

Clasificación actualizada de las Tribus y Subtribus de Bambúes (Poaceae: Bambusoideae)

Titulo original:

An Updated Tribal and Subtribal Classification of the Bamboos (Poaceae: Bambusoideae)

Bamboo Phylogeny Group1

1This paper is to be cited as authored by the Bamboo Phylogeny Group. The members of the group in alphabetical order are: Lynn G. Clark, Iowa State University, U.S.A.; Gilberto Cortés, Instituto Tecnológico de Chetumal, Mexico; Soejatmi Dransfield, Royal Botanic Gardens, Kew, England; Tarciso S. Filgueiras, Instituto de Botânica, São Paulo, Brazil; Amanda Fisher, Rancho Santa Ana Botanic Garden, California, U.S.A.; Trevor Hodgkinson, Trinity College, Dublin, Ireland; Emmet Judziewicz, University of Wisconsin – Stevens Point, U.S.A.; Scot Kelchner, Idaho State University, U.S.A.; Muktesh Kumar, Kerala Forest Research Institute, India; De-Zhu Li, Kunming Institute of Botany, Yunnan, China; Ximena Londoño, Colombian Bamboo Society, Colombia; M. Teresa Mejía-Saulés, Instituto de Ecología, Xalapa, Mexico; R. Patricia de Oliveira, Universidade Estadual Feira de Santana, Bahia, Brazil; Ana Paula Santos-Gonçalves, Universidade Federal de Viçosa, Minas Gerais, Brazil; Christopher Stapleton, Bamboo Identification, England; Sarawood Sungkaew, Kasetsart University, Bangkok, Thailand; Jimmy K. Triplett, Jacksonville State University, Alabama, U.S.A.; Elizabeth Widjaja, Indonesian Institute of Sciences, Indonesia; Khoon Meng Wong, Singapore Botanical Gardens, Singapore; Nian-He Xia, South China Institute of Botany, Chi

RESUMEN

Las Bambusoideae (Bambúes), comprenden 1,439 especies descritas e incluidas en 116 géneros, es una de las 12 subfamilias de las Poaceae (la familia de los pastos y gramíneas), y es la que presenta la mayor diversidad en los bosques y selvas del mundo. En este trabajo, reimpreso en parte de las -Memorias del 9º Congreso Mundial del Bambú-, se presenta un inventario de la diversidad de bambúes descritos por Tribu y Subtribu taxonómicas, también se presentan las bases de las revisiones de la clasificación del grupo, y se escriben las diferentes sinapomorfias en el texto y en las descripciones. El tratado taxonómico incluye la descripción botánica de la Subfamilia, las tres Tribus reconocidas, y todas aquellas Subtribus aceptadas, se incluyen también los nombres de los géneros que contiene cada Subtribu.

Palabras clave: Arundinarieae, bamboo classification, Bambuseae, Bambusoideae, classification, Olyreae.

INTRODUCCIÓN

Las Bambusoideae (bambúes) es una de las 12 subfamilias comúnmente reconocidas de las Poaceae (pastos y gramíneas), el grupo ha recibido un fuerte apoyo para el estudio de los análisis moleculares de la familia. [Grass Phylogeny Working Group (GPWG) 2001; Duvall *et al.* 2007; Bouchenak-Khelladi *et al.* 2008; GPWG II 2012; Wu and Ge 2012]. Una aparente sinapomorfia estructural para la subfamilia es la presencia de una marcada invaginación asimétrica de las células armadas en las hojas de las ramas. (Zhang and Clark 2000). Los bambúes son evidentemente, el único de los linajes de gramíneas, con gran diversificación en los bosques y selvas del mundo (Zhang and Clark 2000; Judziewicz and Clark 2007; Sungkaew *et al.* 2009), la compleja morfología e inusual comportamiento del florecimiento en muchos bambúes son probablemente el resultado de adaptaciones a estos hábitats o la retención de estados ancestrales, como es el caso de la presencia de amplias láminas

pseudopetioladas, en las hojas de las ramas cuyo mesófilo contiene células fusiformes (Clark 1997; Judziewicz *et al.* 1999). Las Bambusoideae tienen una distribución amplia en todo el mundo (ver mapas, Bamboo Biodiversity), estando presentes entre los 46° N and 47° S de latitud, con un rango altitudinal que va desde el nivel del mar hasta los 4,300 m (Judziewicz *et al.* 1999). La estimación de su diversidad es diferente de una fuente a otra, pero nuestra compilación revela 1,439 especies descritas en 116 géneros (Tabla 1). Tres tribus botánicas generalmente reconocidas reflejan a los tres linajes principales de las Bambusoideae (Sungkaew *et al.* 2009): **Arundinarieae** (bambúes leñosos de clima templado, 533 especies), **Bambuseae** (bambúes leñosos tropicales, 784 especies) and **Olyreae** (bambúes herbáceos, 122 especies). Nuevas especies y nuevos géneros de todas las tribus identificadas serán descubiertos y se continuarán describiendo y en algunos casos los análisis filogenéticos apoyarán la

recircunscripción genérica de los bambúes en el futuro (Fisher *et al.* 2009).

Tabla 1. Diversidad de Bambusoideae por tribu y subtribu y por región para Bambuseae.

Taxón	número de género	número de especies
Arundinarieae	28	533
Bambuseae	66	784
Neotropical	19	377
Arthrostylidiinae	14	172
Chusqueinae	1	160
Guaduinae	5	45
Paleotropical	47	407
Bambusinae	28	264
Hickeliinae	8	33
Melocanninae	10	88
Racemobambosinae	1	22
Olyreae	21	122
Buergersiochloinae	1	1
Parianinae	2	36
Olyrinae	18	85
Total for subfamily	116	1,439

Los bambúes leñosos poseen hojas o brácteas caulinares (hojas modificadas para la protección y apoyo de los brotes tiernos), ramificación vegetativa compleja, una lígula externa (contra-lígula) sobre las hojas de las ramas, por lo general una monocarpía gregaria (con ciclos de florecimiento en rangos de pocos hasta 120 años), y flores hermafroditas o bisexuales. (Judziewicz *et al.* 1999; GPWG 2001; Judziewicz and Clark 2007). En los bambúes herbáceos las hojas del culmo y la lígula externa no están bien diferenciadas, y tienen una ramificación vegetativa limitada, poseen un florecimiento estacional casi continuo, y las espiguillas son unisexuales (Judziewicz *et al.* 1999; Judziewicz & Clark 2007). Todas las Olyreae, excepto el género endémico de Nueva Guinea *Buergersiochloa*, tienen cuerpos síliceos crenados (olyroides) (Soderstrom and Ellis 1987; Zhang and Clark 2000; Clark *et al.* 2007).

