 ± 1.7 (1-7) mm de largo; láminas planas, escabrosas en el margen, glabras en la cara abaxial, escabrosas y estriadas en la cara adaxial, de 20-50 x 0.6 ± 0.2 (0.2-1,0) cm; panícula laxa o contraída, de 12.7 ± 4.5 (5,3-27,0) x 2.2 ± 0.7 (1,0-4,3) cm; espiguillas en forma de V, de 8.1 ± 1.4 (5,0-12,0) mm de largo, raquilla ciliada hasta la base de las espiguillas; glumas membranáceas, glabras, subiguales, gluma inferior menor, igual o excepcionalmente mayor que la gluma superior; glumas menores, iguales o mayores que los antecios contiguos, gluma inferior de 7,3 \pm 1,5 (4,4-12,9) x 1,3 \pm 0,2 (0,9-2,0) mm; gluma superior de 8.3 ± 1.6 (5.0-12.8) x 1.6 ± 0.3 (1.0-2.4) mm; antecios f1 y f2, subiguales, f1 mayor que f2, con callo piloso, pelos tiesos no mayores a 3 mm de largo; lemmas ciliadas en la quilla y el margen, tercio superior glabro o finamente ciliado, membranáceas en el ápice, superficie escabrosa por pequeños aguijones de base bulbosa, aristadas, aristas rectas, o levemente torcidas en la punta, insertas en el tercio superior; antecios con tres estambres, de 3.3 ± 0.7 (2,0-4,8) mm de largo; lemmas de $5.8 \pm 0.9 (3.5-8.7) \times 1.3 \pm 0.2 (0.7-1.7)$ mm; arista f1 de 2.5

 \pm 1,1 (0,7-5,3) mm, inserta a 0,7 \pm 0,3 (0,1-1,8) mm del ápice; arista f2 de 3,7 \pm 1,5 (0,7-7,5) mm, inserta a 1,0 \pm 0,5 (0,2-2,8) mm del ápice; páleas membranosas de 5,0 \pm 0,8 (3,1-6,9) mm, de ápice bífido; antecio f3 con lemma de 4,0 \pm 0,5 (2,6-5,2) x 1,0 \pm 0,2 (0,6-1,5) mm, finamente escabrosa, aristada o mútica, arista de 0,6 \pm 0,5 (0,1-2,0) mm, inserta de 0,2 \pm 0,1 (0,0-0,5) mm, del ápice, pálea de 3,6 \pm 0,6 (2,3-6,5) mm, con dos pequeñas lodículas, androceo con dos estaminodios, de 0,5 \pm 0,2 (0,2-1,8) mm de largo; gineceo con dos estigmas plumosos de 4,1 \pm 1,9 (1,3-8,9) mm; cariopsis alargada, color café de 8,4 \pm 1,5 (6,0-10,0) mm de largo.

Epidermis en vista superficial

Epidermis abaxial con zonas costales e intercostales diferenciables; zonas intercostales con células largas más anchas en comparación con las células de las zonas costales; células largas intercostales de forma rectangular, alargadas, algunas levemente hexagonales; paredes con ondulaciones, paredes terminales perpendiculares o levemente diagonales, de 286,3 ± 68,4 (116,0-452,5) x 17,8 ± 3,9 (8,9-31,1) μm, de 7 a 31 veces más largas que anchas; paredes anticlinales de grosor variable, de 5,2 ± 1,3 (2,5-8,7) μm, con perforaciones visibles; células cortas intercostales de 21,5 ± 7,0 (10,4-50,0) x 15,5 ± 3,3 (10,0-29,4) μm, más anchas que largas o hasta 4 veces más largas que anchas, con paredes anticlinales de la misma forma y grosor que las células largas, levemente onduladas, distribuidas de manera alternada con las células largas, generalmente solitarias o en pares, de 61,5 ± 26,3 (12-142) células cortas por unidad de área; células largas costales de morfología similar a las células largas intercostales, de 230,9 ± 56,1 (91,2-372,0) x 10,8 ± 2,5 (6,2-16,4) μm, de 9 hasta 46 veces más largas en relación a su ancho; células cortas costales menos abundantes que en la zona intercostal, de $28,6 \pm 6,6 (11,5-45,5)$ x $11,8 \pm 2,1 (7,8-16,5)$ μm, más anchas que largas, o hasta 4 veces más

largas en relación a su ancho; estomas generalmente ausentes, limitados a la epidermis adaxial, si están presentes, próximos a la zona costal; aguijones generalmente ausentes, pueden variar de 0-70 aguijones por unidad de área, variables en tamaño, siendo más grandes los de la zona costal, de 65.5 ± 14.6 (44.9-102.4) μ m de largo, poseen una base de forma redondeada u ovalada, barbas de tamaño pequeño (mitad), medio (igual) en relación a su base, barba desarrollada levemente desde la base o levantada. Epidermis adaxial con aguijones presentes, con mayor abundancia que en la epidermis abaxial, limitados principalmente al ápice de la costilla, de 44.0 ± 9.3 (22.9-80.2); macropelos escasamente presentes.

Anatomía de la lámina en sección transversal

Sección transversal de contorno plano; semiláminas de igual longitud a ambos lados de la costilla central, de 10 a 32 costillas por lámina; de grosor similar a lo largo de la lámina, de 327,7 ± 79,6 (189,9-602,1) μm de alto, asociadas a los haces vasculares; surcos intercostales abiertos, presentes en la cara adaxial, en forma de U, de 103,1 ± 36,2 (40,3-195,0) μm de ancho a la altura del haz vascular, profundidad de más de la mitad del grosor de la lámina, de 227,3 ± 63,3 (110,7-388,2) μm desde el ápice de la costilla; costilla central aproximadamente igual en grosor al resto de las costillas, de 353,8 ± 89,8 (190,2-639,9) μm de alto; haces vasculares trabados a la epidermis adaxial por células parenquimáticas engrosadas y trabados a la epidermis abaxial por células parenquimáticas engrosadas y/o esclerenquimáticas. Células esclerenquimáticas agrupadas de forma triangular o trapezoidal traban el haz vascular a la epidermis abaxial, en la epidermis adaxial, presente en el ápice de la costilla, siguiendo su forma, bajo la epidermis adaxial; estomas presentes en la epidermis adaxial, en el surco de la costilla, próximos a la altura del haz vascular.

Distribución y hábitat. *Anthoxanthum redolens* es la especie de mayor distribución, en Sudamérica está presente en Argentina, Bolivia, Chile, Ecuador y Perú. En Chile crece desde los 37°37'S en la Provincia de Arauco, Región del Biobío, hasta la Isla Hornos en la Región de Magallanes y la Antártica Chilena (55°58'S).

Clave para las variedades de Anthoxanthum redolens (Vahl) P. Royen

1. Panículas contraídas de 10-25 cm; espiguillas de 5-8 mm, con glumas menores o iguales que sus antecios.

A. redolens var. gunckelii

1. Panículas laxas de 5-27 cm; espiguillas de 6-12 mm; con glumas mayores que sus antecios.

A. redolens var. redolens

Anthoxanthum redolens (Vahl) P. Royen var. gunckelii (Parodi) N. Villalobos & Finot, comb. nov. Hierochloe gunckelii Parodi, Revista Mus. La Plata, secc. Bot. 3 (14): 197, fig. 5-6. 1941. Anthoxanthum gunckelii (Parodi) Veldkamp, Blumea 30(2): 348. 1985. TIPO: Corral (Amargos) Prov. Valdivia, IX-1940, Ex. Cult in Hort. Bot. Fac. Agr. B. A., H. Gunckel s. n. (holotipo BAA-183 imagen!, isotipo K-308353 imagen!, K-308354 imagen!, SI-1847 imagen!). Figs. 14 y 17 E.

Plantas de $81,6 \pm 29,4$ (37,0-137,5) cm de alto, panículas contraídas, interrumpidas en la base de $16,0 \pm 3,5$ (10,0-24,5) x $2,2 \pm 0,7$ (1,1-3,5) cm, espiguillas, algo contraídas, con glumas menores o iguales que sus antecios, en forma de V, de $6,9 \pm 0,8$ (5,0-8,0) mm; antecios

aristados, arista f1 de 1,7 \pm 0,9 (0,7-4,4) mm, insertas en el tercio superior a 0,48 \pm 0,3 (0,1-1,2) mm del ápice de la lemma; arista f2 de 2,8 \pm 1,3 (1,1-6,2) mm, insertas en el tercio superior a 0,8 \pm 0,5 (0,3-2,3) mm del ápice de la lemma.

Epidermis en vista superficial

Epidermis abaxial con células cortas intercostales de 17.3 ± 4.7 (8,8-29,7) µm de largo; células cortas costales de 25.2 ± 5.3 (16,1-32,7) µm de largo; aguijones generalmente presentes, de 10.2 ± 17.8 (0-71) por UA. Figs. 18 y 19 E.

Anatomía en sección transversal de la lámina

No posee diferencias significativas con A. redolens var. redolens. Fig. 20 E.

Iconografía. Parodi (1941: 198-199, Figs. 5-6 bajo *H. gunckelii*); De Paula (1975: Fig. 7 y 9E bajo *H. gunckelii*); Sede (2012: 136 bajo *A. gunckelii*).

Etimología. El epíteto *gunckelii* fue asignado por L. Parodi en honor al profesor Hugo Gunckel Lüer, farmacéutico, botánico y profesor universitario chileno.

Distribución y hábitat. *A. redolens* var. *gunckelii* ha sido colectada en Argentina y Chile. En Chile ha sido colectada desde los 37° 37' S en la Provincia de Arauco, Región del Biobío a los 43° 24' S en la Isla Quilán en la Región de Los Lagos. En Argentina ha sido colectada en la Provincia de Rio Negro. Crece en suelos arenosos cercanos a fuentes de agua desde los 5 a los 1300 m s.m. Fig. 22 A.

Observaciones. fl octubre a marzo.

Material representativo examinado

ARGENTINA. **Prov. de Rio Negro**. Depto. Bariloche, Parque Nacional Nahuel Huapi, 10-II-1954, *Calderón 1657* (BAA).

CHILE. **Región de la Araucanía.** Prov. de La Araucanía, Cautín, Puerto Saavedra, 10 m s.m., XII-1919, *Hollermayer 225* (CONC). **Región del Biobío**. Prov. de Arauco, Isla Mocha, La Calera, 280 m s.m., X-1958, *Kunkel M-306* (CONC); Hualpén, cerca Río Biobío, 10 m s.m., 23-X-1941, *Gunckel 12691* (CONC). **Región de Los Lagos.** Prov. Chiloé, Isla Grande de Chiloé, Comunidad de Compu, 20 m s.m., 7-II-1983, *Villagrán 4842* (CONC). **Región de Los Ríos**. Prov. Valdivia, Corral, Cerro Marina, 55 m s.m., 17-X-1934, *Gunckel 4882* (CONC).

Anthoxanthum redolens (Vahl) P. Royen var. redolens.

Melica magellanica Desr., Encycl. 4: 72. 1797. Torresia magellanica (Desr.) P. Beauv. Ess.

Agrostogr. 63. 1812. Hierochloe magellanica (Desr.) Hook. f., Fl. Antarct. 1 (6): 92. 1844.

Hierochloe redolens var. magellanica (Hook. f.) Macloskie, Rep. Princeton Univ. Exp.

Patagonia, Botany 8 (1, 5, 1): 167. 1904. TIPO: Cette espèce est originaire du détroit de Magellan, d'ou elle a été rapportée par Commerson. Commerson s.n. (holotipo P imagen!; isotipos BAA fragm. ex P, US fragm. y foto ex P). Figs. 15 y 17 F.

