Arnaldoa
6(2): 29 - 44. 1999

Filogenia y evoluación de las Poaceae

LYNN G. CLARK
JORGE SANCHEZ-KEN
Department of Botany, Iowa State University
Ames, IA 50011-1020 U. S. A.

Resumen

Las Poaceae, una familia de gran importancia económica y ecológica, incluye aproximadamente 700 géneros y 8,000 a 10,000 especies. Adaptaciones importantes para el éxito evolucionario de las gramíneas incluyen la construcción modular de las plantas, dispersión de diasporas, el meristemo intercalar, y la presencia de fotosíntesis C_4. Los últimos análisis filogenéticos de la familia muestran que varios grupos de gramíneas herbáceas anteriormente clasificados como bambues forman las líneas basales. La familia probablemente se originó en los bosques del hemisferio sur, y se diversificó ampliamente en el Oligoceno y el Mioceno. Se discute la evolución de las líneas y sus adaptaciones basada en la filogenia.

Introducción

Las Poaceae, familia de las gramíneas, son de gran importancia tanto económica como ecológicamente. Las gramíneas son importantes en la alimentación humana y de animales domesticados y silvestres ya que son productores de cereales, caña de azúcar, y forrajes primarios. En el aspecto ecológico, las gramíneas forman parte de casi todos los ambientes terrestres, cubriendo más o menos el 20% de la superficie terrestre. La familia cuenta con aproximadamente 700 géneros y 8,000 a 10,000 especies de gramíneas (Watson & Dallwitz, 1992). Morfológica y anatómicamente todas las gramíneas comparten un modelo estructural básico, el cual presenta un sinnúmero de variaciones y adaptaciones en la familia, desde los grupos basales a los más evolucionados. En los últimos años se ha generado una cantidad considerable de información respecto a la filogenia y evolución de esta familia, basada en la integración de datos morfoanatómicos, citológicos, paleobotánicos y moleculares. El presente trabajo es una síntesis del conocimiento del origen y evolución de la familia así como las relaciones filogenéticas entre las líneas mayores de las gramíneas.

Morfología básica y adaptaciones principales de las Gramíneas

Las plantas tienen una estructura modular, es decir, los ejes están formados por unidades repetitivas (fitómeros) que consisten en un nudo, un entrenudo, una hoja, una yema axilar con su profilo y un meristemo intercalar, y en ocasiones pueden haber raíces adventícias (Figura 1A; Clark & Fisher, 1987). Las hojas presentan un arreglo dístico y consisten de una vaina, una lámina, y una lígula interna entre ellas. La base de la lámina frecuentemente posee un meristemo intercalar.

Los tallos en las gramíneas se clasifican en aéreos y subterráneos. Los tallos aéreos a su vez se clasifican en culmos y estolones. Los culmos son los ejes verticales que originan a las inflorescencias, están constituidos por fitómeros cuyos entrenudos generalmente son fotosintéticos (Clark & Pohl, 1996). Los estolones son tallos horizontales que corren paralelos a la superficie y generalmente poseen una hoja completa y entrenudos más o menos fotosintéticos. Los tallos subterráneos se denominan rizomas, están constituidos por fitómeros cuyos entrenudos son blancos o no fotosintéticos y las hojas están reducidas a brácteas que protegen al rizoma. Los rizomas poseen dos tipos de ramificación: simpodial o monopodial, en ocasiones en algunas especies de bambues leñosos se pueden observar rizomas con los dos tipos de ramificación en la misma planta aunque la mayoría de las especies presenta sólo uno. Ocasionalmente los rizomas pueden emerger a la superficie y tranformarse en estolones o vice versa.

Los ejes reproductivos tambien están formados por fitómeros dísticos, sin embargo, no se presentan raíces ni meristemos intercalares. En ciertos grupos, sobretodo las tribus Bambuseae y Andropogoneae, pueden haber brácteas subyacentes a las ramas de la inflorescencia. Estas brácteas son homólogas a las hojas de los fitómeros vegetativos, tanto como las glumas y lemas de las espiguillas. Las flores son muy reducidas y cada una está envuelta por un par de brácteas, la lema y la pálea (Figura 1B-E; Clark & Pohl, 1996). Comparando el fitómero vegetativo con el reproductivo, la lema es homóloga a la hoja, el entrenudo de la raquilla es homóloga al entrenudo, y la pálea es homóloga al profilo de la yema (Figura 1C). En el fitómero reproductivo, la yema desarrolla un eje floral en lugar de una rama vegetativa (Figura 1D). La lema, la pálea y la flor constituyen una unidad denominada flósculo (Figura 1C). La agrupación de uno o varios flósculos, subtendidos por dos brácteas vacias (las glumas), se llama la espiguilla (Figura 1B, D), la cual es equivalente a una inflorescencia espigada bracteada.

La flor reducida, una adaptación para polinización al viento, consiste en dos o tres lodículas (a veces son ausentes), androceo, y gineceo (Figura 1E). Las lodículas se presentan únicamente en las gramíneas, y probablemente representan tépalos vestigiales. En la mayoría de gramíneas el androceo consiste en dos o tres estambres, pero a veces hay hasta seis y raramente más en algunos bambues. El polen de gramíneas y de las familias relacionadas es muy parecido el grano es más o menos liso y monoporado. Los granos de polen de las gramíneas son muy similares, excepto que pueden variar en tamaño y es casi imposible distinguir entre los varios grupos de gramíneas (Dahlgren et al., 1985). El gineceo consiste de un ovario con un óvulo solo, uno tres estilos y dos o tres estigmas híspidos o plumosos.

El fruto y el embrión son únicos y característicos de la familia tanto que definen la monofilia del grupo (Figura 1F, G; Sendulsky et al., 1987). El fruto es una cariópside, seca, monocárpica, con el pericarpio fusionado a la testa de la semilla y generalmente indehiscente. La morfología básica de la cariópside se presenta en casi todas las gramíneas, sin embargo, en algunos bambues esta puede ser carnosa y en algunas cloridoideas el pericarpio se desprende de la semilla cuando absorve humedad. El embrión tiene una posición lateral con respecto a la cariópside (Figura 1F) y es muy especializado; se pueden observar los siguientes órganos: escutelo, coleoriza, coleóptilo y a veces un apéndice denominado epiblasto

(Figura 1G). En un grupo grande de gramíneas, la vascularización del embrión presenta un entrenudo alargado en el mesocotilo (entrenudo mesocotilar, Figura 1G), mientras que en el resto de la familia este entrenudo está muy reducido o no se presenta.