El grupo de la Filogenia del Bambú (Bamboo Phylogeny Group - BPG), fue formado en 2005 bajo la orientación de lograr una actualización clara y global de la filogenia de las Bambusoideae y un reajuste de las tribus y subtribus, además de trabajar para lograr una clasificación genérica basada en los resultados filogenéticos de sus trabajos (BPG2006). En este escrito se presenta una revisión actualizada de la clasificación

de las Bambusoideae, y las tribus y subtribus reconocidas basados en la síntesis de los resultados filogenéticos incorporados en BPG (2012) y reimpresos en parte desde esos trabajos. Un manuscrito realizado por el BPG está en preparación, en el cual se realiza una rigurosa prueba del análisis filogenético o secuencias de plastidios, estará presentado por taxa representativos de todas las tribus y subtribus de las Bambusoideae.

BASES PARA UNA CLASIFICACION ACTUALIZADA

El reconocimiento de tres tribus dentro de las Bambusoideae está claramente confirmado por resultados filogenéticos moleculares (Bouchenak-Khelladi *et al.* 2008; Sungkaew *et al.* 2009; BPG, en preparación). Aunque aun no se encuentra disponible un análisis morfológico molecular, las probables sinapomorfias están ahora ya identificadas para las tres tribus. Esto es necesario para futuras pruebas, pero por ahora, Arundinarieae es determinada por tener un desarrollo de su ramificación basipéta y un número cromosómico $2n = 48$, las Bambuseae por el desarrollo de su ramificación bidireccional o acropéta, y Olyreae por ser unisexual, claramente dimorfo, 1-espiguilla floreciendo sin la extensión de la raquilla, aunque todos los linajes incluyendo al primer linaje divergente (*Buergersiochloa*) llevan cuerpos de sílice en forma de cruz en la zona costal y crenados (olyroides) en la zona intercostal.

Miembros de lo que ahora reconocemos como las Arundinarieae, fueron tradicionalmente clasificadas en tres subtribus (Arundinariinae, Shibateinae and Thamnocalaminae), tomando como base la presencia o ausencia de pseudoespiguillas y la estructura del rizoma. La evidente filogenia polifilética de las tres tribus ha causado su abandono en favor del reconocimiento de los numerosos linajes (Triplett & Clark 2010; Zeng and Zhang *et al.* 2010). La ramificación adecuada entre los 10 linajes actuales, se encuentra aun sin resolver, hacen falta más información disponible, nosotros simplemente listamos los géneros para las tribus sin hacer referencia a los linajes de las subtribus.

Dentro de las Bambuseae, las tres subtribus neotropicales, como las delimitaron Judziewicz *et al.* (1999), son confirmadas por los análisis filogenéticos moleculares, y cada una tiene al menos una sinapomorfia morfológica, también estamos trabajando al reconocimiento de estos tres grupos. Entre las subtribus paleotropicales, las Melocanninae, Hickeliinae y Bambusinae permanecen extensamente circunscritas por Soderstrom & Ellis (1987), con la adición de un número de otros géneros recientemente descritos principalmente en las Bambusinae y las Hickeliinae y la inclusión de *Greslania* en las Bambusinae. Las Racemobambosinae son confinadas a *Racemobambos*, basados sobre resultados moleculares recientes indicando que *Neomicrocalamus* and *Vietnamosasa* caen dentro de las Bambusinae (Yang *et al.* 2008;

Sungkaew *et al.* 2009). Como Goh *et al.* (en preparación y comunicación personal) han sugerido que es necesario reconocer una o más subtribus adicionales segregadas desde las Bambusinae una vez que los linajes mayores de bambúes leñosos paleotropicales sean completamente entendidos.

Nuestro tratado sobre las subtribus de las Olyreae es consistente con Judziewicz & Clark (2007) y los escasos análisis filogenéticos incluidos, ejemplifican la diversidad de esta tribu (BPG, en preparación). Un análisis filogenético más comprensivo que ya esta en progreso (de Oliveira *et al.*, en preparación) proveerá mas aciertos dentro de la evolución de los bambúes herbáceos.

TRATADO TAXONOMICO

La descripción de la subfamilia ha sido modificada desde GPWG (2001). Las sinapomorfias potenciales para tribus o subtribus están subrayadas dentro de las descripciones. Los géneros son listados alfabéticamente dentro de cada tribu o subtribu, y el número de especies para cada género es escrito entre paréntesis después del nombre genérico. Dos bases de datos electrónicas están disponibles con información más detallada sobre los géneros de bambúes: GrassBase (www.kew.org/data/grasses-db/) and Grass Genera of the World. (www.delta-intkey.com/grass/).

Bambusoideae Lueres., Grundz. Bot., ed. 5: 451. 1893. Type: *Bambusa* Schreb.

Plantas perennes (algunas veces anuales en Olyreae), rizomas (leptomorfos) presentes o ausentes, herbáceas o leñosas, de bosques templados a tropicales, altas montañas tropicales, páramos, riberas, y pocas veces en sabanas o pantanos. Culmos huecos a sólidos; ramificación aérea presente. Hojas dísticas; lígula externa (abaxial) ausente (Olyreae) o presente (Arundinarieae, Bambuseae); lígula adaxial membranosa o cartácea; vainas por lo general auriculadas, fimbriadas o ambas; láminas relativamente anchas, pseudopetioladas, venación paralela; mosófilo no radiado, rayos ausentes en el mesófilo en empalizada adaxial, células fusiformes grandes y bien desarrolladas, células armadas por lo general bien desarrolladas y claramente invaginadas asimétricamente; ausencia de anatomía tipo Kranz, patrón fotosintético C3; nervadura media simple o compleja; células buliformes adaxiales presentes; estomas con forma de domo, triangulares o paralelos a los lados de las células subsidiarias; micropelos bicelulares presentes, tipo panicoide; papilas comunes y abundantes. Sinflorescencias espigadas, racemosas o paniculadas, el desarrollo de todas las espiguillas se completa en un periodo de crecimiento definido, brácteas y profilos ausentes, pseudoespiguillas con yemas basales con brácteas y produciendo dos o más órdenes de espiguillas con diferentes fases de madurez y llevando brácteas y