Disarrenum antarcticum Labill., Nov. Holl. Pl. 2: 83, f.232. 1807. Hierochloe antarctica (Labill.) R. Br., Prodr. 1: 209. 1810. Torresia antarctica (Labill.) P. Beauv., Ess. Agrostogr.: 63. 1812. Avena antarctica (Labill.) Roem. & Shult., Syst. Veg. (Sprengel) 2: 676. 1817. Savastana antarctica (Labill.) Speg., Anales Mus. Nac. Hist. Nat. Buenos Aires, Ser. 3 7: 184. 1902. TIPO: Tasmania, J. Labillardiere s.n. (holotipo FI imagen!; isotipo G).

Hierochloe banksiana Endl., ann. Wiener Mus. Naturgesch. 1: 156. 1836, nom. nud.

Hierochloe arenaria Steud., Syn Pl. Glumac. 1: 416. 1854. TIPO: In arenosis Prov. Sandy-Point Magellan. Hrbr. W. Lechler 1138.

Hierochloe redolens (Vahl) Roem. & Schult. var. major Speg., Anales Mus. Nac. Buenos Aires 5: 81. 1896. TIPO: Hab. Parcissime ad oram maritimam inter caespites *Poae caespitosae* (Forst.) Hook, Blossom Bay. C. Spegazzini s.n. (holotipo LP 14325 imagen!).

Hierochloe redolens (Vahl) Roem. & Schult. var. *typica* Parodi, Revista Mus. La Plata, Secc. Bot. 3(14): 189, f. 1. 1941, nom. ileg.

Hierochloe redolens (Vahl) Roem. & Schult. var. micrantha Parodi, Revista Mus. La Plata, Secc. Bot. 3(14): 195, f. 2-3. 1941. TIPO: Argentina: Rio Negro: Bariloche, a orilla del río Ñirihuau, L. R. Parodi 11555 (holotipo BAA Col. Typus 1422 imagen!; isotipo SI 61852 imagen!).

Hierochloe sorianoi De Paula, Bol. Soc. Argent. Bot. 15(4): 396. 1974. TIPO: Chubut, Depto. Futaleufú, Lago Futalaufquen, orilla este, A. Soriano 4172 (holotipo BAA Col. Typus 1423 imagen!)

Plantas de 73,0 \pm 25,3 (29,4-134,0) cm de alto, panículas laxas, espiguillas abiertas, con glumas mayores que sus antecios, excepcionalmente iguales, en forma de V, de 8,7 \pm 1,6 (5,5-12,8) mm; antecios aristados, arista f1 de 2,8 \pm 1,1(0,8-5,2) mm, insertas en el tercio superior a 0,7 \pm 0,3 (0,1-1,8) mm del ápice de la lemma; arista f2 de 4,1 \pm 1,5 (0,9-7,5) mm, insertas en el tercio superior a 1,1 \pm 0,6 (0,4-2,8) mm del ápice de la lemma.

Epidermis en vista superficial

Epidermis abaxial con células cortas intercostales de 17.3 ± 4.7 (8,8-29,7) µm; largo de células cortas costales de 22.9 ± 7.2 (11,0-50,0) µm; generalmente con epidermis abaxial glabra, 0-35 aguijones por UA. Figs. 18 y 19 F.

Anatomía en sección transversal de la lámina

No posee diferencias significativas con A. redolens var. gunckelii.

Iconografía. Parodi (1941:191,194-195, Figs. 1-3 bajo *H. redolens*); De Paula (1975:445 y 454, Figs. 5 y 9 D bajo *H. redolens*); Sede (2012:139 bajo *A. redolens*).

Etimología. El epíteto redolens hace referencia a su nombre común, ratonera, debido a algunas plantas de mayor tamaño son utilizadas por roedores como nidos. Fig. 20 F.

Distribución y hábitat. *A. redolens* var. *redolens* en Chile crece desde los 40° 42' S en Chiloé, Región de Los Lagos, hasta la Isla Hornos en la Región de Magallanes y Antártica Chilena (55° 58' S). En Argentina ha sido colectada desde Neuquén (40° 08' S) hasta Ushuaia en la provincia de Tierra del Fuego, Antártida e Islas del Atlántico Sur (54° 45' S). Habita suelos arenosos cercanos a fuentes de agua formando matorrales, desde el nivel del mar hasta los 1300 m s.m. Fig. 22 B.

Observaciones. fl. noviembre a marzo.

Material representativo examinado

ARGENTINA. **Prov. de Neuquén**. Depto. Huiliches, Parque Nacional Nahuel Huapi, Cordón Chapelco, entre Cerro Chapelco y Cerro Negro, 20-III-1983, *Mermoz 106*. **Prov. de Tierra del Fuego, Antártida e Islas del Atlántico Sur**. Depto. Ushuaia, 20 km. Camino Monte Oliva, *Grondona 4215*; Isla de los Estados, Puerto Cook, en turbera, 25-XI-1967, *Nicora et al. 7176*.

CHILE. **Región de Los Lagos**. Prov. Osorno, Parque Nacional Puyehue, NO de Paso Cardenal Antonio Samore hacia Argentina, E de Osorno, ca 95 km, 1320 m s.m., 27-I-2002, *Soreng & Soreng 7232* (CONC). Prov. Chiloé, Ancud, 15 m s.m., 7-I-1924, *Barros s.n.* (CONC). **Región**

de Aysén del General Carlos Ibáñez del Campo. Prov. de Aysén, Puerto de Gato, 50 m s.m., 15-X-1947, *Behn s.n.* (CONC). Prov. de Coyhaique, Parque Nacional Coihaique N of Coyhaique ca. 8 km, Laguna Malline, 700 m s.m., 7-II-2002, *Soreng & Soreng 7310* (CONC). Prov. De Capitán Prat, Puerto Consuelo, Isla Rio Pratt, 5-XII-1958, *Magens 3698* (CONC). Prov. General Carrera, Rio Cofré, 500 m s.m., 25-II-1996, *Vogel 532* (CONC); Parque Nacional Laguna San Rafael, playa sector Hotel, 31-I-1988, *Pisano 6252* (CONC). Región de Magallanes y la Antártica Chilena. Prov. Antártica Chilena, Camino el Calafate, a 18 km de Onaisin, 0 m s.m., 10-XI-1971, *Pisano 3219* (CONC). Prov. Magallanes, Puerto Bella Vista, Parque Nacional Monte Balmaceda, *Pisano et al. 8486* (CONC); Rio San Juan, 9-XI-1970, *Pisano 2753* (CONC). Prov. de Tierra del Fuego, Cordón Baquedano, Vegas sector Lago Baquedano, 18-XI-1993, *Pisano & Henríquez 6889* (CONC). Prov. Última esperanza, Comuna de Puerto Natales, Fiordo Ofhidro, 3 m s.m., 12-XI-2009, *Aravena et al. 220* (CONC).

Anthoxanthum utriculatum (Ruiz & Pav.) Y. Schouten & Veldkamp, Blumea 30(2): 350. 1985. Torresia utriculata Ruiz & Pav., Syst. Veg. Fl. Peruv. Chil. 1: 251. 1798. Hierochloe utriculata (Ruiz & Pav.) Kunth, Révis. Gramin. 1: 139, t. 8. 1829. TIPO: Habitat in inundatis campis Conceptionis Chile, versùs Biobio et Andalien flumina. (holotipo MA-810185 imagen!; isotipos BAA Col. Typus 1426 fragm. ex P imagen!, BAA Col. Typus 1428 fragm. ex MA imagen!).

Clave para las variedades de *Anthoxanthum* utriculatum

Anthoxanthum utriculatum var. altissimum (Steud.)
N. Villalobos & Finot. comb. nov.

Hierochloe altissima Steud., Syn. Pl. Glumac. 1: 13. 1853. *Anthoxanthum altissimum* (Steud.) Veldkamp, Blumea 30(2): 347. 1985. TIPO: Chile: Valdivia: Dep. Valdivia: near Arique and Valdivia, *W. Lechler s.n.* (holotipo P-2302772!, isotipos W-0028392!, W 1889-0070069!, BAA Col. Typus 1402! fragm. ex K, BAA-2094! fragm. ex P, BAA-2095! fragm. ex P, S-R-2927!, SGO-45721!, L-600190!, FI-012336!, B-100367031!, FR-0031462!). Figs. 10 y 11 G.

Plantas perennes, con rizomas, de 92.8 ± 29.1 (35.5-167.0) cm de alto; láminas foliares, escabrosas en el margen y la cara abaxial de $12-30 \times 0.6-1$ cm; lígulas de 3.3 ± 2.2 (1.5-8.0) mm de longitud; panículas densas, a veces interrumpidas en la base, de 17.3 ± 4.0 (11.0-26.0) x 2.2 ± 0.7 (1.3-4.5) cm; espiguillas en forma de V, de 7.3 ± 0.6 (6.3-8.2) mm; glumas subiguales, escabrosas, membranáceas; gluma inferior de 6.6 ± 0.7 (4.9-8.0) x 1.4 ± 0.2 (1.0-1.7) mm, menor o igual que su antecio; gluma superior de 7.4 ± 0.8 (5.6-8.5) x 1.6 ± 0.2 (1.2-2.0) mm, mayor que su antecio; antecio f1 mayor que f2, escabrosos tanto en la quilla como en el margen; androceo con tres estambres de 4.2 ± 0.4 (3.7-4.7) mm de largo; lemma f1 de 6.8

 \pm 1,0 (4,4-8,3) mm x 1,3 \pm 0,2 (1,0-1,5) mm; lemma f2 de 6,4 \pm 0,9 (4,1-7,5) x 1,3 \pm 0,2 (0,7-1,5) mm, aristas insertas en el tercio superior, arista f1 de 1,5 \pm 0,5 (0,8-3,0) mm, inserta a 0,5 \pm 0,2 (0,3-0,9) mm desde el ápice de la lemma; arista f2 de 2,4 \pm 0,9 (0,7-3,9) mm, inserta a 0,9 \pm 0,3 (0,2-1,5) desde el ápice de la lemma, páleas de 6,0 \pm 0,8 (3,7-7,3) mm de largo; antecio f3 con lemma de 4,7 \pm 0,5 (3,9-5,3) x 1,1 \pm 0,1 (0,7-1,3) mm, generalmente múticas o aristadas, aristas no mayores a 2 mm, insertas en el tercio superior; pálea de 4,4 \pm 0,5 (3,5-5,0) mm; androceo dos estaminodios, de 0,7 \pm 0,3 (0,4-1,1) mm de largo; gineceo con dos estigmas plumosos de 5,3 \pm 2,9 (1,9-9,0) mm de largo.

Epidermis en vista superficial

Epidermis abaxial con zonas costales e intercostales diferenciables, células largas intercostales de 248,9 \pm 46,1 (160,2-305,8) x 19,1 \pm 4,4 (14,3-30,1) μ m; células cortas intercostales de 15,0 \pm 3,8 (8,8-21,9) x 18,3 \pm 3,7 (13,1-25,2) μ m, de 56-152 células cortas por UA; células largas costales de 219,3 \pm 40,3 (163,6-333,3) x 13,3 \pm 2,8 (8,3-18,2) μ m; células cortas costales de 18,6 \pm 5,6 (10,0-28,3) x 14,4 \pm 2,2 (11,0-18,2) μ m; estomas ausentes; aguijones generalmente presentes, varían de 0-26 aguijones por UA. Epidermis adaxial con aguijones presentes, con mayor abundancia que en la epidermis abaxial, limitados principalmente al ápice de la costilla, de 38,2 \pm 5,8 (26,6-46,1) μ m de largo. Figs. 13 y 14 G.