Dentro de las Poaceae, las adaptaciones para la dispersión de los frutos son muy variadas (Davidse, 1987) y se supone que forman la base del éxito evolutivo de la familia. Generalmente las modificaciones de las espiguillas se pueden correlacionar con el tipo de dispersión. El fruto normalmente se separa de la inflorescencia en la lema y pálea, y son precisamente estas brácteas las que frecuentemente muestran las adaptaciones para dispersión. En géneros como ***Stipa*** o ***Aristida***, el flósculo está endurecido, se presenta un callo agudo (a veces con pelos retrorsos) y una arista larga y torcida. La dispersión de estos géneros puede ocurrir por el viento, o tal vez por medio de un animal, pero cuando cae el flósculo al suelo, la arista responde a la humedad y con el callo puede entrar al suelo en una forma de autosiembra. En otras gramíneas como ***Pharus***, ***Cenchrus***, o ***Tragus*** las diasporas presentan ganchos u otras estructuras que le permiten adherirse a la piel o plumas de animales (epizoocoria) para su dispersión. Las Paniceae y algunos taxa de la tribu Stipeae presentan flósculos endurecidos que protegen a la cariópside en gran medida, cuando son ingeridas por animales. Un ejemplo de esta adaptación es ***Lasiacis***, cuyas espiguillas se tornan púrpuras en la madurez, simulando o imitando frutos carnosos que generalmente son ingeridos por aves. En muchas especies de la tribu Olyreae existe un entrenudo debajo del flósculo que funciona como eleosoma para facilitar su dispersión, probablemente por hormigas (Davidse, 1987; Judziewicz et al., 1999). Algunas especies del género ***Raddia*** (Olyreae) poseen un tipo de dispersión explosiva (Sendulsky, 1993). En ***Jouvea***, una gramínea de dunas, la cariópside se encuentra dentro de una estructura carnosa, la cual es un entrenudo modificado que sirve para flotación.

Otro juego de adaptaciones que se considera muy importante en la evolución de las gramíneas es la presencia de un meristemo intercalar y la capacidad para la reproducción vegetativa. La construcción modular de fitómeros confiere a las gramíneas una amplia flexibilidad morfológica en la producción de culmos, rizomas o estolones, dependiendo de las condiciones de luz, nutrientes y competencia por otras plantas (Coughenour, 1985; Clark & Fisher, 1987). Los meristemos intercalares del entrenudo y de la lámina (Figura 1A) permiten a la planta recuperarse rapidamente de incendios y forrajeo. De hecho se habla de una coevolución entre ungulados y gramíneas (Stebbins, 1981).

La capacidad fotosintética de las plantas C_4 también fue clave en la evolución y diversificación de esta familia. La fotosíntesis C_4 representa una ventaja en condiciones de alta luz, alta temperatura, niveles bajos de CO_2 y/o falta de agua (Hattersley & Watson, 1992), y ha permitido a varios linajes de gramíneas adaptarse a hábitats secos y/o cálidos. La localización del complejo enzimático RuBisCO y el ciclo Calvin-Benson (C_3) en las células de la vaina exterior de los haces vasculares (Figura 2) elimina la competencia entre O_2 y CO_2 para la RuBisCO (es decir, se evita la fotorespiración) por lo tanto, las plantas C_4 son más eficientes con los recursos disponibles que las plantas C_3 bajo las condiciones mencionadas. La presencia de fotosíntesis C_4 está correlacionada con una anatomía especial (Figura 2) que se ha llamado anatomía kranz o síndrome de kranz. Dependiendo de los grupos, hay una

(Panicoideae, Chloridoideae y ***Stipagrostis***) o dos (***Aristida***) vainas exteriores de los haces vasculares cuyas células son grandes y llenas de cloroplastos. Por otro lado, también existe una alta densidad de haces vasculares en la lámina de las plantas C_4 (Sinha & Kellogg, 1996).

Filogenia de las Poaceae

A finales del siglo XIX Celakovsky (1889) propuso a ***Streptochaeta*** (Figura 3) como el género más primitivo entre gramíneas, basandose principalmente en la estructura de la espiguilla. Schuster (1910) estuvo de acuerdo con Celakovsky, pero ningún investigador en esa epoca presentó una hipótesis completa de relaciones evolutivas dentro de la familia. Bews (1929) propuso una hipótesis sobre la evolución de las gramíneas, pero no tomó en cuenta las ideas de Celakovsky y Schuster. Basado en datos morfoanatómicos y citológicos, Roshevits (1937) fue el primer autor que publicó una hipótesis filogenética para la familia entera, colocando a ***Streptochaeta*** en la base como la gramínea más primitiva, además reconoció la relación estrecha entre las arundinoideas, las cloridoideas y las panicoideas. El trabajo de Roshevits no fue reconocido en los paises occidentales durante mucho tiempo debido a que fue publicado en ruso y poco tiempo antes de la segunda guerra mundial. Mientras tanto, en Europa, Japón, Sudamérica y Estados Unidos de América se publicaron varios esquemas de relaciones evolutivas entre los grandes grupos de gramíneas (e.g., Tateoka, 1957; Prat, 1960; Caro, 1982; Clayton & Renvoize, 1986). En la mayoría de los casos, los bambues sin análisis crítico fueron propuestos como el grupo antecesor, o por lo menos como el grupo más primitivo.

Las ideas respecto a las familias relacionadas a las Poaceae y las relaciones evolutivas dentro de la familia misma empezaron a cambiar con la aplicación de técnicas cladísticas para el análisis de relaciones filogenéticas en los años 80. Dahlgren et al. (1985) reconocieron que las Flagellariaceae, las Restionaceae, las Joinvilleaceae y otras tres familias del hemisferio sur exceptuando a las Cyperaceae y Juncaceae, son las familias más relacionadas a las Poaceae que en conjunto forman al orden Poales. Este esquema evolutivo está basado en varios caracteres derivados y compartidos, entre ellos la presencia de hojas dísticas y la estructura del polen. La monofilia del orden Poales fue confirmada con datos moleculares (Doyle et al., 1992), y las Joinvilleaceae resultaron ser la familia hermana de las Poaceae (Campbell & Kellogg, 1987; Doyle et al., 1992).

Kellogg & Campbell (1987) realizaron el primer análisis cladístico de las Poaceae, basado en caracteres morfoanatómicos. En este análisis las pooideas resultaron ser el linaje más primitivo de las gramíneas. Los bambues que antes fueron considerados como los más primitivos o antecesores, resultaron conformar un grupo derivado y con un antecesor en común (es decir, formaron un grupo monofilético) debido a la posesión de pseudopecíolos, anatomía foliar única (con células fusiformes), y otros caracteres. A partir de entonces, comenzaron a proliferar análisis de la familia basados en datos moleculares (Hamby & Zimmer, 1988; Doebley et al., 1990; Davis & Soreng, 1993; Nadot et al., 1994; Barker et al., 1995; Clark et al., 1995; Duvall & Morton, 1996; Liang & Hilu, 1996), sin embargo los primeros estudios incluyeron pocos representantes de los bambúes (véase Clark et al., 1995

para una discusión más detallada). Los estudios moleculares de Davis & Soreng (1993; sitios de restricción del cloroplasto), Clark et al. (1995; secuencia del gene *ndhF* del cloroplasto) y Duvall & Morton (1996; secuencia del gene *rbcL* del cloroplasto) aportaron evidencias que las Bambusoideae en el sentido tradicional es un grupo polifilético, es decir, incluye elementos no derivados de un antecesor común, como ciertos elementos herbáceos (entre ellos ***Anomochloa***, ***Streptochaeta***, y las Phareae) que actualmente representan las líneas más antiguas de la familia. En los últimos cinco años, se han generado varios conjuntos de datos ambos morfoanatómicos y moleculares para toda la familia, sin embargo, hasta el momento no se ha publicado un análisis con más de dos conjuntos de datos (Soreng & Davis, 1998). En 1996 fue formado un grupo de 12 agrostólogos para el estudio de la filogenia de las gramíneas (Grass Phylogeny Working Group o GPWG), cuyo objetivo es juntar los varios conjuntos de datos y hacer un análisis combinado. Aquí se presentan los resultados preliminares de este estudio.