profilos. Espiguillas (o espiguillas de las pseudoespiguillas) hermafroditas (Arundinarieae, Bambuseae) o unisexuales (Olyreae), glumas 0, 1, 2, o varias y 1 a muchos flósculos; lemma uniaristada sin micropelos uncinados; palea bien desarrollada; 3 lodículas membranosas y vascularizadas (raramente 0 a 6 o muchas), frecuentemente ciliadas; estambres por lo general 2, 3 o 6 (2 a 40 en *Pariana*, 6 a 120 en *Ochlandra*); ovario glabro o pubescente, algunas veces con un apéndice apical, sinérgidas haustoriales ausentes, 2 o 3 estilos, algunas veces muy cortos pero cerrado, 2 o 3 estigmas. Cariopsis con hilum lineal, extendiéndose completamente a lo largo; endospermo duro, sin lípidos, conteniendo granos con compuestos de almidón; embrión pequeño, epiblasto ausente, hendidura escutelar presente, mesocotilo interno ausente, márgenes de las hojas embrionarias superpuestas. Primera lámina en la hoja de la plántula ausente. Número cromosómico básico: $x = 7, 9, 10, 11$ y 12.

Incluye las Tribus: Arundinarieae, Bambuseae, Olyreae.

Arundinarieae Nees ex Asch. & Graebn.

Syn. Mitteleurop. Fl. 2, 1: 770. 1902.

Type: *Arundinaria* Michx.

Rizomas (leptomorfos) y bases del culmo bien desarrolladas, en algunos taxa faltan los rizomas leptomorfos. Culmos leñosos, huecos; el desarrollo del culmo ocurre en dos fases, primero, nuevos brotes sin ramificación cubiertos de hojas caulinares hasta la altura máxima, en segundo lugar ocurre la lignificación del culmo y el desarrollo de las ramas con producción de hojas del follaje; la ramificación tiene un desarrollo basípeto; ramificación vegetativa aérea compleja derivada de yemas solitarias en cada nudo (yemas múltiples y diferentes por nudo como en *Chimonocalamus* y *Chimonobambusa*). Hojas caulinares bien desarrolladas, con vainas expandidas y láminas reducidas y bien formadas. Hojas de las ramas con una lígula externa; vainas por lo general llevando fimbrias o apéndices auriculares en el ápice; láminas pseudopetioladas, articuladas, deciduas; sin presencia de cuerpos de sílice crenados o en forma de cruz en las células epidérmicas. Florecimiento cíclico, gregario y monocárpico. Sinflorescencias bracteadas o no, determinadas (espiguillas) o indeterminada (pseudoespiguillas). Espiguillas (o espiguillas propias de las pseudoespiguillas) hermafroditas con 1 a muchos flósculos; glumas (0-1) 2-4; lemmas multinervados, similar en textura a las glumas; paleas varias veces nervadas con un número de nervios constante, bicarinado. Cariopsis básico rara vez una baya (ejemplo: *Ferocalamus*); hilo lineal, número cromosómico base $x = 12$; $2n = 48$.

Géneros incluidos: *Acidosasa* C. D. Chu & C. S. Chao ex P. C. Keng (11) (incluyendo *Metasasa* W. T. Lin), *Ampelocalamus* S. L. Chen, T. H. Wen & G. Y. Sheng (13), *Arundinaria* Michx. (3), *Bashania* P. C. Keng & Yi

(2), *Chimonobambusa* Makino (37) (incluyendo *Menstruocalamus* T. P. Yi, *Oreocalamus* Keng, *Qiongzhueta* Hsueh & Yi), *Chimonocalamus* Hsueh & Yi (11), *Drepanostachyum* P. C. Keng (10), *Fargesia* Franchet (90) (incluyendo *Borinda* Stapleton, *Sinarundinaria* Nakai), *Ferrocalamus* Hsueh & P. C. Keng (2), *Gaoligongshania* D. Z. Li, Hsueh & N. H. Xia (1), *Gelidocalamus* T. H. Wen (9), *Himalayacalamus* P. C. Keng (8), *Indocalamus* Nakai (23), *Indosasa* McClure (15), *Oligostachyum* Z. P. Wang & G. H. Ye (15) (incluyendo *Clavinodum* T. H. Wen), *Phyllosasa* Demoly (1), *Phyllostachys* Sieb. & Zucc. (51), *Pleioblastus* Nakai (40) (incluyendo *Nipponocalamus* Nakai, *Polyanthus* C. H. Hu), *Pseudosasa* Makino ex Nakai (19), *Sarocalamus* Stapleton (3), *Sasa* Makino & Shibata (40), *Sasaella* Makino (13), *Sasamorpha* Nakai (5), *Semiarundinaria* Makino ex Nakai (10) (incluyendo *Brachystachyum* Keng), *Shibataea* Makino ex Nakai (7), *Sinobambusa* Makino ex Nakai (10), *Thamnocalamus* Munro (4), *Yushania* P. C. Keng (80) (incluyendo *Burmabambusa* P. C. Keng, *Butania* P. C. Keng, *Monospatha* W. T. Lin).

Bambuseae Kunth ex Dumort., Anal. Fam. Pl.: 63. 1829. Type: *Bambusa* Schreb.