Anatomía de lámina en sección transversal

Lamina en sección transversal plana, con 12 a 37 costillas por lámina; costillas de tamaño similar a lo largo de la lámina, asociadas a los haces vasculares, de $258,3\pm46,6$ (181,3-343,4) μ m de alto; surcos en forma de U; grosor de la lámina en el surco de $96,7\pm16,7$ (64,0-137,1) μ m, surcos de $62,3\pm21,3$ (22,4-95,8) μ m de ancho a la altura del haz vascular, de 52%-70%

de profundidad en relación al grosor de la lámina, de $161,6\pm37,2$ (108,5-227,7) µm desde el ápice de la costilla; costilla central igual en tamaño al resto de las costillas, de $275,2\pm49,3$ (206,6-365,8) µm de alto; esclerénquima adaxial, subepidérmico, formando una fila simple de células, siguiendo la forma del ápice de la costilla, esclerénquima abaxial, subepidérmico, con una banda continua de células, uniseriada, a lo largo de la lámina, extendiéndose hacia los haces vasculares en las costillas, esclerénquima marginal bien desarrollado, de forma puntiaguda, curvada con el esclerénquima extendiéndose hacia el lado abaxial de la lámina; células buliformes de $30,8\pm6,8$ (21,7-44,7) µm de alto; epidermis abaxial con células epidérmicas de $20,6\pm2,7$ (16,8-26,2) µm de alto; epidermis adaxial con células epidérmicas de tamaño similar o irregular, no mayores a $\frac{1}{4}$ del grosor de la hoja, sin engrosamiento, menores a las células buliformes, de $20,1\pm2,7$ (16,1-24,9) µm de alto. Fig. 15 G.

Iconografía. Parodi (1941:201, Fig. 7 bajo *H. altissima*); De Paula (1975:438, Figs. 3 y 8D bajo *H. altissima*).

Etimología. El epíteto hace referencia al gran tamaño que alcanzan estas plantas.

Distribución y hábitat. *Anthoxanthum utriculatum* var. *altissimum* se distribuye sólo en Chile, desde la provincia de Cautín, en la Región de la Araucanía (38°36'S), hasta Chiloé en la Región de Los Lagos (42°42'S). Habita suelos arenosos, a veces secos, formando colonias, desde los 5 a los 1040 m s.m. Fig. 22 C.

Observaciones. Parodi (1941) limitó la distribución de la especie desde la provincia de Valdivia hasta Chiloé, posteriormente De Paula (1975) amplía su distribución desde Concepción a Chiloé; el espécimen *Gunckel 1326*, colectado en la localidad de San Carlos, y según De Paula (1975) ubica su colecta en la actual Región de Ñuble, pero la colecta se refiere a una localidad en la provincia de Valdivia, este trabajo limita la distribución de la especie

desde la Provincia de Cautín en la Región de la Araucanía hasta la Isla de Chiloé en la Región de los Lagos. Parodi (1941) cita como material estudiado el espécimen *Gunckel 2426*, bajo *A. gunckelii*, posteriormente, De Paula (1975) menciona que el espécimen es afín a *A. altissimum* por sus características morfológicas. Según nuestros análisis, y por la ausencia del estrato de esclerénquima continuo, que fue nuevamente examinado, el espécimen fue identificado como *A. redolens* var. *gunckelii*. fl. de octubre a marzo.

Material representativo examinado

CHILE. **Región de la Araucanía**. Prov. Cautín, Puerto Saavedra, 10 m s.m., XII-1946, *Gunckel 52163* (CONC). **Región de Los Lagos**. Prov. Chiloé, Isla Grande de Chiloé, trayecto de Piruquina a Castro, orilla de camino, 150 m s.m., 8-I-1986, *Villagrán et al. 6895* (CONC); Isla Talcán, 10 m s.m., 25-X-1982, *Villagrán 3496* (CONC). Prov. Llanquihue, Carelmapu, 6 m s.m., 17-18-III-2008, *Mieres s.n.* (CONC). Prov. Osorno, Osorno, Centinela, Puerto Octay, 60 m s.m., 29-I-1943, *Ponce 59* (CONC). **Región de Los Ríos**. Prov. Valdivia, Niebla, Playa grande, 20 m s.m., 27-IX-1975, *Montero 9745* (CONC); Corral, El Barro, 20 m s.m., 15-X-1931, *Gunckel 2426* (CONC).

Anthoxanthum utriculatum var. utriculatum. Figs. 16 y 17
H.

Plantas perennes, robustas, de 90.7 ± 26.1 (45.0-146.5) cm de altura, con largos rizomas, con inflorescencias que emergen totalmente de entre las hojas; láminas foliares subconvolutas o planas en material seco, pubescentes en el margen, escabrosas por la cara abaxial, hasta 50 cm x 0.5 a 0.9 cm; lígula membranácea, dentada, de 2.3 ± 1.0 (1.1-4.5) mm de largo; panícula

densa, espiciforme, a veces interrumpida en la base, de 15.3 ± 2.7 (9.5-22.0) x 1.6 ± 0.3 (1.2-2,3) cm; espiguillas en forma de U, de 6.1 ± 0.6 (4,9-7,3) mm, glumas inferiores generalmente menores que la glumas superiores, excepcionalmente iguales o mayores; glumas inferiores de $6.6 \pm 1.5 \ (3.5-12.9) \ x \ 1.3 \pm 0.2 \ (0.8-2.1) \ mm$, menores, iguales o mayores que su antecio; glumas superiores de 7,4 \pm 1,7 (3,9-12,9) x 1,3 \pm 0,3 (0,8-2,4) mm, mayores que sus antecios, excepcionalmente menores; antecios f1 y f2 estambres de 3,3 \pm 0,7 (2,2-4,1) mm de largo; lemma f1 de 5,7 \pm 0,6 (4,5-7,2) x 1,2 \pm 0,1 (1,0-1,5) mm, generalmente aristadas, aristas de 0,7 \pm 0,4 (0,1-1,4) mm, insertas desde el ápice hasta el tercio superior de la lemma a 0,2 \pm 0,1 (0,0-0,5) mm; páleas de 5,4 \pm 0,6 (3,5-6,9) mm de largo; antecio f2 con lemmas de 5,3 \pm 0,6 (4,0-6,5) x 1,1 \pm 0,2 (0,8-1,7) mm, aristadas, de 1,0 \pm 0,9 (0,1-5,2) mm, insertas en el tercio superior de la lemma a 0.3 ± 0.3 (0.0-1.3), páleas de 5.3 ± 0.5 (3.8-6.4) mm de largo; antecio f3, androceo con dos estaminodios, de $0.5 \pm 0.1 (0.4-0.6)$ mm de largo; lemmas de $4.4 \pm 0.5 (3.3-0.6)$ 5,6) x 0,9 \pm 0,2 (0,7-1,9) mm, múticas o aristadas, aristas de 0,3 \pm 0,2 (0,1-0,6) mm de largo; insertas a 0.1 ± 0.1 (0.0-0.2) mm, páleas de 4.1 ± 0.4 (3.0-4.9) mm de largo, gineceo con dos estigmas plumosos de 5.1 ± 1.5 (2,6-6,9) mm de largo.

Epidermis en vista superficial

Epidermis abaxial similar a A. utriculatum var. altissimum, se diferencia por poseer un mayor número de aguijones, de 5-58 aguijones por UA, variables en tamaño, siendo más grandes los de la zona costal, de 91,7 \pm 16,7 (61,5-133,3) μ m de largo, poseen una base de forma redondeada u ovalada, barbas de tamaño pequeño (mitad), medio (igual) o grande (doble) en relación a su base, barba desarrollada levemente desde la base o levantada. Epidermis adaxial con aguijones presentes, con mayor abundancia que en la epidermis abaxial, limitados principalmente al ápice de la costilla, de 37,0 \pm 5,6 (24,2-48,4) μ m de largo. Figs. 18 H

Iconografía. Parodi (1941:203-204, Figs. 8 y 9 bajo *H. utriculata*); De Paula (1975:431, Fig. 1 y 8C bajo *H. utriculata*); Sede (2012: 139 bajo *A. utriculatum*).

Etimología. Su epíteto hace referencia a los pequeños "utrículos" o vesículas que forma la planta en sus raíces.

Distribución y hábitat. *Anthoxanthum utriculatum* var. *utriculatum*, ha sido colectada en Chile desde la Región del Bío-Bío (36°43' S) hasta Chiloé en la Región de Los Lagos (39°51' S). En Argentina ha sido colectada al noreste de la provincia de Neuquén. Se encuentra en suelos arenosos, a veces secos, formando colonias, desde los 3 a los 950 m s.m. Fig. 22 D.

Observaciones. fl. octubre a febrero.

Material representativo examinado

CHILE. Región de la Araucanía. Prov. Cautín, Temuco, Isla Cautín, 106 m s.m., 4-X-1935, *Montero 2449* (CONC); Puerto Saavedra, 3 m s.m., 30-XII-1932, *Montero 1138* (CONC). Prov. Malleco, Malleco, Mininco, 187 m s.m., 17-X-1974, *Montero 9412* (CONC). Región del Biobío. Prov. Arauco, Laraquete, 10 m s.m., 9-XI-1939, *Pfister s.n.* (CONC); Camino a Quidico, bosque en terreno húmedo, 8 m s.m., 13-I-2001, *Parra & Torres 157* (CONC). Prov. Bío-Bío, Los Ángeles, Antuco, 650 m s.m., 13-XII-1964, *Montero 6944* (CONC); Nacimiento, Fundo El Tambillo, 120 m s.m., 12-XI-1950, *Pfister s.n.* (CONC). Prov. Concepción, Boca del Bío-Bío, S side, W de San Pedro, and Concepción, 5 m s.m., 19-XI-2001, *Soreng 7034* (CONC); Isla Santa María, Laguna en Caleta Inglés, 23-II-2010, *Marticorena 1160* (CONC). Región de Los Ríos. Prov. Valdivia, Corral, Niebla, 20 m s.m., XII-1936, *Gunckel 41085* (CONC); Los Ríos, Valdivia, Lago Calafquén, 220 m s.m., XII-69, *Golf s.n.* (CONC). Región de Ñuble. Prov. Ñuble, Diguillín, General Cruz, Arenales del Itata, 101 m s.m., 10-XI-1934, *Montero 1944* (CONC).

Bibliografía

Connor, H. 2008. Floral biology of Australian species of *Hierochloe* (Gramineae). *Australian Journal of Botany* 56: 166-176.

Connor, H. 2012. Flowers and floral biology of the holy grasses (*Hierochloe*, *Anthoxanthum*: Poaceae, Aveneae). *Flora* 207: 323-333.

Connor, H. & S. Renvoize. 2009. *Hierochloe quebrada* (Poaceae), a new species from Peru and notes on floral biology in South American species. *Kew Bulletin* 64: 727-734.

Cook, R. E.; J. C. Semple, & B. Baum. 2009. A multivariate morphometric analysis of *Solidago* subsect. *Glomeruliflorae* (Asteraceae: Astereae). *Botany* 87: 97-111.

De Paula, M. 1974. Novedades en el género *Hierochloe* (Gramineae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 15(1): 393-402.

De Paula, M. 1975. Las especies del género *Hierochloe* (Gramineae) de Argentina y Chile. *Darwiniana* 19: 422–457.