Incluimos ocho conjuntos de datos {uno estructural (morfología, anatomía, citología, y cambios estructurales en el cloroplasto); cuatro del cloroplasto (sitios de restricción y secuencias de los genes *ndhF, rbcL*, y *rpoC2*); y tres del núcleo [secuencias de los genes *waxy* y fitocromo B, y de la región ITS (internal transcribed spacer)]} para un total de 57 gramíneas y cuatro representantes de otras familias de las Poales (GPWG, en revisión). Se utilizaron los programas PAUP* (Swofford, 1998) y NONA (Goloboff, 1993) para correr los análisis cladísticos. Uno de los cladogramas de este análisis (Figura 4) muestra los grupos principales de la familia, confirmando que los clados mayores que la divergencia más antigua es entre las Anomochlooideae (***Anomochloa*** y ***Streptochaeta***) y el resto de la familia. Las siguientes líneas basales son las Pharoideae y un clado que incluye dos tribus africanas, las Puelieae y Guaduelleae. Todos estos grupos anteriormente formaban parte de las tradicionales Bambusoideae (Soderstrom & Ellis, 1987; Clark et al., 1995). Después del clado africano, se observa una divergencia entre dos grupos grandes de gramíneas, el clado BOP y el clado PACC. El clado BOP incluye a las pooideas, orizoideas, y bambúes verdaderos, y el clado PACC (reconocido por primera vez por Roshevits en 1937) incluye a las panicoideas, arundinoideas, cloridoideas y centothecoideas.

Ahora que se cuenta con una hipótesis mejor fundamentada (como se describió anteriormente) sobre la evolución de las gramíneas a nivel de grandes grupos, se puede empezar a investigar con más confianza la evolución de cada uno de los grandes grupos, así como también sus relaciones filogenéticas. Es importante resaltar que la filogenia y relaciones evolutivas dentro de la familia deben reflejarse en una clasificación filogenética actualizada (Wiley et al., 1991). Esto significa que es necesario reevaluar la clasificación de las gramíneas a nivel de subfamilia, así como también en niveles taxonómicos interiores. Los primeros trabajos al respecto están representados por la subdivisión de las tradicionales Bambusoideae en varios grupos monofiléticos (Clark & Judziewicz, 1996; Zhang & Clark, en revisión; Clark et al., en revisión) y finalmente se está preparando una nueva clasificación de las Poaceae a nivel de subfamilia (GPWG, en prep.).

Evolución de las Poaceae

De acuerdo a la distribución geográfica de las familias relacionadas con las Poaceae y de las líneas basales de la familia, las Poaceae se originaron en Gondwana. La fitogeografía y la presencia de polen del tipo graminoide sugieren un origen antes del fin del Cretácico (Linder, 1987), sin embargo los fósiles confirmados para las gramíneas aparecen en el Paleoceno y Eoceno del Terciario (Thomasson, 1987; Crepet & Feldman, 1991; Soreng & Davis, 1998). Por lo tanto se puede definir una edad mínima de aproximadamente 65 a 55 millones de años para la familia (Soreng & Davis, 1998). El embrión tipo graminoide se encuentra en todas las gramíneas, y sirve como la sinapomorfia morfológica principal para la familia, indicando un origen común (Figura 4, sinapomorfia 1).

Anomochloa y ***Streptochaeta*** representan la línea más antigua dentro de la familia (Figura 4). Ambos géneros son plantas perennes de bosque tropical, con hojas anchas y pseudopecioladas, clorénquima con células fusiformes, inflorescencias bracteadas, y estructuras reproductivas con una flor que carecen de lodículas. ***Anomochloa*** es un género monoespecífico que se encuentra sólo en tres localidades en Bahia, Brasil (Judziewicz & Soderstrom, 1989). Sus hojas y "espiguillas" son dísticas, sin embargo no se pueden identificar la lema y la pálea como se observen en las espiguillas de otras gramíneas. El género ***Streptochaeta*** (Figura 3) tiene tres especies ampliamente distribuidas en Centro- y Sudamérica. Su filotaxia es espiral (Judziewicz & Soderstrom, 1989) y tampoco se distingue la lema y la pálea como en otras gramíneas. En cambio en la Phareae (Pharoideae), la siguiente línea basal, las Phareae (Pharoideae), poseen una lema y una pálea bien diferenciadas (es decir, tiene una espiguilla del tipo graminoide) y las espiguillas masculinas pueden presentar lodículas en las espiguillas masculinas (Figura 4, sinapomorfias 2 y 3; Judziewicz, 1987; Soderstrom et al., 1987). Esta tribu retuvo ciertos caracteres plesiomórficos como hojas anchas y pseudopecioladas, así como células fusoides en el clorénquima, sin embargo muestra también caracteres únicos (es decir, autapomorfías) como nervación oblícua en las láminas, láminas resupinadas, y pelos en forma de gancho en la lema femenina y a veces presentes en las ramas de la inflorescencia. Las Pharoideae probablemente se diversificaron hace 30-45 millones de años, como lo demuestra el fósil de una espiguilla femenina (Poinar & Columbus, 1992; Iturralde-Vinent & MacPhee, 1996).

De acuerdo a la interpretación y definición tanto morfológica como molecular de las líneas basales de la familia, se puede inferir que el ancestro común de las gramíneas fue una planta perenne del bosque tropical. Morfológicamente poseía hojas con láminas anchas y pseudopecioladas, células fusoides en el clorénquima, un "flósculo" o flor por "espiguilla", y probablemente seis estambres y tres estigmas. A partir de este ancestro, la diversificación inicial se dió hacia bosques tropicales y/o subtropicales. Consecuentemente, los grupos basales de la familia que poseen caracteres pleisomórficos fueron segregados de la tradicional subfamilia Bambusoideae, y elevados a la categoría de subfamilia (Clark & Judziewicz, 1996).