Rizomas (leptomorfos) y bases del culmo bien desarrolladas, rizomas leptomorfos presentes solo en *Chusquea*. Culmos leñosos, huecos (sólidos en algunas *Chusquea* y pocas especies de otros géneros); el desarrollo del culmo ocurre en dos fases, primero, nuevos brotes sin ramificarse y cubiertos de hojas caulinares crecen hasta la altura máxima, en segundo lugar ocurre la lignificación del culmo y el desarrollo de las ramas con producción de hojas de las ramas; desarrollo de las ramas acrópeto o bidireccional; ramas vegetativas aéreas desarrolladas totalmente, (pero ausentes en *Glaziophyton*, *Greslania* y dos clados dentro de *Chusquea*), las ramas derivada de una sola yema por nudo (múltiples y derivadas desiguales por nudo en *Apoclada*, *Filgueirasia*, *Holttumochloa*; yemas múltiples y dimórficas en la mayoría de *Chusquea*. Hojas caulinares por lo común bien desarrolladas y con amplias vainas y láminas reducidas bien desarrolladas, a veces ausentes o escasamente diferenciadas a partir de las hojas de las ramas (ejemplo: *Aulonemia* y dos clados dentro de *Chusquea*) Hojas de las ramas con una lígula externa; vaina a menudo fimbriada y/auriculadas en el ápice; láminas pseudipeioladas, articuladas, deciduas; células silíceas de la epidermis sin presencia de cuerpos de sílice crenados o de forma de cruz. Florecimiento cíclico, gregario y monocárpico. Sinflorescencias bracteadas o no, determinadas (espiguillas) o indeterminadas (pseudoespiguillas). Espiguillas determinadas (o espiguillas propias de las pseudoespiguillas) hermafroditas, con 1 a muchos flósculos bisexuales; glumas (0-) (- 6), algunas veces muy reducidas; lemmas multinervados, similares en textura a las glumas; paleas multinervadas con un número constante de nervios, bicarinada. Cariopsis básico, algunas veces una baya (como en: *Alvimia*, *Dinochloa*, *Melocanna*, *Ochlandra*, *Olmea*, y una

especie de *Guadua*), o bien una núcula (como en: *Actinocladum*, *Merostachys*); hilo lineal. Número cromosómico básico $x = 10, 11$, and 12 ; $2n = (20) 40, (44), 46, 48, 70, 72$.

Neotropical Woody Bamboo Subtribes

Arthrostylydiinae Bews, World's Grasses: 96. 1929.

Type: *Arthrostyidium* Rupr.

Rizomas (leptomorfos) ausentes. Base del culmo simpodial, paquimorfo, cuellos cortos a relativamente elongados; entrenudos de los culmos aéreos huecos, con paredes gruesas, raramente septados (*Glaziophyton*), todos subiguales o algunas veces los entrenudos muy cortos alternando en varias combinaciones con entrenudos elongados; nudos de los culmos aéreos sin una rótula. Ramificación aérea bien desarrollada y derivada desde una sola yema por nudo; espinas ausentes. Hojas caulinares bien desarrolladas (ausentes en *Glaziophyton*); márgenes de las vainas y lámina más o menos continua o distinta; vainas llevando fimbrias o aurículas fimbriadas; cerdas orales ausentes; láminas erectas o reflexas. Hojas de las ramas llevando fimbrias o aurículas fimbriadas en el ápice, cerdas auriculares ausentes; láminas con una vena media simple protuberante abaxialmente; esclerénquima intercostal presente; epidermis adaxial sin estomas y papilas o bien, estos infrecuentes y escasamente desarrollados; epidermis abaxial sin una banda estriada verde a lo largo del lado del margen más estrecho, comúnmente con estomas y papilas bien desarrolladas en algunas de las células largas; aparato estomático sin papilas en las células subsidiarias, pero rodeado de papilas en las adyacentes. Sinflorescencia sin brácteas, indeterminada (pseudoespiguillas) o determinada (espiguillas), paniculada o racemosa; profilas ausentes o presentes. Espiguillas (o espiguillas propias de las pseudoespiguillas) consistiendo de 2-3 glumas, 1 a muchos flósculos femeninos fértiles, y una extensión de la raquilla sosteniendo un flósculo rudimentario; quillas de la palea sin alas. Estambres (2) 3 (6), filamentos libres. Ovario glabro con un corto estilo; estigmas 2 (3). Cariopsis básico, excepcionalmente una baya (*Alvimia*) o núcula (*Actinocladum*, *Merostachys*). Número cromosómico base $x = 10$; $2n = 40$ (pero solo contando dos disponibles para la subtribu).

Incluye los géneros: *Actinocladum* Soderstr. (1), *Alvimia* Soderstr. & Londoño (3), *Arthrostyidium* Rupr. (32), *Athrostachys* Benth (1), *Atractantha* McClure (6), *Aulonemia* Goudot (40) (Incluye *Matudacalamus* F. Maekawa), *Colantheia* McClure & E. W. Sm. (7), *Didymogonyx* (L.G. Clark & Londoño) C.D. Tyrrell, L.G. Clark & Londoño (2), *Elytostachys* McClure (2), *Filgueirasia* Guala (2), *Glaziophyton* Franch. (1), *Merostachys* Spreng. (48), *Myriocladus* Swallen (12), *Rhipidocladum* McClure (15).

Chusqueinae Bews, World's Grasses: 96. 1929.

Type: *Chusquea* Kunth.

Neurolepidinae Soderstr. & R. P. Ellis in Soderstr. *et al.*, Grass Syst. Evol.: 238. 1987.

Type: *Neurolepis* Meisner.

Rizomas (leptomorfos) algunas veces presentes. Base del culmo simpodial, paquimorfo, cuellos cortos; entrenudos de los culmos aéreos sólidos, todos subiguales; nudos de los culmos aéreos sin una rodilla. Ramificación bien desarrollada y derivada desde un complemento de yemas múltiple y dimorfo, ausente en dos clados (= *Neurolepis*) pero frecuentemente este taxa presenta una sola yema por nudo; espinas ausentes. Hojas de los culmos bien desarrolladas (algunas veces no bien desarrolladas en los clados de *Neurolepis*); márgenes de la vaina y lámina distintos; ausencia de fimbrias o aurículas fimbriadas; cerdas auriculares ausentes; laminas comúnmente erectas, raramente reflexas. Vainas de las hojas de las ramas llevando cilios en el ápice, raramente fimbrias bien desarrolladas, aurículas y cerdas auriculares ausentes; láminas con una nervadura media sobresaliente abaxialmente; esclerénquima intercostal ausente; en la epidermis adaxial faltando estomas y papilas o estas últimas apenas desarrolladas; sin una banda verde a lo largo del margen más estrecho de la lámina, con estomas comunes y papilas desarrollados sobre al menos algunas de las células largas; aparato estomático llevando dos más papilas por célula subsidiaria y frecuentemente con papilas alrededor de las células adyacentes. Sinflorescencia no bracteada, determinada (espiguillas), paniculada o raramente racemosa; perfiles ausentes. Espiguillas constando de 4 glumas y 1 flósculo fértil femenino, extensión de la raquilla ausente; alas de la quilla de la palea ausentes. Estambres (2) 3, filamentos libres. Ovario glabro, con un corto estilo; 2 estigmas. Cariopsis básico. Número cromosómico básico $x = 10$ (11, 12); $2n = (20) 40$ (44, 48).

