

00361



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

21

SISTEMÁTICA DEL GÉNERO *TIDESTROMIA* STANDL.  
(AMARANTHACEAE).

291465

**T E S I S**  
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS

*Biología*  
P R E S E N T A

IVONNE SÁNCHEZ DEL PINO

DIRECTORA DE TESIS

DRA. HILDA FLORES OLVERA

2001



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## DEDICATORIA.

*A Luz del Pino, mi mejor amiga,  
mi maravillosa madre y mi ser más querido.*

*A mis papás grandes, Rosendita y Roquito,  
por toda su confianza, apoyo incondicional y amor.*

*A mis queridos maestros  
Dra. Hilda Flores Olvera y Maestro Javier Valdés  
en reconocimiento  
a su calidad académica y humana.*

## AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Hilda Flores Olvera por la dirección de tesis, su constante motivación y profesionalismo.

Por la revisión y correcciones de este manuscrito, además de fungir como sinodales: al M. en C. Francisco González Medrano, Dr. Alfonso Delgado Salinas, Dr. Enrique Martínez Hernández, Dr. Lawrence Michael Kelly, M. en C. Jaime Jiménez Ramírez y M. en C. Susana Valencia Avalos.

Quiero agradecer especialmente al Dr. Enrique Martínez por su paciencia y entusiasmo recibidos durante el estudio del polen del grupo; al Dr. Alfonso Delgado por sus valiosas observaciones, así como al Dr. Lawrence Michael Kelly por sus enriquecedores comentarios en sinonimia, en el análisis cladístico y organización del texto.

Agradezco a DGAPA haberme otorgado una beca para estudios de maestría de Febrero de 1997 a Julio de 1998.

A los jefes del Departamento de Botánica del Instituto de Biología, UNAM, en turno Dr. Alfonso Delgado y Dr. Miguel Ulloa Sosa, así como al curador del Herbario Nacional de México (MEXU) M. en C. Mario Sousa Sánchez por darme las facilidades para desarrollar este trabajo.

Al Maestro Javier Valdés Gutiérrez por financiar gran parte de mis salidas al campo, por su ayuda académica, por ser siempre una persona sabia y ecuánime.

A la Biól. Sara Fuentes Soriano por su enorme profesionalismo en el procesamiento y tomas fotográficas de imágenes de muestras observadas en Microscopía Electrónica de Barrido, así como su asesoría en palinología.

Al Dr. Mark Engleman por su ayuda en el estudio de la morfología de inflorescencias.

Al M. en C. Pedro Mercado Ruaro por su asesoría en el laboratorio para la obtención de numeros cromosómicos.

A Pablo Flores Olvera, al Biól. Alvaro Campos y Biól. Carlos Gómez Hinostrosa por su disponibilidad para manejar largas distancias en el norte de la República Mexicana así como la ayuda y siempre amena compañía recibida durante la colecta de ejemplares.

Al Biól. Albino Luna por la calidad de sus dibujos, a Felipe Villegas por los impecables mapas y al Biól. Samuel Aguilar Ogarrio por su profesionalismo en la composición final de las láminas que ilustran este texto.

A la Dra. Helga Ochoterena Both por su asesoramiento en cladismo y su disponibilidad en la búsqueda de referencias bibliográficas en el extranjero.

A Victor Steinmann por enviarme botones florales fijados en Farmer y ejemplares herborizados pertenecientes a *Tidestromia suffruticosa* subsp. *cryptantha*.

Al Dr. Uno Eliasson, especialista en la familia Amaranthaceae, por siempre estar dispuesto para ayudarme a resolver mis dudas en el grupo.

A la Pas. de Biól. Silvia Zumaya por su ayuda en la captura de datos y obtención de campos con cromosomas.

A los curadores de los herbarios por facilitar el préstamo de los ejemplares, así como a la Biól. Maru García Peña y Biól. Martha Olvera García, por su eficiente trabajo en el manejo de los ejemplares en préstamo.

Finalmente quiero agradecer a Sara, Susana, Angie, Álvaro y Alberto por la amistad de tantos años. A Monse, Jeny, Paty y Silvia por ser una fuente inagotable de entusiasmo y amistad.

## INDICE

RESUMEN .....	ii
I. INTRODUCCIÓN .....	1
II. HISTORIA TAXONÓMICA DE <i>TIDESTROMIA</i> .....	8
III. OBJETIVOS .....	11
IV. MÉTODO .....	11
V. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	
1. Morfología.	
Caracteres vegetativos	
Indumento .....	16
Tricomas .....	17
Tallos .....	27
Ramas .....	27
Yemas basales .....	29
Hojas .....	31
Nomofilas .....	33
Caracteres reproductivos	
Inflorescencias .....	35
Involucro .....	37
Bráctea floral .....	40
Bractéolas .....	41
Flores .....	41
Estambres .....	41
Estaminodios.....	41
Apéndices interestaminales .....	42
Estigmas .....	43
Estilo.....	44
Ovario .....	44
Frutos .....	44
Semillas .....	44
Diásporas .....	47
2. Polen .....	48
3. Estudios Cromosómicos .....	67
4. Análisis Filogenético .....	73
4B. Distribución y Hábitat .....	93
5. Tratamiento taxonómico	
<i>Tidestromia</i> .....	98
<i>T. carnosa</i> .....	101
<i>T. lanuginosa</i> .....	106
<i>T. rhizomatosa</i> .....	125
<i>T. suffruticosa</i> .....	130
<i>T. tenella</i> .....	147
<i>T. valdesii</i> .....	150
VI. CONCLUSIONES .....	154
VII. BIBLIOGRAFÍA .....	158

## RESUMEN

El estudio morfológico de cerca de 1,500 ejemplares del género *Tidestromia* (Amaranthaceae) provenientes de 19 herbarios nacionales y extranjeros, así como el empleo de otras fuentes de evidencia anatómica, palinológica, cromosómica y estudio de micromorfología en MEB, permitió el reconocimiento de seis especies. Se reconocen cinco de las siete especies previamente descritas, considerándose *Tidestromia gemmata* coespecífica de *T. suffruticosa*; se desconocen las variedades de *T. suffruticosa* y las subespecies de *T. oblongifolia*. Se describe una especie nueva, así como dos subespecies tanto de *T. suffruticosa* como de *T. lanuginosa*.

El género se distribuye desde el centro de Estados Unidos hasta las Antillas, alcanzando su máxima diversidad en el Desierto Chihuahuense, principalmente en Coahuila, México, en donde se encuentran las seis especies del género. *Tidestromia carnososa* se distribuye en Texas y Chihuahua; *T. lanuginosa* desde Utah hasta las Antillas; *T. suffruticosa* desde California hasta Coahuila, mientras que *T. rhizomatosa*, *T. tenella* y *T. valdesii* son endémicas de Coahuila.

El análisis filogenético de máxima parsimonia basado en 16 caracteres morfológicos utilizando a *Alternanthera sessilis*, *A. pycnantha*, *Gossypianthus lanuginosus*, *Guilleminea densa* y *Froelichia interrupta* como grupos externos, sugiere que *Tidestromia* es monofilético y está apoyado por dos sinapomorfias: tricomas ramificados en los tépalos e inflorescencia de tipo dicasio. Dentro de *Tidestromia*, se define un clado que comparte el hábito anual y está constituido por *T. lanuginosa*, *T. carnososa* y *T. tenella*. Estas dos últimas especies forman un clado definido por las copas del involucreo en ramas de orden inferior, formadas por las bases laminares de las brácteas o de la nomofila y las brácteas. *Tidestromia rhizomatosa*, *T. suffruticosa* y *T. valdesii*, especies perennes, forman una politomía en el árbol de consenso.

## I. INTRODUCCIÓN

La familia Amaranthaceae del orden Caryophyllales, se caracteriza por la presencia de brácteas, bractéolas y tépalos escariosos, androceo con filamentos generalmente connados y por la alta frecuencia de pseudoestaminodios (Robertson, 1981). Esta conformada por 800 a 900 especies con aproximadamente 65 géneros; se distribuye básicamente en regiones tropicales o de clima cálido en todo el mundo, aunque también suele encontrarse en regiones frías. La familia es muy diversa en África al sur del Desierto Sahara, suroeste de Norteamérica, Centroamérica y Sudamérica (Robertson, 1981; Eliasson, 1988).

La familia Amaranthaceae fue inicialmente clasificada por Moquin-Tandon (1849) quien divide a la familia en tres tribus: Celosieae, Achyrantheae y Gomphreneae (Cuadro 1). Moquin-Tandon (1849) ubicó a *Cladothrix* Nuttall (= *Tidestromia*) como sección en el género *Alternanthera* ubicado en la tribu Gomphreneae. La sección se caracteriza por tener flores hermafroditas, capítulos ausentes, flores pareadas en dicotomías, 5 estambres, estigma capitado, tallos decumbentes, inarticulados, ápice de las ramas floríferas engrosadas, cáliz regular y sépalos subiguales.

Bentham y Hooker (1883) siguen la clasificación de Moquin-Tandon (1849) (Cuadro 1) por lo que conservan la posición del género dentro de Gomphreneae y lo caracterizan por la presencia de tricomas estrellado tomentoso y estigma capitado.

Standley (1917) sigue la clasificación de Schinz (1893) en donde se proponen cinco tribus: Celosieae, Amarantheae, Centrostachydeae, Brayulineae, Froelichieae y Gomphreneae (Cuadro 1). *Tidestromia* es ubicada en la tribu



Gomphreneae junto con *Gossypianthus*, *Achyranthes*, *Pfaffia*, *Woehleria*, *Gomphrena*, *Dicraurus* (= *Iresine*), *Iresine*, *Lithophila* y *Philoxerus* (= *Blutaparon*).

Schinz (1934) propone las subfamilias Amaranthoideae y Gomphrenoideae. La subfamilia Gomphrenoideae incluye a la tribu Brayulineae con las subtribus Brayulineinae y Tidestromiinae y a la tribu Gomphreneae con las subtribus Froelichiinae y Gomphreninae (Cuadro 1). Schinz (1934) segregó a la tribu Brayulineae de las Gomphreneae (inicialmente clasificadas por Moquin-Tandon (1849) y Bentham y Hooker (1883)) ubicando a *Tidestromia* en la subtribu Tidestromiinae.

Eliasson (1988) menciona que en conexión con una evidencia taxonómica de amarantáceas de Africa y Madagascar, Cavaco propone una nueva clasificación de la familia en donde eleva a las tribus de Schinz a nivel de subfamilia por lo que reconoce cuatro subfamilias Celosioideae, Amaranthoideae, Brayulineoideae y Gomphrenoideae, los caracteres taxonómicos fueron los mismos criterios empleados por Schinz.

Townsend (1993) presenta una clasificación actualizada incluyendo a los géneros actualmente reconocidos siguiendo el criterio taxonómico de Schinz. Townsend (1993) coloca a *Tidestromia* junto con *Guilleminea*, *Froelichia*, *Froelichiella*, *Pfaffia*, *Quaternella* y *Alternanthera* en la subtribu Froelochiinae de la tribu Gomphreneae.

Moquin-Tandon (1849)	Bentham y Hooker (1883)	Standley (1916) con base en Schinz (1893)	Schinz (1934)	Townsend (1993)
1. Tribu Celosieae 2. Tribu Achyrantheae A. Subtribu Amaranteae B. Subtribu Aerveae C. Subtribu Desmochaeteae D. Subtribu Polycnemeae 3. Tribu Gomphreneae <i>Gossypianthus</i> <i>Ireneis</i> <i>Guilleminea</i> <i>Iresine</i> Sección Philoxerus Sección Rosea Sección Iresinastrum <i>Cruzeta</i> <i>Gomphrena</i> Sección Serturera Sección Hebanthe Sección Pfaffia Sección Wadapus Sección Xerosiphon <i>Alternanthera</i> Sección Trommsderffia Sección Dassiera Sección Allagantheras Sección Cladothrix <i>Telanthera</i> Sección Bucholzia Sección Brandesia Sección Mogiphanes <i>Froelichia</i> Sección Hoplotheca Sección Dilopha <i>Phyllepidum</i> <i>Tryphera</i>	1. Tribu Celosieae 2. Tribu Amaranteae A. Subtribu Euamaranteae B. Subtribu Achyrantheae 3. Tribu Gomphreneae <i>Guilleminea</i> <i>Cladothrix</i> <i>Pfaffia</i> <i>Mogiphanes</i> <i>Telanthera</i> <i>Alternanthera</i> <i>Woehleria</i> <i>Philoxerus</i> <i>Gomphrena</i> <i>Froelichia</i> <i>Hebanthe</i> <i>Iresine</i> <i>Dicraurus</i>	1. Tribu Celosieae 2. Tribu Amaranteae 3. Tribu Centrostachydeae 4. Tribu Brayulineae 5. Tribu Froelichieae 6. Tribu Gomphreneae <i>Tidestromia</i> <i>Gossypianthus</i> <i>Achyranthes</i> <i>Pfaffia</i> <i>Woehleria</i> <i>Gomphrena</i> <i>Dicraurus</i> <i>Iresine</i> <i>Lithophila</i> <i>Philoxerus</i>	I. Subfamilia Amaranthoideae 1. Tribu Celosieae 2. Tribu Amaranteae A. Subtribu Amaranthinae B. Subtribu Achyranthinae II. Subfamilia Gomphrenoideae 1. Tribu Brayulineae A. Subtribu Brayulineinae B. Subtribu Tidestromiinae <i>Tidestromia</i> 2. Tribu Gomphreneae A. Subtribu Froelichiinae <i>Froelichia</i> <i>Froelichiella</i> <i>Pfaffia</i> <i>Guilleminea</i> <i>Quaternella</i> <i>Alternanthera</i> B. Subtribu Gomphreninae <i>Woehleria</i> <i>Gomphrena</i> <i>Hebanthe</i> <i>Pseudogomphrena</i> <i>Iresine</i> <i>Irenella</i> <i>Blutaparon</i> <i>Lithophila</i>	I. Subfamilia Amaranthoideae 1. Tribu Celosieae 2. Tribu Amaranteae A. Subtribu Amaranthinae B. Subtribu Aervinae II. Subfamilia Gomphrenoideae 1. Tribu Pseudoiplantageae 2. Tribu Gomphreneae A. Subtribu Froelichiinae <i>Guilleminea</i> <i>Tidestromia</i> <i>Froelichia</i> <i>Froelichiella</i> <i>Pfaffia</i> <i>Quaternella</i> <i>Alternanthera</i> B. Subtribu Gomphreninae <i>Woehleria</i> <i>Gomphrena</i> <i>Hebanthe</i> <i>Pseudogomphrena</i> <i>Iresine</i> <i>Irenella</i> <i>Blutaparon</i> <i>Lithophila</i>

Cuadro 1. Ubicación taxonómica de *Tidestromia* con base en diferentes autores.

Eliasson (1988) considera que la clasificación de Schinz (1934) refleja la relación entre los taxa de la familia de manera más natural. Sin embargo, Eliasson menciona que la relación entre *Guilleminea* (=Brayulinea) y *Tidestromia* (los géneros que conforman a la tribu Brayulineae) es superficial ya que la presencia de flores arregladas en pequeños glomérulos axilares es un carácter de poca importancia taxonómica para caracterizar a la tribu. Indica que *Guilleminea* claramente pertenece a la tribu Gomphreneae y comparte con la mayoría de estos géneros las características florales y la estructura del polen, mientras que *Tidestromia* probablemente ocupa una posición aislada dentro de la subfamilia Gomphrenoideae debido a que se distingue por la presencia de un involucre formado por hojas que sostienen a la inflorescencia y por tener polen

morfológicamente diferente. *Guilleminea* está tan estrechamente relacionado con *Gossypianthus* que autores como Mears (1967) los consideraron un mismo género.

*Guilleminea* y *Gossypianthus* claramente se ubican en la tribu Gomphreneae Endl. o subfamilia Gomphrenoideae (Endl.) Schinz por la presencia de una teca bilocular, un solo óvulo péndulo y un funículo alargado y arqueado (Henrickson, 1987).

En el presente trabajo se plantea la necesidad de resolver los problemas taxonómicos observados en *Tidestromia* en cuanto a la delimitación de especies, variedades y subespecies que no han sido tratadas en algún tratamiento taxonómico ya que durante la realización del trabajo "La familia Amaranthaceae en la flora halófila y gipsófila de México" (Sánchez-del Pino, 1996) se pudo observar que si bien el género ha sido descrito con filotaxia opuesta, hubo dudas acerca de la posición real de las hojas en los tallos. Por otro lado las inflorescencias eran difíciles de caracterizar. Se observó que el tipo de indumento permitió distinguir algunos taxa, así como resolver la delimitación infraespecífica señalada por algunos autores. Se encontró que las características de tamaños y forma de apéndices interestaminales eran informativos a nivel de especie, así como la diferente coloración de la semilla que nunca fue indicada en algún tratamiento taxonómico. También fue de interés reevaluar las características que han sido empleadas para distinguir especies, variedades y subespecies ya que las características que utilizaron los autores que reconocieron taxa infraespecíficos se comparten y es difícil identificar el material como coloración en tépalos, grosor del tallo y profundidad de los involucros. Por otro lado, es de interés realizar una

monografía del género ya que hasta el momento no se ha proporcionado un trabajo completo que contenga estudios morfológicos, citogenéticos, palinológicos, etc., así como tampoco se ha proporcionado algún trabajo que indique las relaciones filogenéticas entre las especies de *Tidestromia*.

Las descripciones morfológicas de las especies del género *Tidestromia* son limitadas. Tan sólo Standley (1917), Johnston (1939, 1943), Wiggins (1980) y Henrickson (1993) proporcionan mayor información sobre los caracteres de los taxa que describen, por lo que un estudio minucioso de la morfología del género podrá evaluar las características de importancia taxonómica y revalorar las ya consideradas como diagnósticas.

Reportes del número cromosómico del género son limitados, únicamente se conoce el número cromosómico obtenido por Goldblatt (1988) con un valor de  $n=10$  para *Tidestromia lanuginosa* var. *lanuginosa*.

La morfología del polen en la familia ha sido estudiada principalmente por Skvarla y Nowicke (1976), Nowicke y Skvarla (1979), Eliasson (1988) y Borsch (1998) quienes han contribuido enormemente al conocimiento del polen. Sin embargo, de pocas especies del género *Tidestromia* ha sido estudiado el polen.

Los tricomas y pubescencia han sido considerados de importancia taxonómica por Standley (1917), Correll y Johnston (1970), Johnston (1939, 1943), Shreve y Wiggins (1964), Wiggins (1950) y Henrickson (1993) para diferenciar algunos taxa.

En la familia Amaranthaceae uno de los caracteres de importancia taxonómica a nivel de género es la posición de las hojas. Es por ello el interés por conocer la filotaxia en *Tidestromia*. Ya que se han descrito como pseudo-

opuestas, opuestas o alternas pero nunca ha habido un estudio profundo encaminado a conocer la filotaxia.

Con respecto a las características del estigma, Eliasson (1988) menciona que los estigmas superficialmente similares de diferentes géneros de la familia podrían ser estructuralmente más diferente de lo que un estudio superficial podría sugerir. Considera que es probable que un estudio, empleando MEB, de todos los géneros de la familia, con especial énfasis en la estructura del estigma, podría aportar información interesante en cuanto a la afinidad de diferentes géneros. Finalmente menciona que en *Tidestromia* el estigma puede ser descrito como capitado pero en algunas ocasiones es ligeramente lobado con lóbulos redondeados. Con base en esta información, es de interés contribuir al conocimiento del estigma en el género y evaluar la importancia taxonómica de la forma del estigma entre las especies, ya que el carácter estigma capitado ha sido un criterio empleado a nivel de tribu, sección y género por los autores ya mencionados que han propuesto clasificaciones de la familia Amaranthaceae.

*Tidestromia* habita los desiertos de Norteamérica, básicamente el sur de los EUA y el norte de México (Standley, 1916; Robertson, 1981; Eliasson, 1988; Henrickson, 1993). Extiende su área de distribución a las Antillas (Robertson, 1981), como el punto más lejano hacia el sur y hacia el norte, Robertson (1981) indica que *Tidestromia lanuginosa*, la especie de mayor distribución dentro del género, se presenta en Missouri e Illinois aunque de manera adventicia.

*Tidestromia* tiene una gran afinidad a suelos salinos y yesosos (Sánchez-del Pino *et al.* 1999). Tales características ya han sido descritas para la familia Amaranthaceae ya que si bien las amarantáceas son cosmopolitas, abundantes

en zonas tropicales y subtropicales, así como en zonas de clima templado, también hay numerosas especies presentes en zonas áridas, muchas son malezas y numerosas se encuentran en condiciones ambientales difíciles como en suelos arenosos, calcáreos, salinos, yesosos o serpentinos, otras se encuentran en zonas tropicales conservadas y pocas son marítimas, acuáticas o semiacuáticas (Robertson, 1981).

Con respecto al hábitat en el que se encuentran las especies del género, Steyermark (1932) indica que *Tidestromia carnososa* es abundante en suelos yesosos con alto contenido de sales; Johnston (1943) y Robertson (1981) mencionan que *Tidestromia rhizomatosa* probablemente es una halófila-gipsofítica; Correll y Johnston (1970) señalan que *T. suffruticosa* se desarrolla en limo, suelos rocosos, yesosos y de grava y tanto Johnston (1943) como Robertson (1981) indican que *T. tenella* probablemente es gipsófila.

Finalmente cabe mencionar que para México se ha reportado que la mayoría de las especies del género *Tidestromia* son endémicas del centro-norte de México y de 5 taxa estudiados 4 resultaron obligados a suelos yesosos o salino-yesosos (Sánchez-del Pino *et al.* 1999).

El observar la importancia del tipo de suelos en el que se desarrollan los taxa de *Tidestromia* motiva al estudio de la filogenia del género para obtener evidencia sobre el papel que estos suelos representan en su especiación.

## II. HISTORIA TAXONÓMICA DE *TIDESTROMIA*

Nuttall (1820) describió la primera especie de *Tidestromia* bajo el género *Achyranthes* (*A. lanuginosa*). Moquin-Tandon (1849) transfirió la especie al género *Alternanthera*, sección *Cladothrix*. Este autor valida en esa publicación el nombre de *Cladothrix lanuginosa* de Nuttall como sinónimo de *Alternanthera lanuginosa* de Moquin-Tandon e indica que el nombre proviene del herbario Hookeriano. Moquin-Tandon caracteriza a la sección por la presencia de tallos decumbentes e inarticulados; ápice de las ramas floríferas engrosadas; capítulos ausentes; flores surgiendo en dicotomías, hermafroditas, de simetría regular y con tépalos subiguales; estambres 5 y estigma capitado.

Torrey (1859) menciona que en *Alternanthera suffruticosa* (= *Tidestromia suffruticosa*), las flores están embebidas en las ramas de las que crecen, así que el fruto está parcial o completamente cubierto; con base en esta característica el autor propone nombrar al taxón como *Endotheca*.

Watson en 1880 estableció a *Cladothrix* como género incluyéndolo a *Alternanthera lanuginosa* Moq. y *A. suffruticosa* descrita por Torrey en 1859. El autor describe al género con base en la presencia de flores perfectas con tres brácteas; brácteas cóncavas, hialinas. Perianto con cinco tépalos iguales, erectos, oblongos, rígido-escariosos algo pilosos con tricomas verticiladamente ramificados. Estambres 5, los filamentos unidos en la base formando una copa corta; anteras largas, oblongas con una teca. Ovario subgloboso; estilo corto; estigma capitado, bilobado. Utrículo ovado-globoso, indehiscente, con una semilla. Planta anual, erecta o postrada, leñosa en la base, densamente estrellado-

tomentosa, hojas opuestas, pequeñas, redondeadas, enteras, pecioladas. Flores pequeñas solitarias o algunas pocas axilares.

Cabe señalar que si bien Watson (1880) proporcionó una diagnóstico para el género, no explica las razones por las que el taxa es cambiado de *Alternanthera* a *Cladothrix*, por tanto con base en los cambios nomenclaturales recientes dentro de la familia y un mejor conocimiento taxonómico de la misma, se puede decir que la principal diferencia entre *Alternanthera* y *Tidestromia* es el tipo de inflorescencia, la cual en *Alternanthera* es de tipo espiga, racimo o panícula mientras que en *Tidestromia* las inflorescencias son de tipo dicasio rodeadas por un involucre que se endurece en la base.

Watson (1882) describe a *Cladothrix oblongifolia* y en 1891 a *C. cryptantha*. Standley (1916) cambio el nombre de las especies del género *Cladothrix* a *Tidestromia*, ya que *Cladothrix* había sido propuesto por Cohn en 1875 dentro de los Schyzomicetes. Standley (1916) reconoció tres especies; *Tidestromia lanuginosa* (Nutt.) Standl., *T. oblongifolia* (S. Watson) Standl. y *T. suffruticosa* (Torr.) Standl., considerando que *Tidestromia* se trata de un género natural y bien definido. Standley considera que, aún cuando las tres especies son similares en apariencia, difieren en detalles de la estructura floral. El nombre *Tidestromia* fue dedicado a Ivar T. Tidestrom (1864-1956), botánico sueco quien realizó grandes aportaciones al conocimiento de la Flora de los Estados Unidos (Standley, 1916; Robertson, 1981; Henrickson, 1993).

Standley (1916) menciona que el género *Tidestromia* se distingue de otros géneros de las Gomphreneae por la presencia de flores aglomeradas en vez de



regularmente capitadas o espigadas y las hojas que sostienen a la inflorescencia se endurece y fusiona con la edad hasta formar un involucre corto.

Las especies y variedades propuestas para el género, se han diferenciado con base en el tipo de tricomas, la succulencia de las hojas, la presencia o ausencia de apéndices interestaminales y el hábito de los tallos. De esta manera Steyermark (1932) describe dos variedades de *Cladothrix lanuginosa* (*carnosa* y *lanuginosa*), aún cuando ya se había publicado el cambio taxonómico del nombre genérico de *Cladothrix* por *Tidestromia*, con base en diferencias de pubescencia y succulencia de las hojas, tamaño y pubescencia de las hojas involucrales y caulinares. Johnston (1939, 1943) describió tres especies nuevas para el género (*Tidestromia gemmata*, *T. rhizomatosa* y *T. tenella*); elevó la var. *carnosa* a especie, y propuso dos variedades de *T. suffruticosa* (*coahuilana* y *suffruticosa*), distinguiéndolas por el hábito, la pubescencia en tallos, hojas y tépalos, la presencia de peciolo en las hojas involucrales y textura del tallo. Wiggins (1950) describió dos subespecies de *Tidestromia oblongifolia* (S. Watson) Standl., (*cryptantha* y *oblongifolia*) con base en diferencias de la forma y tamaño de las hojas y profundidad de los involucros.

Los autores que realizaron tratamientos florísticos para el género (Standley, 1916; Shreve y Wiggins, 1964; Correll y Johnston, 1970; Wiggins, 1980; Robertson, 1981; Henrickson, 1993), distinguieron los taxa con base en hábito, forma de crecimiento, pubescencia, forma de las hojas, tamaño de hojas e involucre y tamaño y forma de estaminodios. No obstante, el reconocimiento de al menos un taxon ha variado entre diversos autores, por ejemplo Correll y Johnston (1970) y Robertson (1981) reconocen las variedades *Tidestromia lanuginosa* var.

*lanuginosa* y *T. lanuginosa* var. *carnea* aún cuando la variedad *carnea* ya había sido elevada a la categoría de especie por Johnston (1943).

Los géneros más próximos a *Tidestromia* son *Guilleminea* y *Gossypianthus*; estos dos últimos géneros, fueron considerados por Mears (1967) como subgéneros de *Guilleminea*; sin embargo, actualmente Henrickson (1987) distingue claramente cada género con base en la fusión de los tépalos y de los estambres al perianto ya que en *Gossypianthus* el perianto consiste de cinco tépalos libres y los estambres están separados del perianto formando una copa alrededor del ovario, mientras que en *Guilleminea* los tépalos están fusionados en su base conformando una copa y los estambres están adnados al perianto y son períginos.

### III. OBJETIVOS

- Revisar la taxonomía del género *Tidestromia*.
- Estudiar la morfología del polen, estigmas, nervadura y tricomas, así como el número cromosómico como otras fuentes de evidencia sistemática.
- Realizar descripciones y claves de los taxa reconocidos del género.
- Proponer una hipótesis filogenética.

### IV. MÉTODO

A. Trabajo de herbario. Para la realización de este proyecto se solicitaron ejemplares a los principales herbarios nacionales y extranjeros que contienen colectas del género *Tidestromia*. Se obtuvo un total de 1367 ejemplares en préstamo de los herbarios: ARIZ (University of Arizona), ASU (Arizona State

*lanuginosa* y *T. lanuginosa* var. *carcosa* aún cuando la variedad *carcosa* ya había sido elevada a la categoría de especie por Johnston (1943).

Los géneros más próximos a *Tidestromia* son *Guilleminea* y *Gossypianthus*; estos dos últimos géneros, fueron considerados por Mears (1967) como subgéneros de *Guilleminea*; sin embargo, actualmente Henrickson (1987) distingue claramente cada género con base en la fusión de los tépalos y de los estambres al perianto ya que en *Gossypianthus* el perianto consiste de cinco tépalos libres y los estambres están separados del perianto formando una copa alrededor del ovario, mientras que en *Guilleminea* los tépalos están fusionados en su base conformando una copa y los estambres están adnados al perianto y son períginos.

### III. OBJETIVOS

- Revisar la taxonomía del género *Tidestromia*.
- Estudiar la morfología del polen, estigmas, nervadura y tricomas, así como el número cromosómico como otras fuentes de evidencia sistemática.
- Realizar descripciones y claves de los taxa reconocidos del género.
- Proponer una hipótesis filogenética.

### IV. MÉTODO

A. Trabajo de herbario. Para la realización de este proyecto se solicitaron ejemplares a los principales herbarios nacionales y extranjeros que contienen colectas del género *Tidestromia*. Se obtuvo un total de 1367 ejemplares en préstamo de los herbarios: ARIZ (University of Arizona), ASU (Arizona State

University), CAS (California Academy of Sciences), DS (Dudley Herbarium of Stanford University), JEPS (Jepson Herbarium), UC (University of California), YU (Yale University) y NMC (New Mexico State University). También se pidieron préstamos a los herbarios más grandes de Norteamérica: GH (Gray Herbarium), MO (Missouri Botanical Garden), NY (New York Botanical Garden), US (United States National Herbarium). Se solicitaron ejemplares tipo a: BM (The Natural History Museum), G (Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève), y K (Royal Botanical Gardens, Kew). También se solicitaron préstamos a los herbarios nacionales: CIIDIR (Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional), RELC (Rancho Experimental La Campana), ENCB (Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional), ANSM (Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro), MEXU (Herbario Nacional de México) y SLPM (Instituto de Investigación de Zonas Desérticas, Universidad Autónoma de San Luis Potosí).

Las descripciones morfológicas del género, de las especies y subespecies se realizaron siguiendo el formato de Radford *et al.* (1974). Se obtuvo de los ejemplares información adicional como nombre común, hábitat con énfasis al tipo de vegetación y suelo, así como las plantas con las que están asociadas. Se proporcionan datos de distribución, fechas de floración y fructificación y los intervalos altitudinales para cada taxón. Se proporcionan los datos de los ejemplares examinados que fueron el respaldo para la elaboración de las descripciones morfológicas de la siguiente manera: el país y los estados ordenados geográficamente de norte a sur y de oeste a este; condados, municipios o provincias ordenados alfabéticamente; localidad específica; fecha de

colecta; colector o colectores y número de colecta así como la indicación de los herbarios a los que pertenece cada ejemplar.

Se observaron los ejemplares tipo para los taxa reconocidos y se asignaron los sinónimos taxonómicos y nomenclaturales correspondientes para cada caso. Se asignaron lectotipos. Los datos de los ejemplares tipo y la sinonimia fueron arreglados siguiendo el formato de la revista *Systematic Botany Monographs*; los nombres de revistas fueron escritos con base en BPH y el de los autores de los taxa reconocidos en este trabajo con base en Taxonomic Literature.

B. Trabajo de campo. Se realizaron cinco períodos de colecta durante cinco años. En Julio y Octubre de 1996, en Mayo y Octubre de 1997 y en Octubre del 2000. Poblaciones del género *Tidestromia* en los estados mexicanos de Chihuahua, Coahuila, Nuevo León y San Luis Potosí fueron visitados en el primer año; Tamaulipas, San Luis Potosí, Chihuahua y Coahuila durante el segundo año y Coahuila en el último año. Se observaron tantas poblaciones del género como fue posible para conocer la variación en caracteres difícilmente observables en ejemplares de herbario tales como coloración, hábito, tamaño de las plantas, succulencia y otros, como tipo de suelos en los que crecen las poblaciones. Se hicieron recolectas cuidando de hacer duplicados que representaran la variación de las poblaciones y se depositaron en MEXU.

Durante las salidas al campo se recolectaron semillas de individuos maduros representativos de las poblaciones, fragmentando los tallos y guardándolos en bolsas para su secado. Se fijaron botones florales en Farmer (ácido acético: alcohol; 3:1) y en alcohol al 50 % para fijar anteras para estudios citogenéticos y plantas en alcohol absoluto para observaciones morfológicas.

C. Trabajo de laboratorio. Se tomaron tres muestras pertenecientes a cada taxón provenientes de herbario y material colectado con la finalidad de obtener representantes tomando en cuenta la variación morfológica y área de distribución. De éstas se observaron la nervadura, los estigmas así como los tricomas en hojas, tépalos y tallos.

Se procesó el material para su observación mediante el uso del microscopio electrónico de barrido (MEB) modelo Hitachi 2460-N, del IBUNAM. Las muestras fueron secadas empleando la técnica de secado de punto crítico y recubiertas con oro, mediante una ionizadora Emitech k 500 del Instituto de Biología, UNAM (IBUNAM).

*TRICOMAS.* Los tricomas fueron observados inicialmente mediante el uso de un microscopio estereoscópico para obtener información general de los tipos de tricomas representativos del grupo. Posteriormente, los tricomas se removieron manualmente de hojas, tépalos y tallos. Los tricomas fueron deshidratados a través de concentraciones incrementadas del 50 % al 100 % de alcohol etílico. Una parte del material deshidratado fue tratado para su observación en MEB y el resto fue teñido con safranina, aclarados con xilol y embebidos en Bálsamo de Canadá con la finalidad de obtener muestras permanentes para estudio en microscopio de luz.

*HOJAS.* Se colocaron en NaOH al 5 % durante un mes y fueron sometidas a calentamientos en Baño María por aproximadamente 20 minutos cada dos semanas. Se elaboraron preparaciones temporales sin teñir el material, colocando el material en gelatina sólida glicerinada. Finalmente, se tomaron fotografías de hoja y brácteas de las muestras estudiadas.

**ESTIGMAS.** Los estigmas pertenecientes a los taxa: *Alternanthera sessilis* L. (DC.), *A. pycnantha* Standl.; *Tidestromia lanuginosa* subsp. *eliassonii*, *Tidestromia valdesii* y algunas muestras de *T. suffruticosa* fueron deshidratados a través de concentraciones incrementadas del 50 % al 100 % de alcohol etílico. El resto de los estigmas fueron montados directamente del ejemplar de herbario al portamuestra sin pasar por concentraciones incrementadas de alcohol. Todas las muestras fueron secadas empleando la técnica de secado de punto crítico y fueron recubiertas con oro. Las muestras fueron examinadas y fotografiadas mediante el uso del MEB.

**SEMILLAS.** Se separaron semillas de los ejemplares de herbario y de ejemplares colectados en el campo para conocer el número cromosómico mitótico de los taxa del género.

Las semillas se colocaron sobre algodón y papel filtro humedecido en cajas Petri dentro de estufas a 30°C en oscuridad pero únicamente se obtuvieron tan sólo plántulas de *Tidestromia lanuginosa* y radículas de *T. suffruticosa*.

## IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### 1. MORFOLOGÍA

A continuación se hace una descripción detallada de los caracteres morfológicos observados en este trabajo.

#### A. CARACTERES VEGETATIVOS.

**INDUMENTO.** El estudio del indumento en el género *Tidestromia* fue considerado de gran importancia debido a que Standley (1917), Correll y Johnston (1970), Shreve y Wiggins (1964), Wiggins (1950) y Henrickson (1993) emplearon caracteres de pubescencia para reconocer taxa.

El indumento se define como tricomas colectivos que se encuentran en una superficie dada de la planta. Pubescencia en el sentido general de la planta es sinónimo de indumento y puede ser empleada indistintamente (Johnson, 1975). Se observó que el indumento en las superficies vegetativas o florales varía en *Tidestromia*. En este trabajo se encontraron seis tipos diferentes descritos básicamente siguiendo la terminología de Payne (1978) a excepción de los términos glabrescente y pruinoso:

1. *Canescente*. Pubescencia blanquecina o canosa, corta y fina. Con apariencia vetusta debido a una cobertura de tricomas cortos, inconspicuos. Cubierto con tricomas cortos, finos, blancos o blanquecinos. Esta pubescencia se presenta en tallos, nomofilas y brácteas de las especies perennes y en *T. lanuginosa*.

2. *Glabrescente*. Casi glabro; volviéndose glabro con la madurez o la edad (Sousa y Zárate, 1983). El indumento se encuentra en tallos, nomofilas y brácteas de



algunos representantes de *Tidestromia lanuginosa*, *T. rhizomatosa* y *T. suffruticosa*.

3. *Glabro*. Sin tricomas, no pubescente. Se encuentra en tallos, nomofilas y brácteas no jóvenes de *T. carnososa*, *T. tenella* y algunos representantes de *T. lanuginosa*.

4. *Lanoso o lanado*. Cubierto con tricomas largos, finos de aproximadamente 1.0-2.5 mm. Se encuentra generalmente en yemas de todas las especies perennes a presente en las primeras nomofilas de desarrollo de *Tidestromia suffruticosa* y *T. valdesii*.

5. *Lanuginoso*. Con tricomas más cortos que el lanado o lanoso de aproximadamente 0.3-2.0 mm. Se encuentra en todas las especies en tallos, nomofilas, brácteas, tépalos, brácteas florales y bractéolas.

6. *Pruinoso*. Que tiene una pelusilla cérea (o pruina) en la superficie (Sousa y Zárate, 1983). Se encuentra en *T. suffruticosa* subsp. *cryptantha* y en algunos ejemplares de *T. suffruticosa* subsp. *suffruticosa* en tallos, nomofilas y brácteas.

**TRICOMAS.** El estudio de los tricomas en el género *Tidestromia* fue considerado de gran importancia debido a que Steyermark (1932) y Johnston (1939, 1943) mencionaron diferencias entre los taxa con base en forma de tricomas. No obstante que hay escasos trabajos referentes al tipo de tricomas en la familia, tan sólo una importante contribución de tricomas en Amaranthaceae fue realizada por Carolin (1983).

El tipo de tricoma que presentan en común los taxa del género ha sido descrito como verticiladamente ramificado (Nuttall, 1820; Watson, 1880)

estrellado, ramificado ( Watson, 1882; Standley, 1917; Shreve y Wiggins, 1964; Correll y Johnston, 1970; Robertson, 1981) o dendrítico (Carolin, 1983). Estos términos con excepción del término estrellado describen a un mismo tipo de tricoma. Sin embargo, aún cuando puede haber un patrón básico, se observaron diferencias en el arreglo de ramas y tamaños de los tricomas, por lo que se profundizó su estudio para encontrar características que permitieran proporcionar información sobre su importancia taxonómica en los taxa de *Tidestromia*.

Se encontraron cinco tipos básicos de tricomas, en diferentes estructuras de las plantas, los cuales se describen siguiendo las definiciones de Payne (1978), Theobald *et al.* (1989) y Carolin (1983).

1. *Barbelado*. Barbas cortas, colocadas tanto lateral como terminalmente; las barbas son puntas rígidas y reflejas (Payne, 1978). Este tipo de tricomas se presenta en los tépalos de *Tidestromia tenella* con ápice redondeado (figs. 1c-d). Una variante en la forma del ápice de los tricomas barbelados se presenta en los tépalos de *Tidestromia valdesii*, ya que no es subulado (figs. 1a-b). Por tanto, se distinguieron dos subtipos de la forma básica de tipo barbelado con base en la forma del ápice, subtipo a) *tricoma barbelado con ápice subulado* y subtipo b) *tricoma barbelado con ápice redondeado* (Cuadro 2).

El tricoma barbelado difiere del tipo Fadenhaare en que presenta a lo largo de su superficie puntas cortas y reflejas, mientras que el de tipo Fadenhaare presenta ramas al azar.