El siguiente clado basal es el formado por las tribus Puelieae y Guaduelleae, cuyos representantes retuvieron el hábito de las gramíneas más primitivas y habitan también en

bosques tropicales. Sin embargo, se dió un cambio importante, aparecieron espiguillas multiflosculadas (Figura 4, sinapomorfia 4). Además de esta interpretación morfológica de este grupo, también existen evidencias moleculares como la inserción de 15 pares de bases de nucleótidos en el gene *ndhF* en todas las gramíneas exceptuando las dos subfamilias basales y la tribu Oryzeae (Figura 4, sinapomorfia 5). La ausencia de esta inserción en las Oryzeae muy probablemente representa un carácter derivado (Clark et al., 1995; Zhang, 1996). Es evidente que el clado Puelieae/Guaduelleae representa un grupo monofilético separado de las Bambusoideae, en consecuencia se está en el proceso de describir a este clado como una nueva subfamilia (Clark et al., en revisión).

La siguiente diversificación importante se dió entre los clados BOP (Bambusoideae, Oryzoideae y Pooideae) y PACC (Panicoideae, Arundinoideae, Chloridoideae y Centothecoideae) (Figura 4). La diversificación de estos clados principales probablemente ocurrió rápida y explosivamente, como lo muestran los entrenudos cortos del cladograma en varios análisis (p.e., Clark et al., 1995), durante los períodos Oligoceno y Mioceno coincidiendo con grandes cambios climáticos (Soreng & Davis, 1998). Los macrofósiles representativos (espiguillas, pedazos de hojas) de los clados BOP y PACC indican que estos grupos aparecieron antes del fin del Mioceno hace cinco millones de años (Thomasson, 1987). Los cambios climáticos generaron "nuevos habitats" con climas secos y cálidos, que fueron aprovechados por algunas gramíneas "preadaptadas" para sobrevivir incendios y forrajeo. Ante esta nueva oportunidad ecológica se supone que se desarrollaron y diversificaron las gramíneas con fotosíntesis C_4 del clado PACC, y se sugiere que la fotosíntesis C_4 fue importante en la evolución de este clado.

A pesar de que en los análisis realizados se pueden distinguir los dos grandes grupos, las evidencias que soporten al clado BOP son muy débiles, ya que la mayoría de las características que unifican al grupo son simplesiomorfias. Sin embargo, es probable que este grupo se originó en una o más líneas evolutivas basales al clado PACC.

Los verdaderos bambúes (subfamilia Bambusoideae s. s.) conforman a la única línea mayor (es decir, con bastante diversidad) de la familia que está enteramente adaptado a los bosques (Judziewicz et al., 1999). Sin embargo, no se sabe si los bambúes y sus antecesores inmediatos siempre han permanecido en los bosques, o si se adaptaron a este habitat de manera secundaria durante la rápida diversificación de la familia en los períodos Oligoceno-Mioceno del Terciário. Este clado retuvo la simplesiomorfia de células fusoides en el clorénquima, pero se lo define por la presencia de células raquimorfas asimetricamente invaginadas. La subfamilia está constituida por las tribus Olyreae y Bambuseae, bambúes herbáceos y leñosos respectivamente (Zhang & Clark, en revisión). La tribu Olyreae, con unas 100 especies, se encuentra generalmente en sotobosques de bosques húmedos tropicales, posee espiguillas monoflosculadas y unisexuales, y su diversidad es casi totalmente americana (Judziewicz et al., 1999). La tribu Bambuseae incluye más de 1,200 especies en el mundo, y se caracteriza por la presencia de culmos leñosos, hojas caulinares, ramificación vegetativa compleja, y una floración cíclica, gregaria, y monocárpica (Judziewicz et al., 1999). Los bambúes leñosos tienen un papel muy importante en la dinámica de los bosques, porque son plantas colonizadoras que se establecen en claros o donde han habido perturba-

ciones, y sus rizomas estabilizan al suelo. Debido a su gran producción de biomasa, forman un recurso para muchos animales tanto vertebrados como invertebrados (Judziewicz et al., 1999). Cuando las plantas florecen y mueren, dejan una gran área descubierta, y se supone que el claro formado vuelve a ser ocupado por el bosque.

Los arroces (subfamilia Oryzoideae o Ehrhartoideae) representan un clado que probablemente se originó en el bosque, ya que el género ***Streptogyna*** aparece basal en esta línea en ciertos análisis (GPWG, en revisión). Sin embargo, después se diversificó hacia varios tipos de hábitats más abiertos y áridos como las Ehrharteae y a sitios abiertos y húmedos como las Oryzeae. Si se asume que ***Streptogyna*** es basal en el clado, entonces la diversificación del clado coincidió con la reducción de espiguillas multiflosculadas a uniflosculadas y de tres a dos lodículas.

La subfamilia Pooideae es una línea muy diversa con más de 3,000 especies principalmente adaptada a hábitats de zonas templadas y en elevaciones altas de la zona tropical. Los grupos basales de la Pooideae se encuentran en los bosques (Clark et al., 1995; GPWG, en revisión), indicando que este clado probablemente también se originó en los bosques. Con pocas excepciones, los miembros de las Pooideae carecen de micropelos bicelulares, y comparten un embrión sin epiblasto y sin la invaginación entre el escutelo y la coleoriza. Las principales tribus de las Pooideae incluyen a las Stipeae, Meliceae, Hordeeae (trigo, cebada y otros cereales), Aveneae, y Poeae. Las tribus Brachyelytreae, Phaenospermatae y Diarrheneae que anteriormente eran consideradas bambusoideas, ahora se han asignado a la subfamilia Pooideae (GPWG, en revisión).

El clado PACC es un grupo monofilético cuyos miembros comparten la presencia de un entrenudo elongado del mesocótilo en el embrión (Figura 4, sinapomorfia 6). En la evolución de la familia, la fotosíntesis C_4 se originó y diversificó (entre dos y tres veces, tal vez más) únicamente en el clado PACC (Hattersley & Watson, 1992; Sinha & Kellogg, 1996). Ya que la diversificación del clado PACC occurió en el Mioceno (Thomasson, 1987), es muy probable que el tipo de fotosíntesis C_4 se haya originado en este período si no en el Oligoceno. Se supone que en los grandes cambios climáticos a nivel mundial en este período, el origen y diversificación del tipo de fotosíntesis C_4 representó un papel clave en la diversificación de este clado hacia hábitats más secos, más cálidos y/o con más luz (Hattersley & Watson, 1992).

No obstante que el clado PACC se considera monofilético, todavía existen problemas de delimitación interna, por el momento se reconocen las subfamilias Panicoideae, Arundinoideae, Centothecoideae, y Chloridoideae (GPWG, en revisión). En los análisis realizados las Centothecoideae siempre aparecen como el grupo hermano a las Panicoideae (GPWG, en revisión). En cuanto a la subfamilia Arundinoideae s. l., es evidente que es un grupo polifilético (Kellogg & Campbell, 1987; Barker et al., 1995) y que se tiene que reevaluarla y muy problemente colocar varios taxa en otras subfamilias. Finalmente, es muy probable que la definición de la subfamilia Chloridoideae sea modificada para incluir algunas tribus, como está sucediendo en las Pooideae.