Géneros Incluidos: *Chusquea* Kunth (160) (incluyendo a *Neurolepis* Meisn., *Rettbergia* Raddi, *Swallenochloa* McClure)

Guaduinae Soderstr. & R. P. Ellis in Soderstr. *et al.*, Grass Syst. Evol.: 238. 1987.

Type: *Guadua* Kunth.

Rizomas (leptomorfos) ausentes. Bases del culmo simpodial, paquimorfo, cuellos cortos a elongados; entrenudos de los culmos aéreos huecos a sólidos. Todos subiguales; nudos de los culmos aéreos sin una rótula. Ramificación aérea bien desarrollada y derivada de una sola yema por nudo (1–4 yemas por nudo subiguales en *Apoclada*); espinas ausentes o presentes (*Guadua*). Hojas del culmo bien desarrolladas; márgenes de la vaina y lámina continuos o cercanamente continuos, solo en algunos casos evidentemente distintos; vainas llevando fimbrias o aurículas fimbriadas sobre el ápice de la vaina; cerdas orales presentes (ausentes en *Guadua*); láminas erectas o reflexas. Vainas de las hojas de las ramas frecuentemente con

fimbrias o aurículas fimbriadas en el ápice; cerdas auriculares presentes; láminas abaxialmente con una vena media protuberante; esclerénquima intercostal ausente; epidermis adaxial sin estomas abundantes y papilas bien desarrolladas, raramente faltando esto o pocas veces escasamente desarrolladas; epidermis abaxial sin una banda verde a lo largo del margen estrecho de la lámina, con estomas presentes y abundantes (ausentes en *Apoclada*) y papilas ausentes a bien desarrolladas; aparato estomático con papilas ausentes en las células subsidiarias pero rodeado por papilas desde las largas células adyacentes. Sinflorescencias bracteadas o no, indeterminadas (pseudoespiguillas) o determinadas (espiguillas), paniculadas; perfiles presentes o ausentes. Espiguillas (o espiguillas propias de las pseudoespiguillas) constando de (0–) 1 a 4 (–7) glumas, flósculos fértiles femeninos 1 a muchos, y una extensión de la raquilla lleva un flósculo rudimentario; palea quillada y alado o prominentemente alado. Estambres 3 o 6, filamentos libres. Ovario glabro o pubescente, con un corto estilo; estigmas 2 o 3. Cariopsis básico, algunas veces una baya (2 especies de *Olmea* y *Guadua sarcocarpa*). Número cromosómico básico $x = 12$; $2n = 46$ o 48.

Incluye a los géneros: *Apoclada* McClure (1), *Eremocaulon* Soderstr. & Londoño (4) (incluyendo *Criciuma* Soderstr. & Londoño), *Guadua* Kunth (27), *Olmea* Soderstr. (5), *Otatea* (McClure & E. W. Sm.) C. E. Calderón & Soderstr. (8)

Paleotropical Woody Bamboo

Subtribes Bambusinae J. S. Presl in K. B. Presl, Rel.

Haenk. 1: 256. 1830.

Type: *Bambusa* Schreb.

Rizomas (leptomorfos) ausentes. Bases del culmo simpodial, paquimorfo, cuellos cortos a ligeramente elongados; entrenudos de los culmos aéreos huecos a sólidos, todos subiguales; nudos de los culmos aéreos con o sin una rodilla. Ramificación aérea bien desarrollada y derivada desde una sola yema por nudo (múltiples yemas en *Holttumochloa*); espinas ausentes, algunas veces presentes (*Bambusa*). Hojas caulinares bien desarrolladas; márgenes de la vaina y lámina continuos o distintos; vainas llevando fimbrias o aurículas fimbriadas en la punta o cerca de ella; cerdas auriculares presentes o ausentes; láminas erectas o reflexas. Vainas de las hojas del follaje con fimbrias o aurículas fimbriadas en el ápice; cerdas orales presentes o ausentes; láminas con una nervadura media protuberante abaxialmente; esclerénquima intercostal ausente; epidermis adaxial con o sin estomas, con o sin papilas; faltando una banda verde a lo largo del margen más estrecho en la epidermis abaxial, sin estomas abundantes y bien desarrolladas papilas; aparato estomático con papilas ausentes desde las células subsidiarias sobre arqueados por papilas desde las células largas adyacentes. Sinflorescencias bracteadas o no, indeterminadas (pseudoespiguillas) o menos

comúnmente determinadas (espiguillas), paniculada; profilas ausentes o presentes. Espiguillas o espiguillas propias de las pseudoespiguillas consistiendo de (0-) 1 a varias glumas, 1- 10 o más flósculos femeninos fértiles y algunas veces una elongación de la raquilla llevando 1 - 3 flores rudimentarias; quillas de las paleas escasamente aladas a prominentemente aladas. Estambres 6, filamentos libres o fusionados. Ovario glabro o piloso, usualmente con un estilo corto; estigmas 1,2 o 3. Cariopsis básico o una baya (*Cyrtochloa*, *Dinochloa*, *Melocalamus*, *Sphaerobambos*). Número cromosómico básico $x = 10$ or 12 ; $2n = 48, 70, 72$.