2. *Dendrítico (ramificado)*. Tricomas con ramas a lo largo de su superficie en ejes extendidos. Pueden ser unicelulares o multicelulares, uniseriados o multiseriados. Pueden ser descritos como a) *completamente ramificados*, b)

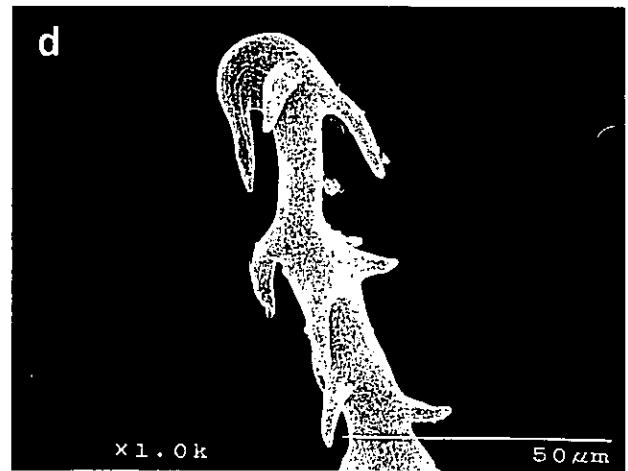
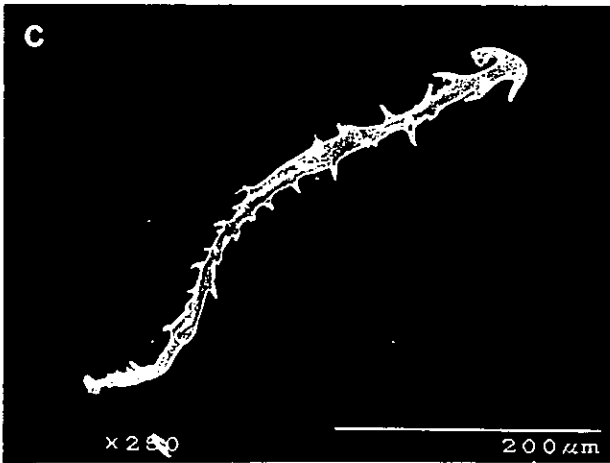
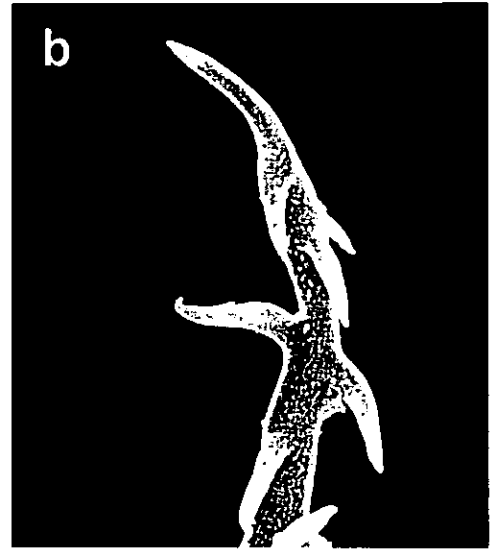
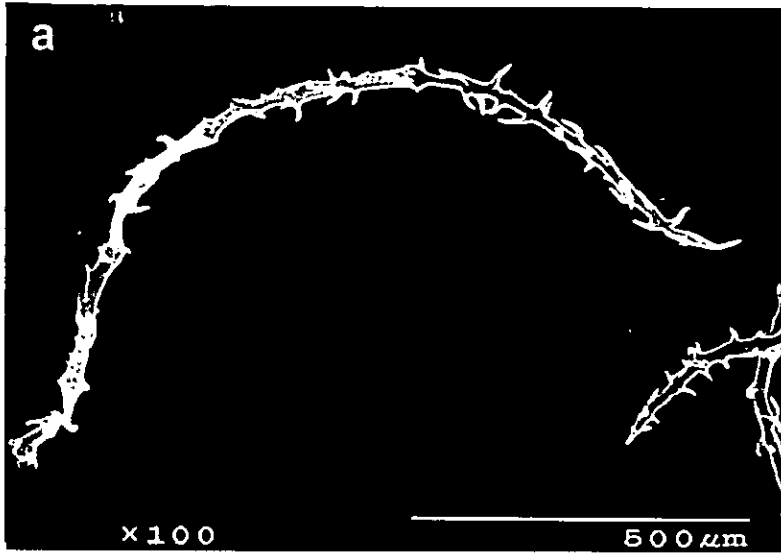
ramificados hacia la base, c) ramificados hacia el ápice, d) ramificados en la parte media o e) una combinación de ellos (Theobald *et al.*, 1989). Este es el término que mejor describe la forma básica del tricoma encontrado en esta investigación. Los subtipos encontrados corresponden a completamente ramificado (fig. 2a) y ramificado hacia la base (fig. 3b). Los tricomas completamente ramificados se encontraron en todas las especies en tallos, nomofilas, brácteas, pecíolos, copas del involucro, en los tépalos de la mayoría de las especies (con excepción de *T. tenella* y *T. valdesii*), en brácteas florales y bractéolas (Cuadro 2). Los tricomas ramificados hacia la base se encuentran en tallos, nomofilas, brácteas de la inflorescencia, pecíolos, axilas de los pecíolos, copas involucrales, así como en yemas basales de *Tidestromia rhizomatosa* y *T. suffruticosa* subsp. *suffruticosa*. Tan sólo en *Tidestromia valdesii* estos tricomas también se encuentran en brácteas y bractéolas florales (Cuadro 2).

Los tricomas completamente ramificados fueron los más variables en cuanto a presencia (figs. 2f-g) o ausencia de pie (apodiales o sésiles de Payne, 1978; pueden estar articulados y presentar verdaderos septos (generalmente paredes celulares) (figs. 2d-e) o falsos septos (crecimientos en las paredes que envuelve porciones de un tricoma) (Johnson, 1975). La orientación de las ramas también puede variar, y cuando estas son rectas, se habla de un tricoma de tipo ortoclado o bien el tricoma puede presentar algunas curvaturas o torceduras, observarse sinuoso o crespo y ser de tipo tortuoso (Payne, 1978). Con base en la ornamentación pueden ser lisos sin superficies irregulares o pueden presentar tubérculos (proyección en forma de

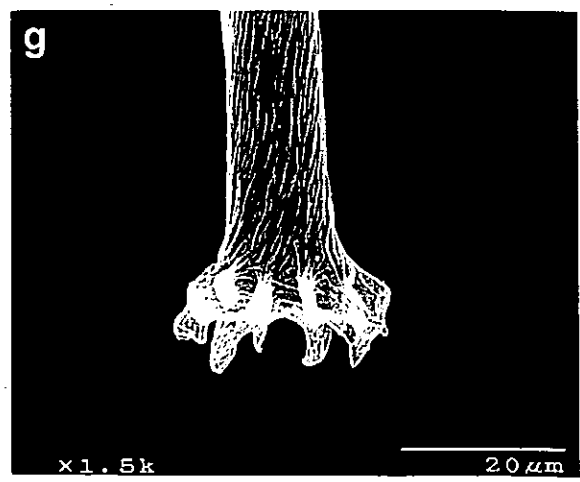
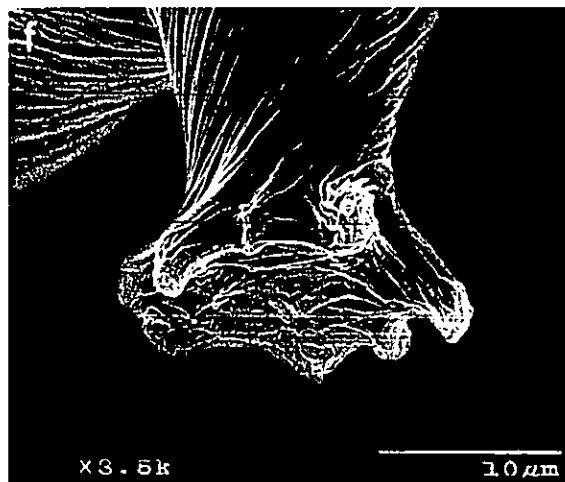
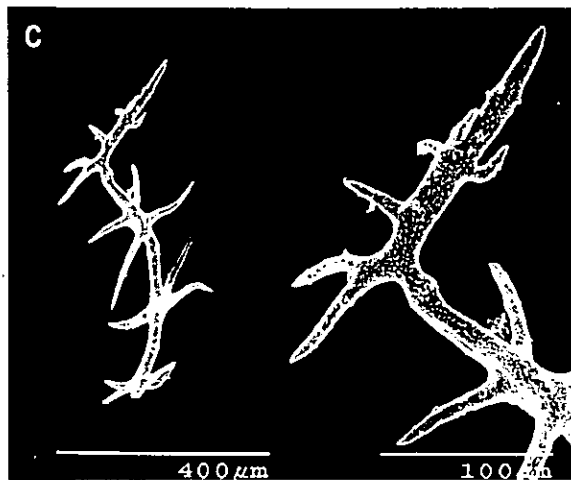
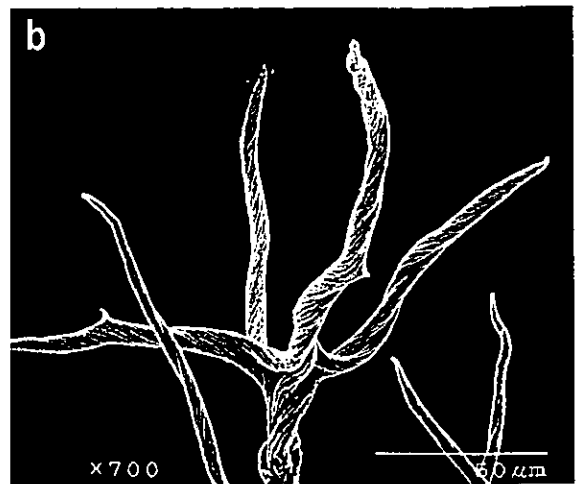
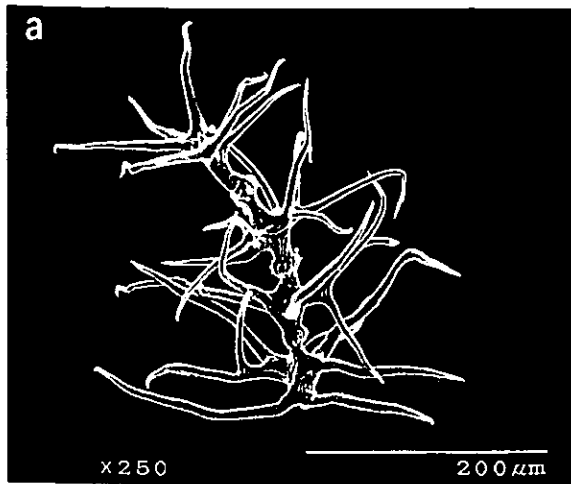
verruga o protuberancia). La célula apical se ramifica irregularmente ya que de ella pueden emerger varias ramas (fig. 2b), o bien una rama central y varias laterales a rara vez una superficie plana central de la cual radian ramas, como en la mayoría de los tricomas completamente ramificados de todas las especies, pero en *Tidestromia lanuginosa* subsp. *eliassonii* además de presentarse esas formas de ramificación, también se presentan células apicales orientadas horizontalmente con ramas desiguales (fig. 2c y 3a).

3. *Fadenhaare*. Tipo de tricoma uniseriado, con paredes gruesas en las células superiores y ramas, cuando presentes, aparentemente arregladas al azar (fig. 3c). Si bien Carolin (1983) también menciona que el tamaño de estas ramas parecen ser características de especies particulares que sin desviarse de la forma patrón del tricoma, hay una completa gradación desde pequeños gránulos cuticulares hasta largas ramas con lumen. Algunas veces las ramas se encuentran en paredes transversales aparentemente como continuidades de los senos de las bases entrelazadas; en *Tidestromia* el tamaño de las ramas no fue de importancia taxonómica para distinguir taxa en el género.

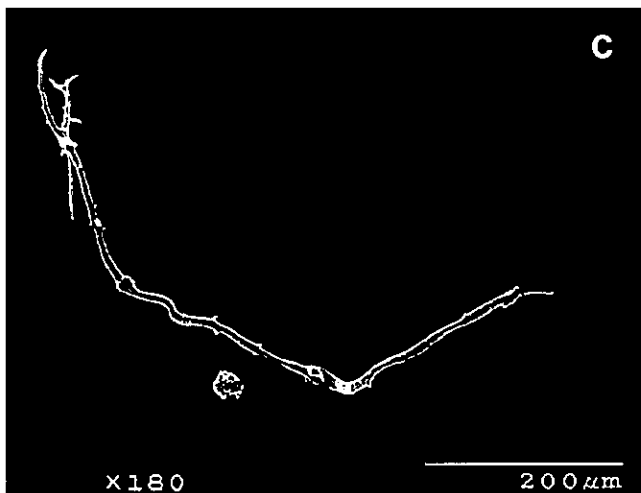
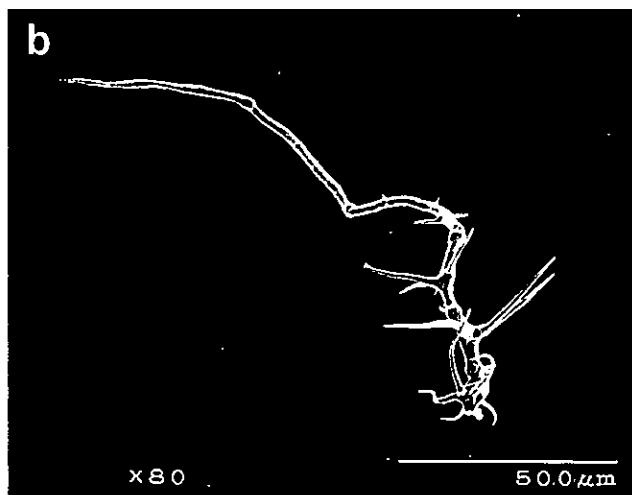
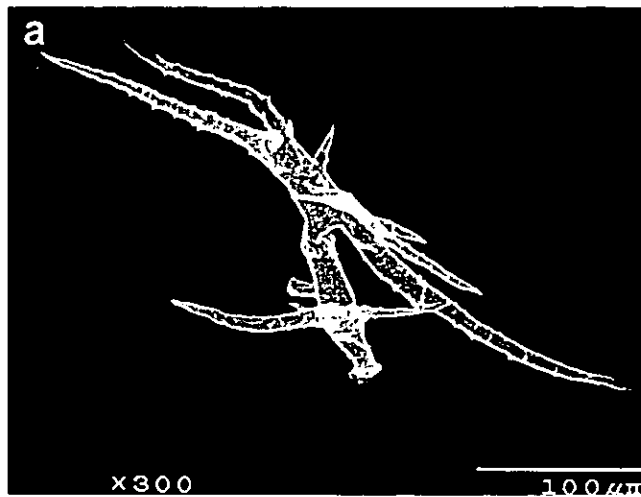
Los tricomas Fadenhaare con ramas se encuentra en los tépalos, brácteas florales y bracteólas de todos los taxa con excepción de los tépalos de *T. tenella* y *Tidestromia valdesii* (Cuadro 2). Únicamente, en *Tidestromia lanuginosa* subsp. *eliassonii* en el ejemplar Clark 8499 (ARIZ) se presentan tricomas Fadenhaare con granulos en tallos, nomofilas, brácteas, bráctea floral, bracteólas y tépalos (fig. 4a).



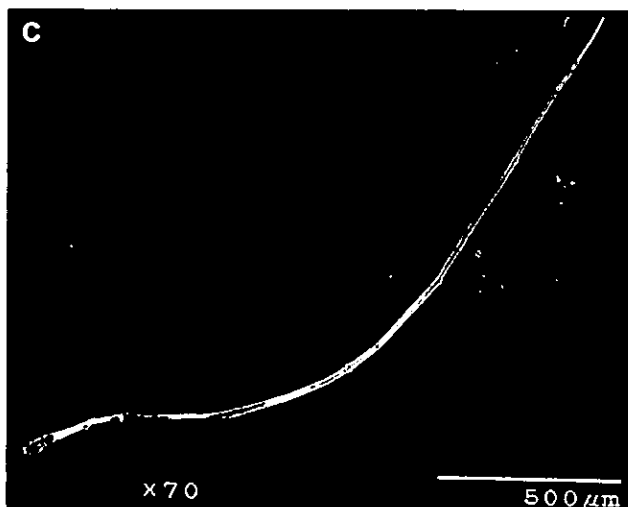
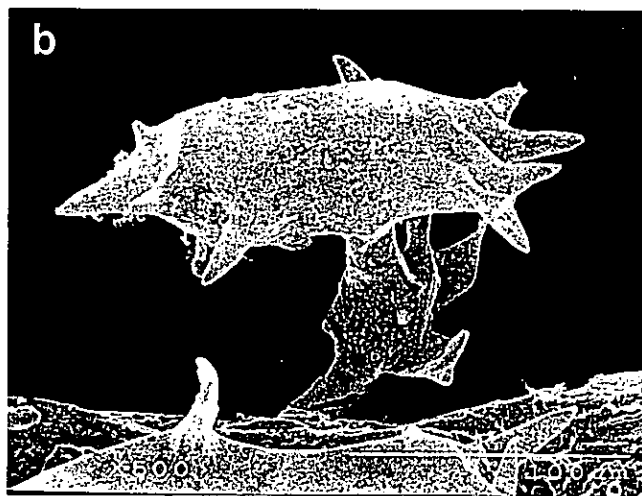
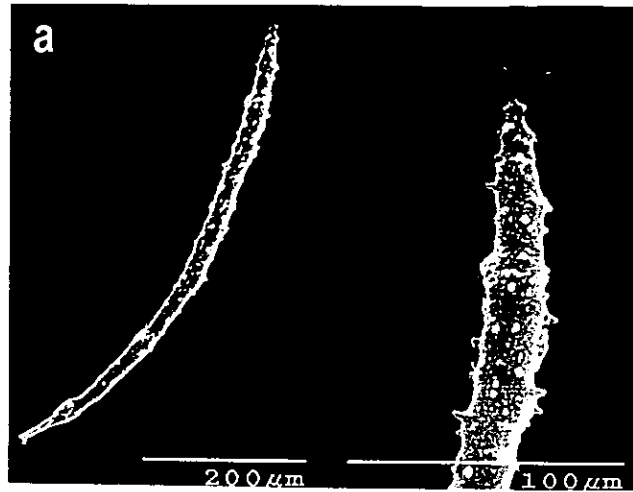
**Fig. 1.** Tipos de tricomas. **a.** Barbelado con ápice subulado de *Tidestromia valdesii* (Capó s.n. 24-nov-1978). **b.** Ápice del tricoma de *Tidestromia valdesii* (Capó s.n. 24-nov-1978). **c.** Barbelado con ápice redondeado de *T. tenella* (Villarreal 4459 et al.). **d.** Ápice del tricoma de *T. tenella* (Villarreal 4459 et al.).



**Fig. 2.** Características de los tricomas completamente ramificados. **a.** Tricoma completamente ramificado de *T. suffruticosa* subsp. *suffruticosa* (Sánchez-del Pino 38 et al.). **b.** Célula apical con ramas de diferente orientación de *Tidestromia lanuginosa* subsp. *lanuginosa* (Ekman 9861). **c.** Célula apical orientada horizontalmente de *T. lanuginosa* subsp. *eliaassonii* (Bartholomew 3654 et al.). **d.** Células unidas en septo de *T. suffruticosa* subsp. *suffruticosa* (Sánchez-del Pino 38 et al.). **e.** Células desprendibles en septo de *T. suffruticosa* subsp. *suffruticosa* (Jones 26089) **f.** Pie con proyecciones celulares cortas en *T. rhizomatosa* (Pinkava P13117 y Reeves). **g.** Pie con proyecciones celulares largas en *T. suffruticosa* (Sánchez-del Pino 38 et al.)



**Fig. 3.** Tipos de tricomas. **a.** Completamente ramificado de *Tidestromia lanuginosa* subsp. *eliassonii* (Bartholomew 3654 et al.). **b.** Ramificado hacia la base de *T. valdesii* (Capó s.n. 24-nov-1978). **c.** Fadenhaare de *T. rhizomatosa* (Pinkava P13117 y Reeves).



**Fig. 4.** Tipo de tricomas. **a.** Fadenhaare de *Tidestromia lanuginosa* subsp. *eliassonii* (Clark 8499). **b.** Forma T de *T. tenella* (Sánchez-del Pino 82 et al.). **c.** Simple de *T. suffruticosa* subsp. *suffruticosa* (Sánchez-del Pino 76 et al.).



4. *Forma de T o dos armado* (fig. 4b). Tipo de tricoma que presenta una sola célula terminal con una delgada cutícula estriada con o sin proyecciones glandulares con una gruesa pared de celulosa, unida horizontalmente en una sola célula pedúnculo con una cutícula gruesa y delgadas paredes de celulosa.

La unión de las dos células es generalmente sinuosa y se entrelazan aunque no siempre. Generalmente los brazos del tricoma en forma de T son desiguales en longitud y uno de ellos puede estar ausente (Carolin, 1983). Se encuentran en tallos, nomofilas y brácteas de *Tidestromia carnososa* y *T. tenella* (Cuadro 2).

5. *Simple*. No ramificado, uniseriado o unicelular (Payne, 1978). Este largo grupo de tricomas unicelulares y multicelulares (fig. 4c) son extremadamente comunes en todos los taxa ya sea que se presenten en yemas basales, axilas de hojas o dentro de las copas de los involucros a veces esporádicamente en los tallos (Cuadro 2).

Estos términos tomados básicamente de Payne (1978) son conceptos que explican mejor los tipos de tricomas observados en *Tidestromia*. Sin embargo, puede observarse que un mismo tipo de tricoma puede recibir varios nombres tanto por las distintas clasificaciones generadas como por las características que pueden observarse en estas estructuras.

Taxon	BARBELADO		DENDRITICO		F	FT	S
	A	B	C. R	R. B.			
<i>T. camosa</i>			Tallos Nomofilas Brácteas Pecíolos Copas de involucros Bráctea floral Bractéolas Tépalos		Bráctea floral Bractéolas Tépalos	Tallos Brácteas	Tallos
<i>T. lanuginosa</i> subsp. <i>lanuginosa</i>			Tallos Nomofilas Brácteas Pecíolos Copas de involucros Bráctea floral Bractéolas Tépalos		Tépalos		Tallos
<i>T. lanuginosa</i> subsp. <i>eliassonii</i>			Tallos Nomofilas Brácteas Pecíolos Copas de involucros Bráctea floral Bractéolas Tépalos		Bráctea floral Bractéolas Tépalos		
<i>T. rhizomatosa</i>			Tallos Nomofilas Brácteas Pecíolos Copas de involucros Bráctea floral Bractéolas Tépalos	Tallos Nomofilas Brácteas Pecíolos Copas de involucros	Bráctea floral Bractéolas Tépalos		Yemas basales
<i>T. suffruticosa</i>			Tallos Yemas basales Nomofilas Brácteas Pecíolos Copa de involucros Bráctea floral Bractéolas Tépalos	Tallos Yemas basales Nomofilas Brácteas Pecíolos Copa de involucros Tépalos (a veces)	Tépalos		Tallos Yemas basales
<i>T. tenella</i>		Tépalos	Tallos Bráctea floral Bractéolas Tépalos			Tallos Nomofilas Brácteas Pecíolos Copas de involucros	
<i>T. valdesii</i>	Tépalos		Tallos Nomofilas Brácteas Pecíolos Copas de involucros Bráctea floral Bractéolas	Tallos Nomofilas Brácteas Pecíolos Copas de involucros Bráctea floral Bractéolas		Bráctea floral Bractéolas	Tallos

Cuadro 2. Cuadro comparativo de los tipos de tricomas en los taxa del género *Tidestromia*, así como su ubicación en las plantas. **A.** Barbelado subtipo a. **B.** Barbelado subtipo b. **C.R.** Completamente ramificado. **R. B.** Ramificado hacia la base. **F.** Fadenhaare. **FT.** Forma T. **S.** Simple.

Los tricomas presentaron variación morfológica en cuanto a: tamaño, color, número de células que los conforman, presencia o ausencia de ramificación. También pueden presentar diferencias en la forma de las uniones entre las células (verdaderas o falsas), el número de proyecciones en las células que conforman un verdadero septo (tanto del septo del ápice como en la base), número de septos y tipo de superficies (lisas, con tubérculos o incluso proyecciones más largas que

parecen espinas) Cuando los tricomas presentan ramas, varía el número de ramificaciones (2 a 8 ramas), la posición y orientación de las ramas; tamaño de las ramas; número y tamaño de las células apicales que conforman a los tricomas ramificados hacia la base.

Se ha observado que generalmente, algunos tricomas de tipo completamente ramificado y ramificado hacia la base ubicados en nomofilas y brácteas, las células que los conforman se separan en las zonas de los septos mientras que en los tricomas ubicados en tépalos las células permanecen unidas.

Por otro lado, las variaciones que se observa en *Tidestromia* son: a) las diferencias en cuanto a la densidad de tricomas en las nomofilas y brácteas, ya que en la zona abaxial se presenta mayor cantidad de tricomas que en la superficie adaxial y b) pérdida de tricomas durante el desarrollo de las nomofilas, brácteas y tallos.

**TALLOS.** *Tidestromia carnososa*, *T. lanuginosa* y *T. tenella* presentan hábito anual con crecimiento ascendente o decumbente, tan sólo *T. lanuginosa* puede también tener crecimiento prostrado; el resto de las especies son perennes. *Tidestromia suffruticosa* y *T. valdesii* son ascendentes o decumbentes, tan sólo *Tidestromia valdesii* presenta rizoma y las otras dos especies son sufrutescentes o suffruticulosas. *Tidestromia rhizomatosa* presenta rizoma y crecimiento prostrado.

**RAMAS:** En *Tidestromia* la ramificación es simpódica. Cada nudo presenta hasta siete ramas. Tales ramas difieren entre si en longitud, diámetro y lignificación, que son apreciables en las zonas basal y media de la planta. Generalmente, dos de las

ramas tienen entrenudos más largos, son de mayor diámetro y son más lignificadas, por lo que se les nombró *ramas principales* (5a). Debido a que estas ramas se desarrollan más, la ramificación comúnmente aparenta ser dicotómica. Las ramas restantes también pueden variar en tamaño entre ellas pero generalmente son de menores dimensiones. Algunas de ellas quedan tan reducidas que están constituidas por un entrenudo (fig. 5e). En los nudos de todas las ramas además de surgir otras ramas hay dos brácteas, una nomofila, los dicasios en las axilas de las brácteas y las yemas, la excepción a esta generalidad se presenta en *Tidestromia valdesii* ya que únicamente las brácteas que se ubican en las ramas principales están ausentes. Las ramas reducidas presentan modificaciones morfológicas cuando se desarrolla el fruto. Debido a la estrecha relación entre estructuras vegetativas y reproductivas se forman engrosamientos alrededor del fruto conformados por tallo y los peciolo de las brácteas o de la nomofila y las brácteas (fig. 24m), así como de las base laminares de la nomofila y brácteas (figs. 22h-j y 32i-j). Este agrupamiento de estructuras se desprende como una unidad independiente.

En el resto de las otras ramas no se presentan tales modificaciones cuando se forma el fruto, y los engrosamientos alrededor del fruto están formados de los peciolo de las brácteas y tallo de las ramas (fig. 5) en las especies de *Tidestromia* con excepción de *T. valdesii*. Estas unidades no presentan desprendimientos de la planta progenitora por lo que la semilla que se desarrolla se dispersa mediante la fragmentación de los tallos.

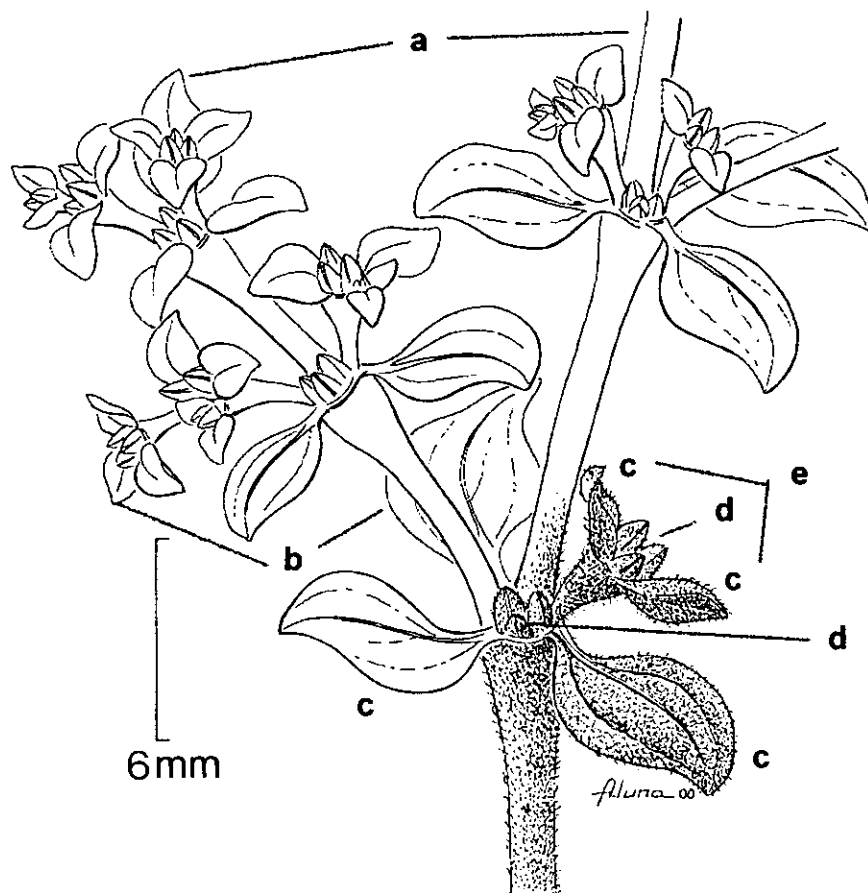
Las yemas presentes en las ramas reducidas pueden detener su desarrollo o bien, pueden seguir desarrollandose y dar lugar a otra rama y esta a su vez a

otra (fig. 5), hasta formar hileras de aproximadamente siete unidades alineadas verticalmente como comúnmente se observa en individuos de *Tidestromia rhizomatosa* y *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*. También pueden presentarse en el ápice de una de éstas ramas más de una de ellas sin llegarse a formar hileras de tales unidades hasta cierta etapa de desarrollo, esta característica se presenta en todas las especies.

Las ramas reducidas fueron de gran importancia taxonómica y se les distinguió del resto de las ramas nombrándolas *ramas de orden inferior*. Estas estructuras ya habían sido observadas por Torrey (1859) quien destacó la presencia en *Tidestromia* de ramas cortas con un grupo de flores en su ápice sostenidas por dos o tres hojas, que tienen la apariencia de cabezuelas pedunculadas modificadas en un involucro.

Las ramas de orden inferior, presentan en algunas especies una zona que se ubica debajo de la yema que origina la inflorescencia y las hojas que la rodean. Torrey (1859) ya había indicado la presencia de esta zona describiéndola como un pedúnculo que se hace engrosado en la parte superior en el sitio donde confluyen las bases de las hojas envolviendo parcialmente las flores. Esta zona mide hasta 1.2 cm de largo.

**YEMAS BASALES.** Las especies perennes presentan yemas lanosas en la base de los tallos. Algunos ejemplares de *Tidestromia suffruticosa* y *T. valdesii* presentan una gran cantidad de yemas, las cuales son muy conspicuas y con mayor densidad de tricomas que en las yemas del resto de las especies perennes.



**Fig. 5** Representación esquemática de partes vegetativas y florales de *Tidestromia*. **a.** Ramas principales. **b.** Nomofilas. **c.** Brácteas. **d.** Dicasios. **e.** Ramas de orden inferior.

**HOJAS.** Las hojas en *Tidestromia* son simples; sésiles o pecioladas; lanceoladas, oblanceoladas, estrechamente elípticas, transversalmente elípticas, truladas, ovado-truladas, ovadas, ovado-oblongas, obovadas, ampliamente obovadas, ampliamente ovadas, ampliamente deprimido ovadas, muy ampliamente ovadas, circulares o reñiformes; con margen entero.

Si bien Steyermark (1932), Johnston (1943) y Correll y Johnston (1970) apreciaron diferencias en las hojas distinguiéndolas en caulinares e involucrales, en este trabajo se nombraron nomofila y brácteas que pudieron diferenciarse con base en tamaño, posición en los tallos, asociación a flores y orientación de las venas vistas en microscopio de luz. Las nomofilas se presentan una por nudo, son de mayor tamaño que las brácteas y generalmente presentan peciolo bien desarrollados, son alternas y la orientación de las venas es recta en las láminas foliares (fig. 5b) mientras que las brácteas están asociadas a la inflorescencia, son pareadas, de menor tamaño que las nomofilas, sésiles o con un peciolo pequeño, son subopuestas entre si y la orientación de las venas es recta o dirigida hacia un lado de las láminas foliares (fig. 5c).

Orientación. En *Tidestromia rhizomatosa* las nomofilas y brácteas son reflejas mientras que en el resto de los taxa son planas, geniculadas, recurvadas u onduladas.

Textura. La succulencia de las nomofilas y las brácteas es muy variable y de importancia taxonómica. Se definen como succulentas las nomofilas y brácteas que en fresco son carnosas pero en seco se corrugan y son membranáceas, como se observa en *Tidestromia carnososa*, *T. tenella* y algunos representantes de *Tidestromia lanuginosa*, mientras que para *T. rhizomatosa* y *Tidestromia valdesii*,

se define la textura como engrosada, ya que tanto en el campo como en ejemplares herborizados las hojas son gruesas y rígidas. En *Tidestromia suffruticosa* y representantes de *T. lanuginosa* la textura de nomofilas y brácteas es cartácea.

Venación. Se observaron variantes en el grosor de las venas. En *Tidestromia rhizomatosa* las venas principales están muy pronunciadas tanto en el envés como en el haz, por lo que se nombró gruesamente reticulada de acuerdo con Johnston (1943).

En *Tidestromia carnososa*, *T. tenella* y *T. lanuginosa* todas las venas desde las principales hasta las vénulas son muy evidentes en ambas caras de las nomofilas y brácteas debido a que las características de succulencia y pubescencia permiten apreciarlas. En las descripciones se les nombró como venas principales a vénulas evidentes.

En el resto de los taxa se observó que tan sólo las venas principales pueden estar muy marcadas en ambas caras de las nomofilas y brácteas o tan sólo en el envés. En las descripciones se les nombró como venas principales prominentes en el envés.

Arquitectura foliar. Hickey y Wolfe (1975) mencionan que en la subclase Caryophyllidae las hojas son simples con margen entero, venación pinada, venas secundarias irregularmente broquidodromas, venas terciarias pobremente desarrolladas, azarosas y no transversas, hojas gruesas y carnosas o farinosas. Las hojas presentan un consolidado par de venas secundarias basales que surgen de las venas primarias, así como el desarrollo de rudimentarios lóbulos basales que dan lugar a nervaduras de tercer orden.



En este trabajo, se observó que el tipo de nervadura en las nomofilas y brácteas con base en la terminología de Dilcher (1974) y Hickey y Wolfe (1975) corresponden a tres tipos: palinactinodroma (fig. 6a), broquidodroma (fig. 6b). y parecida al tipo acrodroma-imperfecta-suprabasal (fig. 6c). Presenta de 3 a 4 venas principales y aréolas de forma triangular, cuadrangular o pentagonal con terminación de vénulas simple a tres veces ramificadas. Este carácter carece de valor taxonómico.

Cristales. En todas las especies, hubo presencia de cristales de oxalato de calcio de tipo druzas en las nomofilas y brácteas. Las druzas presentan diferentes tamaños y diferencias en los ángulos de los cristales que las conforman.

NOMOFILAS. *Tidestromia* presenta hojas generalmente de mayor tamaño que las brácteas con pecíolos más desarrollados y venas rectas dirigidas hacia el margen de la lámina (fig. 5b). Estas hojas se pueden denominar nomofilas que definidas por Font Quer (1977) son aquellas que en la sucesión foliar de los tallos, corresponden a cada una de las hojas normales u hojas propiamente dichas, situadas entre los catáfilos y los hipsófilos, son en general laminares, verdes y de consistencia herbácea. Sus funciones principales son la fotosíntesis y la transpiración.

Filotaxia. En *Tidestromia* generalmente hay tres hojas por nudo, de las cuales una de ellas corresponde a la nomofila la cual es subopuesta al par de brácteas que rodean a las flores y de filotaxia alterna con respecto a otra nomofila (fig. 5b). Esta conglomeración de hojas en un mismo nudo explica porque varios

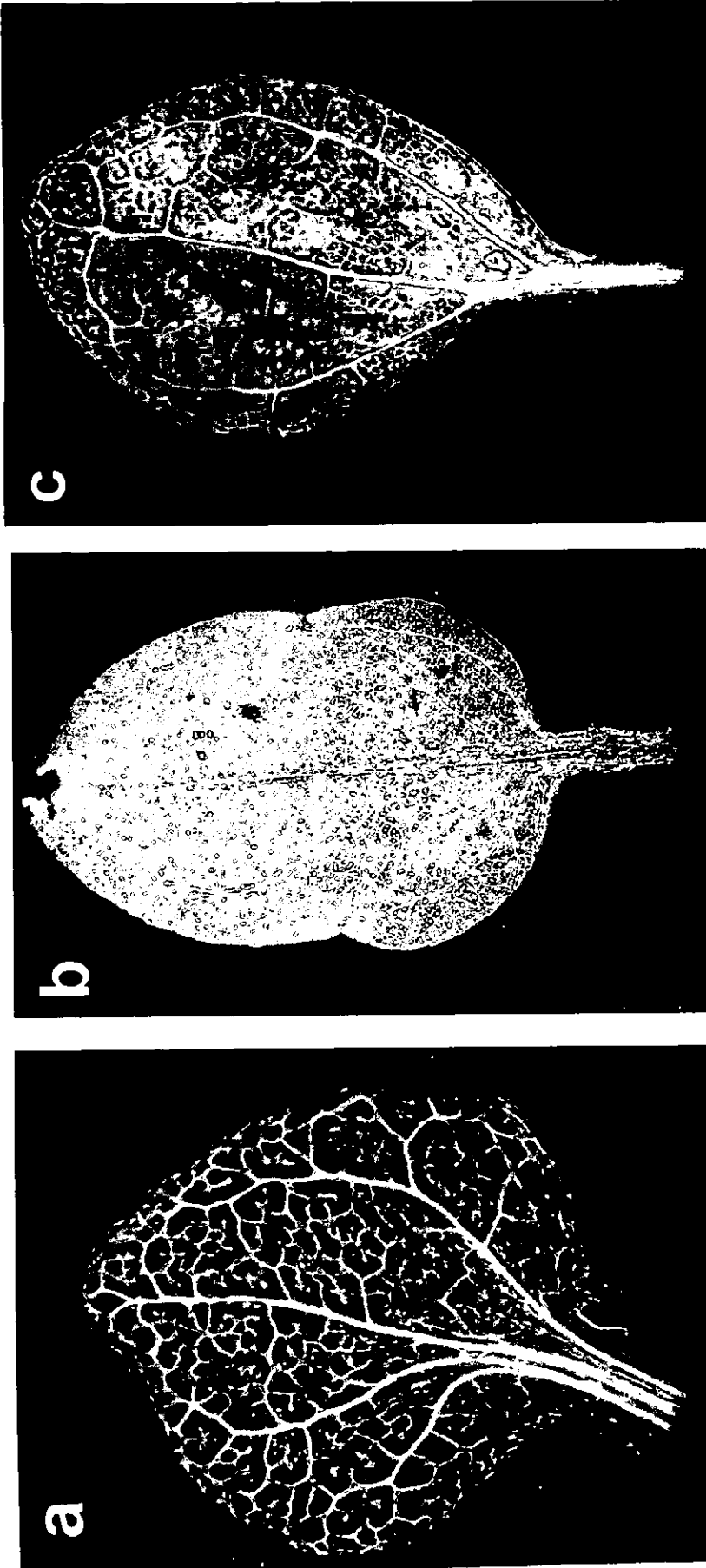


Fig. 6. Arquitectura foliar de nomofilas. a. Palinactinodroma en *Tidestromia carnosa* (Sánchez-del Pino 70 et al.) b. Broquidodroma en *T. suffruticosa* (Sánchez-del Pino 38 et al.). c. Acrodroma, imperfecta, suprabasal en *T. suffruticosa* subsp. *cryptantha* (Rebmann 2255 y Delgadillo).

autores han descrito la filotaxia de manera diferente: en *Tidestromia suffruticosa* (= *Alternanthera suffruticosa* Torr.) en la parte superior de la planta como verticilada subalterna (Torrey, 1859), en *T. suffruticosa* subsp. *cryptantha* (= *Cladothrix cryptantha* S. Watson) como alterna o subopuesta en los nudos (Watson, 1891) o como opuesta en el género (Standley, 1917; Johnston, 1939; Shreve y Wiggins, 1964; Correll y Johnston, 1970; Robertson, 1981; Sánchez-del Pino *et al.*, 1999).

Exclusivamente en *Tidestromia carnosa*, la nomofila y las brácteas se arreglan de manera alternada a lo largo del tallo de la planta, es decir a un nudo con nomofila le sigue o le antecede un nudo con brácteas y así sucesivamente. En *Tidestromia valdesii* sólo hay nomofilas alternas en las ramas principales y las brácteas están ausentes.