La subfamilia Panicoideae es un grupo diverso con más de 3,000 especies (Clayton &

Renvoize, 1986) que se encuentran mundialmente en las zonas tropicales y subtropicales, así como también en zonas templadas a nivel mundial. La mayoría de los miembros de esta subfamilia poseen espiguillas dorsalmente comprimidas con dos glumas, una lema estéril y un flósculo fértil (a veces hay dos flósculos fértiles). En las Paniceae, una de las dos tribus principales, la lema y pálea del flósculo fértil están indurecidas, mientras en la Andropogoneae, la otra tribu principal, las glumas están indurecidas. Encuanto al tipo de fotosíntesis, muchas especies de las Paniceae son C_4 pero también hay C_3, mientras que en las Andropogoneae son totalmente C_4.

La subfamilia Centothecoideae anteriormente incluía una sola tribu, la Centotheceae (Clayton & Renvoize, 1986), sin embargo según los análisis cladísticos es necesario agregar la tribu Thysanolaeneae y posiblemente al género ***Gynerium***. En general la subfamilia posee bastante variación en las espiguillas. La subfamilia es totalmente C_3, sin embargo, es un grupo poco conocido y es necesario realizar más estudios en este grupo.

Basados en los últimos análisis (GPWG, en revisión), la subfamilia Arundinoideae probablemente quedará constituida con una sola tribu, la Arundineae (menos la Danthonieae). Esta tribu está representada por las especies de carrizo ***Arundo donax*** y ***Phragmites australis***, y todas las integrantes de la tribu poseen el tipo de fotosíntesis C_3. Las tribus Aristideae (C_3 y C_4), Eriachneae (C_4), Micraireae (C_3), y Danthonieae (C_3) que anteriormente formaban parte de la subfamilia Arundindoideae están más relacionadas con las Chloridoideae, aunque todavía no se han resuelto los detalles filogenéticos.

La subfamilia Chloridoideae s. s. es una línea casi totalmente C_4 con aproximadamente 1,400 especies, principalmente de hábitats áridos y/o cálidos, y algunas especies se han adaptado a suelos salinos (Clayton & Renvoize, 1986). Existe una tendencia general a la reducción del número por agrupación de las nervaduras en la lema caracterizando así a la subfamilia, con lemas con una o tres nervaduras. Datos moleculares indican que los géneros basales de la subfamilia incluyen ***Pappophorum***, ***Enneapogon***, y ***Uniola*** entre otros, y sus lemas poseen cinco o más nervios (K. Hilu, comunicación personal).

Finalmente, aún cuando ya se cuenta con un esquema filogenético de la familia Poaceae, todavía existe mucho trabajo para refinar y establecer con más precisión la filogenia del grupo. Existen muchos datos ecológicos, fisiológicos, genéticos, morfológicos, anatómicos y de mejoramiento que pueden ser mejor organizados e integrados al conocimiento de la familia através de su filogenia. La filogenia de un grupo permite la formación de hipótesis de evolución que se pueden probar, por ejemplo para dirigir una investigación de desarrollo y evolución de la morfología y su base genética. Usando sistemas modelos como el trigo, arroz o maíz, para los cuales existen muchos datos genéticos incluyendo la función y localización de genes específicos, se puede empezar a buscar genes homólogos y estudiar sus efectos en especies cercanas a las cultivadas, precisamente porque se cuenta con una filogenia bien apoyada. El trabajo de Sinha & Kellogg (1996) es otro ejemplo del empleo de la filogenia, en este caso para investigar la evolución de la fotosíntesis C_4 en la familia. Una filogénia no es el fin en si, sino una base para la continuación de investigaciones.

Agradecimientos

Agradecemos al Dr. Isidoro Sánchez Vega por su invitación a participar en el VII Congreso Nacional de Botánica en Cajamarca, Perú, el cual estuvo bajo su dirección. El trabajo filogenético presentado en este artículo está basado principalmente en los análisis cladísticos realizados en los últimos dos años por el "Grass Phylogeny Working Group," sin embargo la responsibilidad para el contenido del presente es de Lynn G. Clark.

Literatura citada

Barker, N. P., H. P. Linder & E. H. Harley. 1995. Polyphyly in the Arundinoideae (Poaceae): Evidence from *rbcL*. Syst. Bot. 20: 423-435.

Bews. J. W. 1929. The world's grasses: Their differentiation, distribution, economics, and ecology. Longmans Green, London.

Campbell, C. S. & E. A. Kellogg. 1987. Sister group relationships of the Poaceae. pp. 217-224 *In* Soderstrom, T. R. et al. (eds.), Grass Systematics and Evolution. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Caro, J. A. 1982. Sinópsis taxonómica de las gramíneas argentinas. Dominguezia 4: 1-51.

Celakovsky, L. 1889. Über den Ärchenbau der brasilianische Grasgattung *Streptochaeta* Schrader. Sitzungsber. Königl. Böhm. Ges. Wiss. Prag., Math.-Naturwiss. Cl. 3: 14-42.

Clark, L. G. & J. Fisher. 1987. Vegetative morphology of grasses: shoots and roots. pp. 37-45 *In* Soderstrom, T. R. et al. (eds.), Grass Systematics and Evolution. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Clark, L. G. & E. J. Judziewicz. 1996. The grass subfamilies Anomochlooideae and Pharoideae (Poaceae). Taxon 45: 641-645.

Clark, L. G. & R. W. Pohl. 1996. Agnes Chase's First Book of Grasses. 4th ed. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Clark, L. G., W. Zhang y J. F. Wendel. 1995. A phylogeny of the grass family (Poaceae) based on *ndhF* sequence data. Syst. Bot. 20: 436-460.

Clark, L. G., M. Kobayashi, S. Mathews, R. E. Spangler and E. A. Kellogg. En revisión. The Puelioideae, a new subfamily of grasses. Syst. Bot.

Clayton, W. D. & S. A. Renvoize. 1986. Genera Graminum, grasses of the world. Her Majesty's Stationery Office, London.

Coughenour, M. B. 1985. Graminoid responses to grazing by large herbivores: Adaptations, exaptations, and interacting processes. Ann. Missouri Bot. Gard. 72: 852-863.

Crepet, W. L. & G. D. Feldman. 1991. The earliest remains of grasses in the fossil record. Amer. J. Bot. 78: 1010-1014.

Dahlgren, R. M. T., H. T. Clifford & P. F. Yeo. 1985. The families of the monocotyledons. Springer-Verlag, New York.