Di Rienzo, J. A.; F. Casanoves; M. G. Balzarini; L. Gonzalez; M. Tablada & C. W. Robledo. InfoStat versión 2016. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL http://www.infostat.com.ar

Ellis, R. P. 1976. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. I. The leaf-blade as viewed in transverse section. *Bothalia* 12: 65-109.

Ellis, R. P. 1979. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. II. The epidermis as seen in surface view. *Bothalia* 12: 641-671.

Finot V. L.; R. J. Soreng; L. M. Giussani & R. G. Muñoz. 2018. A multivariate morphometric delimitation of species boundaries in the South American genus *Nicoraepoa* (Poaceae: Pooideae: Poeae). *Plant Systematics and Evolution* 304: 679-697.

Gower, J. C. 1971. General coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics* 27: 857-874.

Legendre, P. & J. Anderson. 1998. Program DistPCoH. User's manual. Montreal: Université de Montreal, Département de Sciences Biologiques, http://www.bio.umontreal.ca/casgrain/en/telecharger/index.html#DistPCoA [consultado en octubre de 2018].

Legendre, P. & L. Legendre. 1998. Numerical Ecology. 2th edn London: *Elsevier Academic Press*. 853 p.

Lema-Suárez, I. 2017. Estudio taxonómico y evolutivo de la subtribu Anthoxanthinae (Poaceae: Pooideae). Tesis doctoral, Universidad da Coruña.

Lema-Suárez, I.; E. Sahuquillo; G. Estévez; J. Loureiro; S. Castro & M. Pimentel. 2018. A Taxonomic and evolutionary review of the South American *Hierochloë* section *Monoecia* (Poaceae: Anthoxanthinae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 186: 389–413.

López, E.; G. Martínez-Sagarra & J. A. Devesa. 2017. Taxonomic treatment of the *Festuca marginata* group (Pooideae, Poaceae) on Iberian Peninsula (SW Europe). *Phytotaxa* 319 (3): 201-224.

Mahibbur, R.M. & Z. Govindarajulu. 1997. A modification of the test of Shapiro and Wilks for normality. *Journal of Applied Statistics* 24: 219–235

Metcalfe, C. R. 1960. Anatomy of the monocotyledons I. Gramineae. *Oxford, Clarendon Press*. 731 pp.

Moore, D. M. & M. C. Doggett. 1975. *Hierochloe redolens* (Vahl) Roem. & Schult. In Tierra del Fuego and adjacent regions. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 16: 390-396.

OriginLab (2016) Data analysis and graphing software. OriginLab Corp., Northampton https://www.originlab.com/.

Parodi, L. R. 1941. Revisión de las gramíneas sudamericana del género *Hierochloe*. *Revista del Museo de La Plata (Nueva Serie)*, *Sección Botánica 3(14)*: 183 – 212.

Peña, C. M.; M. A. Negritto; E. Ruiz; C. M. Baeza & V. L. Finot. 2017. Revisión de *Megalachne* Steud. (Poaceae: Pooideae: Poeae), género endémico del Archipiélago Juan Fernández, Chile. *Gayana Botánica* 74(1): 189-199.

Pimentel, M.; M. Perille; D. Romero & E. Sahuquillo. 2006. Taxonomical relationships between *Anthoxanthum aristatum* and *A. ovatum* (Poaceae: Pooideae) assessed by numerical taxonomy methods. *Bocconea* 19: 55-64.

Pimentel, M.; G. Estévez & E. Sahuquillo. 2007. European sweet vernal grasses (*Anthoxanthum*: Poaceae, Pooideae, Aveneae): A morphometric taxonomical approach. *Systematic Botany* 31(1): 43-59.

Pimentel, M.; E. Sahuquillo; Z. Torrecilla; M. Popp; P. Catalán & C. Brochmann. 2013. Hybridization and long-distance colonization at different time scales: towards resolution of long-term controversies in the sweet vernal grasses (*Anthoxanthum*). *Annals of Botany* 112: 1015–1030.

Schouten, Y. & J. F. Veldkamp. 1985. A revision of *Anthoxanthum* including *Hierochloë* (Gramineae) in Malesia and Thailand. *Blumea* 30: 319-351.

Sede, S. 2012. *Anthoxanthum* L., en F. O. Zuloaga, Z. E. Rúgolo & A. M. Anton (eds.), *Flora vascular de la República Argentina: volumen 3 tomo* 2, pp. 135-140. Córdoba: Gráficamente Ediciones.

Semple, J. C.; J. G. Chmielewski, & R. A. Brammall, 1990. A multivariate morphometric study of *Solidago nemoralis* (Compositae: Astereae) and comparison with *S. californica* and *S. sparsiflora. Canadian Journal of Botany* 98: 2070-2082.

Sokal, R. R. & C. D. Michener. 1958. A Statistical Methods for Evaluating Systematic Relationships. *University of Kansas Science Bulletin* 38: 1409-1438.

Soreng, R. J. 2003. *Anthoxanthum* L., en R. J. Soreng, P. M. Peterson, G. Davidse, E. J. Judziewics, F. O. Zuloaga. T. S. Filgueiras & O. Morrone (eds.), Catalogue of New World Grasses (Poaceae): IV. Pooideae. *Contributions from the United States National Herbarium* 48: 1-730.

Soreng, R. J.; P. M. Peterson; K. Romaschenko; G. Davidse; J. K. Teisher; L. G. Clark; P. Barberá; L. J. Gillespie & F. O. Zuloaga. 2017. A worldwide phylogenetic classification of

the Poaceae (Gramineae) II: An update and a comparison of two 2015 classifications. *Journal of Systematics and Evolution* 55: 259-290.

Statgraphics, Centurion. 2009. Statgraphics® Centurion XVI user manual. StatPoint Technologies Inc, Warrenton

StatSoft, Inc. 2004. STATISTICA (data analysis software system), version 7. www.statsoft.com.

Thiers, B. [permanentemente actualizado, consulta 2018] Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium, http://sweetgum.nybg.org/ih

Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. 2018, http://www.tropicos.org

Villalobos, N. & V. Finot. 2016. Anatomía foliar y micromorfología de la lemma de Hierochloe (Poaceae: Anthoxanthinae) en Sudamérica Austral. Concón: XXVII Reunión Anual de la Sociedad de Botánica de Chile.

Ward, J. H. 1963. Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function. *Journal of the American Statistical Association* 58: 236-244.

A p é n d i c e I . Lista de caracteres, unidad de medida y acrónimos correspondientes, usados en los análisis univariados y multivariado.

Carácter / Variable	riable Unidad medida, Carácter / Variable código		Unidad medida, código	
Largo de las espiguillas (*)	mm, LE	Largo de la lígula	mm, LLIG	
Largo de la gluma inferior	mm, LGI	Ancho de la lámina mm, ALAM		
Ancho de la gluma inferior	mm, AGI	Largo de células epidérmicas µm, LCLI largas intercostales (*)		
Largo de la gluma superior	mm, LGS	Ancho de las células epidérmicas largas intercostales	μm, ACLI	
Ancho de la gluma superior	mm, AGS	Relación largo/ancho de las células largas intercostales	R L/A CLI	
Largo de la lemma f1	mm, LLF1	Largo de las células cortas intercostales	μm, LCCI	
Ancho de la lemma f1	mm, AF1	Ancho células cortas intercostales (*)	μm, ACCI	
Largo de la arista f1	mm, LAF1	Relación largo/ancho de las células cortas intercostales	R L/A CCI	
Inserción de la arista f1	mm, IAF1	Largo de las células largas costales	μm, LCLC	
Largo de la pálea f1 (*)	mm, LPF1	Ancho de las células largas costales (*)	μm, ACLC	
Largo de las anteras f1	mm, LANTF1	Relación largo/ancho de las células largas costales	R L/ACLC	
Largo de la lemma f2	mm, LLF2	Largo de las células cortas costales	μm, LCCC	
Ancho de la lemma f2	mm, ALF2	Ancho de las células cortas costales	μm, ACCC	
Largo de la arista f2	mm, LAF2	Relación largo/ancho de las células cortas costales	R L/A CCC	
Inserción de la arista f2	mm, IAF2	Relación longitud células largas intercostales/células cortas intercostales	R L CLI/CCI	
Largo de la pálea f2	mm, LPF2	Relación largo células largas costales/ células cortas costales	R L CLC/CCC	
Largo de las anteras f2	mm, LANTF2	Espesor de la pared anticlinal (*)	μm, GPA	
Largo de la lemma f3	mm, LLF3	Longitud de los aguijones en la epidermis abaxial	μm, LAGEAB	
Ancho de la lemma f3	mm, ALF3	Longitud de los aguijones en la µm, LAGEA epidermis adaxial (*)		
Largo de la pálea f3	mm, LPF3	Número de aguijones de la Nº AG epidermis abaxial por unidad de área		
Largo de la arista f3	mm, LAF3	Número de células cortas por N° CC unidad de área		
Inserción de la arista f3	mm, IAF3	Grosor de la lámina en la zona µm, GLZI intercostal		
Largo de las anteras f3	mm, LANTF3	Grosor de la lámina en la zona µm, GLZC costal (*)		
Largo estigma/largo estilo	mm, LEST	Profundidad del surco μm, PS		

Largo de la panícula (*)	mm, LPAN	Relación profundidad del surco/grosor de la lámina zona costal	R PS/GLZC
Ancho de la panícula (*)	mm, APAN	Ancho del surco (*)	μm, AS
Altura de la planta	cm, APLAN	Grosor de la epidermis abaxial (*)	μm, GEAB
Relación largo de la lemma 1/	Rf1/f2	Grosor de la epidermis adaxial	μm, GEAD
largo de la lemma f2 (*)			
Relación largo de la gluma 1/	RG1/ESP	Longitud de las células	μm, LCB
largo de la espiguilla (*)		buliformes	
Presencia de arista f1: ausente	PARF1	Grosor de la costilla central	μm, GCC
(0), presente (1).			
Presencia de arista f2: ausente	PARF2	Longitud de los aguijones en la	μm, LAGEAB
(0), presente (1).		epidermis abaxial	
Presencia de arista f3: Ausente	PARF3	Número de costillas	N° COS
(0), presente (1) (*)			PAGEAB
Presencia de cilios base: ausente	PCB	Presencia de aguijones en la	
(0), presente (1).		epidermis abaxial: ausente (0),	
		presente (1) (*)	
Presencia de cilios en la quilla	PCQF1	Traba esclerenquimática adaxial:	TSCLAD
de la lemma f1: ausente (0),		ausente (0), presente (1).	
presente (1).			
Presencia de cilios en el margen	PCMF1	Traba esclerenquimática abaxial:	TSCLAB
de la lemma f1: ausente (0),		ausente (0), presente (1).	
presente (1).	$\star\star$	* * *	
Forma de la espiguilla 1: forma	FESP	Capa continua de esclerénquima	SCLC
de U (0), forma de V (1).		abaxial subepidérmico: ausente	
		(0), presente (1).	
Panícula: laxa (0), contraída (1),	PAN		
espiciforme (2).	21: 1: 1: 1:		

^(*) Caracteres incluidos en los análisis discriminantes.

Tabla 1. Nomenclatura utilizada por distintos autores para las especies Sudamericanas de *Anthoxanthum*.