#### B. CARACTERES REPRODUCTIVOS.

**INFLORESCENCIAS.** Standley (1916) menciona que *Tidestromia* se ha distinguido de otros géneros de la tribu Gomphreneae por presentar flores en glomérulos axilares en vez de capítulos o espigas, sostenidos por hojas que con la edad se fusionan parcialmente y endurecen hasta formar un involucro corto en forma de copa.

Eliasson (1988) menciona que Schinz (1934) caracterizó a la tribu Brayulineae, la cual comprende al género *Guilleminea* (= *Brayulinea*) y *Tidestromia*, por la presencia de flores arregladas en pequeños glomérulos axilares, un carácter que Eliasson considera de poco valor taxonómico a nivel de tribu.

La descripción de la inflorescencia de *Tidestromia* como glomérulos axilares resultó no aplicable a lo observado pues si bien Font Quer (1977) define como

glomérulo a la inflorescencia formada por una cima sumamente contraída, de forma más o menos globulosa, en *Tidestromia* hay generalmente tres flores; una flor central más desarrollada que las otras dos, un botón floral y una flor intermedia en su desarrollo (fig. 5d), no obstante hay muy pocos individuos con hasta 5 flores por cima. En *Tidestromia* hubo presencia de inflorescencias conformadas por menos de tres flores, esta característica se atribuye a un retardo en el desarrollo de las yemas florales siendo evidente la maduración de una o dos flores. En este trabajo se concluye que el tipo de inflorescencia de *Tidestromia* es de tipo dicasio definido por Font Quer (1977) como la inflorescencia cimosa en que por debajo del ápice caulinar, que remata en flor, se desarrollan dos ramitas laterales también floríferas y para que se constituya el dicasio, bastan tres flores (dicasio trifloro), pero puede proseguir el desenvolvimiento del mismo por surgir otras ramitas floríferas de tercer grado por debajo de la flor terminal de las de segundo orden y así sucesivamente, hasta formar en algunos casos dicasios con gran número de flores (dicasios multifloros). La flor que llega a formar semilla es la flor central y rara vez otra de las flores de la inflorescencia desarrolla semilla.

Los dicasios en el género se encuentran surgiendo de las axilas de las brácteas de cada rama pero en *Tidestromia valdesii* los dicasios que crecen en los nudos de las ramas principales, carecen de brácteas y por tanto están muy expuestas.

La importancia del tipo de inflorescencia en *Tidestromia* definido como dicasio sería un carácter de interés para evaluar su importancia taxonómica a nivel de tribu dentro de la clasificación de la familia Amaranthaceae como fue indicado por Eliasson (1988).

*INVOLUCRO*. El término involucro definido como el conjunto de brácteas que hallándose próximo a las flores, las rodea o envuelve en mayor o menor grado (Font Quer, 1977) es aplicable en *Tidestromia* ya que el dicasio está rodeado por dos brácteas. Únicamente en *Tidestromia valdesii* hay tanto presencia como ausencia de involucro debido a que sólo en los dicasios que surgen de los nudos de las ramas principales están ausentes las brácteas.

Las brácteas definidas con base en Font Quer (1977) como cualquier órgano foliáceo situado en la proximidad de las flores y distinto por su forma, tamaño, consistencia, color, etc., de las hojas normales, se distinguen en *Tidestromia* de la nomofila por su posición, forma y orientación de las venas en la lámina foliar. Las brácteas de *Tidestromia* que conforman el involucro surgen en un mismo punto de la inflorescencia, son opuestas entre sí y subopuestas a la nomofila (fig. 5c).

En *Tidestromia carnosa*, *T. lanuginosa*, *T. rhizomatosa*, *T. suffruticosa* y *T. tenella*, las brácteas asociadas a los dicasios que surgen directamente de las ramas principales, generalmente son reñiformes a muy oblicuas, a veces tienden a ser valvadas protegiendo a la inflorescencia y las venas se curvan hacia un sólo sentido de la lámina foliar (figs. 5c y 7a-b), estas brácteas están ausentes en *T. valdesii*. Por otro lado, en todas las especies hay brácteas asociadas a los dicasios que surgen en las ramas de orden inferior. Nunca se curvan y la dirección de las venas es recta (figs. 5c y 7c). Tales brácteas a veces se fusionan con los pecíolos, el tallo o las bases laminares de las nomofilas.

En *Tidestromia* la parte de los involucros que rodea directamente a las flores son las bases de los pecíolos de las brácteas o de brácteas y nomofila, las

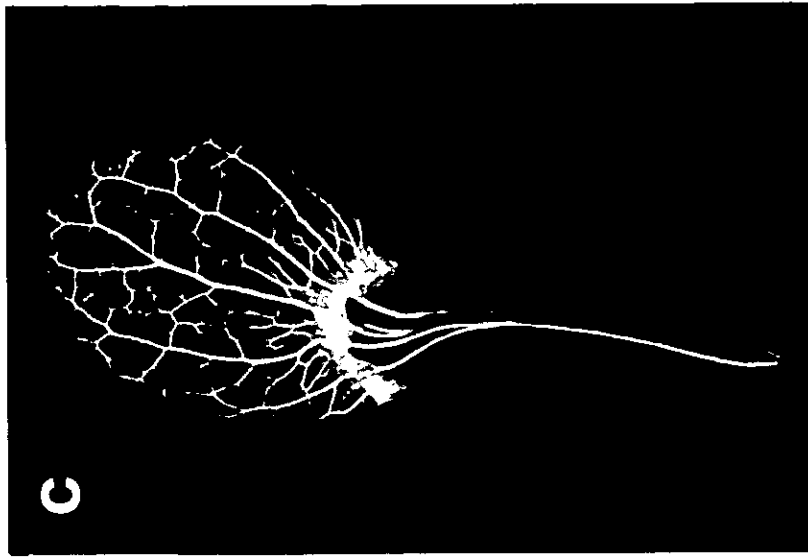
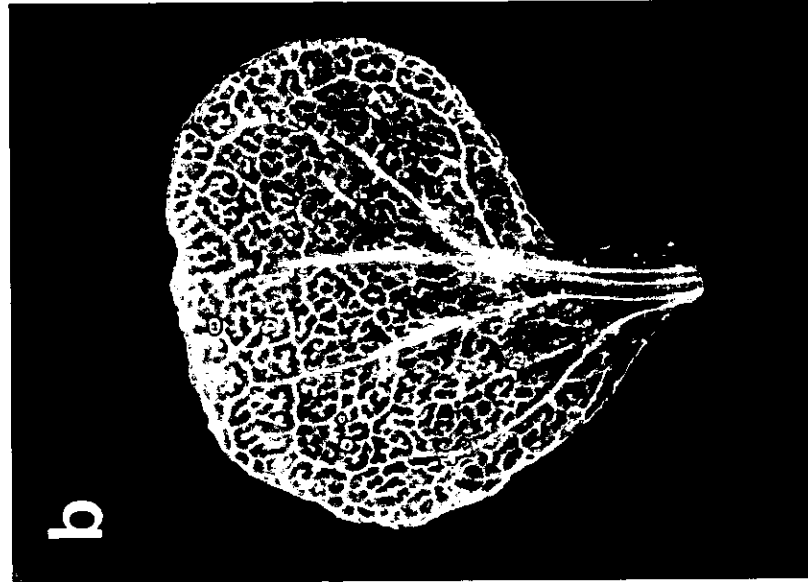
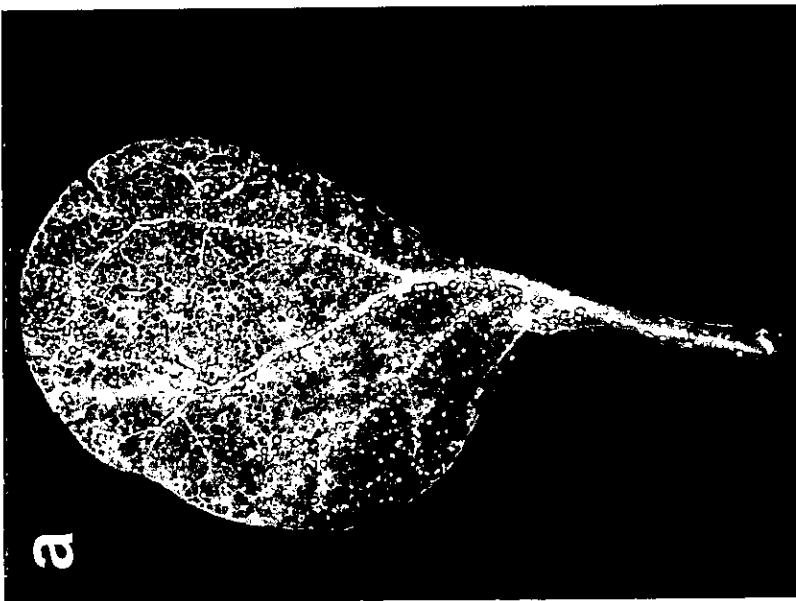


Fig. 7. Orientación de las venas en las brácteas a. Curvadas en *Tidestromia lanuginosa* (Earlf 646 ).  
b. Curvadas en *T. lanuginosa* (Moreno 854 et al.). c. Rectas en *T. carnosa* (Huickley 3711)

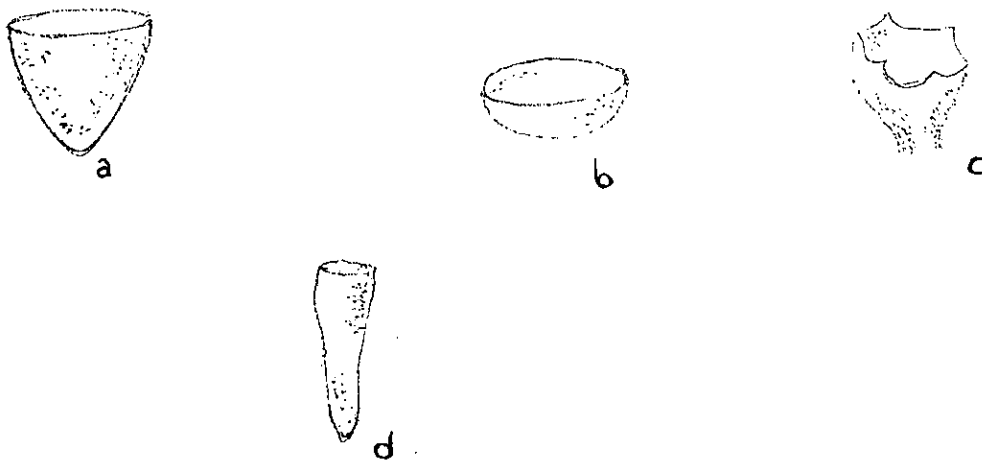
cuales adquieren forma de copa. Se observó que esa porción del involucreo presenta a su vez diferentes formas y se nombró como copa del involucreo. La posición de las copas del involucreo por tanto están relacionadas con la posición de las brácteas.

Copas del involucreo maduro. En *Tidestromia* las copas del involucreo cuando maduro presentan el o los frutos y de una a rara vez dos semillas además de modificaciones morfológicas como fusión y engrosamiento de las partes vegetativas que los conforman. A veces estas unidades presentan semillas poco desarrolladas o bien pueden estar ausentes.

Las copas del involucreo cuando maduras están formadas por diferentes estructuras vegetativas y se han caracterizado tres variantes de importancia taxonómica: a) Formadas por los pecíolos de las brácteas; b) Formadas por tallo y pecíolos de las brácteas o de la nomofila y las brácteas. En este caso el tallo desarrolla tejido esponjoso y envuelve al fruto una vez que se ha formado, mientras que las láminas de nomofilas y brácteas presentan modificaciones en su venación. Esta variante se presenta tanto en *Tidestromia lanuginosa*, *T. rhizomatosa* como en *T. suffruticosa* y c) Formadas por las bases de las láminas de las brácteas o de la nomofila y las brácteas. Las venas se hacen más evidentes en esta zona y las láminas foliares son membranáceas con apariencia de alas. Esta variante se presenta en *Tidestromia carnososa* y *T. tenella*. En *Tidestromia valdesii* el carácter está ausente, tan sólo la inflorescencia y posteriormente el o los frutos se ubican por arriba de las nomofilas y las brácteas en las ramas de orden inferior. Las variantes en las copas de los involucreos maduros están

relacionadas con su posición original, de modo que la primera se ubica en las ramas principales y los dos últimos en las ramas de orden inferior.

Forma de las copas. Las copas de los involucros que rodean a las flores no fertilizadas difieren en forma de las copas de los involucros maduros. Únicamente las formas de las copas de los involucros maduros pueden ayudar a distinguir algunas especies de *Tidestromia* pero son caracteres de poca importancia taxonómica. Las formas encontradas se describieron como: obcónica, pateliforme, crateriforme y en forma de clava (fig 8a, 8b, 8c y 8d).



**Fig. 8.** Formas de la copa del involucro: a. Obcónica. b. Pateliforme. c. Crateriforme. d. Forma de clava.

**BRÁCTEA FLORAL.** En *Tidestromia*, como en todos los géneros de la familia *Amaranthaceae*, las flores están rodeadas por una bráctea floral ventral. En *Tidestromia* ésta se distingue de las bractéolas generalmente por ser ampliamente ovada a ampliamente deprimido ovada y de mayor tamaño que las bractéolas; son hialinas, lisas y con ápice obtuso a ampliamente obtuso.



**BRACTÉOLAS.** En *Tidestromia* las flores generalmente están rodeadas por dos bractéolas laterales; son de menor tamaño que las brácteas florales, son ovadas, hialinas, lisas y con ápice agudo a obtuso.

**FLORES.** Las flores de *Tidestromia* son hermafroditas y proteandras. Los tépalos en el género son 5; libres; ovados a lanceolados y desiguales en tamaño, los dos tépalos internos distintamente más pequeños que los tres tépalos externos, tépalos externos cóncavos, tépalos internos cimbitiformes. En *Tidestromia valdesii*, la vena media de los tépalos es evidentemente engrosada y el ápice es acuminado, a diferencia del resto de las especies que tienen tépalos sin diferencias evidentes de grosor en la vena media o sólo engrosados en la base y ápices agudos u obtusos.

**ESTAMBRES.** Son cinco, fusionados en su base conformando una copa de 0.4-1.2 mm de largo. Los filamentos son lineares de 0.3-1.5 (1.9) mm de largo. Las anteras son bitecas, las tecas son ovadas y la dehiscencia es introrsa.

Los estambres pueden presentar filamentos y anteras más cortas con respecto a otros en una misma flor y ser fértiles.

**ESTAMINODIOS.** Se definieron con base en Font Quer (1977) como los estambres que habiendo perdido su función permanecen completamente estériles al final de su desarrollo. Se presentan como estambres con filamentos y anteras más pequeñas al común de los estambres y carentes de polen. Se han observado hasta tres en una misma flor y las flores que los presentan no son frecuentes en

una misma planta. Están presentes en *Tidestromia carnosa*, *T. lanuginosa*, *T. suffruticosa* y *T. tenella*.

**APÉNDICES INTERESTAMINALES.** Eliasson (1988) menciona que a los apéndices interestaminales generalmente se les ha denominado pseudoestaminodios, los cuales son estructuras conspicuas cuando están bien desarrollados y cuando cortos están conformados por tan sólo una parte ensanchada de la copa estaminal. El autor considera que con base en el tamaño mínimo que pueden alcanzar estas estructuras es dudoso nombrarlas como pseudoestaminodios. En este trabajo se optó por conservar el término apéndices interestaminales debido a que un apéndice con base en Font Quer (1977) es la parte saliente de un órgano o cuerpo vegetal, generalmente accesoria. Estos apéndices son estaminales por que son las partes salientes de la copa estaminal (formada por la fusión de las bases de los filamentos), que están entre los estambres. Los apéndices interestaminales se distinguen de los estaminodios en que no portan anteras y en la mayoría de las especies de *Tidestromia* son lóbulos cortos (figs. 24j-k, 28i, 29e y 32g-h), triangulares de hasta un tercio del largo de los filamentos (fig. 29c) o lineares tan largos como los filamentos (figs. 26e y 29d) y tienen la misma textura que la copa estaminal y los filamentos.

Cuando el tamaño de los apéndices interestaminales es igual al de los filamentos, parecen un filamento más. Este carácter fue de importancia taxonómica, de tal modo que *Tidestromia rhizomatosa* presenta apéndices interestaminales tan largos como los filamentos, en algunos ejemplares de *T. lanuginosa* y de *T. suffruticosa* son de menos de la mitad del largo de los

filamentos o bien triangulares de hasta un tercio del largo de los filamentos e irregularmente presentes en número de 1-5 en una misma flor, mientras que en el resto de los taxa pueden ser en forma de pequeños lóbulos y presentarse irregularmente en una misma copa estaminal, o bien pueden estar ausentes.

*ESTIGMAS.* *Tidestromia* al igual que *Alternanthera* fueron clasificados, además de otras características, por tener estigma capitado en la sección *Cladothrix* por Moquin-Tandon (1849).

El estigma de *Tidestromia* se ha descrito como capitado por Nuttall (1820), Moquin-Tandon (1849), Watson (1880), Bentham y Hooker (1883) y Standley (1917), Correll y Johnston (1970), Shreve y Wiggins (1980), Robertson (1981), Eliasson (1988) y Henrickson (1993). Sin embargo, *Tidestromia* tiene estigmas de forma deltoide (figs. 9 a-e y 10 a-d).

*Tidestromia* presenta estigmas bifidos pero en *Tidestromia suffruticosa* subsp. *cryptantha* a diferencia del resto de los taxa, puede ser trifido o bifido en donde el tercer lóbulo varía de tamaño.

Las diferencias más claras entre los estigmas de los taxa de *Tidestromia* está en los tamaños de los lóbulos en largo y ancho (figs. 9 a-e y 10 a-d). En cuanto a la forma de los lóbulos, los de *T. rhizomatosa* (fig. 9c), *T. valdesii*, (fig. 10d) y algunos representantes de *T. lanuginosa*, *T. suffruticosa* (fig. 9d) y *T. tenella*, son agudos. En otros representantes de estas tres últimas especies y en *T. camosa* los lóbulos son obtusos. Cabe mencionar que los ángulos de los lóbulos pueden ser desde muy atenuados hasta redondeados razón por la que el estigma ha sido descrito como capitado.

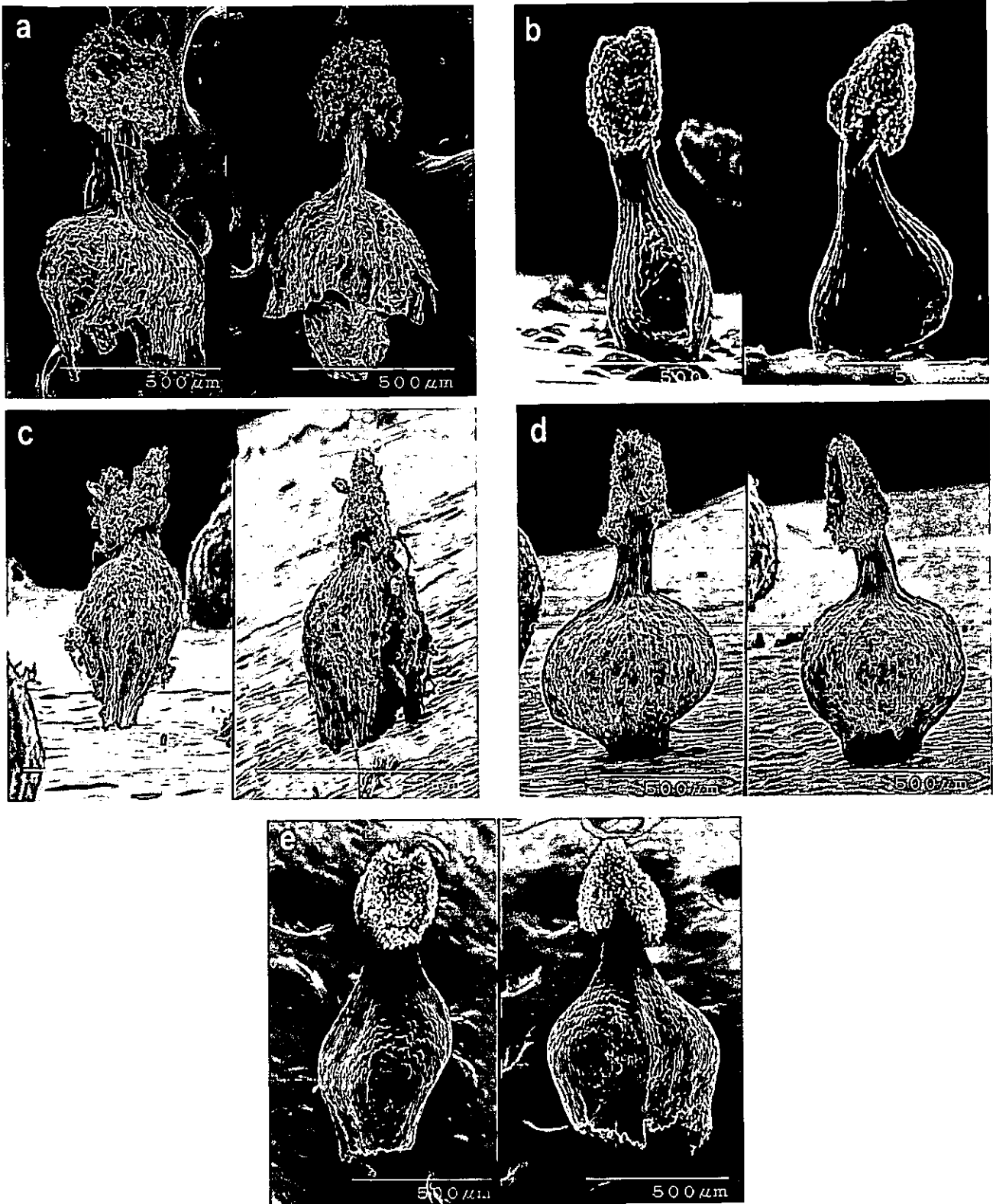
Es de interés reevaluar la forma del estigma dentro de la clasificación de la familia, separando los géneros que claramente presentan estigma capitado y que han estado relacionados a *Tidestromia*.

**ESTILO.** En *Tidestromia rhizomatosa* y algunos representantes de *T. carnososa* y *T. suffruticosa* el estilo no se desarrolla mientras que en el resto de los taxa se distingue un estilo linear cuyo tamaño varía desde 0.1 mm hasta 0.3 mm de largo.

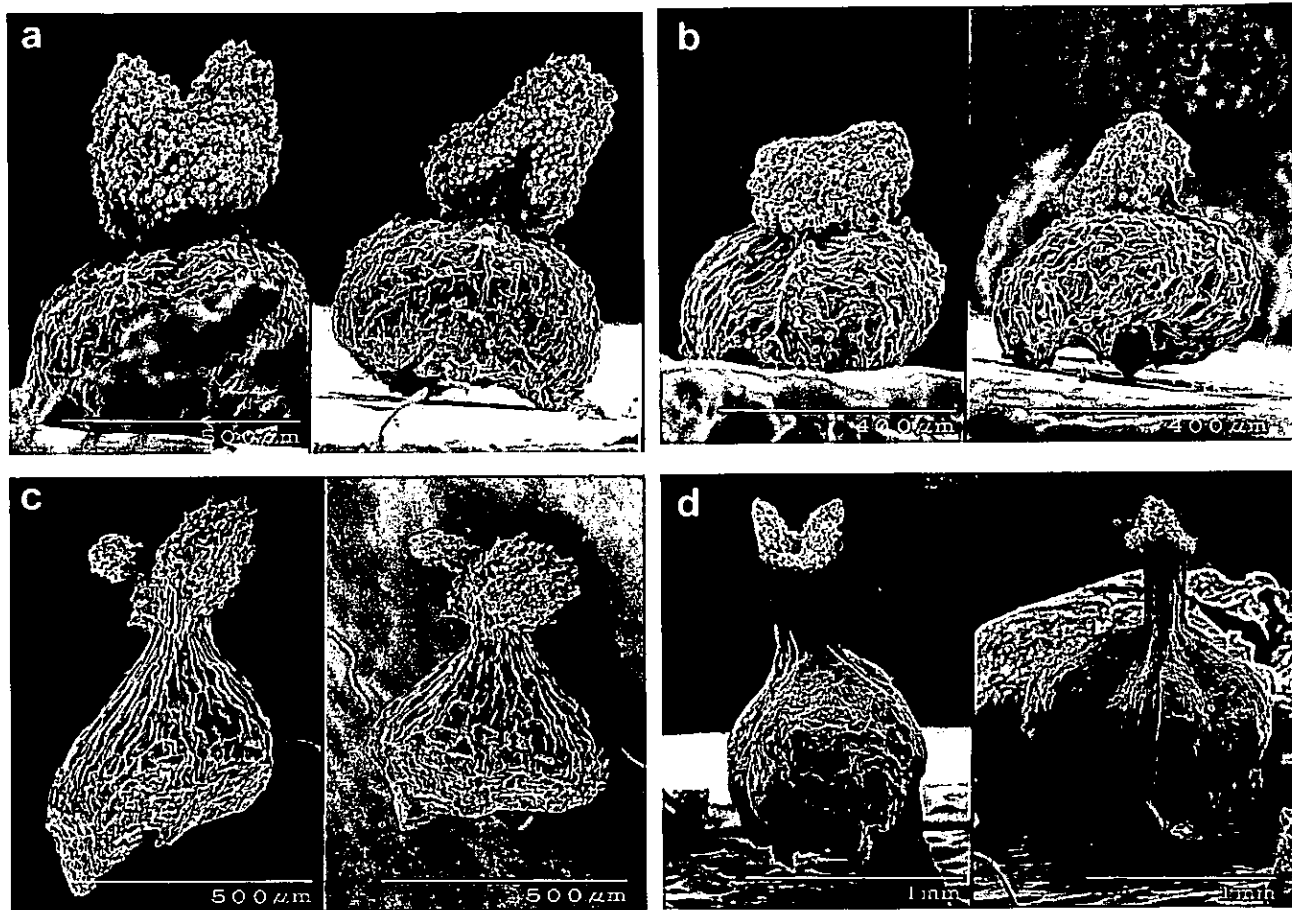
**OVARIO.** Es globoso, unilocular, bicarpelar con un óvulo que presenta placentación libre central. El ovario tiene forma elípticamente ovado a ovado.

**FRUTOS.** El género *Tidestromia* se caracteriza por la presencia de utrículo que con base en Font Quer (1977) y Sousa y Zárate (1983) se definen como frutos secos, monospermicos e indehiscentes. En *Tidestromia* los frutos son globosos, ovado-truncados algo comprimidos y de textura hialina a membranacea.

**SEMILLAS.** Las semillas son lenticulares, lisas, comprimidas y miden de 0.9-1.8 mm de largo y de 0.7-1.7 mm de ancho. La característica de valor taxonómico más evidente es el color, siendo en la generalidad pardo-rojizas pero en *Tidestromia tenella* son blancas y en *T. carnososa* pueden ser pardo-rojizas y blancas.



**Fig. 9.** Vista de pistilos en MEB. **a.** *Tidendromia carnosus* (Sánchez-del Pino 70 et al.) **b.** *T. lanuginosa* subsp. *eliassonii* (Bartholomew 3654 et al.) **c.** *T. rhizomatosa* (Sánchez-del Pino 46 et al.) **d.** *T. suffruticosa* subsp. *suffruticosa* (Sánchez-del Pino 38 et al.) y **e.** (Massey 2602).



**Fig. 10.** Vista de pistilos en MEB. **a.** y **b.** *Tidendromia suffruticosa* subsp. *cryptantha* (Steinmann 1411 y Steinmann). **c.** *T. tenella* (Sánchez-del Pino 82 et al.) **d.** *T. valdesii* (Capó s.n. 24-nov-1978).

**DIÁSPORAS.** Debido a que los entrenudos están muy entrecortados y existe una gran relación entre la inflorescencia, las nomofilas, brácteas y por tanto con la copa del involucro y las ramas de orden inferior (ya sean sésiles o pedunculadas) que sostiene a estas estructuras, en el momento en que se desarrolla la semilla toda esta unidad presenta cambios morfológicos y generalmente puede desprenderse de la planta progenitora a manera de diáspora. Cabe mencionar que la venación de las nomofilas y las brácteas es evidentemente engrosada en *Tidestromia carnososa* (fig. 7c) y *T. tenella* a diferencia del resto de las especies.

## 2. POLEN

### INTRODUCCIÓN.

Los trabajos más importantes que han contribuido al conocimiento del polen de *Amaranthaceae* han sido realizados por Erdtman (1952), Nowicke (1975), Skvarla y Nowicke (1976), Nowicke y Skvarla (1977, 1979), Eliasson (1988), Borsch y Barthlott (1998) y Borsch (1998).

Erdtman (1952) distingue dos tipos básicos de polen en la familia *Amaranthaceae*, el tipo *Amaranthus* característico de la subfamilia *Amaranthoideae* y el tipo *Gomphrena* encontrado en la subfamilia *Gomphrenoideae*. Ambas subfamilias fueron aceptadas por Schinz (1934) cuyo sistema de clasificación para la familia *Amaranthaceae* continua aceptándose (Eliasson 1988, Townsend 1993).

El polen de tipo *Amaranthus* se encuentra en la mayoría de los géneros del Nuevo Mundo, es pantoporado con el tectum espinoso o perforado. Las aberturas varían en tamaño y número, pero son generalmente más de seis y cubiertos con cuerpos de sexina granulares o angulares. Este tipo de polen se presenta en *Amaranthus*, *Herbstia*, *Chamissoa*, *Pleuropetalum*, *Achyranthes*, *Charpentiera*, *Nototrichium*, *Cyathula* y en algunas familias de las centrospermales (Eliasson, 1988).

El polen de tipo *Gomphrena* es pantoporado con 5 o 6 ángulos de lúmina y poros sumidos (Eliasson, 1988). Los poros están situados en la lúmina o depresiones luminoides, pero en las *Amaranthoideae* no se presenta dicha lúmina (Livingstone *et al.*, 1973). La ornamentación de la sexina extraporal es considerablemente variable. El tectum se encuentra por arriba de las columelas o



además cubriendo los lados de las columelas que da lugar a crestas con lados más o menos verticales. El tectum puede ser psilado, verrugoso o espinoso. Este tipo de polen se encuentra en *Guilleminea*, *Gossypianthus*, *Blutaparon*, *Lithophila*, *Alternanthera*, *Pseudogomphrena*, *Pfaffia*, *Froelichia*, *Gomphrena*, *Froelichiela* y *Tidestromia* (Eliasson, 1988).

En la tribu Gomphrenoideae, el polen de los géneros *Irenella*, *Iresine*, *Dicraurus* y *Woehleria* es similar al polen de *Amaranthus*, *Chamissoa* y *Charpentiera* (tribu Amaranthoideae), por lo que probablemente se trate de transiciones entre los tipos de polen *Amaranthus* y *Gomphrena* (Eliasson, 1988).

Livingstone *et al.* (1973) opinan que la mayoría de las Gomphrenoideae y Amaranthoideae pueden distinguirse claramente con base en la morfología del polen. Vishnu Mittre (1963) distingue nueve tipos de polen para los taxa de la India con base en tamaño, y distribución de los procesos suprategmiales. Zandonella y Lecocq (1977) subdividen los tipos de polen propuestos por Erdtman (1952) en 5 tipos, dos en el tipo de polen *Amaranthus* y tres en *Gomphrena* con base en forma, número de poros y ornamentación en tectum. Nowicke (1975) y Borsch (1998) mantienen la clasificación de Erdtman a diferencia de Borsch (1998) que describe 17 tipos de polen, con base en la forma, forma de los mesoporia (mesoporium, singular, para substituir los términos muro o retículo), ornamentación en tectum y características cuantitativas y cualitativas de los cuerpos de sexina que se encuentran en las membranas porales. En el siguiente cuadro se mencionan los tipos de polen reconocidos por diferentes autores.

Erdtman (1952)	Vishnu Mittre (1963)	Zandonella y Lecocq (1977)	Borsch (1998)
<i>Amaranthus</i> <i>Gomphrena</i>	( <i>Amaranthus</i> de Erdtman) <i>Amaranthus</i> s.str. (comprende <i>Achyranthes</i> y <i>Pupalia</i> ) <i>Cyathula</i> (comprende <i>Deeringia</i> ) <i>Celosia</i> (comprende <i>Allmania</i> ) <i>Ptilotus</i> <i>Iresine</i> ( <i>Gomphrena</i> de Erdtman) <i>Gomphrena</i> s. str. <i>Psilostachys</i> <i>Alternanthera gracilis</i> (polen espinulado) <i>Alternanthera</i> (polen no espinulado)	( <i>Amaranthus</i> de Erdtman) <i>Deeringia</i> <i>Amaranthus</i> s. str. ( <i>Gomphrena</i> de Erdtman) <i>Gomphrena</i> s. str. <i>Froelichia</i> <i>Telanthera</i>	<i>Amaranthus</i> <i>Arthraerua</i> <i>Centemopsis</i> <i>Chionothrix</i> <i>Deeringia</i> <i>Gomphrena</i> <i>Iresine</i> <i>Kyphocarpa</i> <i>Marcelliopsis</i> <i>Mechowia</i> <i>Pfaffia</i> <i>Pseudoplantago</i> <i>Psilotrichum</i> <i>Ptilotus</i> <i>Psilotrichopsis</i> <i>Sericorema</i> <i>Tidestromia</i>

Cuadro 3. Tipos de polen propuestos por diferentes autores.

El polen de las amarantáceas se ha descrito como apolar-asimétrico (Roubi y Moreno, 1991) tetraédrico, cúbico, dodecaédrico o monadas esferoidales (Borsch, 1998); pantoporado (forado, periporado) (Vishnu-Mittre, 1962; Roubi y Moreno, 1991; Borsch, 1998). El número de poros varía considerablemente de cuatro (*Nothosaerva brachiata*) a aproximadamente 250 (*Froelichia floridana*). Polen con metaretícula. El polen de muchos géneros es tectado (Borsch, 1998) o subtectado. El tectum en algunos granos metareticulados cubre la mayor parte de la pared de los mesoporia (Eliasson, 1988; Borsch, 1998). Tectum punctado (Borsch, 1998), por presentar perforaciones de menos de 1  $\mu\text{m}$  esparcidamente distribuidas (Skvarla y Nowicke, 1976; Nowicke y Skvarla, 1979), anulopunctado y generalmente presentan microespinas las cuales están eventualmente distribuidas o están arregladas en una hilera en el margen de los mesoporia. En

polen metareticulado, las microespinas son en forma de diente y tienen diferentes tamaños en un sólo grano o están completamente ausentes (*Tidestromia* sp., *Psilotrichopsis* sp., *Cyathula crispera* y *C. lanceolata*) (Borsch, 1998). Los poros son generalmente circulares a ovados, con membranas porales psiladas, granuladas o baculadas. Los poros pueden o no estar hundidos en las depresiones de lúmina. La sexina es generalmente más gruesa que la nexina en algunos géneros (Vishnu-Mittre, 1962).

Finalmente, es de interés indicar que la morfología del polen en la familia ha sido estudiada principalmente por Skvarla y Nowicke (1976), Nowicke y Skvarla (1979), Eliasson (1988) y Borsch (1998) quienes han contribuido enormemente al conocimiento del polen. Sin embargo, tan sólo Martin y Drew (1970) estudiaron el polen de *Tidestromia lanuginosa* subsp. *eliassonii*, Nowicke (1975) el de *T. lanuginosa* y Nowicke y Skvarla (1979), Eliasson (1988) y Borsch (1998) el de *T. suffruticosa* subsp. *cryptantha*.

Dado que sólo el polen de tres taxa de ocho que forman a *Tidestromia* ha sido estudiado, en este trabajo, es de interés conocer la importancia taxonómica del polen en el grupo.

## MÉTODO.

Se observaron tres muestras diferentes pertenecientes a cada taxón de *Tidestromia* tomando en cuenta la variación morfológica y área de distribución.

Las muestras fueron acetolizadas siguiendo la técnica de Erdtman (1952) la cual fue modificada hasta encontrar la concentración de ácidos y tiempos adecuados para obtener polen libre de materia orgánica. También se observaron

## 2. POLEN

### INTRODUCCIÓN.

Los trabajos más importantes que han contribuido al conocimiento del polen de *Amaranthaceae* han sido realizados por Erdtman (1952), Nowicke (1975), Skvarla y Nowicke (1976), Nowicke y Skvarla (1977, 1979), Eliasson (1988), Borsch y Barthlott (1998) y Borsch (1998).

Erdtman (1952) distingue dos tipos básicos de polen en la familia *Amaranthaceae*, el tipo *Amaranthus* característico de la subfamilia *Amaranthoideae* y el tipo *Gomphrena* encontrado en la subfamilia *Gomphrenoideae*. Ambas subfamilias fueron aceptadas por Schinz (1934) cuyo sistema de clasificación para la familia *Amaranthaceae* continua aceptándose (Eliasson 1988, Townsend 1993).

El polen de tipo *Amaranthus* se encuentra en la mayoría de los géneros del Nuevo Mundo, es pantoporado con el tectum espinoso o perforado. Las aberturas varían en tamaño y número, pero son generalmente más de seis y cubiertos con cuerpos de sexina granulares o angulares. Este tipo de polen se presenta en *Amaranthus*, *Herbstia*, *Chamissoa*, *Pleuropetalum*, *Achyranthes*, *Charpentiera*, *Nototrichium*, *Cyathula* y en algunas familias de las centrospermales (Eliasson, 1988).

El polen de tipo *Gomphrena* es pantoporado con 5 o 6 ángulos de lúmina y poros sumidos (Eliasson, 1988). Los poros están situados en la lúmina o depresiones luminoides, pero en las *Amaranthoideae* no se presenta dicha lúmina (Livingstone *et al.*, 1973). La ornamentación de la sexina extraporal es considerablemente variable. El tectum se encuentra por arriba de las columelas o

además cubriendo los lados de las columelas que da lugar a crestas con lados más o menos verticales. El tectum puede ser psilado, verrugoso o espinoso. Este tipo de polen se encuentra en *Guilleminea*, *Gossypianthus*, *Blutaparon*, *Lithophila*, *Alternanthera*, *Pseudogomphrena*, *Pfaffia*, *Froelichia*, *Gomphrena*, *Froelichiela* y *Tidestromia* (Eliasson, 1988).

En la tribu Gomphrenoideae, el polen de los géneros *Irenella*, *Iresine*, *Dicraurus* y *Woehleria* es similar al polen de *Amaranthus*, *Chamissoa* y *Charpentiera* (tribu Amaranthoideae), por lo que probablemente se trate de transiciones entre los tipos de polen *Amaranthus* y *Gomphrena* (Eliasson, 1988).

Livingstone *et al.* (1973) opinan que la mayoría de las Gomphrenoideae y Amaranthoideae pueden distinguirse claramente con base en la morfología del polen. Vishnu Mittre (1963) distingue nueve tipos de polen para los taxa de la India con base en tamaño, y distribución de los procesos suprategmiales. Zandonella y Lecocq (1977) subdividen los tipos de polen propuestos por Erdtman (1952) en 5 tipos, dos en el tipo de polen *Amaranthus* y tres en *Gomphrena* con base en forma, número de poros y ornamentación en tectum. Nowicke (1975) y Borsch (1998) mantienen la clasificación de Erdtman a diferencia de Borsch (1998) que describe 17 tipos de polen, con base en la forma, forma de los mesoporia (mesoporium, singular, para substituir los términos muro o retículo), ornamentación en tectum y características cuantitativas y cualitativas de los cuerpos de sexina que se encuentran en las membranas porales. En el siguiente cuadro se mencionan los tipos de polen reconocidos por diferentes autores.

Erdtman (1952)	Vishnu Mittre (1963)	Zandonella y Lecocq (1977)	Borsch (1998)
<i>Amaranthus</i> <i>Gomphrena</i>	( <i>Amaranthus</i> de Erdtman) <i>Amaranthus</i> s.str. (comprende <i>Achyranthes</i> y <i>Pupalia</i> ) <i>Cyathula</i> (comprende <i>Deeringia</i> ) <i>Celosia</i> (comprende <i>Allmania</i> ) <i>Ptilotus</i> <i>Iresine</i> ( <i>Gomphrena</i> de Erdtman) <i>Gomphrena</i> s. str. <i>Psilostachys</i> <i>Alternanthera gracilis</i> (polen espinulado) <i>Alternanthera</i> (polen no espinulado)	( <i>Amaranthus</i> de Erdtman) <i>Deeringia</i> <i>Amaranthus</i> s. str. ( <i>Gomphrena</i> de Erdtman) <i>Gomphrena</i> s. str. <i>Froelichia</i> <i>Telanthera</i>	<i>Amaranthus</i> <i>Arthraerua</i> <i>Centemopsis</i> <i>Chionothrix</i> <i>Deeringia</i> <i>Gomphrena</i> <i>Iresine</i> <i>Kyphocarpa</i> <i>Marcelliopsis</i> <i>Mechowia</i> <i>Pfaffia</i> <i>Pseudopiantago</i> <i>Psilotrichum</i> <i>Ptilotus</i> <i>Psilotrichopsis</i> <i>Sericorema</i> <i>Tidestromia</i>

Cuadro 3. Tipos de polen propuestos por diferentes autores.