Davidse, G. 1987. Fruit dispersal in the Poaceae. pp. 143-155 *In* Soderstrom, T. R. et al. (eds.), Grass Systematics and Evolution. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Davis, J. I. & R. J. Soreng. 1993. Phylogenetic structure in the grass family (Poaceae) as inferred from chloroplast DNA restriction site variation. Amer. J. Bot. 81: 1444-1454.

Doebley, J., M. Durbin, D. M. Golenberg, M. T. Clegg & Din Pow Ma. 1990. Evolutionary analysis of the large subunit of carboxylase (*rbcL*) nucleotide sequence among the grasses (Gramineae). Evolution 44: 1097-1108.

Doyle, J. D., J. I. Davis, R. J. Soreng, D. Garvin & M. J. Anderson. 1992. Chloroplast DNA inversions and the origin of the grass family (Poaceae). Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 89: 7722-7726.

Duvall, M. R. & B. R. Morton. 1996. Molecular phylogenetics of Poaceae: An expanded analysis of *rbcL* sequence data. Molec. Phylogenet. Evol. 5: 352-358.

Goloboff, P. 1993. Nona, version 1.16 (computer software and manual). Distribuido por el autor.

Grass Phylogeny Working Group. In review. A phylogeny of the grass family (Poaceae), as inferred from eight character sets. pp. XX-XX In Jacobs, S. W. L. and J. E. Everett (eds.), Proceedings of the Second International Conference on the Comparative Biology of the Monocotyledons. Vol. 2 Symposium on Grass Systematics and Evolution. CSIRO, Melbourne.

Hamby, R. K. & E. A. Zimmer. 1988. Ribosomal RNA sequences for inferring phylogeny within the grass family Poaceae. Pl. Syst. Evol. 160: 29-38.

Hattersley, P. W. and L. Watson. 1992. Diversification of photosynthesis. pp. 38-116 In Chapman, G. P. (ed.), Grass evolution and domestication. Cambridge University Press, Cambridge.

Iturralde-Vinent, M. A. & R. D. E. MacPhee. 1996. Age and paleogeographical origin of Dominican amber. Science 273: 1850-1852.

Judziewicz, E. J. 1987. Taxonomy and morphology of the tribe Phareae (Poaceae: Bambusoideae). Ph. D. dissertation, University of Wisconsin, Madison.

Judziewicz, E. J. and T. R. Soderstrom. 1989. A taxonomic-anatomical-morphological study of the Anomochloeae and Streptochaeteae (Poaceae). Smithsonian Contr. Bot. 68: 1-52.

Judziewicz, E. J., L. G. Clark, X. Londoño & M. J. Stern. 1999. American Bamboos. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Kellogg, E. A. & C. S. Campbell. 1987. Phylogenetic analyses of Gramineae. pp. 310-322 *In* Soderstrom, T. R. et al. (eds.), Grass Systematics and Evolution. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Liang, H. & K. W. Hilu. 1996. Application of the *matK* gene sequences to grass systematics. Canad. J. Bot. 74: 125-134.

Linder, H. P. 1987. The evolutionary history of the Poales—Restionales: A hypothesis. Kew Bull. 42: 297-318.

Nadot, S., R. Bajon and B. Lejeune. 1994. The chloroplast gene *rps4* as a tool for the study of Poaceae phylogeny. Pl. Syst. Evol. 191: 27-38.

Poinar, G. O. & J. T. Columbus. 1992. Adhesive grass spikelet with mammalian hair in Dominican amber: First fossil evidence of epizoochory. Experientia 48: 906-908.

Prat, H. 1960. Vers une classification naturelle des Gramineés. Bull. Soc. Bot. France 107: 32-79.

Roshevits, Yu. 1937. Zlaki. Vvedenie v izuchenie kormovykhi I khlebnyky zlakov. [Grasses. An introduction to the study of fodder and cereal grasses. English translation for the Smithsonian Institution and the National Science Foundation. 1980. Indian National Scientific Documentation Center, New Delhi.]

Schuster, J. 1910. Über die Morphologie der Grasblüte. Flora 100: 213-266.

Sendulsky, T. 1993. First report of ballistochory in the Poaceae. Ann. Missouri Bot. Gard. 80: 518-521.

Sendulsky, T., T. S. Filgueiras & A. G. Burman. 1987. Fruits, embryos, and seedlings of the Gramineae. pp. 31-36 *In* Soderstrom, T. R. et al. (eds.), Grass Systematics and Evolution. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Sinha, N. R. and E. A. Kellogg. 1996. Parallelism and diversity in multiple origins of C4 photosynthesis in the grass family. Amer. J. Bot. 83: 1458-1470.

Soderstrom, T. R. & R. P. Ellis. 1987. The position of bamboo genera and allies in a system of grass classification. pp. 225-238 *In* Soderstrom, T. R. et al. (eds.), Grass Systematics and Evolution. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Soderstrom, T. R., R. P. Ellis & E. J. Judziewicz. 1987. The Phareae and Streptogyneae of Sri Lanka: A morphological-anatomical study. Smithsonian Contr. Bot. 65: 1-26.

Soreng, R. J. & J. I. Davis. 1998. Phylogenetics and character evolution in the grass family (Poaceae): Simultaneous analysis of morphological and chloroplast DNA restriction site character sets. The Bot. Rev. 64: 1-85.

Stebbins, G. L. 1981. Coevolution of grasses and herbivores. Ann. Missouri Bot. Gard. 68: 75-86.

Swofford, D. L. 1998. PAUP* (beta version). Smithsonian Institution, Washington, D. C.

Tateoka, T. 1957. Miscellaneous papers on the phylogeny of Poaceae, X: Proposition of a new phylogenetic system of Poaceae. J. Japan. Bot. 32: 275-287.

Thomasson, J. R. 1987. Fossil grasses: 1820-1986 and beyond. pp. 159-167 *In* Soderstrom, T. R. et al. (eds.), Grass Systematics and Evolution. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Watson, L. & M. J. Dallwitz. 1992. The Grass Genera of the World. CAB International, Wallingford, UK.

Wiley, E. O., D. Siegel-Causey, D. R. Brooks and V. A. Funk. 1991. The Compleat Cladist: A Primer of Phylogenetic Procedures. University of Kansas Museum of Natural History Special Publication No. 19: 1-158.

Zhang, W. 1996. Phylogeny and classification of the bamboos (Poaceae: Bambusoideae) based on molecular and morphological data. Ph. D. dissertation, Iowa State University, Ames.

Zhang, W. and L. G. Clark. In revision. Phylogeny and classification of the Bambusoideae (Poaceae). pp. XX-XX In Jacobs, S. W. L. and J. E. Everett (eds.), Proceedings of the Second International Conference on the Comparative Biology of the Monocotyledons. Vol. 2 Symposium on Grass Systematics and Evolution. CSIRO, Melbourne.