Parodi (1941)	De Paula (1975)	Schouten y Veldkamp (1985)	Sede (2012, sólo especies presentes en Argentina)	Connor (2012, Nueva especie para Perú)	Este trabajo
Hierochloe altissima Steud.	Hierochloe altissima Steud.	Anthoxanthum altissimum (Steud.) Veldkamp			Anthoxanthum utriculatum var. altissimum (Steud.) N. Villalobos & Finot
Hierochloe gunckelii Parodi	<i>Hierochloe gunckelii</i> Parodi	Anthoxanthum gunckelii (Parodi) Veldkamp	Anthoxanthum gunckelii (Parodi) Veldkamp		Anthoxanthum redolens var. gunckelii (Parodi) N. Villalobos & Finot
Hierochloe juncifolia (Hack.) Parodi	Hierochloe juncifolia (Hack.) Parodi	Anthoxanthum juncifolium (Hack.) Veldkamp	Anthoxanthum juncifolium (Hack.) Veldkamp		Anthoxanthum juncifolium (Hack.) Veldkamp
	Hierochloe moorei De Paula	Anthoxanthum redolens (Vahl) P. Royen	Anthoxanthum redolens (Vahl) P. Royen		Anthoxanthum moorei (De Paula) N. Villalobos & Finot
				Hierochloe quebrada Connor & Renvoize	Anthoxanthum quebrada (Connor & Renvoize) N. Villalobos & Finot
Hierochloe redolens (Vahl) Roem. & Schult.	Hierochloe redolens (Vahl) Roem. & Schult.	Anthoxanthum redolens (Vahl) P. Royen	Anthoxanthum redolens (Vahl) P. Royen		Anthoxanthum redolens var. redolens
Hierochloe redolens var. micrantha Parodi	Hierochloe redolens var. micrantha Parodi	Anthoxanthum redolens (Vahl) P. Royen	Anthoxanthum redolens (Vahl) P. Royen		Anthoxanthum redolens var. redolens
Hierochloe redolens var. major Speg.	Hierochloe redolens var. major Speg.	Anthoxanthum redolens (Vahl) P. Royen	Anthoxanthum redolens (Vahl) P. Royen		Anthoxanthum redolens var. redolens
Hierochloe pusilla Hack. ex Dusén	Hierochloe pusilla Hack. ex Dusén	Anthoxanthum pusillum (Hack. ex Dusén) Veldkamp	Anthoxanthum pusillum (Hack, ex Dusén) Veldkamp		Anthoxanthum pusillum (Hack. ex Dusén) Veldkamp
Hierochloe spicata Parodi	<i>Hierochloe spicata</i> Parodi	Anthoxanthum spicatum (Parodi) Veldkamp			Anthoxanthum spicatum (Parodi) Veldkamp
	Hierochloe sorianoi De Paula	Anthoxanthum redolens (Vahl) P. Royen	Anthoxanthum redolens (Vahl) P. Royen		Anthoxanthum redolens var. redolens
Hierochloe utriculata (Ruiz & Pav.) Kunth	Hierochloe utriculata (Ruiz & Pav.) Kunth	Anthoxanthum utriculatum (Ruiz & Pav.) Y. Schouten & Veldkamp	Anthoxanthum utriculatum (Ruiz & Pav.) Y. Schouten & Veldkamp		Anthoxanthum utriculatum var. utriculatum

Tabla 2. Matriz de clasificación obtenida mediante análisis discriminante para los dos grupos a priori, definidos en base a la presencia o ausencia de una capa de esclerénquima subepidérmico abaxial.

Grupos a priori	n	Grupo AU (a posteriori)	Grupo GR
			(a posteriori)
Grupo AU	30	28 (93,33 %)	2 (6,67 %)
Grupo GR	78	6 (7,69 %)	72 (92,31 %)

106 casos con 16 variables predictoras, con un 92,59 % de casos correctamente clasificados.

Tabla 3. Matriz de clasificación obtenida mediante análisis discriminante, usando un algoritmo de selección por pasos (hacia adelante) para los dos grupos a priori, definidos en base a la presencia o ausencia de una capa de esclerénquima subepidérmico abaxial.

Grupos a priori	n	Grupo AU (a posteriori)	Grupo GR
			(a posteriori)
Grupo AU	30	28 (93,33 %)	2 (6,67 %)
Grupo GR	78	7 (10,53 %)	71 (91,03 %)

106 casos en una regresión por pasos (hacia adelante) determinando 6 variables predictoras (relación largo de la lemma 1/largo de la lemma f2, largo de células epidérmicas largas intercostales, ancho células cortas intercostales, ancho del surco, grosor de la epidermis abaxial, presencia de aguijones en la epidermis abaxial) con un 91,67 % de casos correctamente clasificados.

Tabla 4. Matrices de clasificación con grupos *a priori* y grupos a *posteriori*, en negrita, porcentaje de clasificación correcta *a priori*, definidos en base a la relación de la gluma con su antecio adyacente.

Grupos a priori	n	Grupo GAU (a posteriori)	Grupo RED (a posteriori)
Grupo GAU	50	44 (88,00 %)	6 (12,00 %)
Grupo RED	58	2 (3,45 %)	56 (96,55 %)

106 casos con 16 variables predictoras, con un 92,59 % de casos correctamente clasificados.

Tabla 5. Matriz de clasificación obtenida mediante análisis discriminante, usando un algoritmo de selección por pasos (hacia adelante) para los dos grupos *a priori*, definidos en base a la relación de la gluma con su antecio adyacente.

Grupos a priori	n	Grupo GAU (a posteriori)	Grupo RED (a posteriori)
Grupo <i>GAU</i>	50	42 (87,50 %)	6 (12,50 %)
Grupo RED	58	3 (5,17 %)	55 (94,83 %)

106 casos en una regresión por pasos (hacia adelante) determinando 5 variables predictoras (Largo de las espiguillas, largo de la pálea f1, largo de la panícula, relación largo de la gluma 1/ largo de la espiguilla, presencia de aguijones en la epidermis abaxial) con un **91,51** % de casos correctamente clasificados.

Tabla 6. Matriz de clasificación obtenida mediante análisis discriminante para los grupos *a priori*, definidos en base a la presencia de esclerénquima continuo abaxial, relación de la gluma con su antecio adyacente y forma de la espiguilla.

Grupos a priori	n	A. altissimum (a posteriori)	A. gunckelii (a posteriori)	A. redolens (a posteriori)	A. utriculatum (a posteriori)
A. altissimum	8	5 (62,50 %)	1 (12,50%)	0 (0,00 %)	2 (25,00 %)
A. gunckelii	18	2 (11,11 %)	10 (55,56 %)	4 (22,22 %)	2 (11,11 %)
A. redolens	58	0 (0,00 %)	3 (5,17 %)	55 (94,83 %)	0 (0,00 %)
A. utriculatum	22	2 (9,09 %)	1 (4,55 %)	0 (0,00 %)	19 (86,36 %)

106 casos con 16 variables predictoras, con un total de 83,96% de casos correctamente clasificados.

Tabla 7. Matriz de clasificación obtenida mediante análisis discriminante, usando un algoritmo de selección por pasos, para los grupos *a priori* definidos en base a la presencia de esclerénquima continuo abaxial, relación de la gluma con su antecio adyacente y forma de la espiguilla.

Grupos a priori	n	A. altissimum (a posteriori)	A. gunckelii (a posteriori)	A. redolens (a posteriori)	A. utriculatum (a posteriori)
A. altissimum	8	4 (50,00 %)	2 (25,00%)	0 (0,00 %)	2 (25,00 %)
A. gunckelii	22	5 (22,73 %)	8 (36,36 %)	6 (27,27 %)	3 (13,64 %)
A. redolens	58	0 (0,00 %)	5 (8,62 %)	53 (91,38 %)	0 (0,00 %)
A. utriculatum	20	2 (10,00 %)	0 (0,00 %)	0 (0,00 %)	18 (90,00 %)

106 casos con 4 variables predictoras, con un total de 76,85 % de casos correctamente clasificados.

FIGURAS

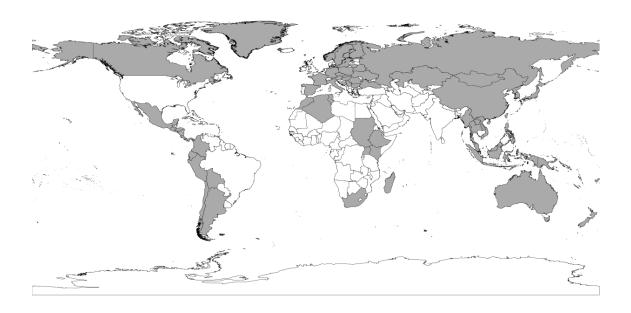


Fig.1. Áreas de distribución aproximada del género *Anthoxanthum* en el mundo. (De Paula, 1975; Pimentel et al., 2007; Connor & Renvoize, 2009; Sede, 2012; Connor, 2012; Pimentel et al., 2013; Lema-Suárez 2017).

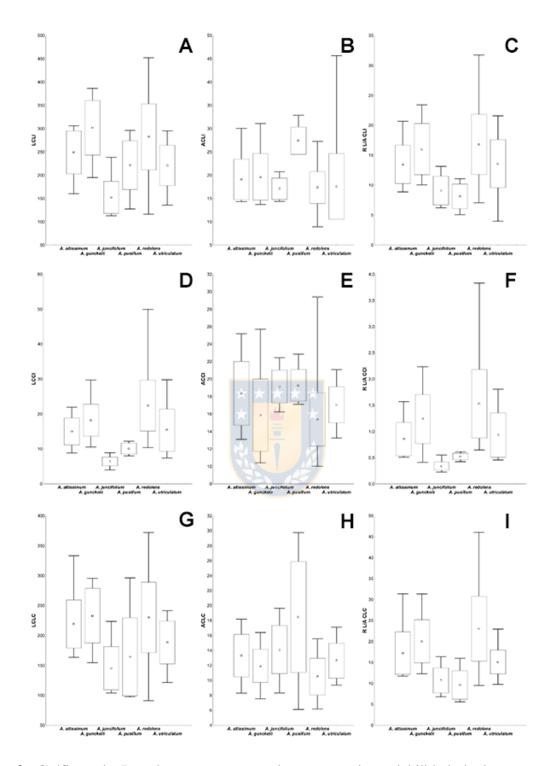


Fig. 2. Gráficos de Boxplot que muestran los rangos de variabilidad de los caracteres anatómicos cuantitativos incluidos en los análisis.

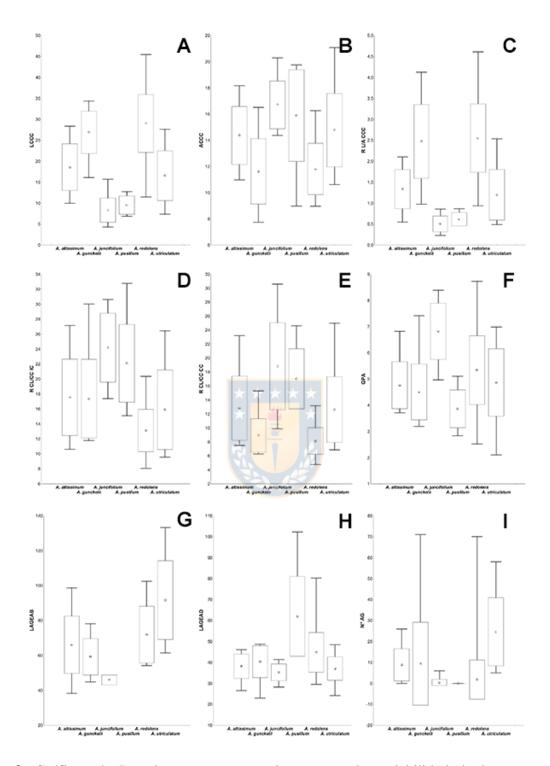


Fig. 3. Gráficos de Boxplot que muestran los rangos de variabilidad de los caracteres anatómicos cuantitativos incluidos en los análisis.