El polen de las amarantáceas se ha descrito como apolar-asimétrico (Roubi y Moreno, 1991) tetraédrico, cúbico, dodecaédrico o monadas esferoidales (Borsch, 1998); pantoporado (forado, periporado) (Vishnu-Mittre, 1962; Roubi y Moreno, 1991; Borsch, 1998). El número de poros varía considerablemente de cuatro (*Nothosaerva brachiata*) a aproximadamente 250 (*Froelichia floridana*). Polen con metaretícula. El polen de muchos géneros es tectado (Borsch, 1998) o subtectado. El tectum en algunos granos metareticulados cubre la mayor parte de la pared de los mesoporia (Eliasson, 1988; Borsch, 1998). Tectum punctado (Borsch; 1998), por presentar perforaciones de menos de 1  $\mu\text{m}$  esparcidamente distribuidas (Skvarla y Nowicke, 1976; Nowicke y Skavarla, 1979), anulopunctado y generalmente presentan microespinas las cuales están eventualmente distribuidas o están arregladas en una hilera en el margen de los mesoporia. En

polen metareticulado, las microespinas son en forma de diente y tienen diferentes tamaños en un sólo grano o están completamente ausentes (*Tidestromia* sp., *Psilotrichopsis* sp., *Cyathula crispera* y *C. lanceolata*) (Borsch, 1998). Los poros son generalmente circulares a ovados, con membranas porales psiladas, granuladas o baculadas. Los poros pueden o no estar hundidos en las depresiones de lúmina. La sexina es generalmente más gruesa que la nexina en algunos géneros (Vishnu-Mittre, 1962).

Finalmente, es de interés indicar que la morfología del polen en la familia ha sido estudiada principalmente por Skvarla y Nowicke (1976), Nowicke y Skvarla (1979), Eliasson (1988) y Borsch (1998) quienes han contribuido enormemente al conocimiento del polen. Sin embargo, tan sólo Martin y Drew (1970) estudiaron el polen de *Tidestromia lanuginosa* subsp. *eliassonii*, Nowicke (1975) el de *T. lanuginosa* y Nowicke y Skvarla (1979), Eliasson (1988) y Borsch (1998) el de *T. suffruticosa* subsp. *cryptantha*.

Dado que sólo el polen de tres taxa de ocho que forman a *Tidestromia* ha sido estudiado, en este trabajo, es de interés conocer la importancia taxonómica del polen en el grupo.

## MÉTODO.

Se observaron tres muestras diferentes pertenecientes a cada taxón de *Tidestromia* tomando en cuenta la variación morfológica y área de distribución.

Las muestras fueron acetolizadas siguiendo la técnica de Erdtman (1952) la cual fue modificada hasta encontrar la concentración de ácidos y tiempos adecuados para obtener polen libre de materia orgánica. También se observaron

granos de polen de *Alternanthera pycnantha*, *Gossypianthus lanuginosus*, *Froelichia interrupta* y *Guilleminea densa*, tan sólo muestras de las dos últimas especies no fueron acetolizadas.

Posteriormente, pequeñas cantidades de polen acetolizado o sin acetolizar fueron embebidas en gelatina sólida glicerizada para obtener muestras temporales que fueron observadas para su descripción con microscopio de luz. Las descripciones se realizaron a partir de las medidas del diámetro, grosor de exina, tectum a nivel de los elementos estructurales de la metareticula, columelas, sexina y nexina en 10 granos de polen para cada taxa. Se obtuvo la media y desviación estándar de cada una de las características medidas.

El resto del material acetolizado fue observado bajo el uso del MEB para lo cual el polen se deshidrató con concentraciones incrementadas de 50% a 100% de alcohol etílico. Las muestras fueron secadas usando la técnica del punto crítico y cubiertas con oro con una ionizadora Emitech k 500. Después, fueron examinadas y fotografiadas mediante el empleo del MEB Hitachi 2460-N. Con base en las tomas fotográficas de un polen por taxa se obtuvieron las medidas de ancho del metareticulum, ancho del torus y diámetro del pseudo-opérculo.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN.

### A. TERMINOLOGÍA.

A continuación se realizará una breve discusión de los términos que pueden ser empleados para describir el polen de *Tidestromia*.



**FORMA** (figs. 11a-b). El polen de *Tidestromia* es dodecaédrico (Borsch; 1998), circular a hexagonal (Roubi y Moreno, 1991). En *Tidestromia suffruticosa* subsp. *suffruticosa* se observó polen cúbico.

**ORNAMENTACIÓN EN POLEN.** En varios trabajos se describe el polen de *Tidestromia* como fenestrado o reticulado, término que describe un tipo de polen caracterizado por espacios largos carentes de tectum (Punt *et al.*, 1994). El término reticulado para describir el polen en algunas Amaranthaceae ha sido cuestionado por Nowicke (1975) ya que el tectum cubre tanto la parte superior como los lados de los muros (Borsch y Barthlott, 1998). Esta característica no está contemplada en la definición de verdadero retículo de Pragłowski (1971), quien define retículo como un tectum discontinuo (subtectado), en donde el muro consiste de una parte sólida tectada y de una zona infratectal bacular, la cual corresponde con la zona tectada del muro. Por otro lado, las características del polen de *Tidestromia* no coinciden con la descripción de algunos términos delimitados con base en dimensiones de perforaciones y la relación entre lumen o perforaciones y muros que proponen Pragłowski y Punt (1973), así como Vezey y Skvarla (1994).

Borsch (1998) propone el término metareticulado ("retículo de alto orden", meta= por arriba, sobrepuesto) para el retículo de Amaranthaceae, ya que el retículo está compuesto de mesoporia. Los mesoporia por sí mismos pueden mostrar un retículo de bajo orden. Un metareticulado es un retículo compuesto de mesoporias abovedados o arqueados y poros hundidos con una proporción de ancho y largo del mesoporia < 1 micra. El autor menciona que una retícula debe

emplearse únicamente para describir la sexina y que los términos, muros y lumen no deben emplearse en polen metareticulado hasta no caracterizar a un verdadero retículo de bajo orden.

Un carácter distintivo de *Tidestromia* es que la sexina extraporal forma muros que son triangulares en un corte transversal (Eliasson, 1987) o como Borsch (1988) lo expresa, la presencia de mesoporia que se van estrechando continua y distalmente (es triangular en un corte transversal).

Borsch (1998) nombra las partes que conforman a un mesoporium de la siguiente manera: los lados que conforman a un mesoporium los llama elementos estructurales y a lo que ha sido llamado lúmina lo denomina membrana poral. Sin embargo, las membranas porales en *Tidestromia* coinciden con la definición de pseudo-opérculos (fig. 11d).

**ZONA TECTADA DEL MESOPORIUM.** En este trabajo se observó que en los mesoporia del polen de *Tidestromia* hay dos zonas de diferente grosor, una parte alta conformada por la intersección de tres elementos estructurales, nombrada por Borsch (1998) puntos de conjunción del mesoporia (zona p-c-m) (fig. 11c) y una parte baja que es la zona que queda comprendida entre dos puntos de conjunción del mesoporia (zona EE). Las superficies de los mesoporia en las zonas EE, se dividieron en tres zonas (fig. 11c), la zona apical (za), zona media (zm) y zona basal (zb) en relación con la posición de nanoporos (np; fig. 11c) presentes en el tectum, el cual cubre las paredes verticales del mesoporia y por lo tanto a las columelas (nanoporos: poro es el término generalmente aplicado a una apertura circular o elíptica con una relación longitud/ancho menor de 2 micras; micro o nano

es el prefijo para elementos más pequeños de 0.5 micras usado por Punt *et al.*, (1994)). Estas tres zonas varían de tamaño en longitud y los nanoporos varían en número y de tamaño en largo y ancho. Los nanoporos básicamente se presentan en la zona media. Por arriba de la zona media está la zona apical psilada que básicamente comprende todo lo que se halla por arriba de los nanoporos, como los ápices de los puntos de conjunción del mesoporia y la parte apical de los elementos estructurales y la tercera zona que es la zona basal está en contacto con el torus (fig. 11c) (se nombró como torus (t) a la distancia que queda entre la zona basal a el borde del pseudo-opérculo. Torus es una superficie o estructura sólida en forma de dona que envuelve un círculo alrededor de una línea en su plano sin intersectarlo (Merricam-Webster, 1981). Cabe aclarar que los nanoporos son redondos diferentes a las nanofisuras (nf) que son marcas que se presentan en los mesoporia a manera de largos y estrechos óvalos. Las nanofisuras y los nanoporos pueden encontrarse juntos a tan sólo presentarse nanoporos.

*ORNAMENTACIÓN EN LA ZONA TECTADA DEL MESOPORIUM.* La ornamentación ha sido descrita en *Tidestromia* como psilada (Eliasson, 1988, Borsch 1998). Borsch (1998), propone un tipo de polen para la familia denominado "*Tidestromia*", que se caracteriza entre otras cosas por ser psilado; sin embargo, se encontró que si bien lo común en el género el polen es no ornamentado (fig. 11a), en algunos mesoporia de un mismo polen se observó la presencia de nanoverrugas como en *Tidestromia carnososa* (figs. 12a-b) y *T. suffruticosa* subsp. *suffruticosa* (12c) o una clara ornamentación de tipo nanoequinada que se presenta en un grupo de especímenes provenientes del Sur de los Estados Unidos

y noroeste de México correspondientes a *T. lanuginosa* subsp. *eliassonii* (fig. 12d), una subespecie nueva reconocida en ese trabajo con base en características morfológicas de polen y tricomas. La ornamentación nanoequinada en la zona apical de los mesoporia ya había sido descrita por Martin y Drew (1970) para *Tidestromia lanuginosa*. La presencia de este tipo de polen dentro del género es exclusiva de la subsp. *eliassonii* y refuta la generalidad propuesta por varios autores en describir el polen de *Tidestromia* como psilado.

El polen ornamentado corroboró las observaciones de Martín y Drew (1970), excepto que en los mesoporia de las muestras observadas en este trabajo las proyecciones corresponden exclusivamente a nanoespinas sin presentar la supuesta variabilidad que encontraron Martín y Drew.

**ABERTURAS.** Aunque se ha descrito el polen de la familia como pantoporado o periporado, estos términos son sinónimos. Punt *et al.* (1994) recomiendan emplear el prefijo panto.

En *Tidestromia* las aberturas corresponden a pseudo-opérculos (po) característica que ya había sido descrita por Martínez *et al.* (1993) para *Achyranthes aspera* e *Iresine celosia* (= *Iresine diffusa* var. *diffusa*) como poros circulares con pseudo-opérculos verrugosos (fig. 11c).

**ORNAMENTACIÓN EN LAS ABERTURAS.** Skvarla y Nowicke (1976) mencionan que *Amaranthus*, *Gomphrena* y *Froelichia*, los granos de polen están cubiertos con cuerpos angulares de ectexina. Zandonella y Lecocq (1977) mencionan que la ornamentación es verrugosa en algunas especies de la familia Amaranthaceae,

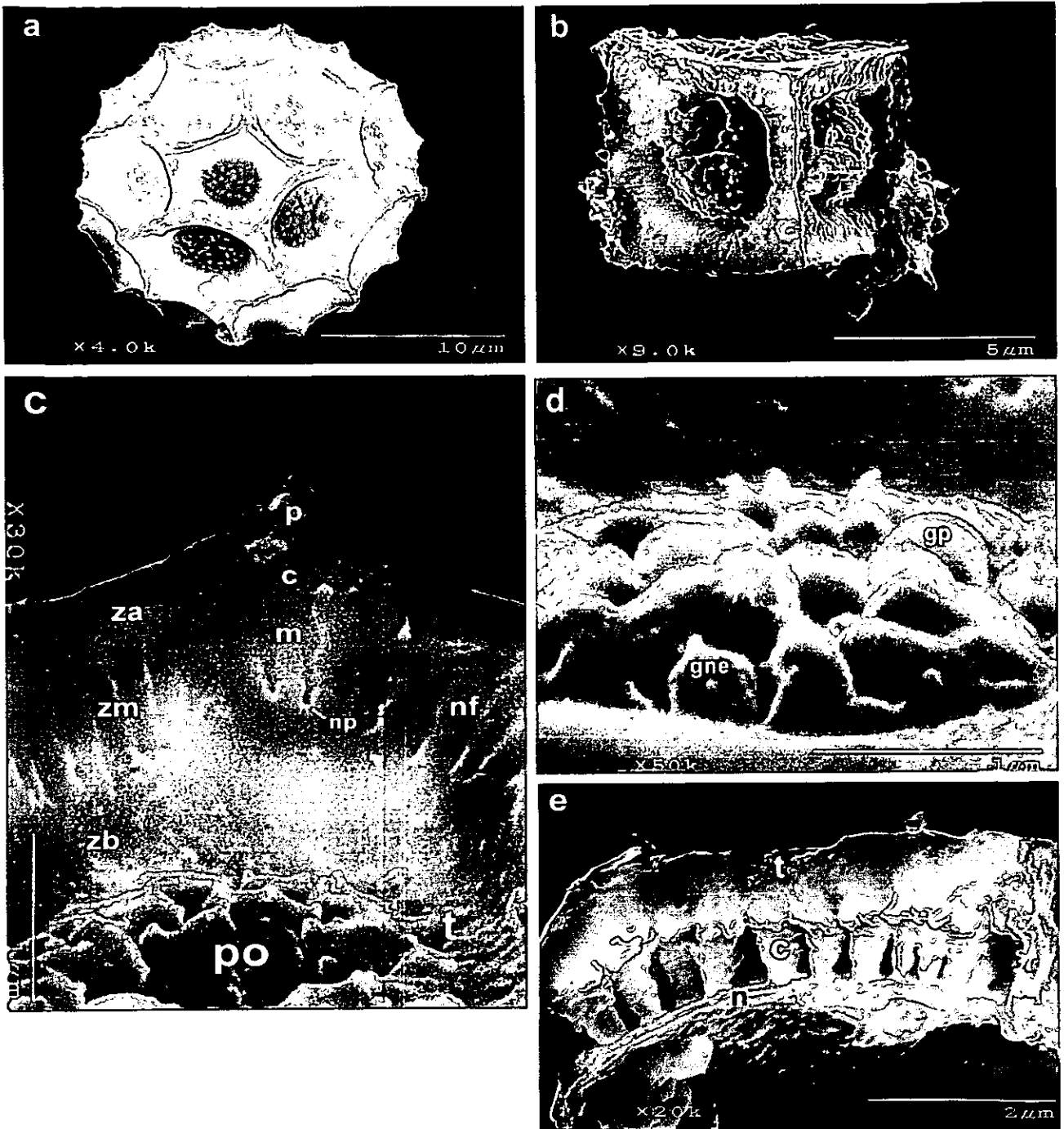
como *Acnida cannabina* y *Froelichia floridana* similares a la ornamentación de *Tidestromia*. Verruga de acuerdo con Punt *et al.* (1994) es un elemento de ectexina con un ancho mayor de 1 micra, es más ancha que alta y no está constreñida en su base.

Borsch (1998) se refiere a la nanornamentación como cuerpos de ectexina que difieren en tamaño, en cercanía entre ellos, forma y número. Las formas, sólo observables al MEB, que describe son microespinas, estrellado, triangulares, en forma de diente o cono.

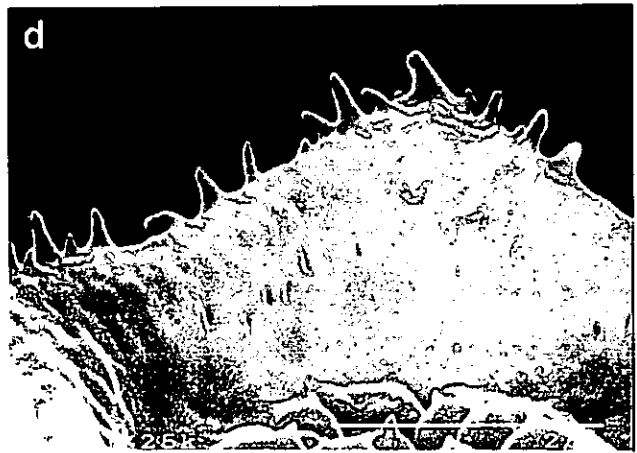
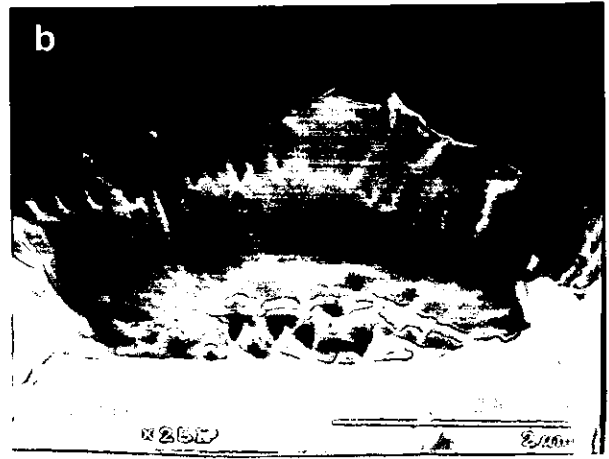
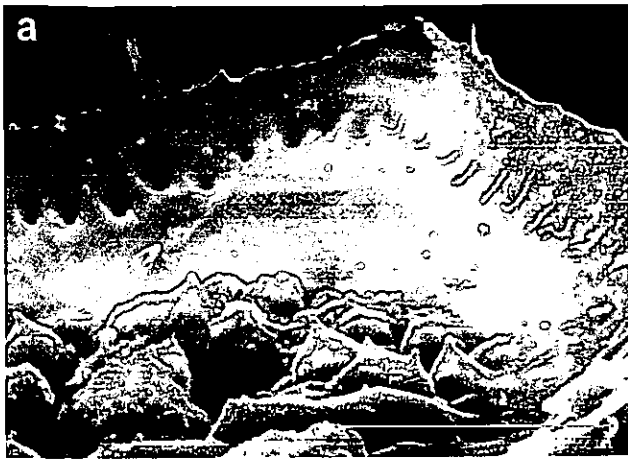
En este trabajo, se consideró que el término que se apega de manera más clara al tipo de ornamentación de los granos de polen en los pseudo-opérculos es el término granulum: plural grana; gránulos profundamente delimitados, vástagos o estructuras similares, elementos embebidos dentro o sobre la endexina (Ingwersen) (Kremp, 1968). De la descripción que da Punt *et al.*, (1994) para granulum sólo lo referente al tamaño, que es menor de 1 micra en todas las direcciones, se aproxima a lo observado.

Se emplea el término nanoespinas para las estructuras que se elevan en el ápice (término general para la punta de un órgano (Punt *et al.*, 1994)) de algunos granulum. Se considera que la definición tipo puntuado-espinuloso (Nowicke y Skvarla, 1979) es poco adecuada pues la ornamentación para los grana no sólo consta de nanoespinas sino también otros son psilados.

En conclusión se puede decir que con base en las aberturas el polen de *Tidestromia* es pantoporado. Las aberturas presentan un pseudo-opérculo ornamentado con grana arreglados irregularmente en forma continua o contigua.



**Fig 11.** Fotomicrografías del polen en MEB. **a.** Polen poligonal de *Tidestromia suffruticosa* subsp. *suffruticosa* (Sánchez-del Pino 47 et al.). **b.** Polen cúbico de *T. suffruticosa* subsp. *suffruticosa* (Sánchez-del Pino 77 et al.). **c.** Partes que constituyen al metareticulo de *T. suffruticosa* subsp. *suffruticosa* (Sánchez-del Pino 41 et al.). *p-c-m.* Partes de conjunción del metareticulum. *za.* Zona apical. *zm.* Zona media. *zb.* Zona basal. *np.* Nanoporo. *nf.* Nanofisura. *t.* Torus. *po.* Pseudo-opérculo. **d.** Detalle de la ornamentación en los pseudo-opérculos en *T. suffruticosa* subsp. *cryptantha* (Everett 23022 y Balls). *gp.* Granulum psilado. *gne.* Granulum con nanoespinas. **e.** Capas de la exina en *T. rhizomatosa* (Sánchez-del Pino 46 et al.) *t.* Tectum. *c.* Columelas. *n.* Nexina.



**Fig. 12.** Fotomicrografías de la ornamentación en MEB. a. Nanoverrugas en *Tidestromia carnososa* (Sánchez-del Pino 70 et al.). b. Nanoverrugas en *T. carnososa* (Correll 30584 y Correll). c. Nanoverrugas en *T. suffruticosa* subsp. *suffruticosa* (Sánchez-del Pino 77 et al.). d. Nanoequinada en *T. lanuginosa* subsp. *eliassonii* (Bohmer 1189).

Estas estructuras pueden ser psiladas (gp) o pueden presentar nanoespinas en su ápice (gne) (fig. 11d).

*TORUS*. El pseudo-opérculo está rodeado por el torus que presenta una superficie psilada. El torus a su vez están rodeado por los elementos estructurales de los mesoporia que forman figuras hexagonales o pentagonales (fig. 11c). Borsch (1998) se refiere a esta estructura como estructura en forma de anillo que delimita al pseudo-opérculo.

*EXINA*. En *Tidestromia* la exina es subtectada. El tectum en los mesoporia cubre tanto la zona apical de los mesoporia como sus paredes verticales, por lo que las columelas siempre están totalmente cubiertas.

El género *Tidestromia* presenta una ectexina de tres niveles: tectum (t), columelas (c) y nexina (n) (fig. 11e) que caracteriza los granos de polen de las Centrospermales como ha sido reportado por Zandonella y Lecocq (1977).

#### B. DESCRIPCIÓN DEL POLEN DE *TIDESTROMIA*.

Polen circular a hexagonal o cúbico (*T. suffruticosa* subsp. *suffruticosa*), pantoporado, subtectado, metaretícula con mesoporia tectadas, tanto en el ápice como a los lados, zonas tectal del mesopodium ornamentado o psilado, presencia de puntos de conjunción de los mesoporia que afectan el grosor de la exina, porados con un pseudo-opérculo ornamentado con grana que pueden ser psiladas o presentar nanoespinas en su ápice, presencia de un torus psilado alrededor de los pseudo-opérculos. En el MEB la exina presenta una estructura



con un tectum, columelas y nexina diferentes en grosor entre las especies como puede verse en el cuadro 4.

### C. VARIACIÓN MORFOLÓGICA.

*INTRA-ESPECÍFICA.* El polen en los taxa de *Tidestromia* presenta variación en diámetro, número y diámetro de las aperturas, tamaño de las partes altas y bajas de los muros; tamaño, número y forma de los microporos, diámetro de los pseudo-opérculos, tamaño de la grana y de las proyecciones tipo espínulas en sus ápices. El intervalo de variación de estas características puede ser poco evidente, como en la mayoría de los taxa, a muy evidente como en *Tidestromia suffruticosa* subsp. *suffruticosa* debido a la presencia de polen cuadrado, no obstante es posible caracterizar a los taxa.

*INTER-ESPECÍFICA.* Las diferencias interespecíficas observadas en *Tidestromia* son: 1. Diámetro de los granos de polen; 2. Características de importancia en aberturas como: número de las aberturas, diámetro de los pseudo-opérculos, ancho de los tori, forma de la grana, tamaño de la grana, ornamentación de la grana, tamaño de la ornamentación de la grana; 3. Características de la estructura del polen como: grosor de los mesoporia, grosor de los puntos de conjunción del mesoporia, grosor de los elementos estructurales, presencia o ausencia de nanoporos, tamaño de los nanoporos, distancia entre los nanoporos, densidad de nanoporos, presencia o ausencia de fisuras, tamaño de las fisuras y 4. Características en la exina como: medidas de grosor de la sexina y la nexina.

#### D. DESCRIPCIÓN GENERAL DEL POLEN DE LOS TAXA DE *TIDESTROMIA*.

Es de interés mencionar que los caracteres observados como variables entre las especies, tan sólo fueron analizados algunos de ellos para obtener un valor representativo. Estos caracteres fueron: el diámetro del polen (DT), número de poros (NP) observados en una vista general obtenida a través del uso del MEB, grosor de la exina de los elementos estructurales (GEEE), grosor de la exina en las partes de conjunción del mesoporia (GEPCM), ancho del metareticulum (AM), ancho del torus (AT), diámetro del pseudo-opérculo (DO), tectum de los elementos estructurales (TEE), columelas de los elementos estructurales (CEE) y nexina de los elementos estructurales (TEE), tectum de las partes de conjunción del mesoporia (TPCM), columelas de las partes de conjunción del mesoporia (CPCM) y nexina de las partes de conjunción del mesoporia (NPCM). Los datos obtenidos en micras se muestran en el cuadro 3.

Los valores constantemente más bajos de todas las medidas realizadas en polen, corresponden a *Tidestromia suffruticosa* subsp. *cryptantha*. En el resto de los taxa los valores tienden a sobrelaparse, por lo que no se definen intervalos numéricos que los caracterize.

Con base en el número de poros se distinguen dos grupos: uno conformado por *T. carnososa* (fig. 13a), *T. lanuginosa* (figs. 13b-c), *T. suffruticosa* subsp. *cryptantha* (fig. 14b), *T. rhizomatosa* (fig. 13d), *T. tenella* (fig. 14c) y *T. valdesii* (fig. 14d) presentan de 6 a 7 poros en una vista. El segundo grupo conformado por *T. suffruticosa* subsp. *suffruticosa* (fig. 14a) que presenta de 12 a 14 poros por vista. Al observar los valores de variación extrema correspondientes al polen cúbico, triangular o pentagonal que es común en *T. suffruticosa* subsp. *suffruticosa* (ver

cuadro 4), la característica para número de poros se comparte con otros taxa. Además, cabe mencionar que de las características cuantitativas analizadas en este trabajo, al considerar la desviación estándar, la variación interespecífica es considerable.

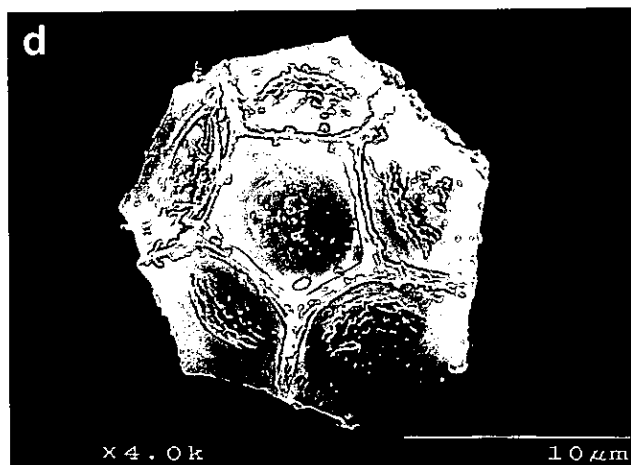
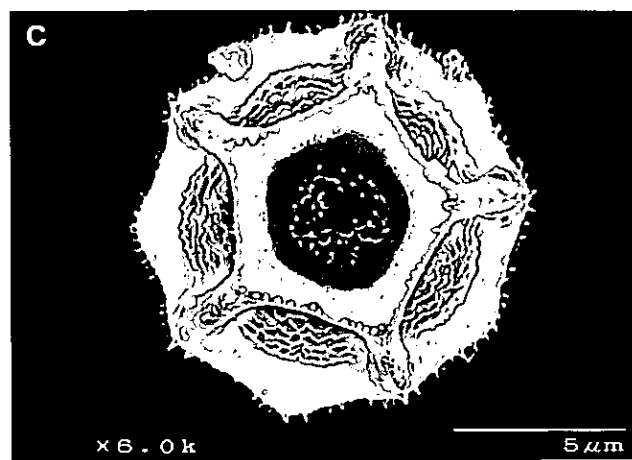
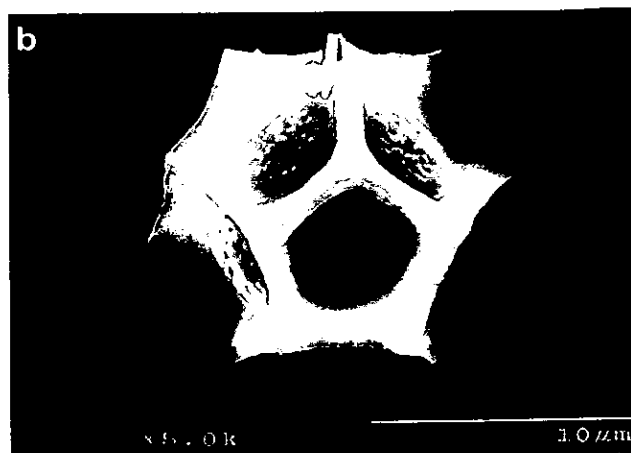
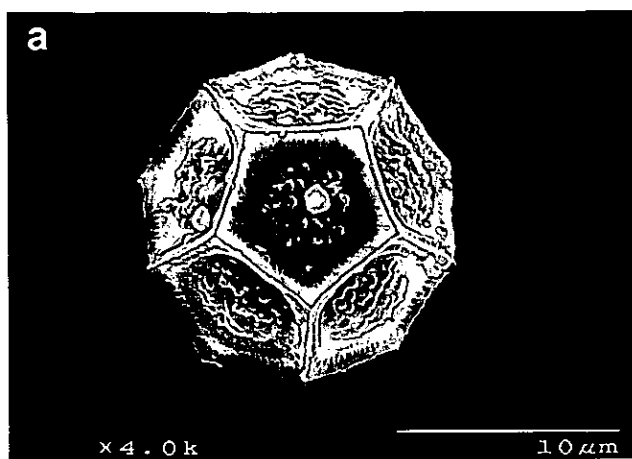
Es posible que algunos de los caracteres, como los relacionados a características cualitativas y cuantitativas de nanoporos, fisuras y grana tengan valor taxonómico para lo cual se requiere aumento del tamaño de muestra y un tratamiento controlado de la técnica de acetólisis para obtener granos de polen sin ruptura de las partes que lo constituyen ya que, al menos en el caso de medir las características ya mencionadas en la grana, es importante que los pseudo-opérculos no estén rotos pues valores como tamaño pueden ser poco representativos en granos dañados por la técnica.

TAXA	DT	NP	GEEE	GEPCM	TEE	TPCM	CEE	CPCM	NEE	NPCM	AM	AT	DO
<i>T. camosa</i>	21.65 ± 2.295	6	1.55±0.15	3.2±0.245	0.5	1.7±0.245	0.75±0.245	1	-0.5 a 0.5	0.5	1.1	0.6	4.5
<i>T. lanuginosa</i> subsp. <i>lanuginosa</i>	23 ± 2.1	6	1.55±0.15	3.55±0.15	0.5	2	0.55±0.15	1	0.5	0.5	0.9	0.5	4.9
<i>T. lanuginosa</i> subsp. <i>eliassonii</i>	19.5 ± 2.53	6	1.5	2.7±0.245	0.5	1.2±0.245	0.5	1	0.5	0.5	1.0	0.6	3.1
<i>T. rhizomatosa</i>	23.7 ± 1.365	6	1.5	3.4±0.2	0.5	1.9±0.2	0.5	1	0.5	0.5	0.9	0.5	2.8
<i>T. suffruticosa</i> subsp. <i>suffruticosa</i>	21.1 ± 4.91	12-14	1.4±0.5	3.3±0.72	-0.5 a 0.5	1.9±0.6	0.55±0.16	0.9±0.32	-0.5 a 0.5	0.5	1.3	0.6	2.9
<i>T. suffruticosa</i> subsp. <i>cryptantha</i>	17.45 ± 2.465	7	1.1±0.2	2.35±0.32	-0.5 a 0.5	1.05±0.15	0.5	0.85±0.23	-0.5 a 0.5	-0.5 a 0.5	0.8	0.5	4.0
<i>T. tenella</i>	21.65 ± 3.975	6	1.4±0.2	2.65±0.39	-0.5 a 0.5	1.3±0.24	-0.5 a 0.5	0.85±0.23	-0.5 a 0.5	0.5	0.9	0.6	3.4
<i>T. valdesii</i>	26.65 ± 3.325	6	1.45±0.15	3.3±0.33	-0.5 a 0.5	1.85±0.23	0.5	0.95±0.15	-0.5 a 0.5	0.5	1.3	0.6	4.4

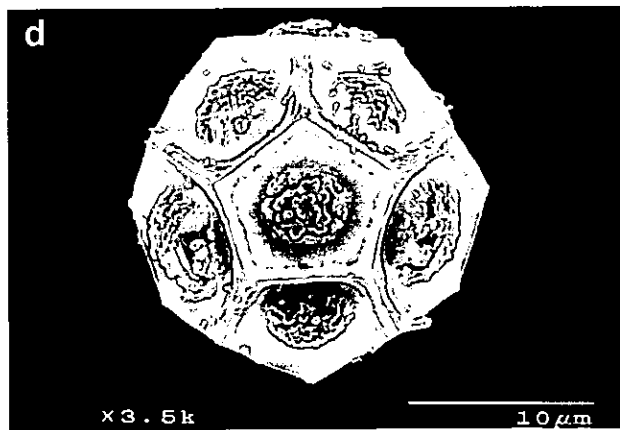
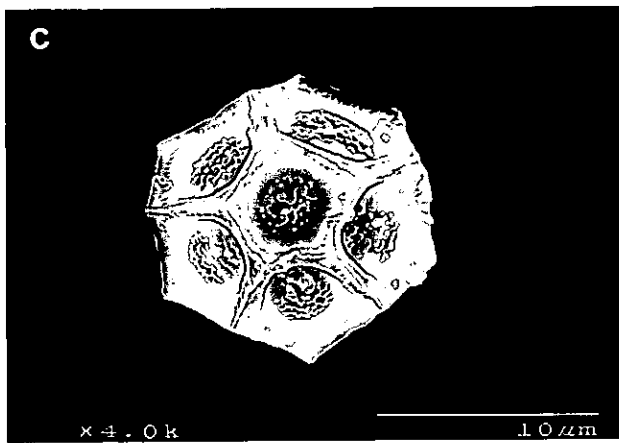
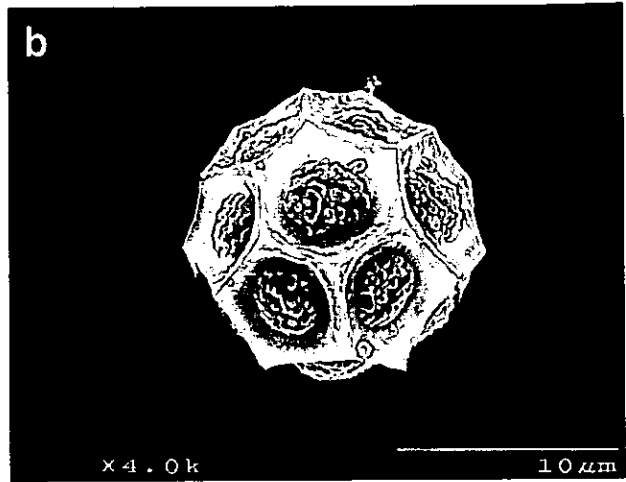
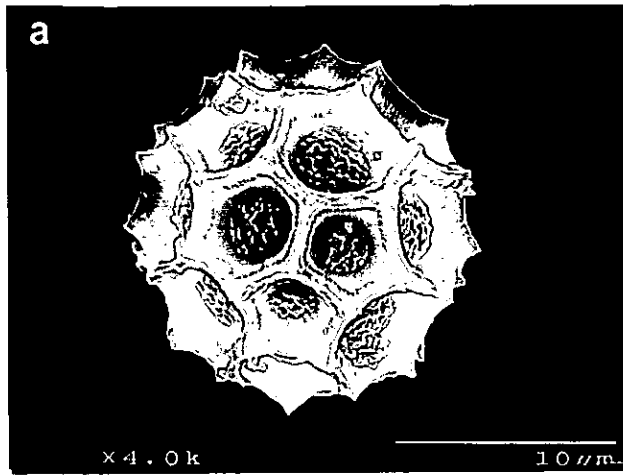
CUADRO 4. Promedios y desviación estándar de algunos caracteres polínicos en los taxa de *Tidestromia*. DT. Diámetro total. NP. Número de poros. GEEE. Grosor de exina en los elementos estructurales. GEPCM. Grosor de exina en las partes de conjunción del mesoporia. TEE. Tectum en los elementos estructurales. TPCM. Tectum en las partes de conjunción del mesoporia. CEE. Columelas en los elementos estructurales. CPCM. Columelas en las partes de conjunción del mesoporia. NEE. Nexina en los elementos estructurales. NPCM. Nexina en las partes de conjunción del mesoporia. AM. Ancho del metareticulum. AT. Ancho del torus y DO. Diámetro del pseudo-opérculo.

TAXA	DT	NP	GEEE	GEPCM	TEE	TPCM	CEE	CPCM	NEE	NPCM
<i>Tidestromia suffruticosa</i> subsp. <i>suffruticosa</i>	9.35 ± 1.75	1	1.1 ± 0.39	2.6±0.5	0.5	1.3±0.42	-0.5 a 0.5	0.8±0.35	-0.5 a 0.5	0.5

CUADRO 5. Promedios y desviación estándar de algunos caracteres polínicos de *Tidestromia suffruticosa* subsp. *suffruticosa*. DT. Diámetro total, NP. número de poros, GEEE. Grosor de exina en los elementos estructurales. GEPCM. Grosor de exina en las partes de conjunción del mesoporia. TEE. Tectum en los elementos estructurales. TPCM. Tectum en las partes de conjunción del mesoporia. CEE. Columelas en los elementos estructurales. CPCM. Columelas en las partes de conjunción del mesoporia. NEE. Nexina en los elementos estructurales y NPCM. Nexina en las partes de conjunción del mesoporia.



**Fig. 13.** Vista del polen en MEB. a. *Tidestromia carosa* (Sánchez-del Pino 70 et al.). b. *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa* (Sánchez-del Pino 19 et al.). c. *T. lanuginosa* subsp. *eliassonii* (Bohmer 1189). d. *T. rhizomatosa* (Sánchez-del Pino 46 et al.).



**Fig. 14.** Vista del polen en MEB a. *Tidestromia suffruticosa* subsp. *suffruticosa* (Sánchez-del Pino 77 et al.). b. *T. suffruticosa* subsp. *cryptantha* (Borell s.n. 4-dic-1934). c. *T. tenella* (Villarreal 4459). d. *T. valdesii* (Capó s.n. 24-nov-1978).

### 3. ESTUDIOS CROMOSOMICOS

#### INTRODUCCIÓN.

En la familia Amaranthaceae se han reportado hasta el momento, números cromosómicos que van de 6, 7, 8, 9, 10, 13 (Robertson, 1981), 11, 12 (Turner, 1994), 16 (Greizerstein y Poggio, 1992), 17, 18, 21, 24, 25, 27, 29, 32, 34, 50 y 54 (Goldblatt 1981; 1984; 1985; 1988; 1990).

En Amaranthaceae ha habido pocos conteos cromosómicos y aún se desconocen los de cerca de 2/3 de los géneros de la familia. La poliploidía es muy común en la familia, correspondiente a una frecuencia del 50 % de acuerdo con los datos obtenidos de los taxa estudiados hasta la fecha (Turner, 1994).

El estudio realizado por Tucker y Sauer (1958) en poblaciones de *Amaranthus* aberrantes distribuidos en la delta de Sacramento y San Joaquín en California pertenecientes a *A. caudatus*, *A. cruentus*, *A. hybridus*, *A. powelli* y *A. retroflexus*, evidencia que la hibridación entre las cinco especies es la mejor explicación de la genesis de esas poblaciones, en donde no todos los híbridos son estériles, por lo que se sugiere anfiploidia.

Grant (1959), obtuvo los números cromosómicos de cuatro especies de *Amaranthus* dioicos y postula que la presencia de  $n = 16$  y  $17$ , tanto en *Amaranthus* dioicos como en monoicos se debe a la condición aneuploide que surgió tempranamente en el género, mientras que el hábito dioico ha sido un fenómeno secundario como resultado de hibridación.

Turner (1994) menciona que los conteos diploides con un número cromosómico base  $x = 8$  y  $9$  son comunes en la familia y algunas veces se

encuentran un  $x = 17$ , por lo que el autor considera a los conteos  $(8 + 9)$  como anfiploides ancestrales.

El número cromosómico básico de mayor frecuencia encontrado en 16 géneros es  $x = 8$ , seguido por el número cromosómico  $x = 9$  que se presenta en 14 géneros. También existen géneros en la familia Amaranthaceae con números cromosómicos de  $x = 10$  y  $11$ , aunque probablemente estos números sean disploides ascendentes derivados del número cromosómico  $x = 9$  (Turner, 1994).

El arreglo de los conteos diploides con base en  $x = 7, 8, 9, 10$  y  $11$  indica que la displodia ( $7 \leftarrow 8 \rightarrow 9, 10, 11$ ) y anfiploidia ( $17 = 8 + 9$ ) han sido los factores que intervienen en la evolución de la familia Amaranthaceae y del orden Caryophyllales en general (Turner, 1994).