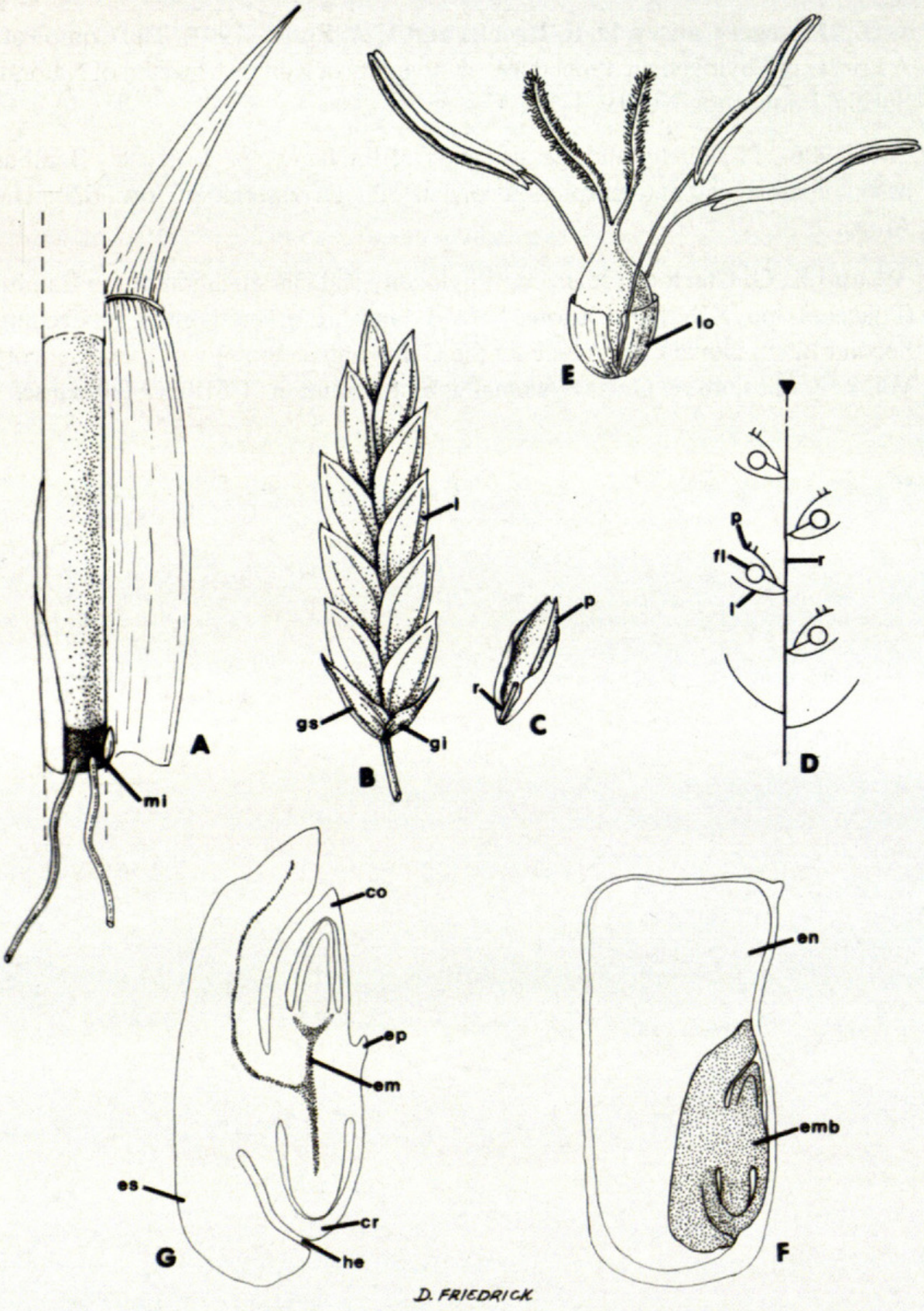

Figura 1. Morfología de la familia Poaceae. A. Fitómero vegetativo. B. Espiguilla multiflosculada. C. Un flósculo separado de una espiguilla multiflosculada. D. Diagrama de una espiguilla multiflosculada. E. Flor. F. Cariópside con el embrión en una posición lateral. G. Embrión generalizado. co - coelóptilo; cr - coleoriza; em - entrenudo mesocotilar; emb - embrión; en - endosperma; ep - epiblasto; es - escutelo; fl - flor; gi - gluma inferior; gs - gluma superior; he - hendidura escutelar; l - lema; lo - lodícula; mi - meristemo intercalar; p - palea; r - entrenudo de la raquilla.