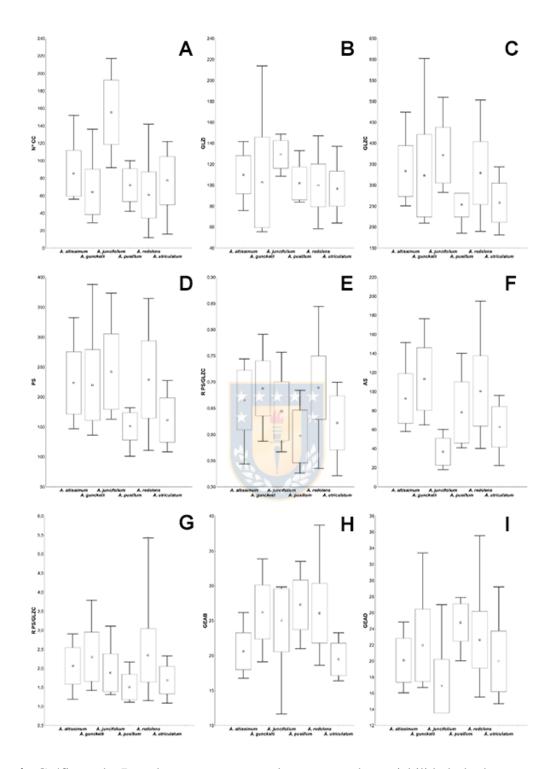


Fig. 4. Gráficos de Boxplot que muestran los rangos de variabilidad de los caracteres anatómicos cuantitativos incluidos en los análisis.

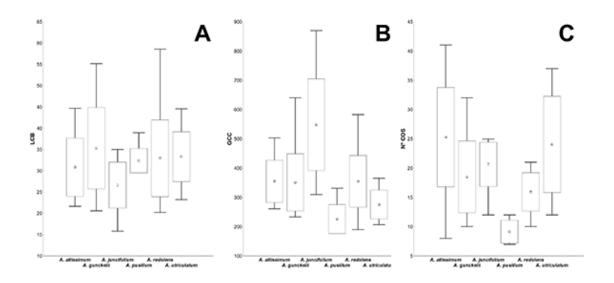


Fig. 5. Gráficos de Boxplot que muestran los rangos de variabilidad de los caracteres anatómicos cuantitativos incluidos en los análisis.



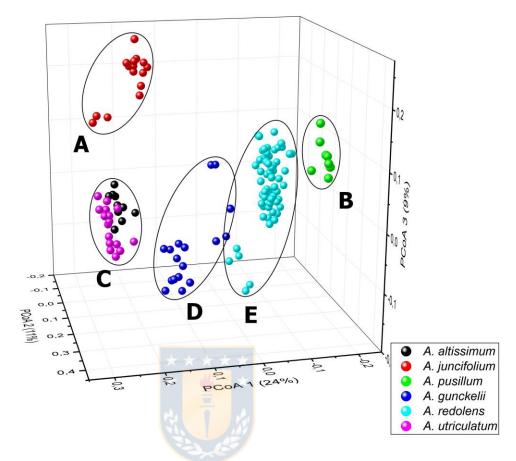


Fig. 6. Análisis de coordenadas principales de la matriz inicial de datos, basado en 41 caracteres y 131 UTOs distribuidas a lo largo de los tres primeros ejes de coordenadas que reúnen un 44% de la variación total y permite reconocer 5 grupos.

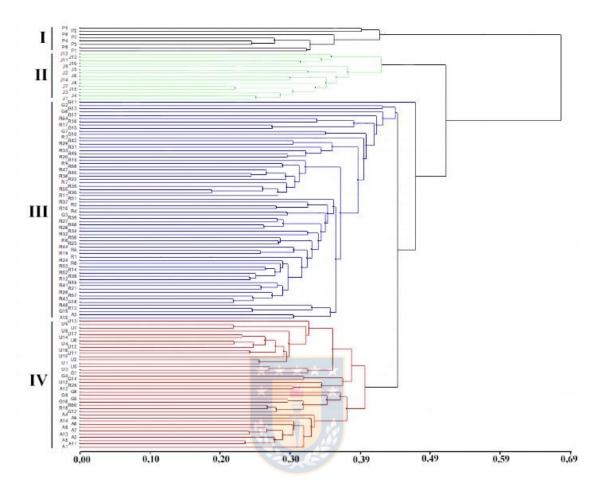


Fig. 7. Análisis de conglomerados (UPGMA) basado en 41 caracteres y 131 UTOs mostrando 4 conglomerados principales. Índice de correlación cofenética de 0,92.

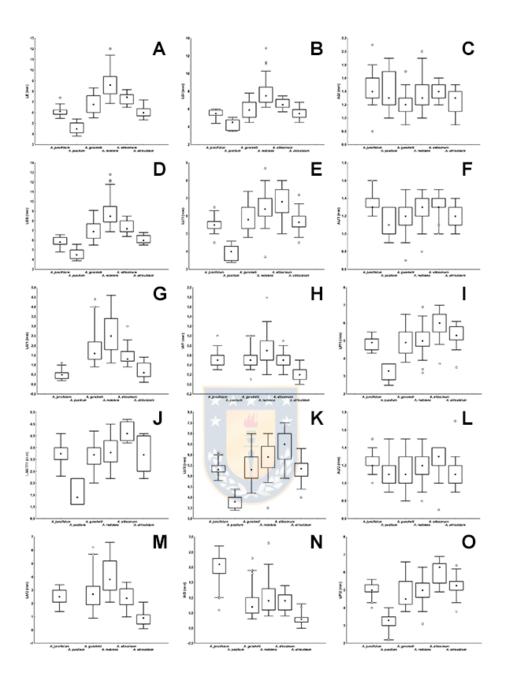


Fig. 8. Gráficos de Boxplot que muestran los rangos de variabilidad de los caracteres morfológicos cuantitativos para cada una de las especies y variedades estudiadas.

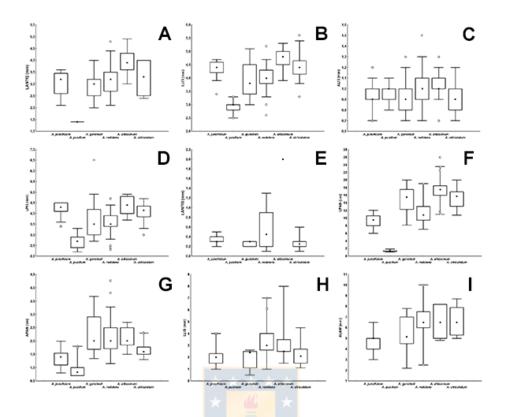


Fig. 9. Gráficos de Boxplot que muestran los rangos de variabilidad de los caracteres morfológicos cuantitativos para cada una de las especies y variedades estudiadas.

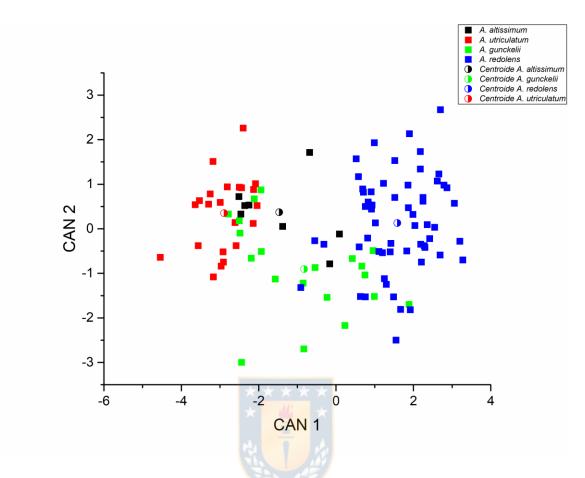


Fig. 10. Diagrama de dispersión de los valores del primer y segundo eje canónico del análisis discriminante, para los grupos designados a priori.

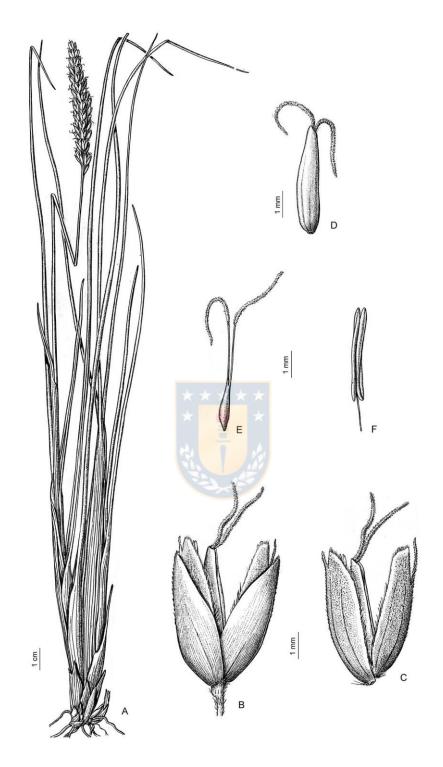


Fig. 11. *Anthoxanthum juncifolium.* **A,** Planta. **B,** Espiguilla. **C,** Antecios. **D,** Antecio terminal femenino. **E,** Gineceo del antecio femenino. **F,** Estambre antecios masculinos.



Fig. 12. *Anthoxanthum moorei.* **A,** Planta. **B,** Espiguilla. **C,** Antecios masculinos. **D,** Pálea antecios masculinos. **E,** Antecio terminal femenino.

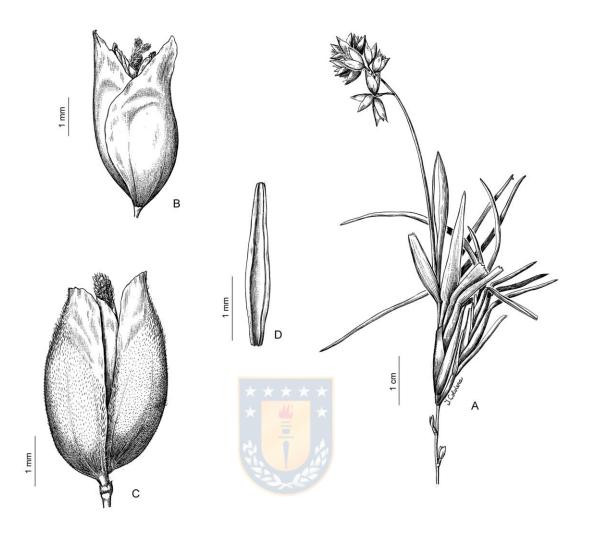


Fig. 13. Anthoxanthum pusillum. **A,** Planta. **B,** Espiguilla. **C,** Antecios. **D,** Pálea antecios masculinos.



Fig. 14. *Anthoxanthum redolens* var. *gunckelii*. **A,** Planta. **B,** Espiguilla. **C,** Antecio masculino. **D,** Pálea antecio masculino.