Reportes del número cromosómico del género son limitados, únicamente se conoce el número cromosómico obtenido por Goldblatt (1988) con un valor de  $n = 10$  para *Tidestromia lanuginosa* var. *lanuginosa*.

## MÉTODO.

Se realizaron técnicas citogenéticas para la obtención del número cromosómico en meiosis, y en mitosis. Para el primer caso, se separaron anteras jóvenes de botones florales fijados en el campo en farmer, se colocaron en un portaobjetos con una gota de "Hoyers" (Anderson, 1954) y una de acetorceína (García, 1988), se maceraron y se cubrieron con un cubreobjetos. Se observaron en microscopio óptico hasta encontrar cromosomas en metafase. Las preparaciones con campos en los que se pudieron contar los cromosomas, se



sellaron con barniz para hacer muestras semipermanentes. Para el segundo caso, se obtuvieron raíces jóvenes de semillas germinadas, se cortaron las raíces jóvenes, se colocaron en 8 hidroxiquinoleína (García, 1988) 0.002 M durante 5 horas en oscuridad. Después de ese tiempo, fueron enjuagadas con agua destilada y fijadas en farmer. Posteriormente fueron lavadas con agua destilada, se colocaron en HCL 1N a 60 °C durante 12 minutos, posteriormente pasaron a Feulgen (García, 1988) por una hora en oscuridad. Se cortaron las porciones teñidas sobre un portaobjetos, se agregó a las muestras una gota de acetorceína al 1% y se cubrieron con cubreobjetos. Se separó el tejido golpeando suavemente sin presionar el cubreobjetos. Las muestras que presentaron campos con cromosomas perfectamente separados se hicieron permanentes para lo cual se marcaron los bordes del cubreobjeto con un lápiz blanco, se marcó la preparación con los datos necesarios que debe llevar la etiqueta, la muestra se colocó en hielo seco durante 15 a 30 minutos. Pasando ese tiempo, con ayuda de un bisturí se separó el cubreobjetos del portaobjetos sobre el hielo seco, después fueron lavados inmediatamente en alcohol absoluto varias veces hasta haber eliminado el exceso de acetorceína. Se dejaron secar y finalmente con una gota de resina se colocó el cubreobjetos siguiendo las marcas del lápiz blanco. Se dejó en el horno para su secado por aproximadamente 15 días.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN.

Los conteos cromosómicos realizados en células meióticas fueron posibles para dos especies, obteniéndose el número cromosómico de 12 para *Tidestromia lanuginosa* subsp. *lanuginosa* (fig. 15a ) y de 11 para *T. tenella* (fig. 15b ). Estos

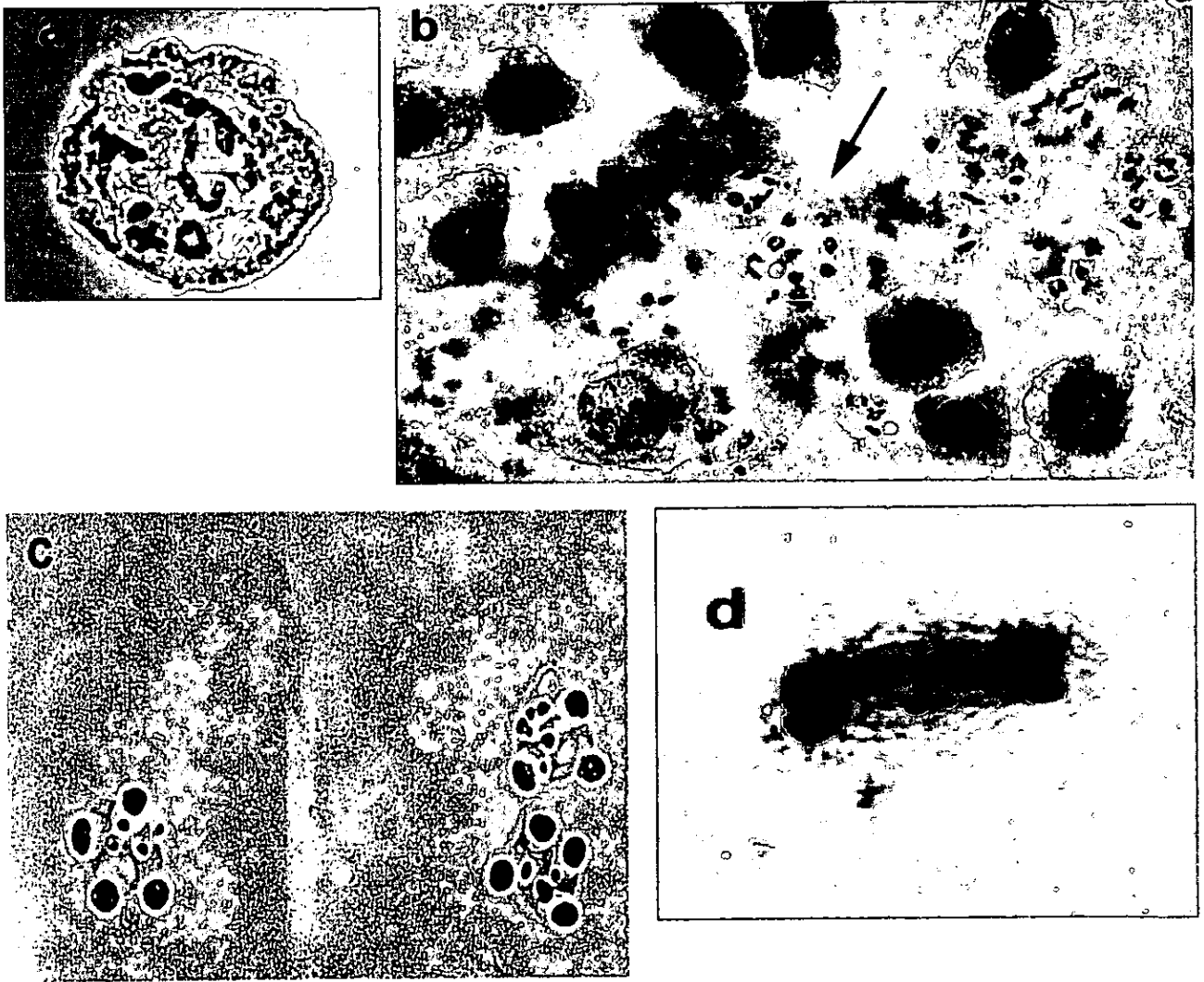
números difieren del citado por Goldblatt (1988) de  $n = 10$  para *Tidestromia lanuginosa* var. *lanuginosa*, lo que sugiere que probablemente *T. lanuginosa* presenta diferentes números cromosómicos o bien que hubo un error en el conteo de Goldblatt (1988). En *Tidestromia suffruticosa* no se pudieron hacer conteos en meiosis debido a que no se logró separar los cromosomas. No obstante, en algunos campos se observaron micronúcleos (fig. 15c). En *Tidestromia suffruticosa* subsp. *suffruticosa* y en *T. tenella* se observaron cromosomas retardados (fig. 15d). Los cromosomas retardados dan lugar a la formación de micronúcleos (Singh, 1993) debido a anomalías en el apareamiento durante la meiosis que pueden deberse a un reflejo de poca homología cromosómica, presencia de genes que inhiben el apareamiento o bien debido a la presencia de cromosomas extras por un origen híbrido.

Con respecto al número cromosómico mitótico, tan sólo pudo observarse que *T. suffruticosa* es un posible poliploide pero no se pudo precisar el número cromosómico. En el resto de las taxas fue difícil obtener radículas debido a que las semillas no germinaron.

De acuerdo con estos resultados y aún considerando los problemas técnicos de separación de cromosomas, el número cromosómico en el género podría ser variable de  $n = 11$  y  $12$ .

Es posible que la diferencia de números cromosómicos en el género *Tidestromia* pueda deberse a factores de especiación aneuploide como ha sido indicado por Grant (1959) para el género *Amaranthus* o bien disploidia y anfiploidia como ha sido indicado por Turner (1994) para la familia. Con base en los datos obtenidos, si bien no se puede plantear una hipótesis de especiación en el género,

es posible sugerir que en *Tidestromia*, como en otros géneros de Amaranthaceae con  $n = 10, 11$  y  $12$  cromosomas, estos números probablemente sean disploides ascendentes derivados del número cromosómico  $x = 9$  de acuerdo con Turner (1994).



**Fig. 15.** Cromosomas. a. Cromosomas meióticos de *Tidestromia lanuginosa* subsp. *lanuginosa* mostrando 12 II (Sánchez-del Pino 2 et al.). b. Cromosomas meióticos de *T. tenella* mostrando 11 II (Sánchez-del Pino 82 et al.). c. Micronúcleos de *T. suffruticosa* subsp. *suffruticosa* (Sánchez-del Pino 13 et al.). d. Cromosomas retardados de *T. tenella* (Sánchez-del Pino 82 et al.).

#### 4. ANÁLISIS FILOGENÉTICO.

##### INTRODUCCIÓN.

El género *Tidestromia* no ha sido revisado taxonómicamente con anterioridad a este trabajo y no se conocen sus relaciones con otros géneros afines ni aún entre sus especies.

*Tidestromia* con seis especies reconocidas en este trabajo ha sido ubicado dentro de la subfamilia Gomphrenoideae cuya posición taxonómica dentro de las tribus y subtribus han variado.

Schinz (1934), incluyó en la subfamilia Gomphrenoideae a la tribu Brayulineae con las subtribus Brayulineinae y Tidestromiinae ambas con un género, y a la tribu Gomphreneae con las subtribus Froelichiinae y Gomphreninae (Cuadro 1). Eliasson (1988) consideró que la clasificación de Schinz (1934) refleja la relación entre los taxa de la familia de manera más natural; sin embargo, mencionó que la relación entre *Guilleminea* (=Brayulineae) y *Tidestromia* es superficial ya que la presencia de flores arregladas en pequeños glomérulos axilares es un carácter de poca importancia taxonómica para caracterizar a la tribu. Indicó que *Guilleminea* claramente pertenece a la tribu Gomphreneae por las características florales y la estructura del polen, mientras que *Tidestromia* probablemente ocupa una posición aislada dentro de la subfamilia Gomphrenoideae debido a la presencia de un involucro formado por hojas que sostienen a la inflorescencia y por tener polen morfológicamente diferente.

Henrickson (1987) indicó que los géneros relacionados con *Tidestromia* son *Guilleminea* y *Gossypianthus* que claramente se ubican en la tribu Gomphreneae Endl. o subfamilia Gomphrenoideae (Endl.) Schinz, por la presencia de una teca

bilocular, un sólo óvulo péndulo y un funículo alargado y arqueado. Estos géneros presentan inflorescencias de tipo espigas mientras que en *Tidestromia* se caracterizaron dicasios.

*Guilleminea* está más estrechamente relacionado con *Gossypianthus* que autores como Mears (1967) los consideraron un mismo género.

Es de interés para este estudio probar la monofilia del género, así como conocer los caracteres que definan a *Tidestromia*. También es interesante emplear los resultados para hacer una interpretación biogeografía del grupo, así como obtener evidencia sobre el papel que los suelos en los que se desarrollan los taxa de *Tidestromia* representan en su especiación.

**MÉTODO.**

Muestra taxonómica. Se estudiaron 11 especies, de las cuales seis pertenecen a *Tidestromia* y cinco a los grupos externos (Cuadro 6).

TERMINALES DEL GRUPO INTERNO.	TERMINALES DEL GRUPO EXTERNO.
<i>Tidestromia carnosa</i>	<i>Alternanthera pycnantha</i>
<i>Tidestromia lanuginosa</i>	<i>Alternanthera sessilis</i>
<i>Tidestromia rhizomatosa</i>	<i>Froelichia interrupta</i>
<i>Tidestromia suffruticosa</i>	<i>Gossypianthus lanuginosus</i>
<i>Tidestromia tenella</i>	<i>Guilleminea densa</i>
<i>Tidestromia valdesii</i>	

Cuadro 6. Nombre de los terminales de los grupos interno y externo empleados para el análisis filogenético.

Grupo interno. Los taxa seleccionados como representativas del grupo interno corresponden a las especies de *Tidestromia* delimitadas en este trabajo. Las

subespecies reconocidas en *Tidestromia lanuginosa* y en *T. suffruticosa* no fueron incluidas como taxa terminales del grupo interno debido a que la codificación entre los taxa infraespecíficos de cada especie fue similar entre ellas tan sólo diferenciándose en características de polen que corresponden a tipo de ornamentación en las subespecies de *T. lanuginosa* y número de poros en una vista del polen circular en *T. suffruticosa*, variación en los ápices del tipo de tricomas presentes en tallos, brácteas y nomofilas de *T. lanuginosa* así como diferentes formas de hojas en las subespecies de *T. suffruticosa*. Una clara caracterización de seis especies hace suponer la ausencia de flujo génico entre las especies aún cuando algunas de ellas son simpátricas, pero en las subespecies es probable la presencia de flujo génico evidenciado no sólo por compartir la mayoría de las características morfológicas sino también la distribución geográfica en algunos puntos, por lo tanto en este trabajo se optó por codificar únicamente los caracteres referentes a las especies.

Grupo externo. El género *Guilleminea* se seleccionó debido a que es el único género ubicado junto con *Tidestromia* dentro de la misma tribu por Schinz (1934). *Gossypianthus* fue seleccionado, debido a la gran similitud morfológica con *Guilleminea* ya que este género fue fusionado con *Guilleminea* por Mears (1987). El género *Froelichia* se escogió considerando que es el género con mayores disimilitudes con *Tidestromia* dentro de la subfamilia Gomphrenoideae y por tanto seleccionado como raíz del árbol filogenético. Finalmente el género *Alternanthera* se eligió, debido a que la primera clasificación de la familia Amaranthaceae propuesta por Moquin-Tandon (1849) ubicó a *Tidestromia* como la sección *Cladothrix* en el género *Alternanthera*.

Los terminales del grupo externo se eligieron considerando especies representativas de tres géneros. *Gossypianthus* y *Guilleminea* tienen dos especies cada uno (Henrickson, 1987), mientras que *Froelichia* tiene 12 especies (Robertson, 1981). Para incluir la variación morfológica de *Alternanthera* con 150-200 especies (Eliasson, 1987) se incluyeron en el análisis filogenético dos especies, *A. sessilis* que es la especie tipo del género y *A. pycnantha* que es representativa del hábito arbustivo.

Caracteres. Se utilizaron 16 caracteres morfológicos de tricomas, tallos, nomofilas, brácteas, copas del involucro maduro, tépalos, estambres, apéndices interestaminales, polen y estigmas. Los caracteres y la codificación empleada para el análisis filogenético se discute a continuación. La matriz de caracteres se muestra en el cuadro 7. Los estados de los caracteres desconocidos para los taxa se anotan como ? y los inaplicables como una diagonal (/).

0. Hábito. 0 = Anual, 1 = Perenne. Este carácter se determinó por el aspecto de los tallos y las raíces. En *Tidestromia* se distinguen especies anuales y perennes; las primeras tienen tallos y raíces herbáceas, mientras que las perennes presentan tallos sufrutescentes, sufruticulosos o rizomatosos. Para los grupos externos con excepción de *Alternanthera pycnantha*, los estados de carácter fueron obtenidos de literatura. *Alternanthera sessilis* es tanto anual como perenne (Eliasson, 1987), *Froelichia interrupta* es perenne (Eliasson, 1987), *Gossypianthus* y *Guilleminea* son perennes (Henrickson, 1987) y *Alternanthera pycnantha* es perenne.



1. Tricomas en los tépalos. 0 = simples, 1 = ramificados. El carácter fue codificado en dos estados, en vez de emplear los tipos básicos de tricomas encontrados en el género debido a que fue difícil establecer homologías. Inicialmente se estudiaron la forma de los ápices así como la orientación, forma y tamaño de las ramas para encontrar diferencias que permitieran ser de importancia filogenética. Estas características fueron consideradas informativas debido a que en *Tidestromia tenella* y *T. valdesii* los tricomas barbelados difieren tan sólo en la forma de los ápices siendo redondeados en la primera especie y subulados en la segunda (fig. 1). Las ramas presentes a lo largo de los tricomas barbelados son reflejas. En el resto de los taxa los tricomas de tipo Fadenhaare como completamente ramificados, presentan tanto ápices agudos como ramificados (figs. 2 y 3). Las ramas en estos dos últimos tipos de tricomas son ascendentes, erectas, reflejas o sinuosas. Debido a que la orientación de las ramas reflejas se presenta en algunas ramas de los tricomas de tipo Fadenhaare y la delimitación del ápice de los tricomas considerando tamaños o a la célula apical no permitió resolución, no se consideraron otras características que codificar en los tricomas. En *Alternanthera pycnantha*, *Froelichia*, *Gossypianthus* y *Guilleminea* los tricomas son simples mientras que en *Alternanthera sessilis* los tépalos son glabros, por lo que se codificó al carácter como inaplicable para esta especie.

Carolin (1983) indicó que el tricoma dendrítico parece estar bastante lejano de los tricomas uniseriados, sub-estrellados o en forma de T e indica que probablemente está en la serie de transformación al tricoma sub-estrellado (similar al término empleado en este trabajo como ramificado hacia la base) el

cual está claramente unido al tricoma uniseriado (simple en este trabajo), que a su vez dá lugar a uniseriados con gránulos o bien con proyecciones (se distinguen de los gránulos por presentar lumen) que pueden estar restringidas a ciertas zonas a lo largo de la célula. Algunos tricomas uniseriados se reducen a una célula que está por arriba de una célula basal y en esta forma se torna horizontal con brazos iguales o desiguales (tricoma en forma de T).

2. Filotaxia de la(s) nomofila(s). 0 = alterna, 1 = opuesta. En *Gossypianthus*, *Guilleminea* y *Tidestromia* surgen varias hojas en un mismo punto, por lo que la filotaxia ha sido descrita como opuesta, verticilada o en roseta; sin embargo las diferencias en forma, posición, orientación de venas y asociación de hojas a las inflorescencias ha permitido distinguir a la nomofila de las brácteas. La filotaxia de la nomofila en estos géneros es alterna (fig. 5), mientras que en *Alternanthera sessilis*, *A. pycnantha* y *Froelichia interrupta* la filotaxia es opuesta.
3. Textura en nomofilas y brácteas. 0 = suculenta, 1 = engrosada, 2 = cartácea. Las nomofilas se presentan una por nudo, son de mayor tamaño que las brácteas y generalmente presentan pecíolos bien desarrollados, son alternas y la orientación de las venas es recta en las láminas foliares mientras que las brácteas están asociadas a la inflorescencia, son pareadas, de menor tamaño que las nomofilas, sésiles o con un pecíolo pequeño, son subopuestas entre sí y la orientación de las venas es recta o dirigida hacia un lado de las láminas foliares.

Las hojas suculentas son carnosas en el campo y en seco son membranáceas a diferencia de las hojas duras tanto en seco como en el

campo y de mayores dimensiones en grosor. La textura cartácea se caracteriza por ser delgada y opaca (Radford *et al.*, 1974). Se utilizó este carácter debido a las evidentes diferencias en grosor de nomofilas y brácteas de *T. rhizomatosa*, así como la succulencia en las nomofilas y las brácteas de las especies anuales aunque con excepción de algunos representantes de *Tidestromia lanuginosa*.

4. Involucro. 0 = presente, 1 = ausente. En *Tidestromia* el involucro está conformado por dos brácteas foliáceas (fig. 5) y únicamente en las ramas principales de *T. valdesii* está ausente. En *Gossypianthus* y *Guilleminea* sólo hay una bráctea que conforma al involucro. *Alternanthera* y *Froelichia* no tienen hojas especializadas asociadas a las flores.
5. Tipo de inflorescencia. 0 = dicasio, 1 = espiga, 2 = racimo de espigas. 3 = panícula. La inflorescencia de *Tidestromia* de tipo dicasio tiene básicamente tres flores; la flor madura se desarrolla en el centro de dos flores laterales (fig. 5). Este tipo de inflorescencia difiere del de *Gossypianthus lanuginosus* y *Guilleminea densa* que tienen espigas (Henrickson, 1987) al igual que en *Alternanthera sessilis* (Eliasson, 1987). *Froelichia interrupta* tiene un racimo de espigas y *Alternanthera pycnantha* tiene panícula.
6. Copa de los involucros maduros en las ramas de orden inferior. 0 = ausentes, 1 = constituida por los pecíolos de las brácteas, o de la nomofila y las brácteas, más tallo, 2 = constituida por las bases de las láminas de las brácteas o de la nomofila y las brácteas. El término involucro definido como el conjunto de brácteas que hallándose próximo a las flores, las rodea o envuelve en mayor o menor grado (Font Quer, 1977) es aplicable en *Tidestromia* ya que el dicasio está rodeado por dos brácteas. La parte de los involucros que rodea

directamente a las flores de *Tidestromia* son las bases de los pecíolos de las brácteas o de brácteas y nomofila, las cuales adquieren forma de copa. En *Tidestromia* las copas del involucre cuando maduras presentan de una a rara vez dos semillas, además de modificaciones morfológicas como concrecencia y engrosamiento de las partes vegetativas que los conforman. A veces estas unidades presentan semillas poco desarrolladas o bien pueden estar ausentes. Las especies anuales *Tidestromia carnosa* y *T. tenella* pudieron distinguirse de las perennes y de la especie anual *T. lanuginosa* por las unidades que conforman la copa del involucre maduro de las ramas de orden inferior. En *Tidestromia carnosa* y *T. tenella* está conformada por las bases de las láminas de las brácteas o de la nomofila y las brácteas, mientras que en *T. lanuginosa*, *T. rhizomatosa* y *T. suffruticosa* está conformada por los pecíolos de las brácteas o de la nomofila y las brácteas más tallo de la rama lateral conformada por un entrenudo. En *Tidestromia valdesii* no se desarrolla copa de los involucros maduros en las ramas de orden inferior. En *Gossypianthus* y *Guilleminea* el carácter es inaplicable debido a que no hay presencia de ramas de orden inferior como en *Tidestromia*. En *Alternanthera* y *Froelichia* el carácter es inaplicable debido a la inexistencia de estructuras modificadas que cubran al fruto así como de ramas de orden inferior similares a las observadas en *Tidestromia*.

7. Tépalos. 0 = Fusionados, 1 = Libres. En *Tidestromia* los tépalos son libres al igual que en algunas especies del grupo externo. En *Froelichia interrupta* los tépalos están fusionados tres cuartas partes de su longitud, mientras que en

*Guilleminea densa* los tépalos están fusionados a la mitad de su longitud, en ambos casos la codificación del carácter fue bajo el mismo estado.

8. Ápice de los tépalos. 0 = aristados, 1 = agudos u obtusos, 2 = mucronados. Con base en Radford *et al.* (1974) y Stearn (1993), los ápices aristados presentan una punta rígida, subulada de variadas longitudes. La arista es una continuación de la vena media y algunas veces se separa de la lámina de los tépalos. El ápice agudo es de 45 a 90 grados y en obtuso los bordes laminares son convexos formando un ángulo terminal de 90 grados. En *Tidestromia valdesii* los ápices son tan atenuados como los de *Gossypianthus lanuginosus*. Las formas mucronadas tan sólo se presentan en las especies estudiadas de *Alternanthera*.
9. Tamaño de los estambres. 0 = de igual tamaño que el ovario, 1 = más largos que el ovario. Se evaluó en la etapa de anthesis ya que el tamaño de los estambres cambia de acuerdo con la etapa de madurez de las flores. En las especies de *Tidestromia*, *Alternanthera pycnantha* así como en *Froelichia interrupta* los estambres son más largos que el ovario. *Alternanthera sessilis*, *Gossypianthus* y *Guilleminea* presentan estambres de igual tamaño que el ovario.
10. Apéndices interestaminales. 0 = presentes, 1 = ausentes. En *Tidestromia* hay variantes en la presencia o ausencia de los apéndices interestaminales incluso en las flores de una planta; sin embargo, la presencia constante de apéndices interestaminales en *Tidestromia rhizomatosa* (fig. -26e) al igual que en *Alternanthera* y la ausencia de apéndices interestaminales en *Froelichia*,

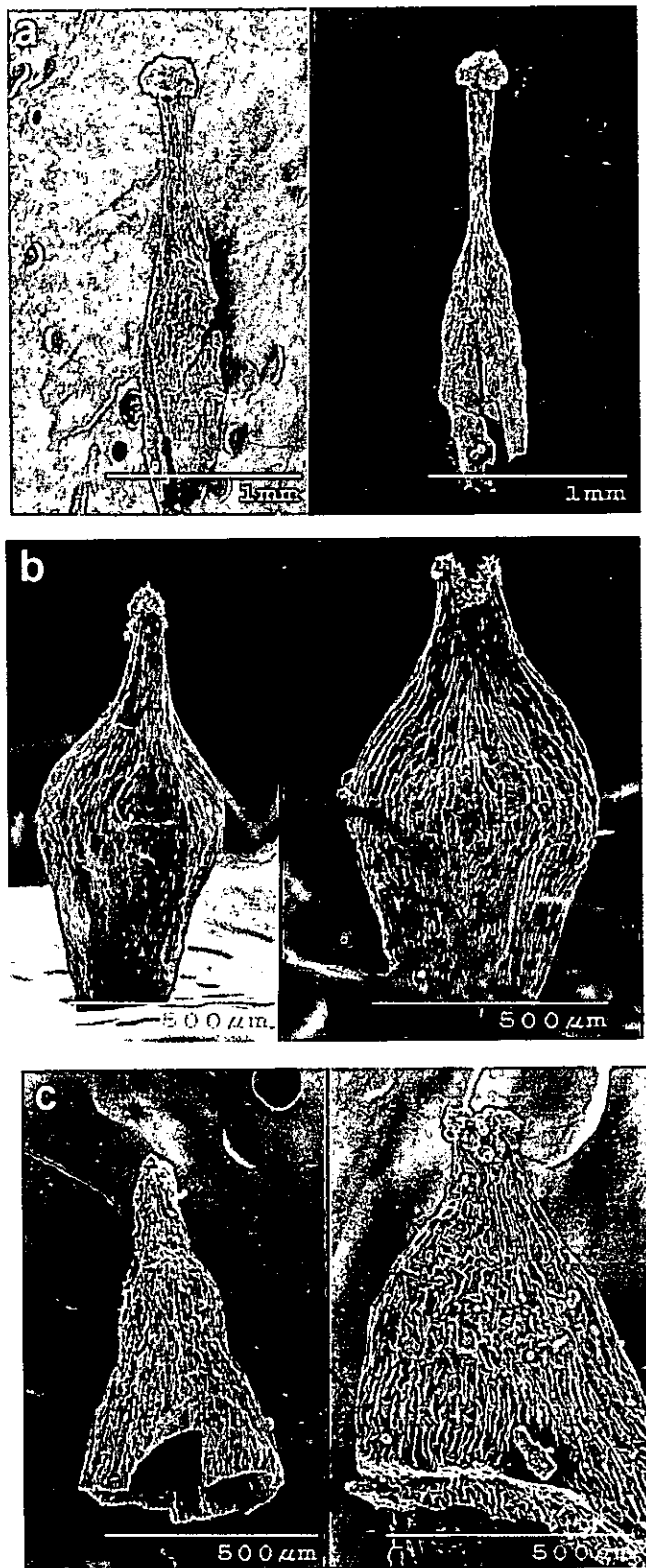
*Gossypianthus* y *Guilleminea* sugiere considerar al carácter de importancia filogenética.

11. Estigmas. 0 = enteros, 1 = lobados. En *Gossypianthus* (fig. 16b), *Guilleminea* (fig. 16c) y *Tidestromia* (figs. 9a-e y 10a-d), los estigmas son bilobados tanto en fruto como en etapas más jóvenes. En los mismos estadios, los estigmas de *Alternanthera* son enteros y en *Froelichia interrupta* el estigma en etapa de fruto es tetralobulado pero en etapas más jóvenes se observa bilobado debido a que dos lóbulos se desarrollan más que los dos restantes (fig. 16a). Por esta razón se considera que el tipo de estigma de *Froelichia interrupta* está bien contemplado dentro del estado de carácter lobulado sin darse importancia al número de lóbulos.

12. Posición de las papilas en el estigma. 0 = ampliamente distribuidas, 1 = restringidas a zonas internas. Las papilas presentan diferentes áreas de distribución en los estigmas. En *Alternanthera*, *Froelichia* y *Tidestromia* las papilas se ubican ampliamente tanto externa como internamente a lo largo de los lóbulos del estigma (figs. 9, 10 y 16a), mientras que en *Gossypianthus* y *Guilleminea* las papilas se ubican en áreas internas de dos lóbulos estilgmáticos (figs. 16b-c). Este carácter no había sido descrito previamente en los grupos estudiados.

13. Polen. 0 = Psilado, 1 = Ornamentado. *Alternanthera sessilis*, *A. pycnantha* (figs. 17a-b), *Froelichia interrupta* (figs. 17c-d) y *Tidestromia lanuginosa* subsp. *eliassonii* (fig. 13c) presentan polen ornamentado, mientras que en el resto de los taxa de *Gossypianthus lanuginosus* (figs. 18a-b), *Guilleminea densa* (figs. 18 c-d) y *Tidestromia* (figs. 13a-b, 13d y 14a-d) el polen es psilado.

14. Número de poros en una vista del polen circular. 0 = seis-siete poros, 1 = 12-14 poros, 2 = más de 14 poros por vista. El carácter permitió diferenciar en *Tidestromia* con base en el número de poros a *T. suffruticosa* subsp. *suffruticosa* con 12-14 poros (fig. 14a) del resto de los taxa con seis-siete poros observados en una vista del pole circular sin embargo, el carácter es polimórfico en *T. suffruticosa*. En *Gossypianthus lanuginosus* (figs. 18a-b), *Guilleminea densa* (figs. 18c-d) y *Froelichia interrupta* (figs. 17c-d) los granos de polen presentan más de 14 poros por vista y tan sólo los taxa de *Alternanthera* (figs. 17a-b) comparten el número de poros con ciertas especies de *Tidestromia*. El carácter se consideró de interés debido a que el número de poros fue una de las pocas características que pudieron emplearse para distinguir a *Tidestromia* de los terminales del grupo externo.
15. Tectum del mesopodium. 0 = cubriendo las columelas, 1 = no cubriendo las columelas. El polen en *Alternanthera* (figs. 17a-b) y *Tidestromia* (figs. 11, 12, 13 y 14) presentan columelas totalmente cubiertas por el tectum ya que esta capa cubre las paredes laterales de los mesopodia. *Froelichia interrupta* (figs. 17c-d), *Gossypianthus lanuginosus* (figs. 18a-b) y *Guilleminea densa* (figs. 18c-d) presentan polen con columelas visibles ya que el tectum tan sólo se ubica en la parte superior de las mismas.



**Fig. 16.** Ubicación de las papilas en los estigmas vistas en MEB. **a.** Ampliamente distribuidas en *Froelichia interrupta* (Mayfield 1082 y Jack). **b.** Restringidas a zonas internas en *Gossypianthus lanuginosus* (Sánchez-del Pino 22 et al.). **c.** Restringidas a zonas internas en *Guilleminea densa* (Campos s.n. y Rivas. 8-Ago-1976).



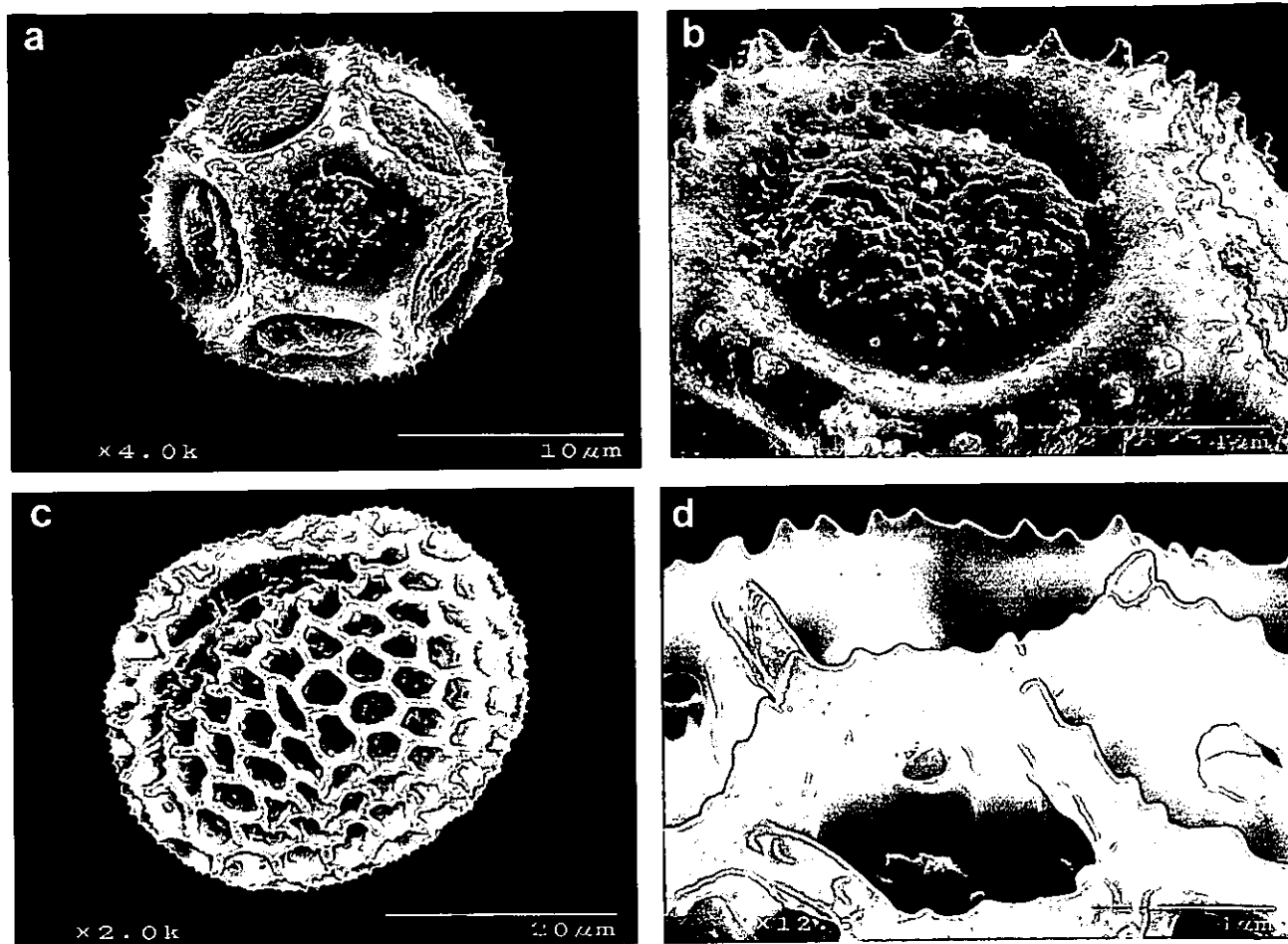
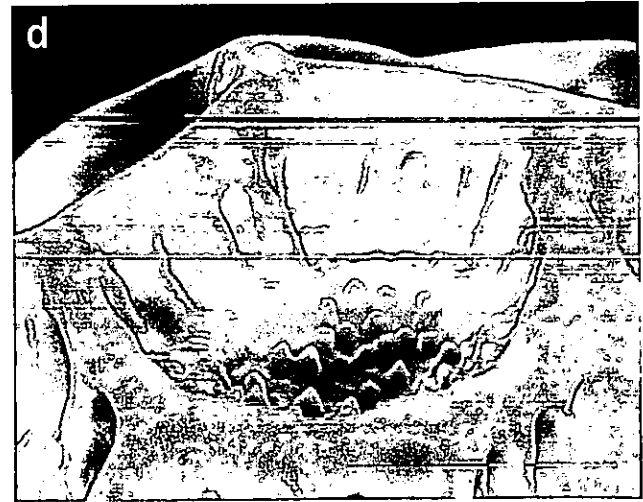
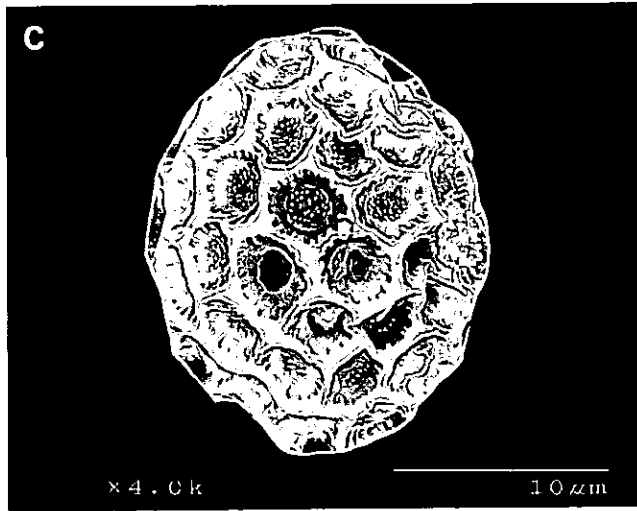
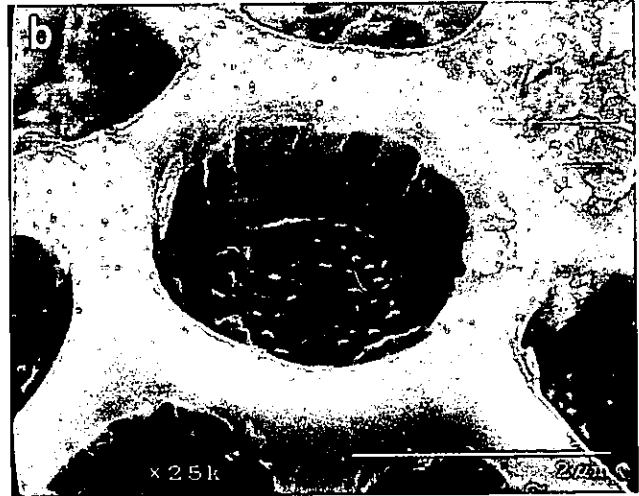
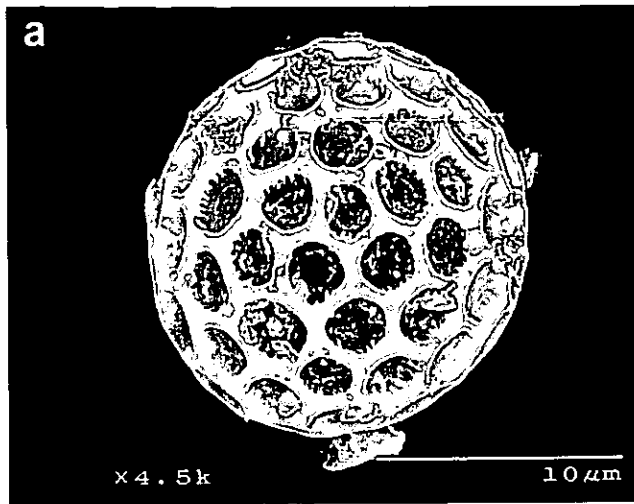


Fig. 17. Fotomicrografias del polen en MEB. a. *Alternanthera pycnantha* (Matuda 16205). b. Metareticulum de *A. pycnantha*. c. *Froelichia interrupta* (Miranda 2967). d. Metareticulum de *F. interrupta*.



**Fig. 18.** Fotomicrografías del polen en MEB. **a.** *Gossypianthus lanuginosus* (Sánchez-del Pino 22 *et al.*). **b.** Metareticulum de *G. lanuginosus*. **c.** *Guilleminea densa* (Campos s.n. y Rivas. 8-Ago-1976). **d.** Metareticulum de *G. densa*

Caracteres excluidos. El indumento, forma de crecimiento, tipo de arquitectura foliar y la forma de los apéndices interestaminales son ampliamente polimórficos en las especies de *Tidestromia* por lo que no fueron empleados en el análisis cladístico.

Aún cuando se pudieron observar yemas basales en algunos ejemplares de herbario de *Tidestromia suffruticosa* y *T. valdesii*, se consideró que es un carácter sin valor filogenético debido a que puede o no presentarse. Así mismo, no se empleó forma de las copas de los involucros debido a una caracterización difícil de delimitar objetivamente.

Análisis de los datos. Los datos fueron vertidos en una matriz (Cuadro 7) y se analizaron con el programa WINCLADA (Nixon, 1999).

TAXA	CARACTERES															
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Tidestromia carnosa</i>	0	1	0	0	0	0	2	1	1	1	0,1	1	0	0	0	0
<i>T. lanuginosa</i>	0	1	0	0,2	0	0	1	1	1	1	0,1	1	0	0,1	0	0
<i>T. rhizomatosa</i>	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0
<i>T. suffruticosa</i>	1	1	0	2	0	0	1	1	1	1	0,1	1	0	0	0,1	0
<i>T. tenella</i>	0	1	0	0	0	0	2	1	1	1	0,1	1	0	0	0	0
<i>T. valdesii</i>	1	1	0	1	0,1	0	0	1	0	1	0,1	1	0	0	0	0
<i>Altemanthera pycnantha</i>	1	0	1	2	1	3	/	1	2	1	0	0	0	1	0	0
<i>A. sessilis</i>	0,1	/	1	2	1	1	/	1	2	0	0	0	0	1	0	0
<i>Froelichia interrupta</i>	1	0	1	2	1	2	/	0	1	1	1	1	0	1	2	1
<i>Gossypianthus lanuginosus</i>	1	0	0	2	0	1	/	1	0	0	1	1	1	0	2	1
<i>Guilleminea densa</i>	1	0	0	2	0	1	/	0	1	0	1	1	1	0	2	1

CUADRO 7. Matriz de caracteres empleados en el análisis cladístico.