Incluye los géneros: *Bambusa* Schreber (100) (including *Dendrocalamopsis* Q. H. Dai & X. L. Tao, *Isurochloa* Buse, *Leleba* Rumphius ex Nakai, *Lingnania* McClure, *Neosinocalamus* P.C. Keng, *Tetragonocalamus* Nakai), *Bonia* Balansa (5) (incluyendo *Monocladus* Chia, H. L. Fung & Y. L. Yang), *Cyrtochloa* S. Dransf. (5), *Dendrocalamus* Nees (41) (incluyendo: *Klemachloa* R. N. Parker, *Sinocalamus* McClure), *Dinochloa* Buse (31), *Fimbribambusa* Widjaja (2), *Gigantochloa* Kurz ex Munro (30), *Greslania* Balansa (4), *Holtumochloa* K. M. Wong (3), *Kinabaluchloa* K. M. Wong (2), *Maclurochloa* K. M. Wong (1), *Melocalamus* Benth. (5), *Mullerochloa* K. M. Wong (1), *Neololeba* Widjaja (5), *Neomicrocalamus* P. C. Keng (5) (incluyendo *Microcalamus* Gamble), *Oreobambos* K. Schumann (1), *Oxytenanthera* Munro (1), *Parabambusa* Widjaja (1), *Phuphanochloa* Sungkaew & Teerawat. (1), *Pinga* Widjaja (1), *Pseudobambusa* Nguyen (1), *Pseudo xyte - nanthera* Soderstr. & Ellis (12), *Soejatmia* K. M. Wong (1), *Sphaerobambos* S. Dransf. (3), *Temochloa* S. Dransf. (1), *Temburongia* S. Dransf. & K. M. Wong (1), *Thyrsostachys* Gamble (2), *Vietnamosasa* Nguyen (3).

Hickeliinae A. Camus, Compt. Rend. Acad. Sci. 179: 480. 1924. Type: *Hickelia* A. Camus.

Nastinae Soderstr. & R. P. Ellis in Soderstr. *et al.*, Grass Syst. Evol.: 238. 1987. Type: *Nastus* A. L. Juss.

Rizomas (leptomorfos) ausentes. Bases del culmo simpodial y paquimorfo, cuellos cortos a elongados; entrenudos de los culmos aéreos huecos o raramente sólidos, todos los culmos subiguales. Ramificación aérea bien desarrollada y derivada desde una sola yema por nudo (múltiples yemas en *Nastus productus*), rama central dominante; espinas ausentes. Hojas caulinares bien desarrolladas; márgenes de la vaina y lámina discontinuos; vainas llevando fimbrias o aurículas fimbriadas o ambas; cerdas auriculares ausentes; láminas erectas o reflexas. Vainas de las hojas de las ramas con fimbrias o aurículas fimbriadas presentes o ausentes; cerdas orales ausentes; láminas con una vena media protuberante adaxialmente; esclerénquima intercostal y células epidérmicas en forma de fibra algunas veces presente; epidermis adaxial sin estomas y papilas o bien infrecuentes y poco desarrolladas; epidermis abaxial faltando una banda verde a lo largo del margen más estrecho, con estoma comunes y papilas

bien desarrolladas sobre al menos algunas células largas; aparato estomático con papilas ausentes desde las células subsidiarias pero rodeadas parcialmente por papilas desde las adyacentes células largas. Sinflorescencias determinadas (espiguillas), bracteadas o no, paniculada, racemosa o capitada; perfiles ausentes. Espiguillas constando de 4 – 6 glumas y 1 flósculo femenino fértil; extensión de la raquilla presente o ausente, si presente bien desarrollado o muy reducido llevando un flósculo rudimentario; palea 2-quillada (sin quillas cuando la extensión raquilla no se encuentra) quillas aladas. Estambres 6, filamentos libres. Ovario glabro o piloso, con un estilo largo o corto; estigmas 3. Cariopsis básico, sésil o pedicelado (*Cathariostachys*). Número cromosómico básico y nivel ploidía desconocido.

Incluye los géneros: *Cathariostachys* S. Dransf. (2), *Decaryochloa* A. Camus (1), *Hickelia* A. Camus (4) (including *Pseudocoix* A. Camus), *Hitchcockella* A. Camus (1), *Nastus* Juss. (20) (incluyendo: *Chloothamnus* Buse, *Oreiosachys* Gamble, *Perrierbambus* A. Camus (2), *Sirochloa* S. Dransf. (1), *Valiha* S. Dransf. (2).

Melocanninae Benth., J. Linn. Soc. London 19: 31. 1881.

Type: *Melocanna* Trin. Schizostachyidinae Soderstr. & R. P. Ellis in Soderstr. *et al.*, Grass Syst. Evol.: 238. 1987. Type: *Schizostachyum* Nees.

Rizomas (leptomorfos) ausentes. Base del culmo simpodial, paquimorfo, cuellos cortos a elongados; entrenudos de los culmos aéreos moderadamente largos o muy largos, huecos, con paredes delgadas; nudos de los culmos aéreos sin una rodilla. Ramificación aérea bien desarrollada y derivada desde una sola yema por nudo; espinas ausentes. Hojas caulinares bien desarrolladas; márgenes de las vainas y lámina distintos; vainas llevando fimbrias o aurículas fimbriadas en la punta o cerca; cerdas auriculares ausentes; láminas frecuentemente reflexas. Vainas de las hojas de las ramas llevando fimbrias o aurículas fimbriadas o ninguna; cerdas auriculares presentes o ausentes; láminas con una nervadura media protuberante abaxialmente; esclerénquima intercostal ausente, epidermis adaxial sin estomas o bien infrecuentes y escasamente desarrollados, papilas frecuentemente presentes; epidermis abaxial con (usualmente) o sin una banda verde a lo largo del lado del margen mas estrecho, con estomas comunes y papilas bien desarrolladas o por lo menos en alguna de las células largas; aparato estomático con papilas ausentes desde las células subsidiarias pero rodeada por papilas desde las células largas adyacentes. Sinflorescencia indeterminada (pseudoespiguillas), espigada o capitada, perfilas presentes. Espiguillas propias consistiendo de (0) 2 (o 4) glumas, un flósculo fértil femenino (3 en *Schizostachyum grande*), con o sin extensión de la raquilla, si presente llevando un flósculo rudimentario; quillas de la palea aladas o poco aladas. Estambres 6 (15-120 in *Ochlandra*), filamentos libres o fusionados. Ovario

glabro, con un largo, delgado, estilo hueco; estigmas (2-) 3. Cariopsis básico o baya (*Melocanna*, *Ochlandra*, *Stapletonia*) o nucoide (*Pseudostachyum*). Número cromosómico básico $x = 12$; $2n = 72$.