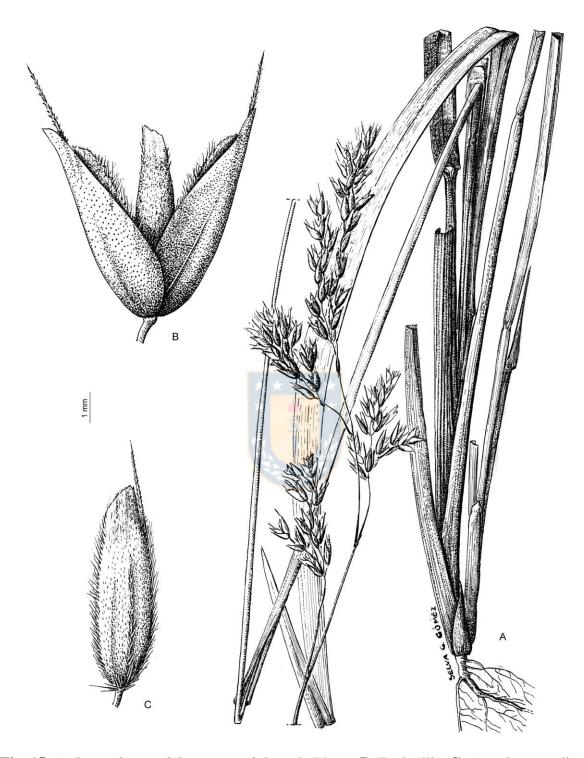


Fig. 15. Anthoxanthum redolens var. redolens. A, Planta. B, Espiguilla. C, Antecio masculino.

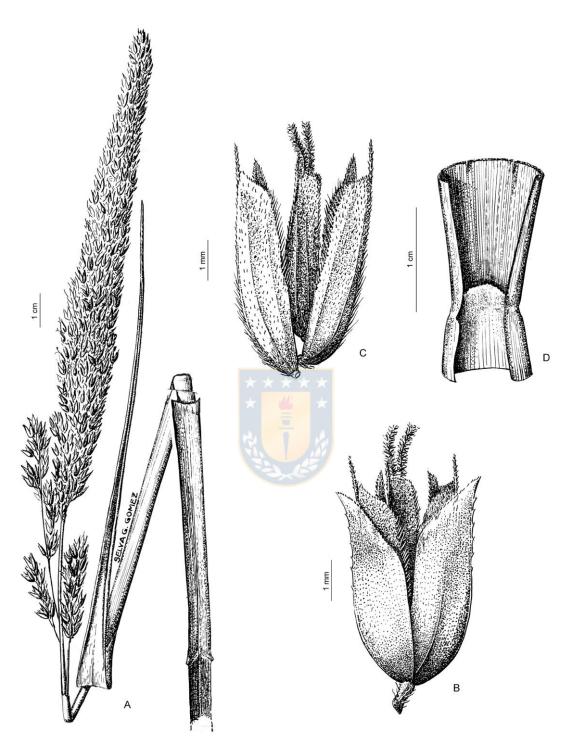


Fig. 16. Anthoxanthum utriculatum var. utriculatum. **A,** Inflorescencia. **B,** Espiguilla. **C,** Antecios. **D,** Lígula.

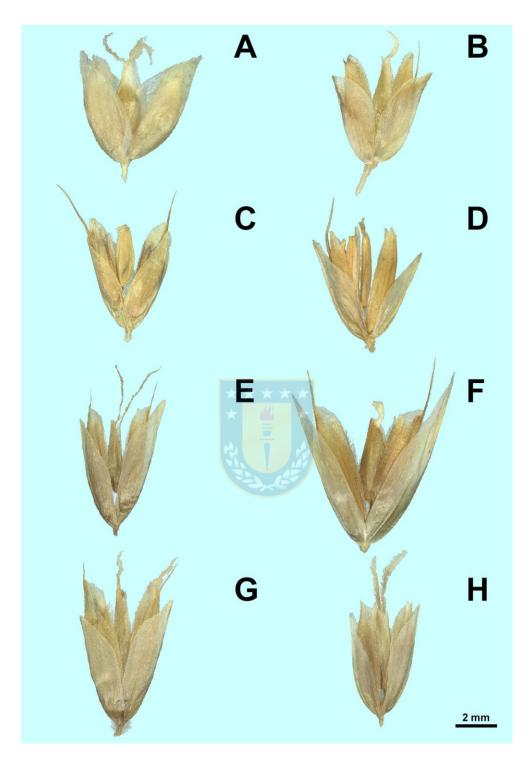


Fig. 17. Espiguillas de cada una de las especies de *Anthoxanthum*. **A**, *A*. *pusillum*. **B**, *A*. *juncifolium*. **C**, *A*. *moorei*. **D**, *A*. *quebrada*. **E**, *A*. *redolens* var. *gunckelii*. **F**, *A*. *redolens* var. *redolens*. **G**, *A*. *utriculatum* var. *altissimum*. **H**, *A*. *utriculatum* var. *A*. *utriculatum*. A, de

Domínguez 136 (CONC); B, de Marticorena et al. 444 (CONC); C, de Pisano 2753 (CONC); D, de Smith 11494 (MO); E, Gunckel 697 (CONC); F, Pisano et al. 8444 (CONC); G, Meza y Águila 6744 (CONC); H, Parra y Torres 503 (CONC).

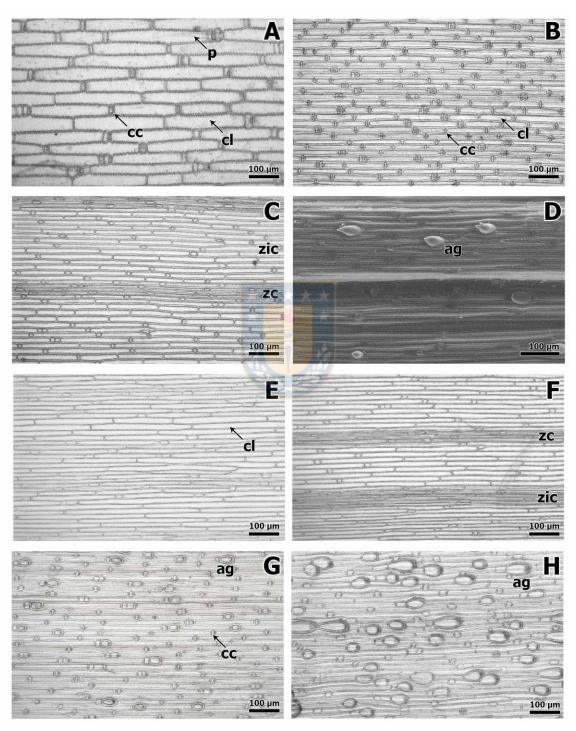


Fig. 18. Epidermis abaxial (MO) de las especies de *Anthoxanthum*. **A,** *A. pusillum*. **B,** *A. juncifolium*. **C,** *A. moorei*. **D,** *A. quebrada* (MEB). **E,** *A. redolens* var. *gunckelii*. **F,** *A. redolens* var. *redolens*. **G,** *A. utriculatum* var. *altissimum*. **H,** *A. utriculatum* var. *utriculatum*. ag= aguijones; cc= células cortas; cl=células largas; p=pelos; zc= zonas costales; zic= zona intercostal. A, de *Domínguez 136* (CONC); B, de *Marticorena et al. 444* (CONC); C, de *Pisano 2753* (CONC); D, de *Smith et al. 12624* (MO); E, de *Gunckel 697* (CONC); F, de *Pisano et al.* 8444 (CONC); G, *Meza y Águila 6744* (CONC); H, *Parra y Torres 503* (CONC).



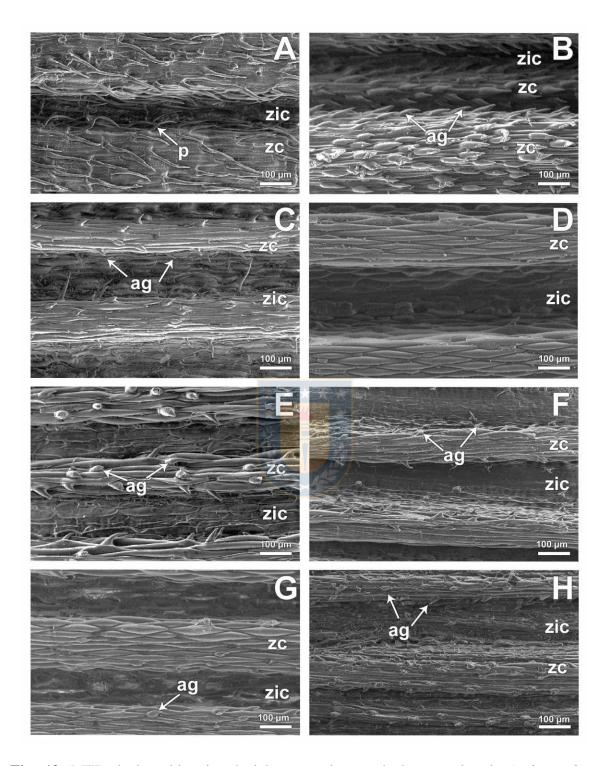


Fig. 19. MEB de la epidermis adaxial para cada una de las especies de *Anthoxanthum* estudiadas. **A,** *A. pusillum.* **B,** *A. juncifolium.* **C,** *A. moorei.* **D,** *A. quebrada.* **E,** *A. redolens* var. *gunckelii.* **F,** *A. redolens* var. *redolens.* **G,** *A. utriculatum* var. *altissimum.* **H,** *A. utriculatum*

var. *utriculatum*. ag= aguijones; p=pelos; zc= zonas costales; zic= zona intercostal. A, de *Domínguez 136* (CONC); B, de *Marticorena et al. 444* (CONC); C, de *Pisano 2753* (CONC); D, de *Smith et al. 12624* (MO); E, Gunckel 697 (CONC); F, Pisano et al. 8444 (CONC); G, *Meza y Águila 6744* (CONC); H, *Parra y Torres 503* (CONC).



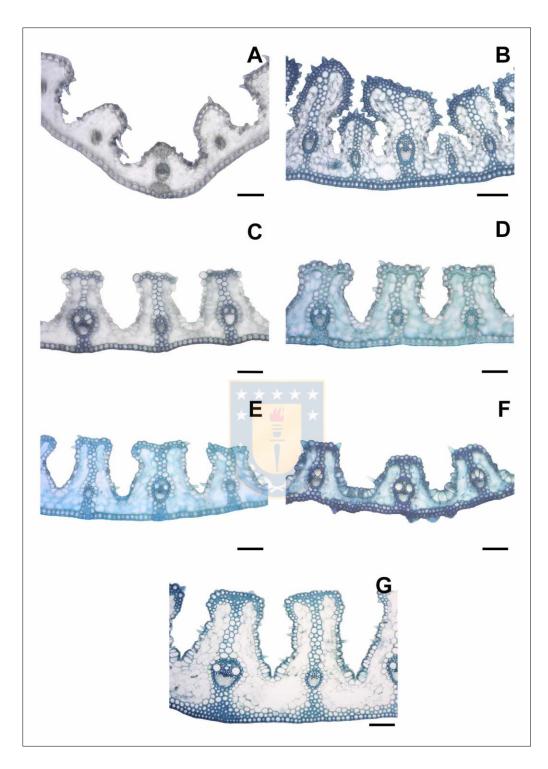


Fig. 20. Corte transversal de la lámina (MO) de cada una de las especies de *Anthoxanthum* estudiadas. **A,** *A. pusillum.* **B,** *A. juncifolium.* **C,** *A. moorei.* **D,** *A. redolens* var. *gunckelii.* **E,** *A.*

redolens var. redolens. **F**, A. utriculatum var. utriculatum. **G**, A. utriculatum var. altissimum. A, de *Domínguez 136* (CONC); B, de *Marticorena et al. 444* (CONC); C, de *Pisano 2753* (CONC); D, Gunckel 697 (CONC); E, Pisano et al. 8444 (CONC); F, *Parra y Torres 503* (CONC); G, *Meza y Águila 6744* (CONC).