Los caracteres fueron codificados como multiestado no ordenados debido a que no se tiene información previa sobre la evolución de los caracteres empleados en el análisis filogenético.

Se corrieron análisis de máxima parsimonia utilizando NONA (Goloboff, 1997) en 25 búsquedas con TBR sobre 1000 replicaciones en secuencias de adición al azar reteniendo 50 árboles en cada búsqueda (h 50 000, mult\* 1000, hold/50). Se realizó una búsqueda más exhaustiva con TBR reteniendo 5000 árboles (h 5000; max\*; sv\*). Los árboles se evaluaron con WinClada (Nixon, 1999 ver.0.9.9). Se realizó un consenso de los árboles más parsimoniosos utilizando el Consenso estricto. Se empleo el comando "apo[;" de NONA para crear un archivo de salida compatible con cualquier procesador de texto con la finalidad de conocer los estados de carácter que fueran constantes en soportar los nudos en cada uno de los árboles más parsimoniosos.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN.

Se encontraron seis árboles con una longitud de 27 pasos, un índice de consistencia (IC) de 0.77 y un índice de retención (IR) igual a 0.75. El tipo de optimización empleada fue de tipo no ambigua.

En el árbol de consenso y en los seis árboles obtenidos, las especies de *Tidestromia* se encuentra en un clado soportado por dos sinapomorfías: tricomas ramificados (1-1) e inflorescencia de tipo dicasio (5-0). El estado de carácter plesiomórfico de los géneros estudiados relacionado al tipo de inflorescencia, corresponde a racimo de espigas (5-2) presente en *Froelichia interrupta*. El estado de carácter tipo espiga (5-1) presente en todos los árboles, apoya al clado sin resolución de *Tidestromia*, *Alternanthera* y *Gossypianthus* con *Guilleminea*. El estado de carácter cambia a panícula (5-3) en *A. pycnantha* y en *Tidestromia* a



dicasio. El tricoma de tipo ramificado en tricomas (1-1) deriva del tricoma de tipo simple presente en los géneros cercanos.

*Tidestromia lanuginosa*, *T. carnososa* y *T. tenella* constituyen un clado soportado en todos los árboles por compartir el hábito anual (0-0) derivado del estado perenne (0-1). En algunos de los árboles más parsimoniosos, este clado está también soportado por la textura succulenta de nomofilas y brácteas (3-0). *Tidestromia carnososa* y *T. tenella* comparten en todos los árboles la presencia de copas del involucre en las ramas de orden inferior, por las bases laminares de las brácteas o de las brácteas y la nomofila (carácter 6-2).

*Tidestromia valdesii* tiene la autoapomorfía (6-0) referente a la ausencia de copas del involucre en las ramas de orden inferior ya que es la única especie del género que no presenta estructuras vegetativas y reproductivas modificadas ni fusionadas cuando se forma el fruto. En esta especie, las brácteas y la nomofila que rodean a la inflorescencia no se fusionan en fruto llegando inclusive a no desarrollarse en las inflorescencias de algunos nudos.

Las especies perennes *Tidestromia rhizomatosa*, *T. suffruticosa* y *T. valdesii* forman una politomía en el árbol de consenso (fig. 19). El análisis de la topología de los seis árboles más parsimoniosos indica que no hay resolución en esta parte del cladograma por lo que más que conflicto de caracteres, no se encontraron suficientes caracteres informativos. La búsqueda de más caracteres a diferentes niveles (citogenético o moleculares) puede ser de ayuda. En algunos de los árboles más parsimoniosos *Tidestromia rhizomatosa* y *T. valdesii* forman un clado en donde la textura engrosada de nomofilas y brácteas (3-1) es una sinapomorfía.

El estado homoplasico en *Gossypianthus lanuginosus* y en *T. valdesii* correspondiente a tépalos con ápices aristados (8-0) también está presente en todos los árboles. La homoplasia observada entre *Tidestromia valdesii* y *Gossypianthus lanuginosus* es un paralelismo al igual que en *Alternanthera sessilis* y el clado monofilético que incluye las especies de *Gossypianthus lanuginosus* y *Guilleminea densa*. Es probable que la homoplasia observada al menos en las relaciones que se establecen con *Alternanthera* cambien al ampliarse la muestra.

La figura 20 que muestra uno de los árboles más parsimoniosos define un clado conformado por *Tidestromia* y *Gossypianthus* con *Guilleminea* como grupo hermano. Este clado definido por la filotaxia alterna (2-0), la presencia de involucre (4-0) y el polen psilado (6-0) apoya la clasificación de Schinz (1934) a nivel de la tribu *Brayulinea* (*Brayulinea* = *Guilleminea*) en donde se incluye a *Guilleminea* con *Tidestromia*. Sin embargo en esa misma clasificación *Gossypianthus* fue ubicado con 10 géneros, por lo que es necesario ampliar el muestreo para establecer la posición taxonómica de *Gossypianthus*. Es de interés mencionar, que en otras topologías *Tidestromia* está más relacionada con las especies estudiadas en este trabajo de *Alternanthera*. Esta resolución que se refleja en el árbol de consenso con una politomía que incluye los clados de *Tidestromia*, *Alternanthera* y *Gossypianthus* con *Guilleminea*, no permitió evaluar la propuesta de Eliasson (1988) acerca de que *Guilleminea* claramente pertenece a la tribu *Gomphreneae* por las características florales y la estructura del polen, mientras que *Tidestromia* probablemente ocupa una posición aislada dentro de la subfamilia *Gomphrenoideae* por lo que una inclusión de más géneros podrá evaluar la

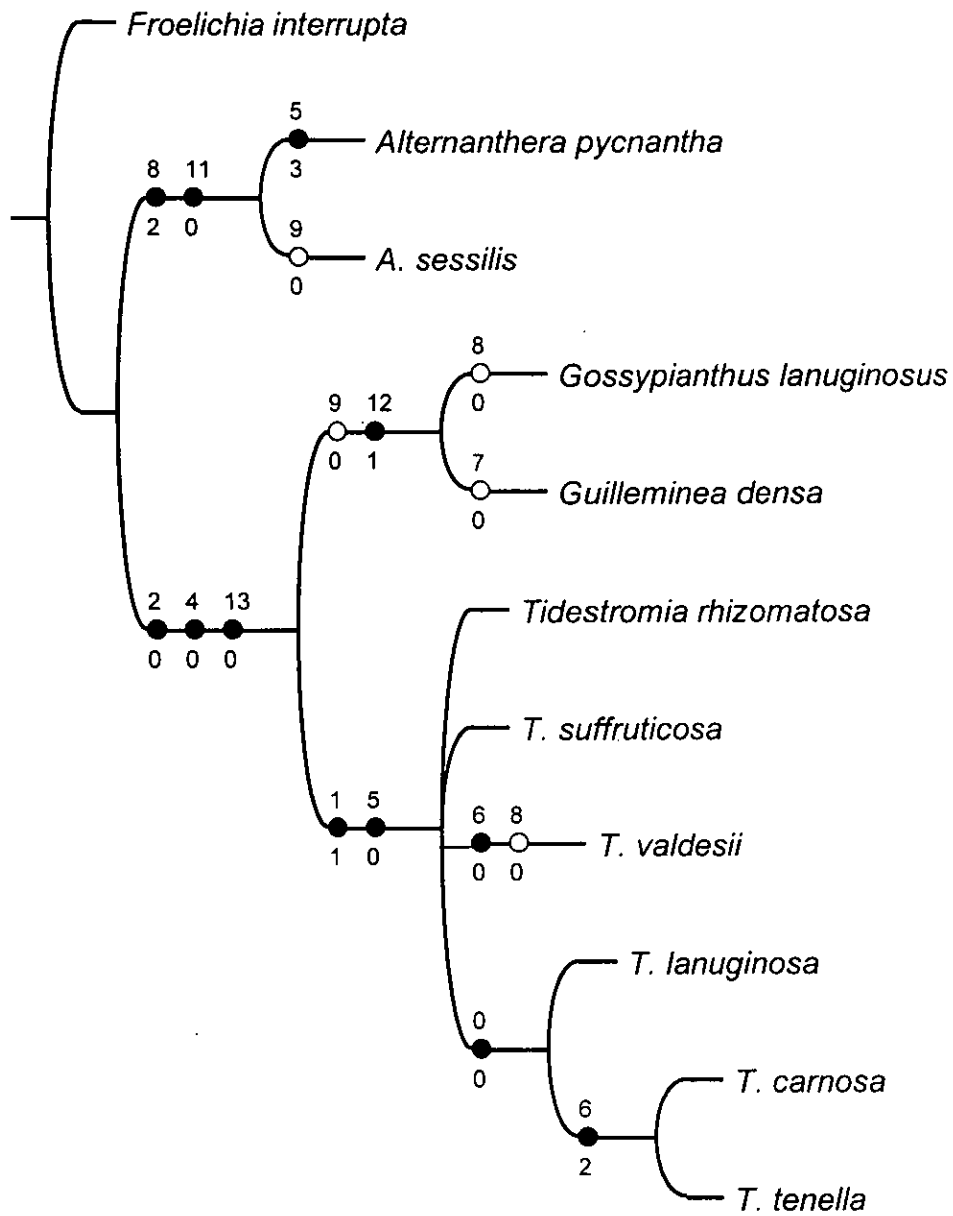


Fig. 20. Uno de los seis árboles más parsimoniosos con una longitud de 27 pasos, IC = 77, IR = 79.



propuesta. No obstante, el análisis cumple con el objetivo planteado en este trabajo relacionado con probar la monofilia del género *Tidestromia*.

Las especies de *Altemanthera* incluidas en este análisis constituyen un clado definido por los siguientes caracteres: ápices de los tépalos mucronados (8-2) y estigma entero (11-0).

*Guilleminea densa* y *Gossypianthus lanuginosus* constituyen un clado definido por una sinapomorfia correspondiente a la presencia de papilas restringidas a las zonas internas de los lóbulos del estigma (carácter 12-1).

#### 4B. DISTRIBUCIÓN Y HABITAT.

*Tidestromia* se distribuye desde el centro de Estados Unidos hasta las Antillas pero la mayor diversidad de especies se encuentra en las zonas áridas de Norte América (fig. 21). En el Desierto Chihuahuense se presentan cuatro especies endémicas de seis y la mayor diversidad del género se encuentra principalmente en Coahuila, México en donde conviven simpatricamente *Tidestromia valdesii* con *T. suffruticosa* subsp. *suffruticosa* así como *T. suffruticosa* subsp. *suffruticosa* con *T. lanuginosa* y se encuentran todos los taxa del género con excepción de *Tidestromia carnosa*, *T. lanuginosa* subsp. *eliassonii* y *T. suffruticosa* subsp. *cryptantha*.

*Tidestromia carnosa* se distribuye en Texas y Chihuahua (700-900 msnm); *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa* desde Utah hasta las Indias Occidentales (0-2250 msnm), *T. lanuginosa* subsp. *eliassonii* desde California hasta Chihuahua (0-1463 msnm); *T. suffruticosa* subsp. *suffruticosa* desde Arizona hasta Durango (850-2000 msnm), *T. suffruticosa* subsp. *cryptantha* desde California hasta Sonora (0-

1320 msnm); *T. rhizomatosa* (700-770 msnm), *T. tenella* (1050-1500 msnm) y *T. valdesii* (1635-1700 msnm) en Coahuila.

Debido al endemismo y la simpatria del género presente en Coahuila hace suponer al estado como un posible centro de diversificación. El clado monofilético (fig. 19 y 20) en donde se ubican las especies anuales de *Tidestromia*, se ubica la especie basal *T. lanuginosa* que tiene amplia distribución cerca del clado definido por *Tidestromia carnososa* y *T. tenella* que son especies endémicas al Desierto Chihuahuense. Es probable que la diversidad de suelos presentes en el Desierto Chihuahuense haya sido el factor determinante en la especiación de *Tidestromia carnososa* y *T. tenella*.

Los taxa reconocidos del género se encuentran distribuidos principalmente en el matorral xerófilo, pero algunos taxa se encuentran además en otras comunidades; *Tidestromia suffruticosa* subsp. *cryptantha* en pastizales y en bosque tropical subcaducifolio, *T. suffruticosa* subsp. *suffruticosa* en vegetación halófila y *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa* en pastizal halófilo, bosque de coníferas, vegetación de dunas y bosque tropical caducifolio. Algunas especies son ruderales o arvenses como *T. lanuginosa*, *T. rhizomatosa* y *T. suffruticosa*.

Con respecto a la afinidad edáfica en el que se encuentran las especies del género, es de interés mencionar que si bien *Tidestromia carnososa* se ha registrado en abundancia en suelos yesosos con alto contenido de sales (Steyermark, 1932) y como obligada en suelos salino-yesosos (Sánchez-del Pino *et al.*, 1999), en este trabajo se encontró que se desarrolla en suelos salinos, arenosos, calizas, grava y yeso por lo que no es obligada a algún tipo de suelo en particular. *Tidestromia rhizomatosa* ha sido considerada como probable halófila-gipsófitica por Johnston

(1943), Robertson (1981) y Sánchez- del Pino *et al.* (1999) y es probablemente la única especie del género de la que se puede confirmar la afinidad edáfica que se le ha reportado; *T. suffruticosa* se desarrolla en limo, suelos yesosos y de grava (Correll y Johnston, 1970) y *Tidestromia suffruticosa* subsp. *suffruticosa* ha sido considerada obligada a suelos yesosos (Sánchez-del Pino *et al.*, 1999), no obstante la especie se encuentra en suelos calizos, salinos, yesosos, arenosos, travertinos, en abanicos aluviales, rocosos basálticos y arcillosos por lo que no se puede considerar obligada a suelos yesosos; *T. tenella* ha sido considerada como una probablemente gipsófila por Johnston (1943) y Robertson (1981) pero no sólo se encuentra en yeso sino también en suelos salinos y planicies de arcilla rojiza. *T. lanuginosa* se encuentra en suelos arenosos, salinos, yesosos, calcáreos, arcillosos, granito, litosol, aluvión, ígneo, rojizos y *Tidestromia valdesii* en suelos calizos. Esta información permite inferir que todas las especies del género se distribuyen en suelos calizos, salinos y yesosos aunque probablemente ninguna se pueda considerar como indicadora de estos. Por otro lado, cabe mencionar que los datos de hábitat deben ser corroborados en el campo dado que para muchos colectores la distinción entre hábitats calizos y yesosos a veces ha sido confusa.

El género *Tidestromia* tiene una distribución geográfica menor a la de los géneros *Alternanthera*, *Froelichia*, *Gossypianthus* y *Guilleminea*. *Froelichia interrupta* se distribuye desde el centro de los EUA, en Arizona y Texas, hasta Sudamérica e Indias Occidentales (Wiggins, 1980; Eliasson, 1987); *Gossypianthus lanuginosus* en Oklahoma hasta Texas en EUA y en Chihuahua, Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas en México hasta Cuba, Haití y República Dominicana (Henrickson, 1987); *Guilleminea densa* en Norteamérica en Arizona, Oklahoma

hasta el sur de México y en Sudamérica de Colombia a Argentina, está naturalizada al sur de África y este de Australia (Henrickson, 1987); *Alternanthera sessilis* en el Nuevo Mundo en Centroamérica y las Indias Occidentales hasta Perú, también se encuentra en África, Asia y Australia (Eliasson, 1987) y *Alternanthera pycnantha* (*Achyranthes pycnantha*) en los estados mexicanos de Colima a Oaxaca (Standley, 1917) pero se han encontrado ejemplares pertenecientes a la especie en Centroamérica.

El género *Tidestromia* al igual que *Froelichia interrupta*, *Gossypianthus lanuginosus* y *Guilleminea densa*, también se presenta en hábitats en costa, áreas desérticas o planicies, con sustrato arenoso, de grava, rocoso o arcilloso, en montañas rocosas, margo-arenosos y en caliche. No obstante, la afinidad edáfica de *Tidestromia* para sobrevivir en ambientes yesosos no se han reportado para las especies del grupo externo.

*Tidestromia* no se presenta en los ambientes en donde se encuentra *Alternanthera sessilis* ya que esta especie ha sido reportada para ambientes tropicales y subtropicales de África, Asia y Australia, es una maleza pionera en áreas abiertas y se distribuye preferentemente en lugares húmedos y algunas veces está parcialmente sumergida (Eliasson, 1987). La especie *Alternanthera pycnantha* ha sido poco trabajada por lo que se desconocen datos de los lugares en donde crece así como su distribución

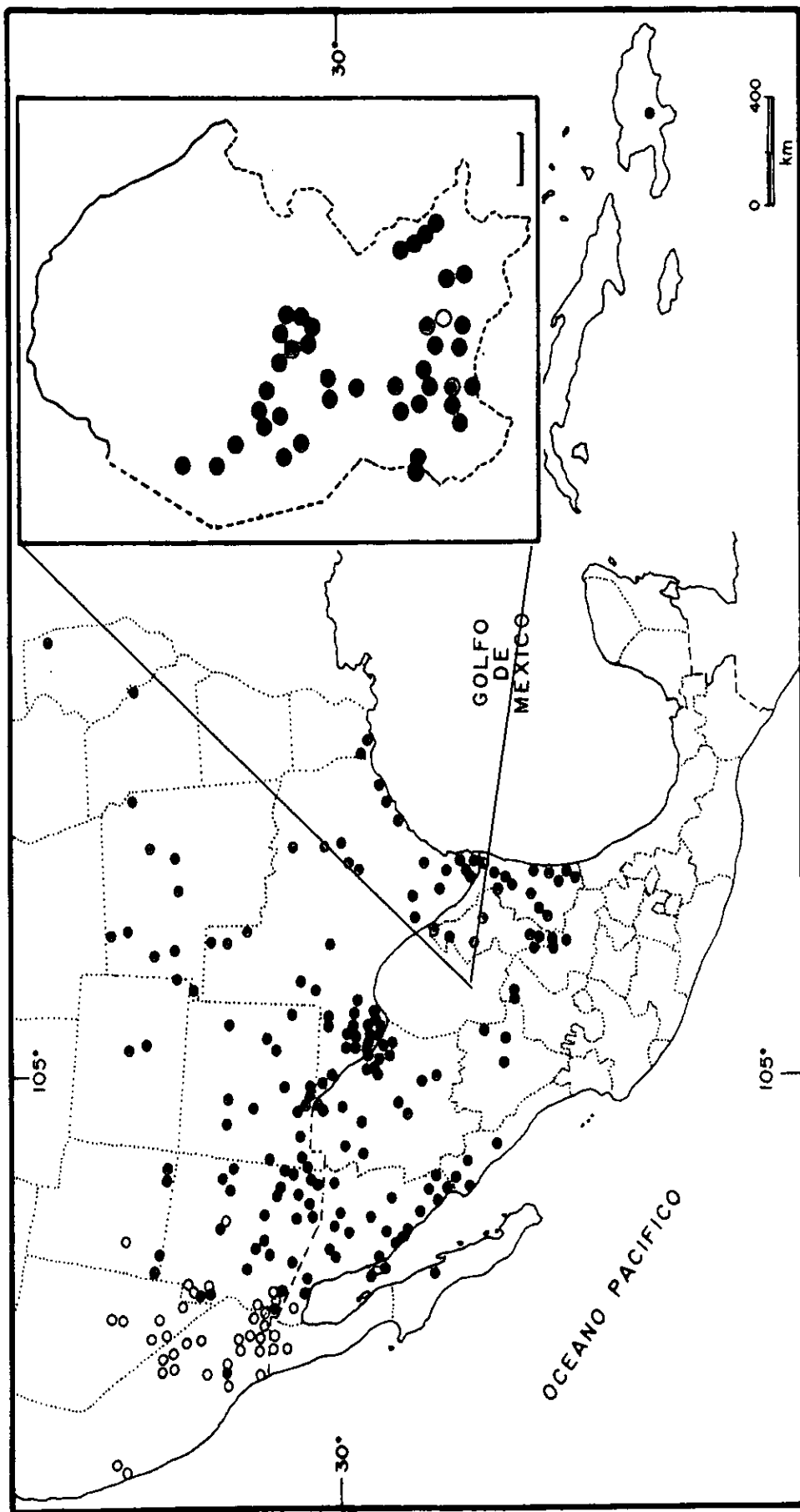


Fig. 21. Distribución de *Tidestromia carnosa* (●), *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa* (●), *T. lanuginosa* subsp. *eliassonii* (●), *T. rhizomatosa* (●), *T. suffruticosa* subsp. *suffruticosa* (●), *T. suffruticosa* subsp. *cryptantha* (○), *T. tenella* (●) y *T. valdesii* (⊙).

## 5. TRATAMIENTO TAXONÓMICO

***Tidestromia* Standl.,**  
J. Wash. Acad. Sci. 6: 70. 1916.

*Cladothrix* (Nutt. ex Moq.) Hook.f. in Benth. & Hook.f., Gen. pl. 3: 37. 1880 no *Cladothrix* Cohn 1875.

**Especie tipo:** *T. lanuginosa* (Nutt.) Standl.

**Hierbas** anuales o perennes, hermafroditas, canescentes, pruinosos a glabros; tricomas blanquecinos, amarillentos a grisáceos, completamente ramificados, ramificados hacia la base, en forma de T o simples. **Tallos** ascendentes, decumbentes o postrados, herbáceos, rizomatosos, sufrutescentes o sufruticulosos, leñosos a suculentos, acanalados a ligeramente estriados. **Yemas** en la base de los tallos ausentes o comunmente presentes en las especies perennes con tricomas simples o ramificados hacia la base, a ausentes en las especies anuales. **Nomofilas** alternas, planas a reflejas; lanceoladas a circulares, cartáceas a suculentas; ápice agudo a redondeado, margen entero, base atenuada, cuneada, cordada u oblicua; **peciolos** ausentes o cuando presentes densamente pruinosos a glabros. **Inflorescencias** de tipo dicasio, 1-3 (5) flores, en ramas principales rodeadas por el involucreo o involucreo ausente (*T. valdesii*); **brácteas** 2, planas a reflejas, subopuestas, lanceoladas a circulares, cartáceas a suculentas, densamente pruinosas a glabras, ápice agudo a redondeado, margen entero, base atenuada, cuneada, cordada u oblicua; **peciolos** ausentes o cuando presentes a veces endurecidos en la base, densamente pruinosos a glabros. **Copas de los involucros en ramas de orden inferior** obcónicas, pateliformes, crateriformes o en forma de clava, densamente pruinosas a glabras; en fruto conformadas por engrosamientos de tallos y los peciolos de las brácteas o de la

nomofila y las brácteas; por las bases laminares de las brácteas o de la nomofila y las brácteas o bien por engrosamientos de pecíolos de las brácteas o de la nomofila y las brácteas a ausentes; sésil o pedicelada. **Flores** sésiles, o a veces cortamente pecioladas; **bráctea floral** 1, amarillo-blanquecina a amarillenta, cóncava, ampliamente ovada a ampliamente deprimido ovada, hialina, lisa, densamente lanuginosa a glabra, ápice obtuso a ampliamente obtuso, margen crenado o ciliado hacia el ápice, base cuneada; **bractéolas** 2, amarillo-blanquecinas a amarillentas, cóncavas, ovadas, hialinas, lisas, densamente lanuginosas a glabras, ápice agudo a obtuso, margen crenado hacia el ápice el resto entero, base cuneada; **tépalos** 5, libres, desiguales en tamaño, los dos internos distintamente más pequeños que los tres externos, tépalos externos cóncavos, tépalos internos cimbitiformes, escariosos o coriáceos, carinados, glabros a pubescentes; tricomas de tipo Fadenhaare, completamente ramificados o barbelados, ápice agudo, obtuso o acuminado, margen entero o crenado hacia el ápice, base cuneada; **estambres** 5, fusionados en su base formando una copa, hipóginos, **filamentos** generalmente de igual tamaño, **anteras** bitecas, **apéndices interestaminales** lineares, triangulares o en pequeños lóbulos, del mismo tamaño que los filamentos a ausentes, **estaminodios** presentes o ausentes; **ovario** globoso, deprimido-ovado, membranáceo, **estilo** ausente o muy corto, **estigma** bífido o a veces irregularmente trífido (*T. suffruticosa* subsp. *cryptantha*), erecto, pardo-oscuro o amarillento, deltoide, glanduloso. **Utrículo** amarillento o pardo-oscuro, hialino en la parte superior, membranáceo en la parte inferior. **Semillas** 1, elíptica, lisa, pardo-oscuro o blancas. **Polen** psilado o nanoequinado.

## CLAVE DE ESPECIES

**1a.** Hierbas anuales; yemas en la base de los tallos ausentes; plantas densamente lanuginosas, esparcidamente lanuginosas a veces canescentes a glabras

**2a.** Tépalos con tricomas barbelados

**5. *Tidestromia tenella***

**2b.** Tépalos con tricomas completamente ramificados y de tipo Fadenhaare

**3a.** Copa del involucreo maduro en ramas de orden inferior, formada por diferentes engrosamientos del tallo y los pecíolos de las brácteas o de la nomofila y las brácteas

**2. *Tidestromia lanuginosa***

**3b.** Copa del involucreo maduro en ramas de orden inferior, formada por las bases de las láminas de las brácteas o de la nomofila y las brácteas; nomofilas y brácteas suculentas

**1. *Tidestromia carnosa***

**1b.** Hierbas perennes; yemas en la base de los tallos comúnmente presentes; plantas canescentes, pruinosas, densamente lanuginosas a glabrescentes

**4a.** Tépalos con tricomas barbelados; ápices aristados

**6. *Tidestromia valdesii***

**4b.** Tépalos con tricomas completamente ramificados y de tipo Fandenaare; ápices agudos u obtusos

**5a.** Apéndices interestaminales presentes, del mismo tamaño que los filamentos (0.4-0.8 mm de largo); nomofilas y brácteas engrosadas, reflejas; plantas con rizoma, postradas

**3. *Tidestromia rhizomatosa***

**5b.** Apéndices interestaminales ausentes o cuando presentes más cortos que los filamentos (hasta 0.3 mm de largo); nomofilas y brácteas cartáceas, planas, geniculadas, recurvadas u onduladas; plantas sufrutescentes o sufruticulosas, ascendentes o decumbentes

**4. *Tidestromia suffruticosa***

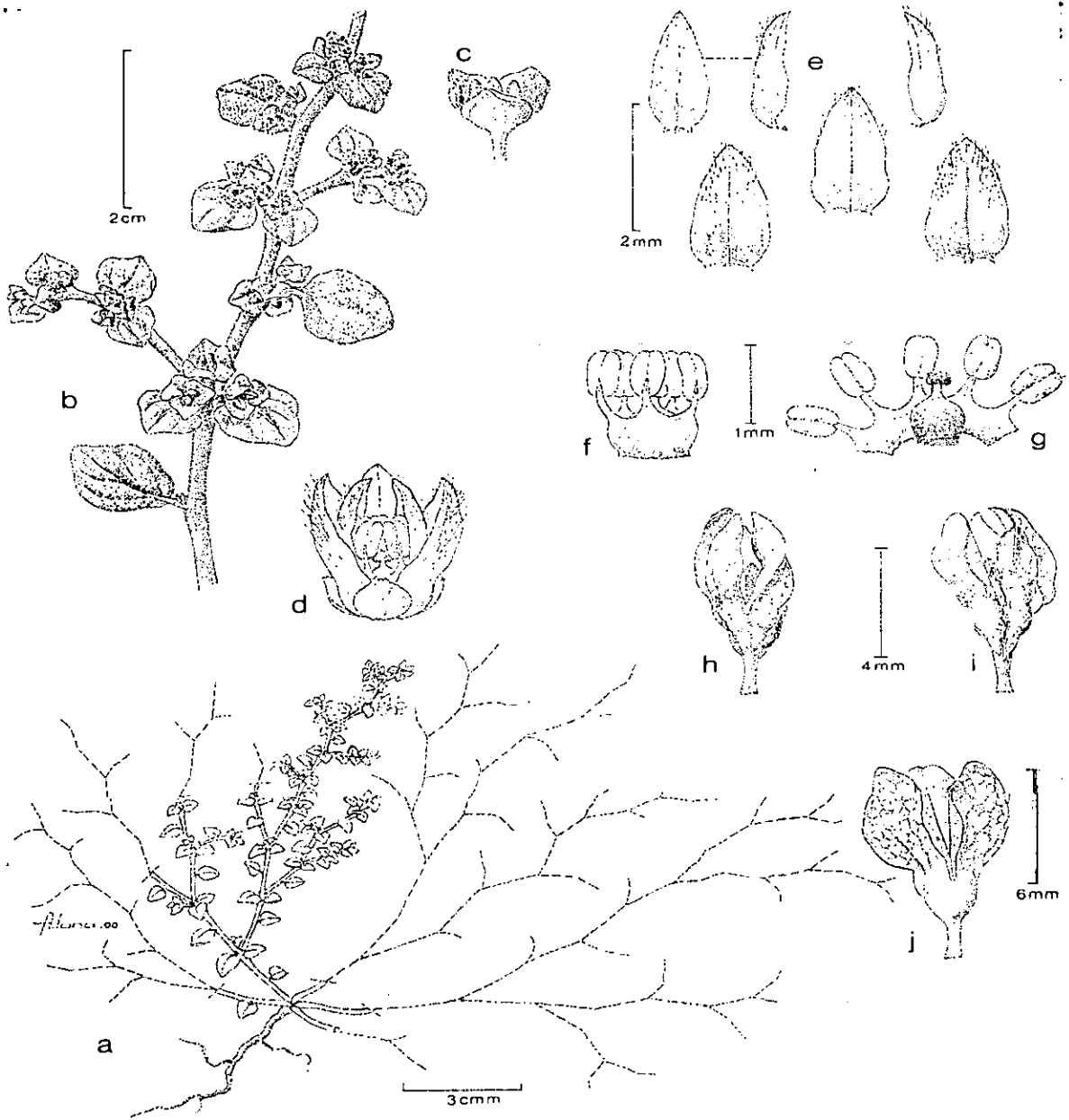


1. ***Tidestromia carnosa*** (Steyerm.) I. M. Johnst., J. Arnold Arb. 24: 232. 1943.  
*Cladotrix lanuginosa* Nutt. var. *carnosa* Steyerm., Ann. Missouri Bot. Gard. 19: 389. 1932.  
*Tidestromia lanuginosa* (Nutt.) Standl. var. *carnosa* (Steyerm.) Cory, Rhodora 38: 405.  
1936.-TIPO: EUA. Texas: Condado Brewster, 3 miles east of Study Butte, 26 Jun 1931,  
Moore 3795 y Steyermark (holotipo: GH!; isotipos: DS! GH! MO! NY!).

**Hierbas** anuales de hasta 20.0 cm de largo, generalmente esparcidamente lanuginosas a glabras rara vez densamente lanuginosas. **Tallos** verde-amarillento (pardo-claro a verde-olivo en seco), ascendentes o decumbentes; tricomas completamente ramificados y forma T; **entrenudos de ramas principales** 1.5-2.5 cm de largo. **Yemas** en la base de los tallos ausentes. **Nomofilas** planas, geniculadas o recurvadas, verde-amarillento (pardo-claro a verde-olivo en seco), ampliamente obovadas, truladas o lanceoladas, 0.7-2.4 cm de largo y 0.6-2.1 cm de ancho, suculentas (en seco membranáceas), venas principales a vénulas evidentes; tricomas completamente ramificados y forma T; ápice agudo a redondeado, base atenuada u oblicua; **peciolos** de hasta 1.7 cm de largo. **Inflorescencias** con 2-3 flores, en ramas principales rodeadas por el involucre; **brácteas** planas o recurvadas, verde-amarillento (pardo-claro a verde-olivo en seco), ovadas, muy ampliamente ovadas, estrechamente elípticas, ampliamente deprimido ovadas u obovadas, 0.2-2.5 cm de largo y 0.2-1.4 cm de ancho, suculentas (en seco membranáceas), venas principales a vénulas evidentes, ápice agudo a obtuso, base atenuada u oblicua; **peciolos** hasta 0.4 cm de largo. **Copa de los involucros en ramas de orden inferior**, cortas pateliformes u obcónicas, 1.0-5.0 mm de largo y 1.0-3.0 mm de ancho; en fruto formadas por las bases de las láminas de las brácteas o de la nomofila y las brácteas, obcónicas a crateriformes, de 0.8-4.0 (8.0) mm de largo y 2.0-4.0 (8.0) mm de ancho. **Flores**

de 1.6-4.0 mm de largo; **bráctea floral** ampliamente ovada, 0.8-1.0 mm de largo y 0.3-1.0 mm de ancho, esparcidamente lanuginosa a glabra, ápice agudo u obtuso; **bractéolas** ovadas, 0.7-2.0 mm de largo y 0.5-0.9 mm de ancho, esparcidamente lanuginosas a glabras, ápice agudo; **tépalos** blanquecino-amarillento, ovados a lanceolados, 1.5-3.5 mm de largo y 0.8-1.7 mm de ancho, escariosos, vena media evidente, no engrosada, esparcidamente lanuginosos; tricomas completamente ramificados y de tipo Fadenhaare; ápice agudo u obtuso; **copa estaminal** 0.4-0.6 mm de largo, **filamentos** 0.3-0.7 mm de largo, **anteras** 0.4-0.6 mm de largo, **apéndices interestaminales** en pequeños lóbulos a ausentes, **estaminodios** presentes o ausentes; **ovario** de 0.3-0.8 mm de largo y 0.4-0.8 mm de ancho, **estilo** ausente, **estigma** bifido, pardo-oscuro, 0.1-0.3 mm de largo. **Utriculo** 1.3-1.6 mm de largo y 0.9-1.2 mm de ancho. **Semilla** blanca o pardo-rojiza, 1.1-1.8 mm de largo y 0.9-1.7 mm de ancho. **Polen** psilado.

Aunque este taxón fue descrito inicialmente como una variedad de *Tidestromia lanuginosa* (Steyermark, 1932) y aceptada posteriormente por Correll y Johnston (1970) y Robertson (1981), en este trabajo se acepta su reconocimiento como especie como fue propuesto por Johnston (1943). Los caracteres que distinguen a *Tidestromia carnososa* de *T. lanuginosa* son succulencia en tallos, en nomofilas y brácteas, color verde-amarillento en el campo, generalmente glabras y copa del involucro maduro en ramas de orden inferior, formadas por bases laminares de las brácteas o de la concrecencia con la nomofila y las brácteas (figs. 22h-j). En *T. lanuginosa* las nomofilas y brácteas son comúnmente cartáceas a succulentas y los tallos generalmentes son herbáceos a engrosados, el color es generalmente



**Fig. 22** *Tidestromia carcosa*. **a.** Hábito. **b.** Ramas floríferas. **c.** Dicasio. **d.** Flor. **e.** Tépalos externos en vista dorsal, los internos en vista dorsal y lateral. **f.** Androceo sin apéndices interestaminales. **g.** Androceo y gineceo. **h-j.** Copa del involucro en las ramas laterales conformadas por un entrenudo.

verde-olivo a rojizos en el campo a veces verde-amarillento, generalmente densamente lanuginosos a veces glabrescentes y las copas de los involucros maduros en ramas de orden inferior, están formadas por tallo y pecíolos de las brácteas o de nomofila y brácteas. La distribución de *T. carnosa* está restringida a Texas y Chihuahua, mientras que *T. lanuginosa* es de amplia distribución.

El aclaramiento de hojas de la especie permitió observar que el grosor de las venas en las brácteas se distinguen claramente de las nomofilas por ser muy engrosadas en fruto y esta característica tan sólo se comparte con *Tidestromia tenella* mientras que en *Tidestromia lanuginosa* no se presentan tales engrosamientos.

Del material estudiado tan sólo los ejemplares de Texas, *Correll 30584* y *Correll y Hickley 3711* presentan diferencias con respecto al resto de los ejemplares. Estas plantas presentan diásporas de mayor tamaño y tanto nomofilas como brácteas más nervadas.

**DISTRIBUCIÓN:** Texas, EUA y Chihuahua, México (fig. 23).

**HÁBITAT:** En matorral xerófilo, en planicies rocosas secas, márgenes lodosos, en planicies con grava, en suelos salinos, arenosos con caliza, en suelo yesoso a lo largo de zonas inundables. Asociada a *Ericameria* sp., *Flourensia* sp., *Larrea tridentata*, *Selinocarpus* sp. y *Suaeda* sp.

**FLORACIÓN Y FRUCTIFICACIÓN:** Mayo a Noviembre.

**ALTITUD:** 700-900 msnm.

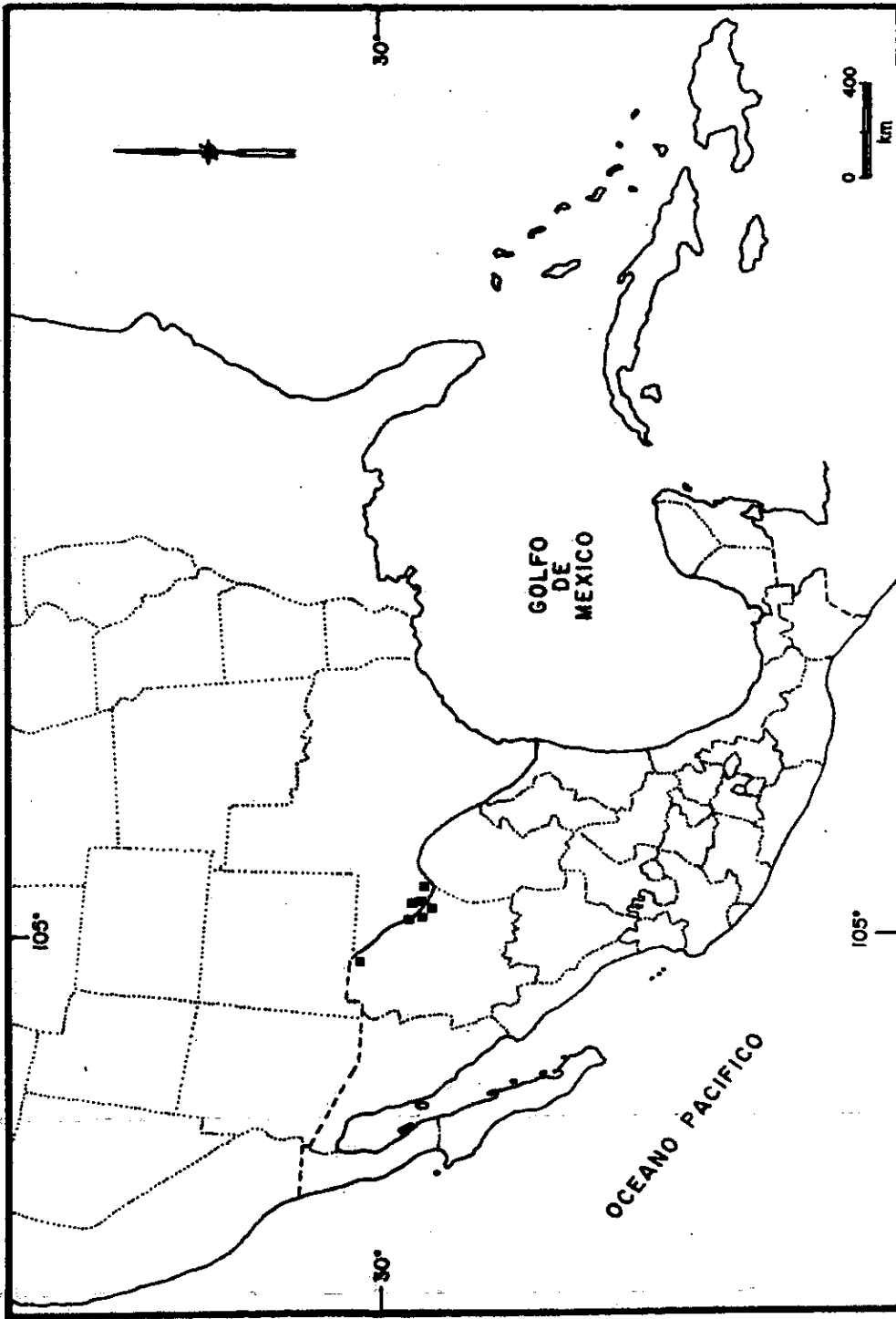


Fig. 23. Distribución geográfica de *Tidestromia carmosa*.