Incluye los géneros: *Cephalostachyum* Munro(14), *Davidsea* Soderstr. & Ellis (1), *Dendrochloa* C. E. Parkinson (1), *Melocanna* Trin. (2), *Neohouzeaua* A. Camus (7), *Ochlandra* Thwaites (9), *Pseudostachyum* Munro (1), *Schizostachyum* Nees (50) (incluyendo *Leptocanna* L. C. Chia & H. L. Fung), *Stapletonia* Singh, Dash & Kumari (1), *Teinostachyum* Munro (2).

Racemobambosinae Stapleton, Edinburgh J. Bot. 51: 323-324. 1994. Type: *Racemobambos* Holttum.

Rizomas (leptomorfos) faltando. Bases del culmo simpodial, paquimorfo, cuellos cortos a elongados; entrenudos de los culmos aéreos huecos, todos subiguales; nudos de los culmos aéreos sin una rodilla. Ramaje aéreo bien desarrollado y derivado de una sola yema por nudo; espinas ausentes. Hojas caulinares bien desarrolladas; márgenes de la vaina y lámina más o menos continuo o distinto; vainas llevando pequeñas fimbrias aurículas en el ápice o raramente fimbriado y exauriculado; cerdas orales ausentes; láminas erectas o reflexas. Vainas de las hojas de las ramas llevando pequeñas aurículas fimbriadas en el ápice o rara vez fimbriado y eauriculado; cerdas orales ausentes; láminas con una nervadura media proyectada abaxialmente; anatomía y micro morfología de la lámina desconocida. Sinflorescencia bracteada, determinada (espiguillas), racemosa; profilas ausentes. Espiguillas consistiendo de 2 -3 glumas, 3-8 flósculos fértiles femeninos y una extensión de la raquilla llevando 1 flósculo rudimentario; palea con quillas aladas. Estambres 6, filamentos libres. Ovario peloso hacia el ápice, con un estilo corto; estigmas 3. Cariopsis básico. Número cromosómico básico desconocido.

Incluye el género *Racemobambos* Holttum (16).

Olyreae Kunth ex Spenn., Fl. Friburg.

1: 172. 1825. Type: *Olyra* L.

Rizomas (leptomorfos) desarrollados débilmente o algunas veces fuertemente (*Olyra*, *Pariana*). Culmos herbáceos a aparentemente leñosos, ramificación vegetativa restringida a solo una fase del desarrollo del culmo. Hojas caulinares ausentes, diferenciadas en especies con culmos grandes. Hojas de las ramas sin lígula externa; vainas llevando algunas veces fimbrias (*Eremitis*, *Pariana*) y/o protuberancias en o cerca del ápice (*Pariana*), sin presencia de apéndices fimbriados o con protuberancias; láminas pseudopetioladas, no articuladas, persistentes o algunas veces deciduas, exhibiendo plegamientos nocturnos (nictinastia) en algunos géneros (e.g., *Eremitis*, *Lithachne*, *Raddia*, *Raddiella*); células de sílice epidérmicas con cuerpos de sílice en forma de cruz en la zona costal y crenados (olyroide) en la zona intercostal, (estos últimos ausentes

en *Buergersiochloa*). Florecimiento anual o estacional por periodos extensos, muy raramente gregarios y monocarpicos. Sinflorescencia bracteada o rara vez encerrada por una hoja en forma de espata (*Eremitis*), aparentemente determinada. Espiguillas unisexuales, dimorfas y 1-floreciendo sin una extensión de la raquilla, las plantas monoicas; algunas veces espiguillas pistiladas o estaminadas presentes en macho o hembras respectivamente. Espiguillas femeninas con 2 glumas; lemas cartáceo o más comúnmente coriáceo, varias veces nervado, no aristado excepto en *Agnesia*, *Buergersiochloa* y *Ekmanochloa*; palea con pocos a varios nervios. Espiguilla masculina más pequeña que la femenina, glumas ausentes o raramente 2 y bien desarrolladas; lemas membranosos, 3 nervados. Cariopsis básico; hilo lineal, algunas veces punctado. Número cromosómico básico $x = 7, 9, 10, 11$, and (12).

Buergersiochloinae (S. T. Blake) L. G. Clark & Judz., Aliso 23: 311. 2007.

Vainas de las ramas llevando fimbrias en el ápice; láminas sin cuerpos de sílice en forma de cruz y crenada, (olyroid) en ambos lados de la epidermis. Sinflorescencia paniculada. Lemmas femeninos aristados Estambres 2-3

Género incluido: *Buergersiochloa* Pilg. (1).

Parianinae Hack. in Engler & Prantl, Naturl.

Pflanzenfam. 2, 2: 88. 1887. Type: *Pariana* Aubl.

Vainas de las hojas de las ramas fimbriadas en el ápice; epidermis de las láminas con cuerpos síliceos en forma de cruz o crenados (olyroide). Sinflorescencias espigadas. Lemas femeninos sin arista. Estambres 2 o 6 (a 36 -40). Incluye los géneros: *Eremitis* Döll (1), *Pariana* Aubl. (35) (la delimitación de géneros y especies en esta subtribu son inciertas, los números presentados solo son una estimación; de Oliveira and Moreira, comunicación personal)

Olyrinae Kromb., Fl. Luxembourg 496. 1875.

Type: *Olyra* L.

Vainas de las hojas de las ramas sin fimbrias en el ápice; láminas con cuerpos de sílice en forma de cruz o crenados (olyroide) en la epidermis. Sinflorescencia paniculada o racemosa. Lemas femeninos sin arista (aristados solo en *Agnesia*, *Ekmanochloa*). Estambres 2 -3.