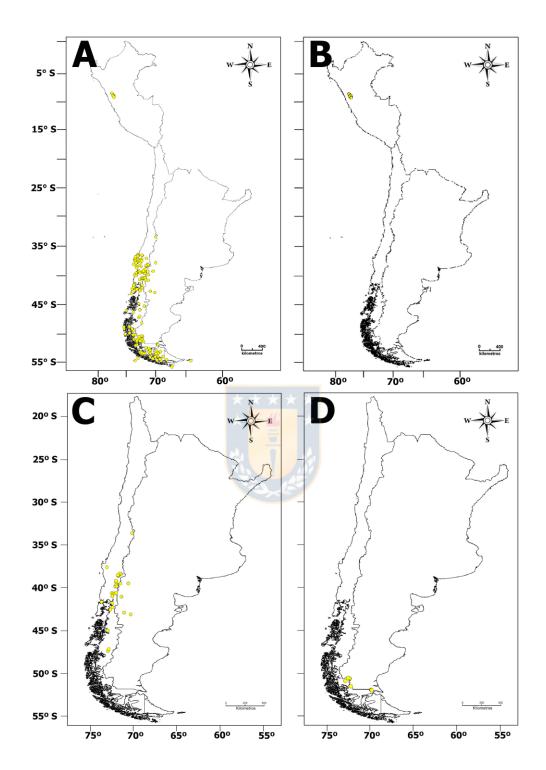


Fig. 21. Mapas de distribución de las especies de *Anthoxanthum* estudiadas. **A,** Especies de *Anthoxanthum* estudiadas. **B,** *A. quebrada*. **C,** *A. juncifolium*. **D,** *A. pusillum*.

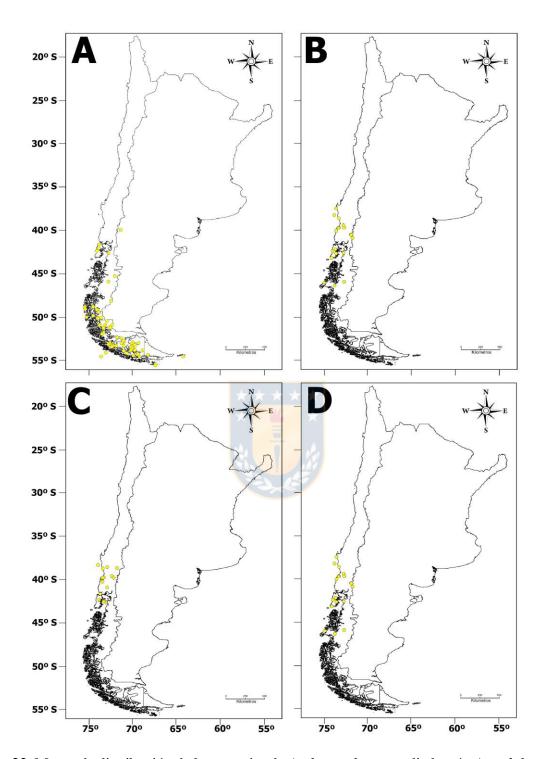


Fig. 22. Mapas de distribución de las especies de *Anthoxanthum* estudiadas. **A**, *A. redolens* var. *gunckelii*. **B**, *A. redolens* var. *redolens*. **C**, *A. utriculatum* var. *altissimum*. **D**, *A. utriculatum* var. *utriculatum*.

Conclusiones

En el capítulo 1, se revisó la variabilidad y utilidad taxonómica de los caracteres anatómicos de cada una de las especies nativas del género Anthoxanthum distribuidas en Chile, un gran número de individuos estudiados permitió tener una mejor percepción de la variabilidad y a su vez, evaluar el valor taxonómico de los caracteres anatómicos tradicionalmente utilizados, y nuevos caracteres obtenidos en este estudio, tal y como plantearon los autores Parodi (1941) y De Paula (1975), la presencia de una capa continua de esclerénquima en la epidermis abaxial en las especies A. juncifolium, A. altissimum y A. utriculatum, pero ausente en A. pusillum, A. redolens y A. gunckelii, donde el esclerénquima se limita solo a la zona costal, trabando los haces vasculares (o trabando solo el haz central en A. pusillum), independiente de su distribución latitudinal o altitudinal, es un carácter consistente en todos los individuos estudiados. Adicionalmente, los estudios realizados con fotografías de alta resolución a través del microscopio óptico y microscopio electrónico de barrido, permitió estudiar a una escala más detallada el tipo, número y tamaño de células de las epidermis (abaxial y adaxial), generando nuevos caracteres no considerados ni citados anteriormente en la literatura para las especies estudiadas. La presencia y cantidad de aguijones, en orden de abundancia: A. utriculatum, A. altissimum y A. gunckelii, permiten diferenciar estas especies de A. juncifolium y A. pusillum que prácticamente no poseen aguijones en su epidermis abaxial, siendo una superficie glabra, suave al tacto. A. redolens es la especie que posee la mayor variabilidad respecto a la cantidad de aguijones entre los individuos estudiados, pero siempre siendo menor en comparación a A. utriculatum o A. altissimum.

Los caracteres anatómicos mencionados anteriormente, dan a conocer su consistencia y utilidad taxonómica que, combinados con análisis multivariados, permiten diferenciar al grupo *A. altissimum - A. utriculatum* de *A. redolens - A. gunckelii*, especies que pueden ser confundidas por sus similitudes morfológicas, y que son consideradas dentro del complejo *A. redolens*. Los trabajos realizados por De Paula (1975) y Parodi (1941) de las especies sudamericanas de *Anthoxanthum* (bajo *Hierochloe*), hicieron las primeras aproximaciones para la delimitación de especies que combinan la anatomía de la hoja con caracteres morfológicos de las inflorescencias y partes vegetativas, generando una nueva perspectiva, que ayude a esclarecer

los límites entre las especies que mediante solo caracteres morfológicos no es posible delimitarlas.

Pese a los caracteres utilizados y un alto número de individuos, no fue posible diferenciar a *A. altissimum* de *A. utriculatum*, debido a la similitud en la mayoría de los caracteres anatómicos utilizados en este trabajo, caso similar ocurrió entre *A. gunckelii* y *A. redolens* que no fue posible delimitarlos utilizando solo caracteres anatómicos. Consideramos que *Anthoxanthum altissimum*, debido a sus similitudes anatómicas, tanto del corte transversal como de la epidermis en vista superficial, debe subordinarse a la categoría de variedad de *A. utriculatum*, no encontramos pertinente considerarla una variedad o pasarla a la sinonimia de *A. redolens* debido a sus diferencias anatómicas mencionadas anteriormente, contrario a lo que sugieren algunos autores (De Paula 1975; Lema-Suárez *et al.* 2018), estudios que combinan caracteres anatómicos y morfológicos pueden eventualmente fundamentar aún más esta propuesta.

El uso de MBD combinadas con análisis estadísticos multivariados que incluyan un gran número de datos y caracteres, pueden mostrar con mayor claridad la variabilidad en y entre especies, aunque puede convertirse en un arma de doble filo, ya que algunos caracteres pueden silenciar a aquellos que son diferentes entre taxones. Es labor del taxónomo conocer el grupo en estudio y establecer los caracteres que considere útil incluir en los análisis. La bibliografía y trabajos anteriores en el grupo, ayudan significativamente a establecer los caracteres que, si no son adecuados, pueden perjudicar la delimitación de especies.

En el capítulo 2, se realiza un estudio más acabado incluyendo caracteres morfológicos y anatómicos, utilizados para actualizar las descripciones de cada especie y realizar análisis multivariados que integren estos caracteres. Una primera aproximación mediante análisis de coordenadas principales (utilizados para matrices que incluyen caracteres cualitativos y cuantitativos) permite delimitar cuatro grupos, separando desde un inicio a *Anthoxanthum pusillum* y *A. juncifolium*, validándolas como especies, con una clara diferenciación del resto de las especies nativas de *Anthoxanthum* en Chile. Los análisis posteriores no incluyen a *A. pusillum* ni *A. juncifolium*, centrándose en las especies del complejo *A. redolens* (*A. altissimum*, *A. gunckelii*, *A. redolens* y *A. utriculatum*). Pese a la combinación de caracteres anatómicos y morfológicos, no fue posible delimitar con claridad a *A. altissimum* de *A. utriculatum*. Proponemos que *A. altissimum* debe subordinarse a la categoría de variedad de *A. utriculatum*,

adicionalmente a nuestra propuesta establecemos una nueva clave y combinación para esta variedad. Como mencionamos anteriormente, no consideramos pertinente subordinar a *A. altissimum* y *A. utriculatum* como variedades de *A. redolens*, principalmente por sus diferencias anatómicas, que en todos nuestros análisis forman grupos distintos, adicionalmente, los caracteres morfológicos diferencian aún más a *A. utriculatum* de *A. redolens* y *A. gunckelii*, donde *A. utriculatum* posee antecios con aristas insertas apicalmente, y en el resto de las especies su inserción es subapical. Caso similar ocurrió entre *A. gunckelii* y *A. redolens*, que a pesar de ciertos caracteres morfológicos que permanecen constante, no fue posible diferenciar a estas dos especies, pese a que los análisis discriminantes realizados con distintas designaciones *a priori* entregaron un alto valor de casos correctamente identificados. Proponemos que *A. gunckelii* debe subordinarse como variedad de *A. redolens*, debido a sus similitudes morfológicas y sobre todo anatómicas y con una distribución superpuesta, también realizamos una clave para esta nueva combinación.

No encontramos pertinente considerar a A. gunckelii como un sinónimo de A. redolens, ya que pese a sus similitudes, posee ciertos caracteres que permiten reconocer y diferenciar las especies al examinarlas con detalle. Anthoxanthum gunckelii se diferencia principalmente por poseer antecios con glumas más cortas (glumas que cubren totalmente los antecios en A. redolens), panículas contraídas (laxas en A. redolens), pero anatómicamente muy similares, no encontrando diferencias significativas, destacando solo el número de aguijones siendo más abundantes en A. gunckelii. Uno de los principales problemas encontrados en este grupo, tal y como lo mencionan Moore y Doggett (1975), en su trabajo sobre A. redolens, es que es una especie muy variable, debido a su amplia distribución, la mayor de las especies estudiadas, lo que podría sugerir la presencia de subgrupos dentro de esta especie, como lo han propuesto diversos autores a lo largo de la historia, aunque estas propuestas no han tenido aceptación universal, y particularmente en nuestros trabajos, no encontramos caracteres con valor taxonómico dentro de A. redolens que permita establecer subgrupos, es probable que esto se deba a que es una especie con una reciente especiación en el continente. La errónea identificación de especímenes, es otro factor que ha generado diversos problemas en el grupo y que fundamenta la propuesta de algunos autores de subordinar las especies del complejo A.

redolens como variedades de esta, nuestro trabajo incluyó una clave multivariada que detalla y establece las diferencias entre especies y variedades aquí propuestas.

Análisis multivariados que incluyan caracteres no correlacionados, basados en la literatura y observaciones durante la investigación, son una potente herramienta para clarificar grupos donde su delimitación resulta compleja, respaldado además por un gran número de individuos, permite tener una mejor percepción de la variabilidad de cada uno de los caracteres y cuales son aquellos que presentan mayor utilidad para delimitar especies.