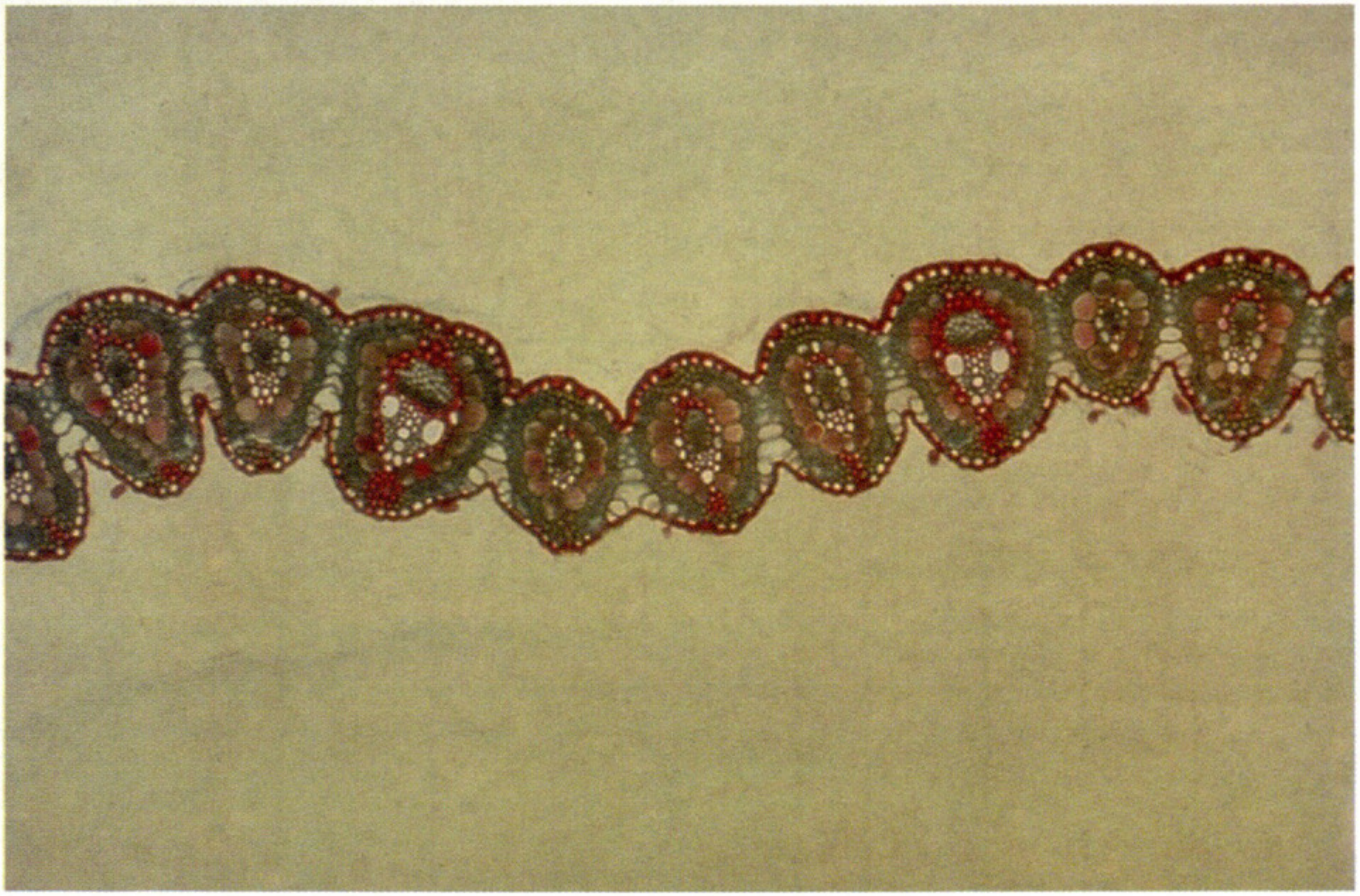

Figura 2. Sección transversal de la hoja de una especie de ***Bouteloua***, mostrando un tipo de fotosíntesis C_4. Fotografía por L. G. Clark.

Figura 3. Una planta de ***Streptochaeta spicata*** subsp. ***spicata***, mostrando las hojas anchas y la inflorescencia. Fotografía por L. G. Clark.

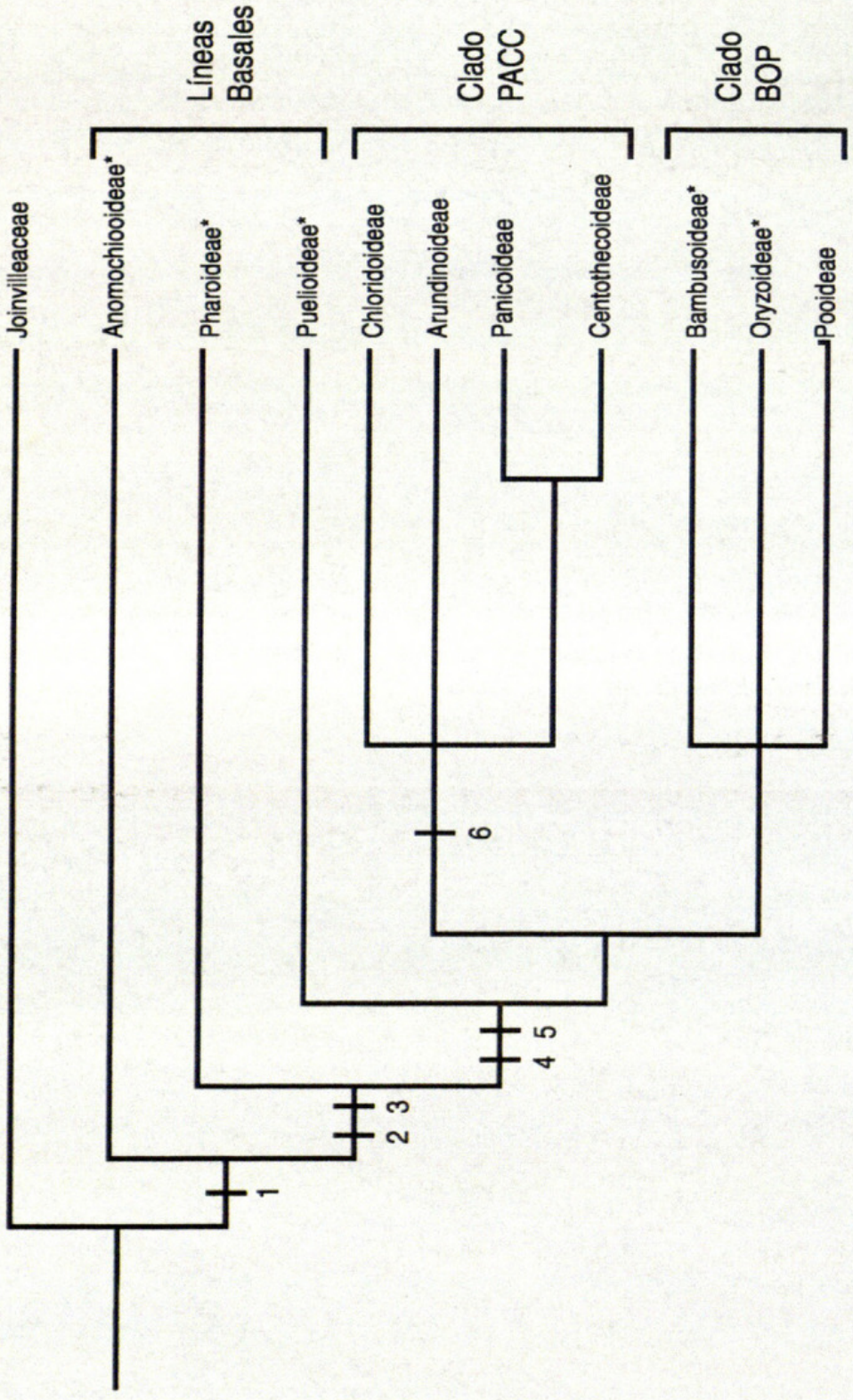

Figura 4. Cladograma mostrando las líneas mayores de la familia Poaceae. * - Grupos anteriormente clasificados en la subfamilia Bambusoideae. Sinapomorfias: 1 - embrión tipo graminoide en posición lateral; 2 - espiguillas tipo graminoide (con la lema y palea bien diferenciadas); 3 - lodículas; 4 - espiguillas multiflosculadas; 5 - inserción de 15 pares de bases en el gene ndhF del cloroplasto; 6 - entrenudo mesocotilar elongado.

Clark, Lynn G. and Sanchez-Ken, Jorge. 1999. "Filogenia y evoluación de las Poaceae." *Arnaldoa : revista del Herbario HAO* 6, 29–44.

View This Item Online: https://www.biodiversitylibrary.org/item/125792
Permalink: https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/124593

Holding Institution
Missouri Botanical Garden, Peter H. Raven Library

Sponsored by
Missouri Botanical Garden

Copyright & Reuse
Copyright Status: In copyright. Digitized with the permission of the rights holder.
Rights Holder: Herbario Antenor Orrego, Universidad Privada Antenor Orrego, Museo de Historia Natural
License: http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/3.0/
Rights: https://www.biodiversitylibrary.org/permissions

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at https://www.biodiversitylibrary.org.

This file was generated 12 April 2024 at 17:39 UTC