Incluye los géneros: *Agnesia* Zuloaga & Judz. (1), *Arberella* Soderstr. & C. E. Calderón (7), *Cryptochloa* Swallen (8), *Diandrolyra* Stapf (3), *Ekmanochloa* Swallen (2), *Froesiochloa* G. A. Black (1), *Lithachne* P. Beauv. (4), *Maclurolyra* C. E. Calderón & Soderstr. (1), *Mniochloa* Chase (1), *Olyra* L. (24), *Parodiohyra* Soderstr. & Zuloaga (5), *Piresia* Swallen (5), *Piresiella* Judz., Zuloaga & Morrone (1), *Raddia* Bertol. (9), *Raddiella* Swallen (8), *Rehia* Fijten (1), *Reitzia* Swallen (1), *Sucrea* Soderstr. (3).

AGRADECIMIENTOS

El apoyo para que el trabajo de esta publicación fuera posible, fue provisto por Society Grant 7336-02 to Clark and Li, U.S. National Science Foundation Grants DEB-0515712 to Clark and DEB-0515828 to Kelchner, becas para los diferentes coautores por la American Bamboo Society y beca de investigación a Wong de la University of Malaya.

REFERENCIAS

- Bamboo Phylogeny Group. 2006. The Bamboo Phylogeny Project. BAMBOO, The Magazine of the American Bamboo Society, December 2006, 27(6), 11-14.
- Bamboo Phylogeny Group. 2012. An updated tribal and subtribal classification for the Bambusoideae (Poaceae). Pp. 3-27 in Gielis, J. and G. Potters (eds.), Proceedings of the 9th World Bamboo Congress, 10-12 April 2012, Antwerp, Belgium.
- Bouchenak-Khelladi, Y.; Salamin, N.; Savolainen, V.; Forest, F.; van der Bank, M.; Chase, M.W.; Hodkinson, T.R. 2008. Large multi-gene phylogenetic trees of the grasses (Poaceae): Progress towards complete tribal and generic level sampling. Molecular Phylogenetics and Evolution, 47, 488-505.
- Clark, L.G. 1997. Bamboos: the centerpiece of the grass family. In Chapman, G.P., ed., The bamboos. Pp. 237-248. Academic Press, London, England.
- Clark, L.G.; Dransfield, S.; Triplett, J.; Sánchez-Ken, J.G. 2007. Phylogenetic relationships among the one-flowered, determinate genera of Bambuseae (Poaceae: Bambusoideae). Aliso, 23, 315-332.
- Duvall, M.R.; Davis, J.I.; Clark, L.G.; Noll, J.D.; Goldman, D.H.; Sánchez-Ken, J.G. 2007. Phylogeny of the grasses (Poaceae) revisited. Aliso, 23, 237-247.
- Fisher, A.; Triplett, J.K.; Ho, C.-S.; Schiller, A.; Oltrogge, K.; Schroder, E.; Kelchner, S.; Clark, L.G. 2009. Paraphyly in the Chusqueinae (Poaceae: Bambusoideae: Bambuseae). Systematic Botany, 34, 673-683.
- Grass Phylogeny Working Group. 2001. Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (Poaceae). Annals of the Missouri Botanical Garden, 88, 373-457.
- Grass Phylogeny Working Group II. 2012. New grass phylogeny resolves deep evolutionary relationships and discovers C4 origins. New Phytologist, 193(2), 304-312.
- Judziewicz, E.J.; Clark, L.G. 2007. Classification and biogeography of New World Grasses Anomochlooideae, Pharoideae, Ehrhartoideae, and Bambusoideae. Aliso, 23, 303-314.
- Judziewicz, E.J.; Clark, L.G.; Londoño, X.; Stern, M.J. 1999. American bamboos. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C., U.S.A. Pp. 392.
- Soderstrom, T.R.; Ellis, R.P. 1987. The position of bamboo genera and allies in a system of grass classification. In Soderstrom, T.R.; Hilu, K.; Campbell, C.; Barkworth, M., eds., Grass systematics and evolution. Pp. 225-238. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., U.S.A.
- Sungkaew, S.; Stapleton, C.M.A.; Salamin, N.; Hodkinson, T.R. 2009. Non-monophyly of the woody bamboos (Bambuseae: Poaceae): a multi-gene region phylogenetic analysis of Bambusoideae s.s. Journal of Plant Research, 122, 95-108.
- Triplett, J.K.; Clark, L.G. 2010. Phylogeny of the temperate woody bamboos (Poaceae: Bambusoideae) with an emphasis on *Arundinaria* and allies. Systematic Botany, 35, 102-120.
- Wu, Z.-Q.; Ge, S. 2012. The phylogeny of the BEP clade in grasses revisited: evidence from the whole-genome sequences of chloroplasts. Molecular Phylogenetics and Evolution, 62, 573-578.
- Yang, H.-Q.; Yang, J.-B.; Peng, Z.-H.; Gao, J.; Yang, Y.-M.; Peng, S.; Li, D.-Z. 2008. A molecular phylogenetic and fruit evolutionary analysis of the major groups of the paleotropical woody bamboos (Gramineae: Bambusoideae) based on nuclear ITS, GBSSI gene and plastid *trnL-F* DNA sequences. Molecular Phylogenetics and Evolution, 48, 809-824.
- Zeng, C.-Z.; Zhang, Y.-X.; Triplett, J.K.; Yang, J.-B.; Li, D.-Z. 2010. Large multi-locus plastid phylogeny of the tribe Arundinarieae (Poaceae: Bambusoideae) reveals ten major lineages and low rate of molecular divergence. Molecular Phylogenetics and Evolution, 56, 821-839.
- Zhang, W.P.; Clark, L.G. 2000. Phylogeny and classification of the Bambusoideae (Poaceae). In Jacobs, S.W.L.; Everett, J. eds. Grasses: Systematics and Evolution. Pp. 35-42. CSIRO, Melbourne, Australia.

*Nota del Traductor.

La gran cantidad de términos botánicos en la lengua inglesa que forman parte del escrito, no siempre coinciden con su equivalente al español, por lo que muchos de ellos pueden estar mal traducidos o mal aplicados. Le rogamos al lector dirigirse al documento original para su mejor entendimiento.

Este documento ha sido traducido al español con el fin de difundir los resultados del **Bamboo Phylogeny Group** en los países de habla hispana. En ningún momento se pretende su comercialización con fines de lucro.

Responsable del documento en español:

Gilberto Cortés Rodríguez

(Octubre-2012)

www.bambumex.org