**EJEMPLARES EXAMINADOS:** EUA.-TEXAS: Condado Brewster, on Terlingua Beds along road to Santa Elena Canyon, 22-Jul-1957, *Correll 18343 y Johnston* (ENCB, GH, UC); Near Terlingua in Terlingua beds, 8-Nov-1964, *Correll 30584 y Correll* (UC); On hills near Study Butte, 24-Sep-1966, *Correll 33875* (GH); Tornillo Creek, W Texas, Ago-1983, *Havard 104* (GH); about 5 mi. W of Chisos Mountains, 27-Nov-1946, *Hinckley 3711* (GH, US); Along Blue Creek, 26-May-1928, *Palmer 34196* (GH, MO, NY); Hills near Muskhog Spring, 30-Jul-1938, *Sperry 1451* (GH, US); Desert hill about 3 miles north of Lajitas, 30-Ago-1941, *Sperry T1275* (UC, US); 4 mi. S Adobe Wall Spring, 19-Jun-1949, *Turner 1147* (GH). México.-CHIHUAHUA: Mpio. Juárez, 5.5 km SE of Ejido Paso de San Antonio toward Barba Blanca, 3-Oct-1972, *Chiang 9671 et al.* (ANSM, CAS, ENCB, MEXU, NY). Mpio. Manuel Benavides, 2 km de la desviación que va a M. Benavides, de Ojinaga a Camargo, hacia Ejido San Antonio, 3-Oct-1997, *Sánchez-del Pino 74 et al.* (MEXU). Mpio. Ojinaga, ca. 9 km W of Ojinaga on the hwy to Chihuahua City, 20-Oct-1972, *Chiang 9720 et al.* (CAS, MEXU, MO, NY); direct road from Ojinaga south to Alamos Chapo, 8 mi. S of Ojinaga, 23-Sep-1940, *Johnston 1447 y Muller* (CAS, GH); about 5 miles south of Ojinaga. Road from Ojinaga south to Alamos Chapo, 8-9-Ago-1941, *Johnston 8003* (CAS, MEXU, MO); 6.4 km al sur de Ojinaga en la carretera 16 que va a Chihuahua en el km 220, 2-Oct-1997, *Sánchez-del Pino 70 et al.* (MEXU).

2. *Tidestromia lanuginosa* (Nutt.) Standl., J. Wash. Acad. Sci. 6: 70. 1916.

**Hierbas** anuales de hasta 50.0 cm de largo, canescentes, densamente lanuginosas a glabras. **Tallos** pardo-claro, verde-olivo a rojizos, ascendentes, decumbentes o postrados; tricomas completamente ramificados; **entrenudos de ramas principales** 2.3-7.0 cm de largo. **Yemas** en la base de los tallos ausentes. **Nomofilas** planas, recurvadas, geniculadas u onduladas, verde-amarillento a pardo-oscuro, a veces rojizas, ampliamente obovadas, ovado-truladas, circulares o lanceoladas, 0.8-3.8 cm de largo y 0.6-3.0 cm de ancho, cartáceas a suculentas, venas principales a vénulas evidentes a venas principales prominentes en el envés; tricomas de tipo completamente ramificado; ápice agudo a redondeado, base atenuada u oblícua; **pecíolos** de hasta 2.7 cm de largo. **Inflorescencias** con 1-3 flores, en ramas principales rodeadas por el involucre; **brácteas** planas, recurvadas, geniculadas u onduladas, verde-amarillo o pardo-oscuro a veces rojizas, ovadas, obovadas, lanceoladas o transversalmente elípticas, 0.2-1.9 cm de largo y 0.2-1.8 cm de ancho, cartáceas a suculentas, venas principales a

vénulas evidentes a venas principales prominentes en el envés, ápice agudo a redondeado, base atenuada u oblicua; **pecíolos** de hasta 0.9 cm de largo, comúnmente endurecidos. **Copa de los involucros en ramas de orden inferior**, obcónicas a en forma de clavas, 0.4-1.5 mm de largo y 1.0-2.5 mm de ancho; en fruto formadas por diferentes engrosamientos del tallo y los pecíolos de las brácteas o de la nomofila y las brácteas, obcónicas a en forma de clavas, de 0.5-2.0 mm de largo y 1.0-3.0 mm de ancho. **Flores** de 1.4-3.0 (4.0) mm de largo; **bráctea floral** ampliamente ovada, 0.7-1.8 mm de largo y 0.5-1.2 mm de ancho, esparcidamente lanuginosa, ápice obtuso; **bractéolas** ovadas, 0.7-1.5 mm de largo y 0.5-0.8 mm de ancho, esparcidamente lanuginosas hacia el ápice, ápice obtuso; **tépalos** pardo-amarillentos, ovados a lanceolados, 1.1-3.0 (4.0) mm de largo y 0.5-1.2 mm de ancho, coriáceos, vena media tenue a evidente, no engrosada, glabros a lanuginosos; tricomas completamente ramificados y de tipo Fadenhaare; ápice agudo u obtuso; **copa estaminal** 0.5-1.0 mm de largo, **filamentos** 0.5-1.4 (1.9) mm de largo, **anteras** 0.5-0.8 (1.2) mm de largo, **apéndices interestaminales** triangulares, lobulados a ausentes, hasta 0.2 mm de largo, margen entero a crenulado, **estaminodios** poco frecuentes; **ovario** de 0.3-0.7 (0.9) mm de largo y 0.4-0.7 (0.9) mm de ancho, **estilo** hasta 0.2 mm de largo, **estigma** bifido, de 1.0-3.0 (5.0) mm de largo. **Utrículo** de 1.1-1.6 mm de largo y 0.7-1.3 mm de ancho. **Semilla** pardo-rojiza, de 1.1-1.6 mm de largo y 0.7-1.2 mm de ancho. **Polen** psilado y nanoequinado.

En la especie se presenta una gran variación en los siguientes caracteres: forma de las nomofilas y brácteas, textura del tallo, pubescencia en tallos, en

nomofilas y brácteas, forma de la copa de involucros maduros en ramas de orden inferior (fig. 24) y ornamentación del polen. Se reconocen dos subespecies con base en diferencias de tipo de tricomas en tallos, en nomofilas y brácteas, así como la ornamentación del polen. Se optó por reconocer subespecies en vez de especies o variedades debido a que en el género *Tidestromia* los caracteres de importancia taxonómica que permiten reconocer especies son hábito; estructuras que forman parte de la copa de los involucros maduros en ramas de orden inferior; textura y orientación de las nomofilas y brácteas; color de las semillas; tipo de tricomas y de ápice en tépalos; presencia o ausencia de los apéndices interestaminales y tamaño, mientras que los caracteres que han sido empleados para reconocer variedades en el género han estado relacionados con la coloración de las plantas, pubescencia en tallos, hojas y tépalos, succulencia en hojas y grosor de tallos e involucros. Las características que permitieron definir categorías infraespecíficas en *Tidestromia lanuginosa* se clasificaron en un rango taxonómico mayor al de variedad debido a que las constantes diferencias morfológicas se consideran de mayor importancia taxonómica que las características que han sido empleadas para reconocer variedades. Estas categorías no se reconocieron como especies debido a que los caracteres que definen especies en *Tidestromia* se presentan de igualmente en los subgrupos de *T. lanuginosa*.

Se caracterizaron en *Tidestromia lanuginosa* a dos grupos bien delimitados geográficamente, la subespecie *lanuginosa* se distribuye desde Utah en EUA hasta las Antillas en República Dominicana y la subespecie *eliassonii* en el suroeste de EUA y noroeste de México; desde California hasta Chihuahua.



## CLAVE DE SUBESPECIES

1a. Células apicales de los tricomas completamente ramificados con ramas de igual tamaño o una rama central y ramas laterales, desiguales, polen psilado; Plantas conocidas desde Utah en EUA hasta las Antillas en República Dominicana

**2a. *Tidestromia lanuginosa* subsp. *lanuginosa***

1b. Células apicales de los tricomas completamente ramificados con ramas de igual tamaño o una rama central y ramas laterales, desiguales y células apicales orientadas horizontalmente con ramas desiguales; polen nanoequinado. Plantas conocidas de California, Utah, Arizona, New Mexico, Baja California, Sonora, Sinaloa y Chihuahua

**2b. *Tidestromia lanuginosa* subsp. *eliassonii***

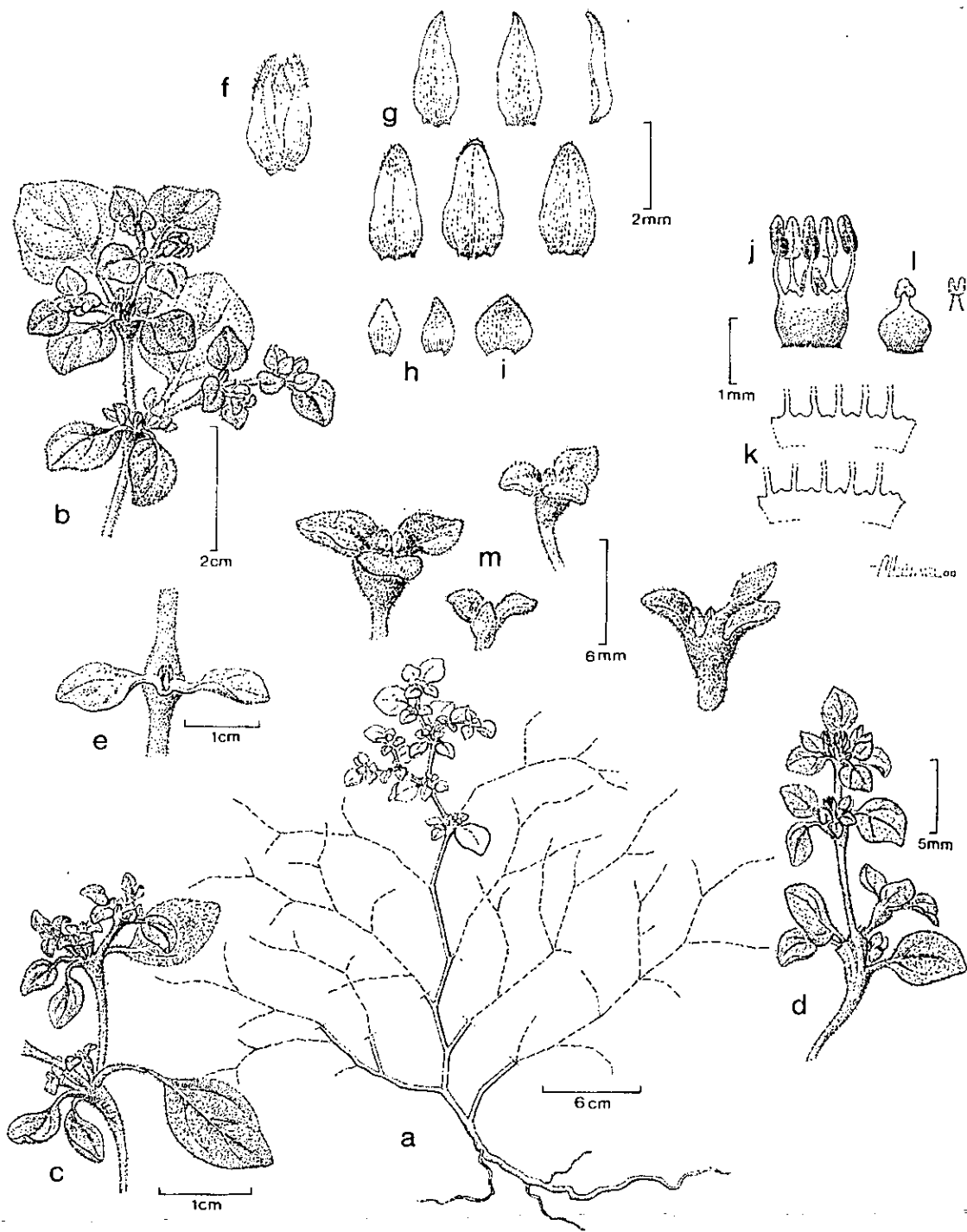
### 2a. *Tidestromia lanuginosa* subsp. *lanuginosa*.

*Achyranthes lanuginosa* Nutt., Trans. Amer. Philos. Soc. 5: 166. 1820. *Alternanthera lanuginosa* (Nutt.) Moq. in DC, Prodr. 13 (2): 359. 1849. *Cladothrix lanuginosa* Nutt. ex Moq. in DC, Prodr. 13 (2): 360. 1849. *pro. syn. Alternanthera lanuginosa* Torr. in Emory. Rep. U.S. Mex. Bound. 2(1): 181. 1858. *pro parte. Cladothrix lanuginosa* (Nutt.) S. Watson Bot. California 2: 43. 1880.-TIPO: EUA. Arkansas: Sin Condado, on the sand beaches of Great Salt River, Sep, *Nuttall s.n.* (holotipo: BM!; isotipo: K!).

**Tallos** pardo-claro a verde-olivo, a veces rojizos. **Nomofilas** ovado-truladas o lanceoladas, a generalmente ampliamente obovadas. Células apicales de los tricomas completamente ramificados con ramas de igual tamaño o una rama central y ramas laterales, desiguales. **Polen** psilado.

*Tidestromia lanuginosa* subsp. *lanuginosa* se distribuye en Utah, Colorado, Kansas, Missouri, Illinois, Arizona, New México, Oklahoma, Texas, Louisiana, Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas, Durango, Zacatecas, San Luis Potosí y República Dominicana.

Dentro de la variación morfológica de la subespecie *lanuginosa* se observó que algunos especímenes parecen presentar espinas en la base o a lo largo de los tallos. Estas estructuras corresponden a los peciolos endurecidos de nomofilas o brácteas (fig. 24e). En otros casos, es posible observar con gran incidencia



**Fig. 24.** *Tidestromia lanuginosa*. a. Hábito (Sánchez-del Pino 65 et al.). b. Ramas floríferas (Sánchez-del Pino 65 et al.). c. Ramas floríferas (Rogers 91 y Fassuliotis). d. Ramas floríferas (Thompson 502 y Rawlins). e. Pecíolos de brácteas (Lehto L19505 et al.). f. Flor (Sánchez-del Pino 65 et al.). g. Tépalos externos en vista dorsal, los internos en vista dorsal y lateral (Sánchez-del Pino 65 et al.). h. Bracteólas (Sánchez-del Pino 65 et al.). i. Bráctea floral (Sánchez-del Pino 65 et al.). j. Androceo y gineceo (Sánchez-del Pino 65 et al.). k. Androceo (Sánchez-del Pino 68 et al.). l. Gineceo (Sánchez-del Pino 68 et al.). m. Copas del involucre maduro en ramas de orden inferior (Ginzburg 88 y Whittemore).

plantas suculentas en ejemplares provenientes de ambientes salinos pero las características morfológicas que presentan no permiten diferenciarlas de las plantas que crecen en otro tipo de ambientes dado a que éstas contemplan dentro plantas suculentas en ejemplares provenientes de ambientes salinos pero las características morfológicas que presentan no permiten diferenciarlas de las plantas que crecen en otro tipo de ambientes dado a que éstas contemplan dentro de su variación morfológica diferentes grados de suculencia (fig 24c-d). Otros especímenes presentan tallos y copa de los involucros maduros en ramas laterales conformadas por un nudo, muy engrosados, en forma de clava, surgiendo cada uno en relación con el otro en distancias muy cortas arreglados en una misma hilera vertical. La presencia de mayor cantidad de involucros engrosados en algunos especímenes a diferencia de otros no se relaciona con la cantidad de semillas que pueda estar presente en determinado ejemplar.

***NOMBRE COMÚN:*** Cariguela, hierba ceniza, oreja de ratón y borrequilla.

***DISTRIBUCIÓN:*** Utah, Colorado, Kansas, Missouri, Illinois, Arizona, New Mexico, Oklahoma, Texas y Louisiana en EUA. Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas, Durango, Zacatecas y San Luis Potosí en México y República Dominicana en las Antillas (fig. 25).

***HÁBITAT:*** Matorral xerófilo, manglar, dunas costeras, ruderal, en asociación con halófitas, pastizal halófilo, asociación riparia, arvense, vegetación de halófilas, bosque tropical caducifolio, bosque de coníferas, bosque muy seco en un lago muy salado; suelos arenosos, calizos, calcáreos, de aluvión, yesosos, litosol,

salinos, forestal rojizo, granito y arcilla. Asociada a *Abutilon* sp., *Acacia constricta*, *A. crassifolia*, *A. neovernicosa*, *A. tortuosa*, *Acanthochiton wrightii*, *Agave lecheguilla*, *Artemisa filifolia*, *Atriplex canescens*, *Bouteloua curtipendula*, *B. eriopoda*, *B. gracilis*, *Brickellia* sp., *Buddleja* sp., *Chasmanthemum* sp, *Cassia wislizenii*, *Celtis pallida*, *Cissus* sp., *Citharexylum brachyantum*, *Cordia parvifolia*, *Croton pottsii*, *C. punctatus*, *Dalea formosa*, *D. scoparia*, *Echinocereus* sp., *Ephedra* sp., *Eriogonum abertianum*, *Euphorbia antisiphilitica*, *Flourensia cernua*, *Fouquieria campanulata*, *F. splendens*, *Fraxinus* sp., *Gaillardia pulchella*, *Hilaria mutica*, *Ipomoea* sp., *Iva ambrosiaefolia*, *Jatropha* sp., *Juglans* sp., *Karwinskia humboldtiana*, *Koeberlinia* sp., *Lameirocereus* sp., *Larrea tridentata*, *Lycium berlandieri*, *Morus* sp., *Neoabbottia* sp., *Nicotiana glauca*, *Oenothera drummondii*, *Opuntia leptocaulis*, *O. leucotricha*, *O. moniliformis*, *O. rufida*, *Parthenium incanum*, *Pectis papposa*, *Pithecellobium* sp., *Prosopis glandulosa*, *P. laevigata*, *Psarothamnus scoparia*, *Rhus microphylla*, *Salvia ballotaeflora*, *Selinocarpus lanceolatus*, *Sericodes* sp., *Sesuvium portulacastrum*, *Spartina* sp., *Sporobolus airoides*, *Suaeda palmeri*, *Tiquilia greggii*, *T. hispidissima*, *Tridens muticus*, *Yucca elata* y *Zinnia grandiflora*.

**FLORACIÓN Y FRUCTIFICACIÓN:** Todo el año.

**ALTITUD:** 0-2250 msnm.

**EJEMPLARES EXAMINADOS:** EUA.-UTAH: Condado San Juan, Near stream gauging station, Mexican hat, 31-Aug-1939, *Cutler* 3019 (DS, GH, MO, NY); Wheeler T.P. junction of Montezuma Creek and San Juan River, 31-Aug-1952, *Dearen* 4081 (ARIZ); Bartons Range, 16-Jul-1895, *Eastwood* s.n. (GH, US); Bartons Range, 16-Jul-1896, *Eastwood* s.n. (MO); Clay Hills Crossing San Juan Arm, Lake Powell, 23-Aug-1983, *Welsh* 22390 y *Welsh* (NY). Sin Condado, along San Juan River, near Bluffs, 25-29-Aug-1911, *Rydberg* 9919 y *Garrett* (NY, US).-COLORADO: Condado Baca, S side of Cimarron River, SE corner of Baca Co., on Piper Ranch, 31-Aug-1949, *Weber* 5199 y *Anderson* (ARIZ, CAS, DS, GH, UC, US). Condado Pueblo, Pueblo, Jul-1874, *Brandege* s.n. (UC); Pueblo, 1874, *Brandege* 905 (MO, NY); Pueblo, Jul-1891, *Eastwood* s.n. (NY); 2-Oct-1878, *Jones* 791 (MO); Pueblo, 1883, *Woodward* s.n. (GH). Sin

**Condado**, Bank of Arkansas River, 13-Jun-1891, *Crandall 107 (GH)*; 16-Jul-1881, *Engelmann s.n. (MO)*; Below Canyon City, 2-Oct-1878, *Jones 791 (BM, G)*.-KANSAS: **Condado Ellis**, 15 mi. SW of Hays, 24-Jul-1935, *Runyon 210 (ARIZ)*. **Condado Finney**, Garden City, 14-Ago-1886, *Letterman s.n. (GH, MO, NY)*. **Condado Gove**, 12 mi. S of Gove, 29-Aug-1957, *McGregor 13655 (US)*. **Condado Hamilton**, ca. 3 mi S Coolidge, 29-Jul-1987, *Brooks 18874 y Freeman (MO)*; Coolidge, 11-Oct-1892, *Carteton s.n. (NY)*; Syracuse, 15-Jul-1878, *Popenoe s.n. (G, MO)*; Coolidge, 23-Aug-1890, *Smyth 202 (NY)*. **Condado Kiowa**, Sep-1897, *White s.n. (US)*. **Condado Logan**, 8 mi. S, 2 mi. W Russell Springs, 26-Jun-1962, *McGregor 17272 (US)*. **Condado Morton**, 9 mi. N, 1 km W Elkhart, 7-Sep-1983, *McGregor 34872 (NY)*; 7 mi. N, 1 E Elkhart 81 pasture, National Grasslands, 12-Sep-1971, *Stephens 52049 (ENCB)*. **Condado Trego**, 19-Jul-1895, *Hitchcock 431 (GH, MO, NY, YU)*; 22 mi. S of Collyer, 6-Aug-1952, *Horr 4151 y Horr (GH, NY)*; On Cimarron River, N of Elkhart, on Point Rock, 12-Jul-1929, *Rydberg 958 y Imler (MO, NY)*. **Condado Wallace**, Wallace, 5-Jul-1885, *Kellerman s.n. (MO)*; Wallace, 22-Aug-1884, *Letterman s.n. (MO)*; W of Kansas, 1881, *Plank 12 (GH)*. **Sin Condado**, Arkalon, 17-Aug-1890, *Lunyth 911 (NY)*.-MISSOURI: Countney, 1-Aug-1918, *Bush 8161 (MO)*; Countney, 10-Sep-1918, *Bush 8783 (GH, NY)*; Countney, 10-Sep-1918, *Bush 8783A (CAS, MO, US)*; Countney, 10-Sep-1918, *Bush 8783B (UC)*; Countney, 10-Sep-1918, *Bush 8783D (DS)*; Kansas City, Missouri, 26-Sep-1921, *Bush 9695A (K, MO)*; Kansas City, Missouri, 26-Sep-1921, *Bush 9695B (BM, MO)*; Kansas City, Missouri, 26-Sep-1921, *Bush 9695C (BM, MO)*; Kansas City, 26-Sep-1921, *Bush 9695D (BM)*; Kansas City, 26-Sep-1921, *Bush 9695E (BM)*; Gran Quivira National Monument West of Missouri, sin fecha, *Joulouse s.n. (ARIZ)*.-ILLINOIS: **Sin Condado**, E St. Louis, 1896, *Letterman s.n. (NY, US)*; Brighton Park, Chicago, 5-Aug-1893, *Moffatt 259 (NY)*.-ARIZONA: **Condado Apache**, 5 m NW of Tes Nos Pas (Navajo and Hopi Indian Reservations) 22-Aug-1951, *Dearen 4031 (ARIZ)*; Long of Ranch to St. Johns, 6-15-Aug-1903, *Griffiths 6792 (MO)*; NE of Arizona (Moki reservation) and little Colorado River, 1-Aug-5-Sep-1896, *Hough 105 (US)*; Green Island, 23-30-Jun-1922, *Tharp 1152 (NY)*. **Condado Coconino**, Klethla Valley, 10-Sep-1938, *Eastwood 6511 y Howell (CAS)*. **Condado Navajo**, 15 mi. NE of Springerville, 15-Sep-1977, *Debowski 33 (ARIZ)*; Holbrook 20-Aug-1896, *Zuck s.n. (MO, NY)*.-NEW MEXICO: **Condado Cibola**, Near Mc Carty's Ranch, Jul-1880, *Rusby 376 1/2 (NY)*; Near Mc Carty's Ranch, Aug-1880, *Rusby 3781/2 (NY)*. **Condado Coleax**, Rancho Cimarron Canyon, 21-24-Aug-1903, *Griffiths 5539 (MO)*. **Condado Chaves**, 20 mi. S of Roswell, 19-Aug-1900, *Earle 319 y Earle (BM, G, MO, NMC, NY)*; 3.5 mi. E of Elkins on highway 70, 26-Aug-1974, *Higgins 9167 (ASU, NY)*; Comanchean Bluffs, 7 mi. E of Roswell, 9-Oct-1944, *Waterfall 5713 (NY)*. **Condado Doña Ana**, Near Rio Grande River at Garfield, 18-Aug-1924, *Archer 328 (ASU)*; In the White Sands National Monument, 20-Sep-1935, *Cutak 142 y Christ (MO)*; E of Tortugas Mt., 2-Jul-1952, *Dunn 8220 (NMC)*; Jornada Experiment Station, about 10 mi N of Las Cruces, 5-Sep-1986, *Kass 2602 y Lightfoot (NY)*; College Ranch about 15 mi. N of Las Cruces, 5-Sep-1970, *Spellenberg 2353 y Spellenberg (NMC, NY)*; Vicinity of Aden crater, ca. 15-17 mi. SW of Las Cruces, 1-Sep-1974, *Van Devender s.n. (ARIZ)*; S Las Cruces, New Mexico State University campus, 17-Aug-1983, *Ward B3-025 (NMC)*; Mesilla Valley, sin fecha, *Wooton s.n. (DS, NMC)*; Mesa near Las Cruces, 23-Aug-1893, *Wooton s.n. (NMC, NY)*; Mesilla Valley, 12-Jun-1893, *Wooton s.n. (NMC)*; College Campus, Aug-1894, *Wooton s.n. (MO)*; Mesilla, 3-Jul-1897, *Wooton 83 (G, GH, MO, NMC, NY, UC)*; College Campus, Aug-1897, *Wooton s.n. (BM)*; Mesa W of the Organ Mountains, 12-Aug-1895, *Wooton s.n. (DS)*; Mesa W of the Organ Mountains, 12-Jul-1899, *Wooton s.n. (ARIZ, UC)*; Mesilla Valley, South hill, 4-Oct-1899, *Wooton s.n. (NMC, NY)*; Turners, 19-Jul-1905, *Wooton s.n. (NMC)*; Mesilla Valley, 2-Aug-1907, *Wooton 3219 (ARIZ, DS, NMC)*; Las Cruces, 5-Sep-1936, *Zumwalt 14 (ARIZ, NMC)*. **Condado Eddy**, Foothills of Guadalupe Mts., 18-Sep-1935, *Cutak 59 y Christ (MO)*. **Condado Grant**, in the vicinity of Silver City, Fort Bayard, Santa Rita, Fierro and on the G.O.S. Ranch, 27-Aug-12-Sep-1911, *Holzinger s.n. (MO)*. **Condado Guadalupe**, Catfish Falls Quadrangle, 18-Jun-1979, *Tschaikowsky 150 (ARIZ)*. **Condado Lea**, along roadsides 1 to 11 mi. N of Hobbs, 31-Aug-1966, *Pearce 2585 (ARIZ)*. **Condado Lincoln**, Near Hondo, Roadside Park Area, 2-Aug-1967, *Cole 3066 et al. (ASU)*; Clark Tank, Ben Rentfrow's Range, 11-Sep-1923, *Eggleston 19352 (NY)*. **Condado Luna**, Mesa at base of Little Florida Mts, 12-Jun-1919, *Abrams s.n. (DS)*; Pancho Villa State Park, S of Columbus, 1-Aug-1967, *Cole 3011 et al. (ASU)*; along road and NW-SE drainage, 15-Aug-1986, *Columbus 479 (UC)*; Deming, 9-Sep-1902, *Griffiths 3320 (NY)*; 9 mi. E of Deming, 5-Oct-1944, *Hershey 3477 (GH)*; 32 mi. NE of Deming on highway 26, 30-Aug-1974, *Shultz 1330 y Shultz (GH, NY)*; Victorio Mts., 3 mi. S Gage exit on I-10, 25-Aug-1984, *Worthington 12445 (NY)*.

**Condado Otero**, 14 mi. W of Tularosa, 13-Oct-1931, *Benson s.n.* (DS, UC); White Sands, 24-Aug-1899, *Wooton s.n.* (ARIZ, NMC, US). **Condado San Juan**, Horn Canyon Quadrangle, 13-Aug-1974, *Blankenhorn 168* (ARIZ); S facing slope of Salmon Ruin, Horn Canyon Quadrangle, 6-Oct-1973, *Bohrer 1816* (ARIZ). **Condado San Miguel**, Tucumcari, 24-Sep-1907, *Aban s.n.* (NMC). **Condado Sandoval**, Sky Village NW Quadrangle, Oct-1974, *Blankenhorn 218* (ARIZ); Albuquerque, s.f., *Harvard s.n.* (MO); Waste fields Bernalillo, 30-Aug-1931, *Nelson 11741* (DS, GH, MO, UC); 10 mi. N of Socorro, 8-Aug-1892, *Wooton s.n.* (GH). **Condado Sierra**, Sierra-Luna County line, Macho Creek, 7-10 km NW of Nutt, 2-3 km S of Round Mountain, along road into Macho Canyon, 5-Sep-1977, *Meents 166 y Moir* (NMC, NY); 3 mi S of Hillsbora, 6-Sep-1904, *Metcalfe 1284* (BM, CAS, G, GH, MO, NMC, NY, UC). **Condado Tarrant**, Cibola N 7, 7a road 458, Gallinas Mts., 12-Aug-1992, *Pase 3620* (NMC). **Condado Socorro**, Socorro, 5-Oct-1919, *Eggleston 16234* (MO); ca. 6 mi. E of San Antonio on US 380, 24-Jul-1983, *Ertter 4938 y Strachan* (NY); San Acacia, 12-Oct-1934, *O'Byrne 34440-3 y Magner* (MO); Socorro, Jul-1881, *Vasey 435* (BM). **Sin Condado**, Mesa W. of Mesilla Dam, 10-Jul-1926, *Carter 116* (ARIZ); Barren Plains, 21-Jul-1898, *Earle 9* (NY); Cox Canyon, San Andres Mts., Bosque del Apache National Wildlife Refuge San Antonio, 17-Aug-1950, *Fleetwood 21* (NMC); Prinus Altus Mts., 13-Aug-1895, *Mulford 909* (MO); San Cristobal Ruins, 8-Oct-1934, *O'Byrne 3423-9 y Magner* (MO); Between Strauss and Anapra, Jul-1912, *Stearns 403* (US); 1851-1852, *Wright 1756* (GH, UC).-OKLAHOMA: **Condado Cimarron**, 4 mi. N of Kenton near Carrizo Creek, 2-Aug-1949, *Rogers 629* (US). **Condado Major**, 3 mi. W of Orienta, 20-Aug-1948, *Waterfall 8593* (GH).-TEXAS: **Condado Bailey**, 4 mi. W, 5 mi. N of Enochs, 9-Jul-1967, *Rosson 1059* (ASU). **Condado Borden**, 16.2 mi. W of Snyder on highway 180, 14-Sep-1946, *Whitehouse 16745* (NY). **Condado Brazoria**, 5 mi. NE of Freeport on beach, 19-Sep-1970, *Fryxell 1463* (NY); Freeport Beach, 8-Oct-1950, *Killip 40557* (US); Sweeney, 3-May-1916, *Palmer 9658* (DS, MO); 1 mi. SE of Freeport at Bryan Beach, 13-Aug-1994, *Worthington 23257* (NY). **Condado Brewster**, Saint Helena Canyon of Rio Grande, 14-Jul-1931, *Moore 3463 y Steyermark* (CAS, DS, GH, NY, US); Old road bed, about 30 mi. S of Alpine, 3-Nov-1940, *Sperry 1880* (UC, US); Fresno Spring, Chisos Mountains, 29-Jun-1937, *Warnock 671* (ARIZ, GH). **Condado Briscoe**, 9-12 mi. N of Turkey on the Breaks of the Little Red River, 9-Jul-1973, *Higgins 7626* (NY). **Condado Calhoun**, Caranchua Bay, 10-Aug-1920, *Drushel 4127* (MO). **Condado Cameron**, along the beach Boca Chica, 10-Aug-1932, *Clover 352* (NY); Clarke Island, Boca Chica, 7-Feb-1934, *Clover 1718* (NY); San Benito road, 10-Jul-1923, *Runyon 452* (US); Near Brownsville, 25-Jun, *Runyon 1071* (NY). **Condado Chambers**, Beach at High Island, 29-Jun-1952, *Tharp s.n. y Tyson* (MEXU). **Condado Collingsworth**, 6.25 mi. S of Shamrock, 14-Oct-1945, *Cory 50187* (GH, NY). **Condado Culberson**, N of Van Horn, 10-Oct-1944, *Waterfall 5781* (MO). **Condado Crockett**, Texas Range Station, 22 mi. N of Ozona, 23-Aug-1939, *Cory 32734* (GH). **Condado Deaf Smith**, 1 mi. S of Glenrio, 21-Aug-1966, *Waller 1154* (ENCB). **Condado Dimmit**, Carrizo Spr., 14-Apr-1934, *Whitehouse 674* (NY). **Condado El Paso**, Rio Grande Valley at Canutillo, 7-Jul-1911, *Barlow s.n.* (UC, US); Colorado Springs, 25-Jul-1884, *Letterman s.n.* (MO); N of La Tuna Federal Prison and W of I-10, 17-Oct-1983, *Sanders 4048 et al.* (ARIZ); W of Hueco Mountains, 21-Aug-1946, *Waterfall 6650* (GH); From W Texas to El Paso, New Mexico, May-Oct-1849, *Wright 591* (G, GH, K); El Paso, Oct-1904, *Wright s.n.* (DS). **Condado Galveston**, Port Bolivar, 29-Aug-1917, *Fisher 5145* (CAS); Galveston, 30-Jul-Aug-1880, *Letterman s.n.* (MO); Galveston, 23-Sep-1901, *Tracy 7618* (NY); Galveston, 23-Sep-1905, *Tracy 9618* (G, GH, MO, NY); ca. 0.5 mi. W of 8 mi. road and 20 yards from Gulf (high tide), Galveston Is., 11-Sep-1956, *Traverse 218* (GH); Near Adobe Wall Mt., 19-Jun-1949, *Turner 1127* (GH); E Beach near S Jetty, Galveston Island, 16-Sep-1974, *Waller 3115 y Bauml* (GH); Galveston, 16-Sep-1877, *Ward s.n.* (NY). **Condado Hudspeth**, 25-Jun-1928, *Cory 1493* (GH); Between Nulo and Harris Siding, 3-Jul-1921, *Ferris 2454 y Duncan* (CAS, DS, MO); 6 mi. W of Salt Flats, 20-Aug-1946, *Waterfall 6565* (GH, NY, MO); Gypsum flats 10.1 mi. E Dell City, 21-Aug-1984, *Worthington 12377* (NY); Malone Mts., N tip of mts. 2.3 km W of Small, 14 air mi. NW Sierra Blanca, 19-Oct-1985 *Worthington 13806* (NY). **Condado Janant**, along RR near Fort Worth, 2-Oct-1916, *Ruth 624* (NY). **Condado Jefferson**, SW Port Arthur, 29-Jul-1931, *Clark 3939* (G, MO). **Condado Jim Willi**, S of Alice, 21-Oct-1927, *Rose 24164 y Russell* (US). **Condado Kenedy**, The S end of Padre Island of the coast of Texas, 26-Jul-1938, *Cutak 25* (MO); Padre Island, 15-Jun-1961, *Duke 4031* (MO); El Toro Island, "mud flats" of the Laguna Madre, 21-24-Jun-1949, *Tharp 49148* (NY, UC, US). **Condado La Salle**, Cotulla, 10-Oct-1895, *Seler 1030 y Seler* (CAS, GH); Millet, 5-Nov-1902, *Seler 3474 y Seler* (GH). **Condado Martin**, Prairie M. Santon, 14-

Jun-1900, *Eggert s.n.* (MO). Condado Matagorda, beach at end of Farm road 457, 23-24-Oct-1982, *Thompson 502 y Rawlins* (MEXU). Condado Nueces, Corpus Christi, 2-6-Jun-1894, *Heller 1813*. (ARIZ, BM, G, GH, K, MO, NY); Mustang Island, S of Port Aransas, between access roads 1 and 2, 24-Jul-1987, *Hill 18290* (GH, MO, NY); Mustang Island 4 mi. SW of Port Aransas (on Gulf), 6-Jul-1949, *Kemp 26* (NY). Condado Oldham, On breaks of LS Ranch about 1 mi. S of Tascosa, 9-Oct-1964, *Correll 30362* (GH). Condado Presido, María, 17-Sep-1920, *Eggleston 17302* (NY); Marfa, Jul-1936, *Hinckley 680* (ARIZ, NY); Frequent along Cibolo Creek at Presidio, 18-Oct-1937, *Warnock T159* (US). Condado Randall, Palo Duro Canyon, about 2 mi. NE of Canyon of interstate 87, 2-Sep-1977, *Higgins 11412* (NY). Condado Reagan, 10 mi. W of Stiles, 29-Oct-1941, *Cory 38404* (GH). Condado Reeves, Pecos, 19-Jul-1919, *Hanson 781* (GH, MO, NY). Condado Sutton, Ranch of Roy Hudspeth, 3-Sep-1928, *Cory 1498* (GH). Condado Taylor, Camp Barkley, 25-Oct-1942, *Tolstead 5851* (NY). Condado Tom Green, San Angelo, 23-Jun-1916, *Palmer 10319* (DS); San Angelo, 25-Oct-1916, *Palmer 11155* (DS). Condado Ward, Barstow, Aug-1901, *Earle 646* (NY); Barstow, 2-Oct-1902, *Tracy 8324* (BM, G, GH, MO). Condado Webb, Near Rio Grande near Laredo, 19-Sep-1943, *Barkley 13771* (NY); on Rio Grande plains, 30 mi. N of Laredo on U.S. highway 83 (10 mi. N of intersection with U.S. 81), 2-Dec-1972, *Ittis 27055* (ENCB); Laredo, Rio Grande River, 180 mi. from San Antonio, 1-20-Aug-1879, *Palmer 1188* (GH, K, NY). Condado Wheeler, Hills N of North Fork of Red River, 15-Sep-1950, *Tharp 51-381 y Miller* (MEXU); N Fork of Red River, 15-Sep-1950, *Tharp 51-382 y Miller* (MEXU). Condado Wichita, Red River above Burkburnett, 21-Jul-1921, *Tharp 565* (NY); 11.3 mi. S of Electra on highway 25, S of Rocky Point, 13-Oct-1945, *Whitehouse 10885* (NY). Condado Willacy, at edge of bay Port Mansfield, 16-Nov-1965, *Crutchfield 1041* (NY). Condado Wise, near Alvord, 6-Jun-1949, *Gentry 553* (NY). Condado Yoakum, about 12 mi., SW of Plains, 29-Oct-1962, *Correll 26511* (GH). Sin Condado, Hueco Janks, 1-Jul-1895, *Mulford 128* (MO); Point Isabel Road, 27-Oct-1927, *Rose 24262 y Russell* (NY, US); Red River 20-Jul-1921, *Tharp 569* (NY); sin fecha, *Wright s.n.* (GH, NY); Foothills and Chenate Mts., 7-Sep-1914, *Yonng s.n.* (MO).-LOUISIANA: Condado Cameron, Cameron Parish, Holly beach, 19-Jul-1938, *Correll 9608 y Correll* (GH, NY); 9 mi. W of Holly Beach, 22-Aug-1971, *Thomas 24589 et al.* (ENCB, NY). Sin Condado, Upper beach along Gulf of Mexico about 6 mi. E of Johnson Bayou, 20-Oct-1962, *Thieret 10050a* (US). México.-CHIHUAHUA: Mpio. Ahumada, Estación Gallego al S de Villa Ahumada, 6-Aug-1982, *Hernández 8450 et al.* (ANSM, ENCB, MEXU); 60 km S of Villa Ahumada route 45, 29-Aug-1991, *Neff 8-29-91-7* (MEXU); 6 km al N de Villa Ahumada, 13-Sep-1978, *Valdés 31-1978 et al.* (MEXU); 15 km al N de Villa Ahumada, km 102 carretera Chihuahua-Cd. Juárez, 13-Sep-1978, *Valdés 51-1978* (MEXU). Mpio. Aldama, Rancho El Torreño No 3, Aldama, 25-Sep-1982, *Melgoza 43* (RELC); Route Aldama veus Rio Conchos, 26-Aug-1966, *Robert s.n.* (SLPM). Mpio. Buena Aventura, El Carmin, 15 mi. W of Flores Magon, 27-Aug-1957, *Knobloch 360* (US); SW of Buena Aventura along jeep road leading from El Rancho de la Tinaja to Rio Santa Maria (roughly E/W ca. 12 mi), 31-Aug-1989, *Mayfield 243 et al.* (ARIZ); 10 km al SE de San Buena- Aventura, 23-Oct-1974, *Valdés VR-733* (MO). Mpio. Camargo, Cerros de Rebelos, Santa Eulalia, 29-Aug-1948, *López 46* (GH); cerca de Santa Eulalia, Cd. Camargo, 24-Nov-1957, *Miranda 8660* (MEXU); km 135 de la carretera Camargo a Ojinaga, 2-Oct-1997, *Sánchez-del Pino 73* (MEXU); 10 mi W of El Pozo, road to Sta. Eulalia, 18-Aug-1939, *White 2446* (DS, GH); Sta. Eulalia plains, 7-Sep-1885, *Wilkinson s.n.* (ARIZ, MO). Mpio. Casas Grandes, between Casas Grandes and Sabiná, 4-5-Sep-1899, *Nelson 6377* (GH); 28 mi W of junction route 45 and road to Casas Grandes, 22-Aug-1967, *Stuessy 1112* (DS); 11 km al S de Colonia Juárez, 23-Sep-1982, *Tenorio 1596 y Romero* (CAS, MO, MEXU). Mpio. Chihuahua, 26 km al S de la ciudad sobre la carretera que va hacia Torreón, Coahuila, 4-Oct-1978, *García 761* (ARIZ, CAS, CHAPA, ENCB, MEXU); Hills and plains near Chihuahua, 28-Sep-1886, *Pringle s.n.* (MEXU, NY); 24 km OSE de Chihuahua a Jiménez, 21-Jul-1996, *Sánchez-del Pino 1* (MEXU). Mpio. Coyame, 8 km al E de la desviación de la carretera 16 Chihuahua-Ojinaga a Cuchillo Parado, 22-Jul-1996, *Sánchez-del Pino 4* (MEXU); Desviación de Ojinaga a Cuchillo Parado, 23-Jul-1996, *Sánchez-del Pino 5* (MEXU). Mpio. Gran Morelos, Laguna de Babicora, 15 km al SO de San José de Babicora, 26-Ago-1994, *Estrada 3391 y Yen* (CAS, NMC, NY). Mpio. Jiménez, 58 km al N de Ciudad Jiménez, 21-Jul-1996, *Sánchez-del Pino 2* (MEXU); 7 km al NE de Carrillo, desviación Escalón a Laguna del Rey, 23-Jul-1996, *Sánchez-del Pino 6 et al.* (MEXU). Mpio. Juárez, ca. 20 km avant les deunes de Samalayuca (route Ahumada vers Cd. Juárez), 26-Aug-1965, *Robert s.n.* (SLPM). Mpio. Manuel Benavides, entre Manuel Benavides y Pocitos, 2-Ago-1976, *Peña 464 y González*

(SLPM). Mpio. Ojinaga, about 5.5 mi. S of Ojinaga, 9-10-Aug-1941, *Johnston 8002* (GH); Rio Conchos, along highway 16 to Cd. Chihuahua, 8 mi from Presidio, Texas, 19-Sep-1984, *Lavin 4895 y Sundberg* (NY); 13 km antes de llegar a Ojinaga sobre la carretera federal, 22-Jul-1996, *Sánchez-del Pino 3 et al.* (MEXU); Carretera 18 de Ojinaga a Camargo, km 2 de la desviación que va a M. Benavides, 3-Oct-1997, *Sánchez-del Pino 75* (MEXU); 21 mi S of Ojinaga, 1-Aug-1937, *Shreve 8099* (ARIZ); Carretera Panamericana, 2 km al Oriente camino a Presidio, Texas, 24-Oct-1974, *Valdés VR-765* (MO). Sin Mpio., Near Laguna de Guzman, 15-Jul-1891, *Hartman 727* (GH, K); 19-Oct-1935, *LeSueur 279* (US); 27-Sep-1902, *Pringle s.n.* (GH, K, MO, MEXU, NY); 32 mi NW of Yermo on route 49, 16-Aug-1967, *Stuessy 949* (NY); 1851, *Thurber s.n.* (NY); Valle de Allende Chihuahua, 13-Dic-1970, *Villarreal de Puga 3609* (ENCB).-COAHUILA: Mpio. Cuatrociénegas, Puerto Salada, junction road S to Rancho Santa Tecla, near Rancho de la Corrales, 13-Jun-1968, *Pinkava P5559 et al.* (ASU, ENCB); Cuatro Ciénegas, 23-Aug-1939, *Marsh 2026* (GH); 6.6 km al SO de Cuatro Ciénegas en el Anteojo, 26-Jul-1996, *Sánchez-del Pino 15 et al.* (MEXU). Mpio. Monclova, Monclova, 20-May-1939, *Marsh 1818* (GH); Cuatro Ciénegas, Just W-SW of Gypsum Plant and 0.4 mi NE of railroad tracks, 8-Jun-1968, *Pinkava P5051 et al.* (ASU). Mpio. Ocampo, Llano de Guaje, E of Sierra de las Cruces along road from Santa Elena Mines NE to Tanque La India (via Penquitas), 5 mi E of Penquitas, 28-Aug-1940, *Johnston 797 y Muller* (GH); E of Americanos, 23-Sep-1941, *Johnston 9377* (GH, MEXU); Potrero Guadalupe, Rancho Experimental "La Rueda", Jun-1981, *Rodríguez s.n.* (ANSM); Rancho experimental Santa Teresa de la Rueda, aprox. 87 km al NE de Ocampo, brecha Ocampo-Boquillas del Carmen, 1-Jul-1991, *Vásquez s.n.* (ANSM); About 25 mi E of Americanos, 22-Aug-1937, *Wynd 752* (A, G, GH, MO, NY, US). Loma Prieta, ca. 1.5 road mi. SW of Ocampo, Cuatro Ciénegas highway (B2) along Dolores, Rancho Cerro de la Madera road, 2-Oct-1976, *Wendt 1864 et al.* (ASU). Mpio. Parras, S. Lorenzo de Laguna, 70 mi. SW of Parras, May-1880, *Palmer s.n.* (GH); Torreón, 13-20-Oct-1898, *Palmer 469* (BM, GH, MO, NY, UC); Sierra de Parras, zona de los Chupaderos, aprox. 18 km al S de Parras de la Fuente, 16-Sep-1982, *Rodríguez 664* (ANSM, MEXU); Sierra de Parras, Zona de los Chupaderos, aprox. 18 km al S de Parras de la Fuente, 14-Oct-1983, *Rodríguez 1015* (ANSM). Mpio. Ramos Arizpe, 6 mi N of La Ventura, N to Saltillo, 12-13-Sep-1938, *Johnston 7635* (GH, US). Mpio. Saltillo, Near Saltillo, 23-Oct-1946, *Hinton 16685 et al.* (ENCB, GH, MEXU, US); Canyon 5 km E Saltillo, 2-Oct-1949, *Hinton 16868 et al.* (ARIZ, GH); La Ventura, aprox. 80 km al S de Saltillo, *Villarreal 5386 et al.* (ANSM). Mpio. San Pedro, 62 km de la carretera 30 que va a San Pedro viniendo de Cuatro Ciénegas, Oct-1996, *Sánchez-del Pino 48 et al.* (MEXU); 58 km al S de San Pedro de las Colonias sobre la autopista a Saltillo, Oct-1996, *Sánchez-del Pino 50 et al.* (MEXU). Mpio. Sierra Mojada, 49 km al SO de Ocampo a las Químicas pasando Cuesta Zozaya, 21-Oct-1996, *Sánchez-del Pino 39 et al.* (MEXU); 1-3 km al S de Química del Rey a Torreón, 21-Oct-1996, *Sánchez-del Pino 40 et al.* (MEXU); 7 km S de Cuatro Ciénegas carretera 30 a San Pedro de las Colonias, 22-Oct-1996, *Sánchez-del Pino 42 et al.* (MEXU); Brecha entre Ceballos, Durango y las "Lilas", 13-Sep-1975, *Villarreal de Puga 7783* (ENCB). Mpio. Torreón, Río Nazas, cerca del pueblo entre Torreón y Gómez Palacio, Durango, 30-Ago-1979, *Martínez s.n.* (ANSM, SLPM); En Torreón Coahuila, km 81 de Torreón a Parras, 13.4 km de la desviación de Viesca, 24-Jul-1996, *Sánchez-del Pino 8 et al.* (MEXU). Mpio. Viesca, Sand dunes near Bilbao, about 6 mi via Coahuila 91 S of Mexico highway 40, 12-Sep-1984, *Bowers 2929 et al.* (ARIZ); Bilbao, SE of Torreón, 27-Aug-1983, *Lavin s.n et al.* (NY); Dunas de Viesca, aprox. 1 km al E del Ejido Villa Bilbao, 3-Jun-1980, *Rodríguez 16 et al.* (ANSM); 2 km al SE de Viesca a Ahuichila, 5-Oct-1997, *Sánchez-del Pino 85 et al.* (MEXU); 5 km antes de Viesca, 23-Ago-1988, *Villarreal 4463 et al.* (ANSM); Dunas de Bilbao, carr. a Viesca, 9-Ago-1994, *Villarreal 7724 y Carranza* (ANSM, MEXU). Sin Mpio., Near Mesillas, 19-Sep-1848, *Gregg 450* (GH); East of Puerto Caballo, 22-23-Aug-1941, *Johnston 8334* (GH); Potrero del Cuervo Chico (ca. 3 mi S of Tanque La Luz) 28-Aug-1941, *Johnston 8577* (GH); 3.2 mi S of Rancho los Charcos, 24-Ago-1971, *McGill 8151 et al.* (ASU); del Carmen Mts., 12-Sep-1936, *Marsh 843* (GH, MEXU); 2 km E of San Juan, SW base of Sierra de las Cruces, 11-Jul-1941, *Stewart 816* (GH).-NUEVO LEON: Mpio. Dr. Arroyo, El Charquillo, sin fecha, *Hinton 20615 et al.* (ARIZ). Mpio. Lampazos, 6 km al E del Rancho Sta. Isabel, 29-Sep-1980, *Briones 331* (ANSM). Mpio. Los Ramones, ejido San Isidro, orilla de acequia, 13-Nov-1993, *Villarreal 7429 y Carranza* (ANSM). Mpio. de Mina, Carretera Monterrey-Monclova, 12-Oct-1972, *Marroquín 2183* (ANSM); km 81.5 Carretera Monterrey-Monclova, ca. desviación a "Las Estacas", 9-Dic-1971, *Marroquín s.n. y Medina* (ANSM, ENCB).-TAMAULIPAS: Mpio. Aldama, Rancho



Nuevo, 23 km al E del Ejido San Rafael, 30-Sep-1983, *Baro 60 et al.* (MEXU); Barra del Tordo, 40 km al Oriente de Aldama, May-1997. *Sánchez-del Pino 65* (MEXU). **Mpio. Altamira**, Bocatoma, Lomas del Real, 23-Ago-1982, *Moreno 854 et al.* (MEXU). **Mpio. Cruillas**, along highway Mex. 101, km S of Las Norias, 29 km SSW of San Fernando, 16-Aug-1986, *Nee 32656* (NY). **Mpio. Güemez**, Güemez, Nov-1830, *Berlandier 835* (MO). **Mpio. Jaumave**, Ejido San Antonio, 17-Nov-1985, *Jiménez 429* (MEXU, MO); Jamuave, 30-Sep-1931, *Rozynski 57a* (UC). **Mpio. Matamoros**, 5 km al N del Rancho El Mezquite, 35 km al SE de Sta. Teresa, en los márgenes de la Laguna Madre, 10-Mar-1963, *González-Medrano 15* (ENCB, MEXU); Playa Washington a 38 km al E de Matamoros y 9 km al S, Jun-1964, *González-Medrano 514* (MEXU); playa Lauro Villar 16 km al N de playa Bagdad, 2-Oct-1984, *Rodríguez 164* (MEXU). **Mpio. Méndez**, Rancho 17 de Mayo, 22 km al N de la carretera China-Méndez, 25-Nov-1984, *Romo 273-C* (MEXU). **Mpio. Miquihuana**, 4 km al O del Tanque de Eguia, hacia la Presa de San Carlos, 23-May-1976, *González-Medrano 9047 et al.* (MEXU). **Mpio. Nuevo Laredo**, 6 km al NO de Sánchez entre Loreto y Colombia, Oct-1973, *González-Medrano 6292 et al.* (CAS, MEXU). **Mpio. San Fernando**, N outskirts of San Fernando, 3-Jan-1981, *Nee 19439 et al.* (MEXU); Las Norias, a small town along highway Mex. 101, 30.5 km SW of San Fernando, 4-May-1983, *Nee 27114 y Taylor* (NY); N of San Fernando, 2-Nov-1927, *Rose 24331 y Russell* (US). **Mpio. Soto la Marina**, playa de La Pesca, 25-Jul-1984, *Baro 308 et al.* (MO); 1 km al W de La Pesca cerca de la Laguna Salada, 22-Sep-1985, *Hernández 1550* (ENCB, MEXU); Beach just N of La Pesca, E of Soto La Marina, 18-Jul-1985, *Ginzburg 88 et al.* (ANSM, MEXU). **Mpio. Tampico**, vicinity of la Barra, 8 km E of Tampico, 1-8-Feb-1910, *Palmer 256* (CAS, K, MO, NY). **Mpio. Tula**, 30 km al SW de Tula, cerca del límite de los estados de San Luis Potosí y Tamaulipas, 9-Ago-1972, *González-Medrano 4421 et al.* (MEXU); 20 km al N de Tula, 26-Ago-1983, *Hernández 642-A et al.* (MEXU). **Mpio. Victoria**, 8.5 km SE of bridge over Río San Marcos at the outskirts of Ciudad Victoria, along highway Mex. 85, 23-Oct-1981, *Nee 22246* (MO). **Sin Mpio.**, highway 85, km 1197, 21-Dec-1954, *Carlson 2685* (MEXU).- DURANGO: **Mpio. Cuencamé**, 9 mi. SW of Cuencamé on Mex. highway 40 to city of Durango, 8-Sep-1966, *Anderson 3538 y Laskowski* (ENCB); Carretera Cuencamé-Zacatecas, desviación a 4 km de Cuencamé, 28-Sep-1979, *Equipo-2 60* (MEXU); Ejido las Mercedes, Cuencamé, Campo Experimental de Zonas Áridas, aprox. 19 km al N de Cuencamé, carr. 40 Durango-Torreón, *Rodríguez 1487 et al.* (ANSM); Cuencamé, 12-Sep-1972, *Zapien s.n. y Estrella* (ANSM). **Mpio. Lerdo**, inmediaciones de C. Lerdo, sin fecha, *Ochoterena s.n.* (MEXU). **Mpio. Mapimí**, Ceballos, 1-Ago-1979, *Aguilar 166 et al.* (ENCB, MEXU); 49 km al NE de Ceballos Rancho San Ignacio, Mapimí, 25-Oct-1975, *Martínez 416 et al.* (MO). **Mpio. San Juan del Río**, San Juan del Río, 20-Sep-1946, *Hernández X-2622* (MEXU). **Sin Mpio.**, Between Torreón and Cuencamé on highway 40, 3-Sep-1966, *Bollwinkel 180 y Wunderlin* (MO); km 1170 al S de La Cuesta, 10-Ago-1956, *Langman 4061* (MEXU).-ZACATECAS: **Mpio. Concepción del Oro**, Campo experimental Noria de Guadalupe CNIZA 35 km al S de Concepción del Oro, 12-Jul-1975, *Castellanos s.n.* (ANSM); Llano Blanco, Noria de Guadalupe, 7-Sep-1975, *González 148 y Banda* (ENCB); Campo experimental Noria de Guadalupe, 33 km al S de Concepción del Oro (carr. 54), 5-Oct-1991, *Villarreal 6158 y Vazquez* (ANSM). **Mpio. Mazapil**, Garden Cedros, N of Zacatecas, Jun-1908, *Kirkwood 114* (GH, MO); Hacienda de Cedros, 1908, *Lloyd 177* (US). **Sin Mpio.**, 6 mi S of Sierra Hermosa, 4-5-Sep-1938, *Johnston 7422* (GH, US).-SAN LUIS POTOSÍ: **Mpio. Guadalcázar**, 5 km al SW de Presa Guadalupe, km 147 carr. S.L.P a Morelos, 28-Oct-1955, *Rzedowski 707* (MEXU, SLPM); km 80 de la carretera a Matehuala, 104 km al S de Matehuala, 24-Oct-1996, *Sánchez-del Pino 54 et al.* (MEXU); 19 mi S of Santo Domingo, 10-Sep-1938, *Shreve 8690* (ARIZ); Alrededor del Huizache cerca de Presa de Guadalupe, 21-Nov-1955, *Valdés A-55 y Miranda* (MEXU). **Mpio. Matehuala**, km 81 de la carretera federal 57 San Luis Potosí-Matehuala, Ejido Nuñez, 23-Sep-1977, *García 466* (ARIZ, CAS, ENCB, MEXU, MO); 9 mi. S of Matehuala along highway 57, 12-Jul-1963, *McGregor 520 et al.* (US); Campo experimental de zonas áridas de Matehuala, 25-Jun-1991, *Rodríguez 1434* (ANSM); 27 km al S de Matehuala en la carretera 57, 24-Oct-1996, *Sánchez-del Pino 53 et al.* (MEXU). **Mpio. Río Verde**, 9 km al E de Río Verde sobre la carretera a Rayón, 16-Sep-1967, *Rzedowski 24792* (ARIZ, ASU, ENCB, MEXU, MO, NY, US); Boquillas 12 km al E de Río Verde, 13-Sep-1954, *Rzedowski 4566* (MEXU); 2 km de Río Verde a Tablas, 10-Sep-1960, *Takaki 434* (SLPM); El Nacimiento, 10-Aug-1965, *Takaki 1889* (SLPM). **Mpio. de Santo Domingo**, 3 km adelante de El Grullo, 4-sep-1976, *Bustos s.n. et al.* (ANSM). **Mpio. Villa Juárez**, entre San Ciro y Villa Juárez, 29-Nov-1965, *Takaki s.n.* (SLPM). **Sin Mpio.**, Duro, SE of Las Tablas, 10-Aug-1934, *Pennell 18065* (GH, MEXU, US). Antillas.-REPÚBLICA

DOMINICANA: **Provincia de Barahona**, Santo Domingo, Joya de Enriquillo, Laguna de Enriquillo, Isla de Cabritos, 16-Apr-1928, *Ekman 9861 (G, GH)*. **Province of Bahoruco**, approach to Lake Enriquillo, 22-Jul-1950, *Howard 12103 (A, BM, US)*; Sierra de Bahoruco, Loma La Manigua, 8-Dic-1983, *Peláez 2095 (NY)*. **Provincia Independencia**, Santo Domingo, on road to Jimaní, S of Lake Enriquillo, 15-Jul-1963, *Lavastre 1022 (A, NY)*; Isla Cabritos en el Lago Enriquillo, 2 km al O de la caseta del Parque Nacional, 14-Oct-1981, *Mejía 17206 y Pimentel (GH, NY)*; Hoya de Enriquillo, 5-8 km al O de Boca de Cachón, en la carretera a Tierra Nueva, 29-May-1987, *Zanoni 39562 et al. (NY)*; Hoya de Enriquillo, en las orillas del Lago Enriquillo, aprox. 8 km al O de Duvergé (en la carretera a Jimaní), 22-May-1990, *Zanoni 44330 y Hager (NY)*.

2b. ***Tidestromia lanuginosa* subsp. *eliassonii***. Sánchez-del Pino y Flores-Olvera, *subsp. nov.*, Novon (enviado).-TIPO: MÉXICO. Sonora: Mpio. Guaymas, 15 km N of Guaymas on the road to Hermosillo, 1 Nov 1985, *Bartholomew 3654 et al.* (holotipo: GH!; isotipos: ASU! CAS! MEXU!).

**Tallos** pardo-claro a verde-olivo, comúnmente rojizos. **Nomofilas** ampliamente obovadas, a generalmente ovado-truladas o lanceoladas; ápice obtuso a comúnmente agudo. Células apicales de los tricomas completamente ramificados con ramas de igual tamaño o una rama central y ramas laterales, desiguales y células apicales orientadas horizontalmente con ramas desiguales. **Polen** nanoequinado

*Tidestromia lanuginosa* subsp. *eliassonii* se distribuye en California, Utah, Arizona, New Mexico, Baja California, Sonora, Sinaloa y Chihuahua.

La variación extrema de la subespecie *eliassonii* se presenta en el ejemplar *Clark 8499 (ARIZ)* de Arizona con tricomas Fadenhaare granulados en tépalos, tallos, nomofilas y brácteas, mientras que en el resto del material los tricomas son completamente ramificados en tallos, nomofilas y brácteas y tan sólo en tépalos se encuentran los tricomas Fadenhaare ramificados.

**NOMBRE VULGAR:** rama ceniza y hierba ceniza.

**DISTRIBUCIÓN:** California, Utah, Arizona y New Mexico en EUA y en Baja California, Sonora, Sinaloa y Chihuahua en México (fig. 25).

**HÁBITAT:** Bosque espinoso, matorral xerófilo, arvense, ruderal, pastizal, bosque tropical subcaducifolio, bosque tropical caducifolio, riparia, matorral costero; suelo aluvial, arenoso, ígneo, arcilloso y salino. Asociada a *Acacia constricta*, *A. coulteri*, *A. greggii*, *Amaranthus fimbriatus*, *A. palmeri*, *Ambrosia ambrosioides*, *A. deltoidea*, *A. dumosa*, *Aristida* sp., *Atriplex canescens*, *A. polycarpa*, *Bursera fagaroides*, *B. laxiflora*, *Cercidium floridum*, *C. praecox*, *Chilopsis linearis*, *Condalia globosa*, *Cordia parvifolia*, *Croton flavescens*, *C. sonora*, *Cynodon dactylon*, *Datura* sp., *Dicranocarpus* sp., *Encelia* sp., *Ephedra* sp., *Eragrostis lehmanniana*, *Eriogonum* sp., *Esenbeckia hartmanii*, *Euphorbia californica*, *Ferocactus wislizenii*, *Flaveria* sp., *Fouquieria diguetii*, *F. splendens*, *Gutierrezia microcephala*, *Hilaria rigida*, *Hyptis emoryi*, *Hymenoclea salsola*, *Ipomoea arborescens*, *Isocoma tenuisecta*, *Jatropha cinerea*, *Jatropha cordata*, *Juniperus* sp., *Kallstroemia* sp., *Karwinskia parviflora*, *Larrea tridentata*, *Lophocereus* sp., *Lycium brevipes*, *L. macrodon*, *Lysiloma microphyllum*, *Machaeranthera pinnatifida*, *Machaerocereus gummosus*, *Melochia tomentosa*, *Mimosa biuncifera*, *M. distachya*, *Muhlenbergia* sp., *Olneya* sp., *Opuntia cholla*, *O. kunzei*, *Pachycereus* sp., *Parthenium incanum*, *Pectis papposa*, *Pithecellobium* sp., *Pleuraphis rigida*, *Populus fremontii*, *Portulaca* sp., *Proboscidea* sp., *Prosopis glandulosa* var. *torreyana*, *P. velutina*, *Psarothamnus emoryi*, *Randia thurberi*, *Salix gooddingii*, *Salsola kali*, *Sartwellia* sp., *Solanum elaeagnifolium*, *Sphaeralcea* sp., *Sporobolus* sp., *Stenocereus* sp., *Tamarix chinensis*, *Viguiera dentata*, *Ziziphus amole* y *Z. obtusifolia*.

**FLORACIÓN Y FRUCTIFICACIÓN:** Todo el año.

**ALTITUD:** 0-1463 msnm.

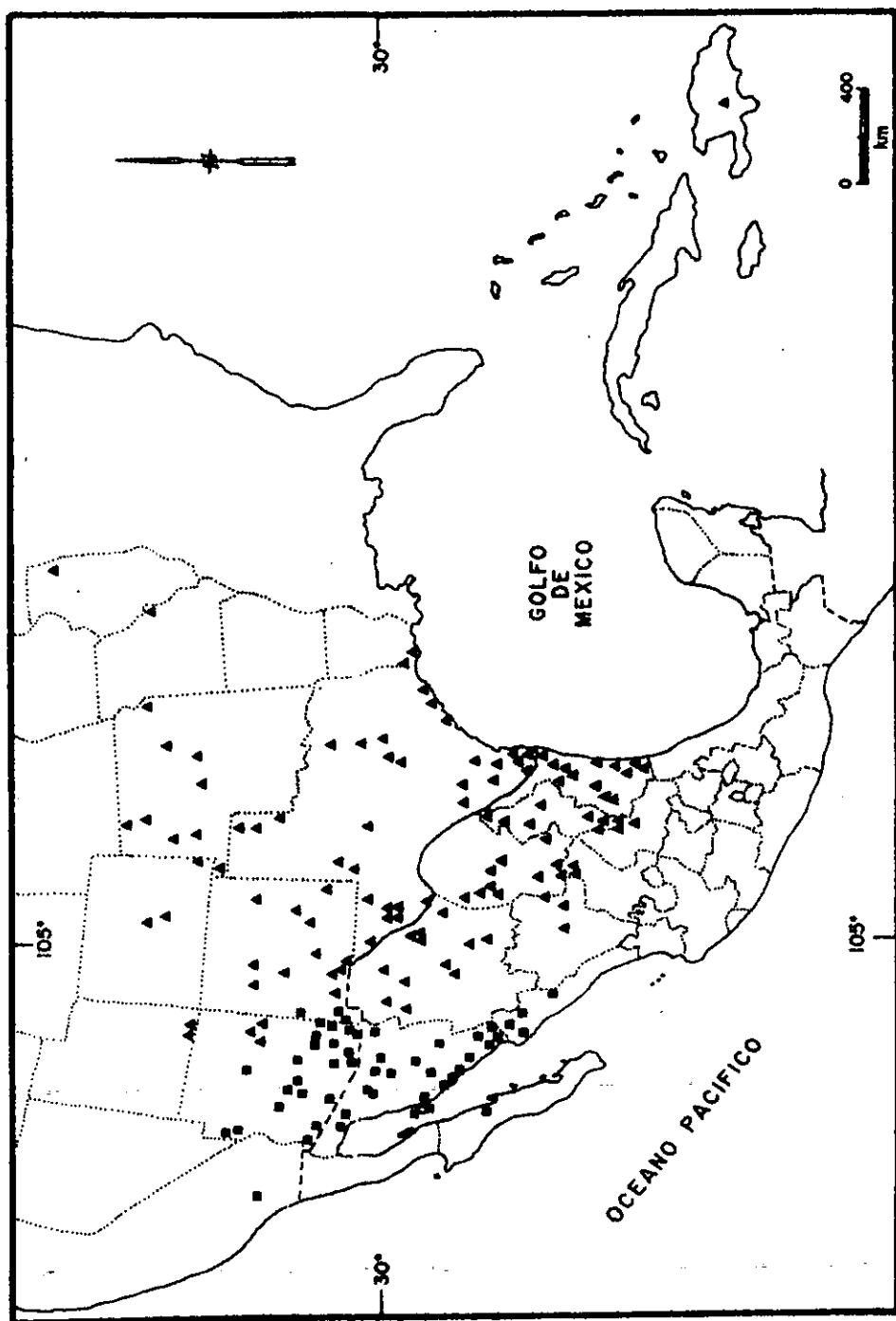


Fig. 25. Distribución geográfica de *Tdestromia lanuginosa* subsp. *lanuginosa* (▲) y *T. lanuginosa* subsp. *effassonii* (■).

**EJEMPLARES EXAMINADOS:** EUA.-CALIFORNIA: Condado Riverside, 21 mi. W of Tonopah along I-10, 9-Sep-1991, *Atwood 17084* (NY).-UTAH: Condado Washington, 3 mi. S of Saint George, 20-Sep-1941, *Gould 1413* (ARIZ, DS, GH, NY, UC); 5 mi. W of Hurricane on highway 15, 18-Aug-1977, *Higgins 11008* (NY); ca. 4 mi. W of Hurricane, 10-Oct-1986, *Warrick 3200 y Warrick* (NY).-ARIZONA: Condado Cochise, ca. 2 km N of Kelsey Canyon, 16-Sep-1992, *Baker 10186* (ASU); Sanson Valley, along wash below Cave Creek Canyon, 26-Sep-1944, *Barkley 14A538* (UC); Lower bajada E of Chiricahua Mountains, 3.5 mi. E of Portal, 19-Oct-1970, *Burgess s.n.* (ARIZ); Chiricahua Mountains, 30-Dic-1969, *Davidson 149 et al.* (ASU); 3 mi. NE Tombstone, 4-Aug-1953, *Gardner 156* (US); Near San Pedro River, 5-Sep-1993, *Gengarelly 80* (ASU); 5 mi. N of Pomerene, 8-Oct-1958, *Gooding 641-58* (ARIZ); Escala San Simon Valley, 14-Aug-1912, *Gooding 1290* (ARIZ, NY); Tres Alamos wash on Pomerene cascabel road, 6-Nov-1960, *Hevly s.n. et al.* (ARIZ); 3 mi. N of Portal, 26-Aug-1964, *Lehto 3955* (ASU); Chiricahua Mountains and Sulphur Plains, Aug-1881, *Lemmon 231* (ARIZ); San Bernardino Ranch, 18 mi. E of Douglas, 23-Jul-1981, *Marrs-Smith 687 et al.* (ASU); Portal Rodeo Road, Chiricahua Mts., 11-Aug-1958, *McCormick 491 et al.* (ARIZ); About 0.5 mi. S of Portal-Rodeo Road on Birt Roberts Ranch, 16-Aug-1958, *McCormick 520 et al.* (ARIZ); San Bernardino Ranch, 14-Aug-1892, *Mearns 643* (DS); San Bernardino Ranch, 5-Sep-1892, *Mearns 778* (DS); 10-Sep-1922, *McGinnies 3* (ARIZ); 6 mi. E of Portal, 13-Sep-1955, *Ordway s.n.* (ARIZ); Fair bank, 28-Aug-1893, *Price s.n.* (DS); Near Fort Huachuca, Sep-1894, *Wilcox 419* (MO). Condado Coconino, Along Grand Canyon Airport Road 100 yds W of junction with Arizona 64-180, ca. 8 mi. S of Grand Canyon Village, 4-Sep-1981, *Sauleda 6495 y Sauleda* (ASU). Condado Gila, Paysan Road, 5 mi. NW of Roosevelt, 10-Oct-1952, *Dickerman 4* (ARIZ); Near Canyon of the Sallymay, Sierra Ancha foothills, 5-Sep-1946, *Gould 3883* (ARIZ, NY, UC); Sierra Ancha Wilderness Area in Tonto National Forest, south facing slopes N of Bull Canyon, 25-Sep-1993, *Imford 1449* (ARIZ, ASU); San Pedro Riparian National Conservation Area along San Pedro River, aprox. 9 mi. SW of Tombstone, Arizona along Charleston road, 13-Sep-1990, *Rogers 91 y Fassuliotis* (ASU); Coolidge Dam, Jul-1927, *Peebles 4436 et al.* (ARIZ); Condado Graham, Peloncillo Mt., foothills, 15 mi. NE of Safford, 15-Oct-1971, *Bingham 1881* (ASU); Aravaipa Road, 3.2 mi W of U.S. 70, 18-Oct-1968, *Lehto 15047 et al.* (ASU); San Jose Mission, 10-Sep-1937, *Marie 497* (NY); 8 mi. N Solomon, 1-Aug-1977, *Minckley s.n. et al.* (ASU); 4 mi. N Solomon, 1-Aug-1977, *Minckley s.n. et al.* (ASU); highway 666, 0.2 mi. E of junction with highway 70, 7-Sep-1968, *Pinkava 13425 et al.* (ASU, NY); Lower San Simon, 14-Oct-1935, *Tatum s.n.* (ARIZ). Condado Greenlee, along U.S. highway 70, 8 6/10 mi E of Solmonville on road to Duncan, 8-Oct-1942, *Wolf 11414 and Everett* (UC); 11 mi. W Duncan, 21-Aug-1935, *Moeller 395* (ARIZ). Condado Maricopa, 9 mi. NE of Mesa on Beeline highway, 13-Sep-1962, *Crosswhite 1439* (ASU, DS); South Mountains, along road to summit along N slope, 15-Sep-1985, *Daniel 4329 y Butterwick* (CAS); Tempe, on rocky slopes of Double Butte, 18-Sep-1964, *Fryxell 101* (ENCB, NY); Tempe, on Double Butte, 5-Jul-1965, *Fryxell 332* (NY); Streets of Tempe, 8-Oct-1931, *Gillespie 8448* (DS, UC); White Tank Mts., Regional Park, road across flats leading to Ford Canyon, 24-Sep-1969, *Keil 5640 et al.* (ASU); White Tank Mountains Regional Park, turnoff to Waterfall Canyon Trail, ca. 0.6 mi. E of peak 2242, sin fecha, *Keil 5687* (ASU); 0.3 mi. W of Peak 2146 at NW end of White Tank Mountains Regional Park, 27-Sep-1969, *Keil 5734* (ASU); Near park boundary, White Tank Mountains Regional Park, 1.4 mi. NNW of VABM 3171, 27-Sep-1969, *Keil 5767* (ASU); Sierra Estrella Regional Park, ca. 1 mi. along wash S from trail head at entrance to park, ca. 4 mi. S of Avondale, 25-Aug-1990, *Landrum 7308 y Landrum* (ASU, CAS); Nine E Erie Drive, Tempe, 1961, *Lehto s.n.* (ASU); Jack Rabbit Road, E of Buckeye and Gila River, 25-Nov-1962, *Lehto 1548* (ASU); Lake Pleasant Regional Park Cottonwood Creek, 8-Oct-1965, *Lehto 5475* (ASU); Lake Pleasant Regional Park, 28-Sep-1969, *Lehto 16498* (ASU); ca. 2 mi. SE of Meteorological Tower, 18-Sep-1973, *Lehto 17831* (ASU); Smuggler Canyon, 4 mi. S of Clifton, Jun-1977, *McGill s.n.* (ASU); Beeline highway, just E of Verde River, 2-Oct-1965, *Mishler s.n.* (ASU); 15 mi. NW Wenden, Butler Valley Hancock Allotment, 21-Nov-1977, *Norris 983* (ASU); 2 mi. NE Userly Pass, 23-Sep-1971, *Oxford 16* (ASU); N of Palo Verde Nuclear Generating Station 12-Oct-1990, *Rebman s.n.* (ASU, CAS); Sierra Estrella Mts., Montezuma Upper Reservoir, 2.8 mi SE of Montezuma Peak, 26-Aug-1975, *Smith S021* (ASU); Sierra Estrella Regional Park, 1-Sep-1973, *Sundell 317* (ASU); 3.7 mi. W of Pinal Co. Line, Vekol Wash, 29-Aug-1988, *Thompson 5313 y Rawlins* (UC); Phoenix, on mesas in vicinity of Salt River, 4-Nov-1912, *Thorner s.n.* (ARIZ); Hassayampa River Preserve, ca. 2 mi. SE of Wickenburg on highway 89, 10-Aug-1989, *Wolden 245* (ASU). Condado Mohave,

Hualpai Mts., sin fecha, *Braem 825 (DS)*; Peacock Mt. Road, S of I-40, 13-Sep-1979, *Butterwick 5633 y Parfitt (ASU)*; Along Alamo road, 1 mi. SE of Flattop Wash, 14-Aug-1979, *Butterwick 5502 y Parfitt (ASU)*; Grand Wash near Grapevine Spr., 21-Sep-1977, *Gierisch 4017 (ASU)*; Vic. Littlefield, 27-Sep-1978, *Gierisch 4519 (ARIZ, ASU)*; E of Blythe, 16-Sep-1929, *Jones 24819 (CAS, GH, MO, NY)*; S side of Lake Mead, 4 mi. Upstream from Pierce Ferry (mile 275L, miles below Lees Ferry along the Colorado River), 26-Oct-1973, *Martin s.n. y Van Devender (ARIZ)*; 19-Aug-1959, *Michaels s.n. (ASU)*; 3 mi. S of Hope, 20-25-Oct-1975, *Norris 28 (ASU)*; Mesquite Springs, ca. 11.5 mi. NW of Peach Springs in Peach Springs Wash, Hualapai Indian Reservation, 2-Sep-1973, *Van Devender s.n. (ARIZ)*; 39.8 mi. S of Salome on Coyote Peak road between Malapai Hills, EW Canyon, 30-Sep-1970, *Weber s.n. (ASU)*; Stockton Hills Road, 4-Oct-1972, *Whitehead 72-275 (ARIZ)*; Condado Pima, Tumacacori Church, *Aguirre s.n. (ARIZ)*; Saguaro National Monument, Sweetwater Trail, 14-Aug-1989, *Bertelsen 89-419 (ARIZ)*; Lowell road just N Sabino Canyon road, 1-Oct-1958, *Caldwell 742 y Dudash (ARIZ)*; Tucson, 26-Oct-1913, *Carlson s.n. (CAS)*; Santa Rita Range Reserve, 25-Aug-1936, *Darrow s.n. (GH)*; Cabeza Prieta National Wildlife Refuge, Daniel Wash at Charlie Bell Road crossing, ca. 1.6 mi. E of Charlie Bell Pass in the Growler Mts., 18-Aug-1992, *Felger 92-666 y Turner (ARIZ, ASU)*; Organ Pipe Cactus National Monument, Aguajita Wash, 14-Sep-1988, *Felger 88-408 y Warren (ARIZ)*; Pantano Wash, 5 mi. E of Sonoita Exit from Interstate on Frontage Road, 31-Aug-1977, *Gibson 3250 y Horak (ARIZ)*; Wilmont Road 10 mi. SE of Tucson, southern desert, 3-Oct-1938, *GEG 64 (YU)*; Vicinity of Sells, 12-Oct-1945, *Goodding 112-45 (ARIZ, NY)*; Coyote Mountains, 27-Aug-1959, *Goodding 202-59 (ARIZ)*; W of Tucson Mts., 15-Aug-1927, *Graham s.n. (DS)*; Santa Rita Forest Reserve, 20-Sep-4-oct-1902, *Griffiths 7 y Thornber (NY)*; Tucson, Nov-1900, *Griffiths 2069 (NY)*; N slope of Santa Rita Mts., 29-31-Aug-1904, *Griffiths 6956 (MO)*; N slope of Santa Rita Mts., 13-21-Sep-1904, *Griffiths 7195 (MO)*; At junction routes 86-386, 15-Sep-1979, *Hodgson 562 (NY)*; Mineral Hill road 0.6 mi. SW of junction Pima Mine road and I-19, 8-Sep-1976, *Lehto L20267 (ASU)*; 0.5 mi. E of Corona de Tucson in Desert grassland, foothills of the Santa Rita Mountains, 21-Oct-1981, *Lehman s.n. (ARIZ, ASU)*; Organ Pipe Cactus National Mon., along East Loop, 3.3 mi. From route 87, Peaks encircled by East Loop, 24-Nov-1972, *MacIntyre 9988 et al. (ASU, NY, US)*; Tumamoc Hill, Tucson Mountains, 10-Aug-1959, *Martin s.n. (ARIZ)*; Santa Rita Experimental Range, 12-Oct-1983, *Mays s.n. (ASU)*; 6 mi. S of Interstate 10 on Ariz. 83, Santa Rita Mountains, 24-Aug-1970, *McGill 178 et al. (ASU)*; Junction of FS roads 505 y 170, 30-Aug-1986, *McLaughlin 3827 y Bowers (ARIZ)*; Highway 286, 20.8 mi. S of Robles junction, 23-Aug-1988, *McLaughlin 4887 (ARIZ)*; Interstate 19 and Pima Mine road, 25-Ago-1971, *McLeod 632 (ASU)*; Arizona State highway 83, 16-Aug-1974, *McManus 430 y McLaughlin (ARIZ)*; N side of Coyote Mts., 25-Aug-1982, *Mittleman 245 y Butterwick (ARIZ, ASU)*; Fresnal Village (Jiawuli Dak), 22-Aug-1980, *Nabhan 183 (ARIZ)*; Ge Oidag (Big Fields), 30-Aug-1980, *Nabhan 315 (ARIZ)*; Big Fields (Ge Oidag) Papago Indian Reservation, 4-Aug-1981, *Nabhan 491 (ARIZ)*; Little Tucson, Papago Indian Reservation, 15-Jul-1981, *Nabhan 506 (ARIZ)*; Manager's Dam, SW Papago Indian Reservation, 6-Oct-1982, *Nabhan 547 (ARIZ)*; Fresnal Village, Papago Indian Reservation, 11-Sep-1977, *Nabhan 711 (ARIZ)*; Jones Ranch, Avra Valley, 30 mi. W of Tucson, 10-Jul-1953, *Parker 8280 (ARIZ)*; E side of Tucson Mts., Los Morteros archeological site, 28-Aug-1985, *Reichhardt 85-208 (ASU)*; Tohono O'odham Indian Reservation Base of Kitt Peak, 17 mi. E of Sells on highway 86, 24-Aug-1990, *Reichhardt 90-51 (ASU)*; 10 mi. SE of Tucson, 3-Sep-1938, *Rollins 2740 y Chambers (DS, GH, UC, US)*; Tucson, 12-Aug-1916, *Shreve 4932 (CAS, UC)*; Mesas Tucson, 8-Aug-1901, *Thornber s.n. (ARIZ)*; Tucson, 18-Aug-1903, *Thornber s.n. (ARIZ)*; Tucson, 20-Sep-1891, *Toumey s.n. (DS)*; University of Arizona main campus, Tucson, 15-Aug-1903, *Thornber s.n. (ARIZ, MEXU)*; Tucson, 24-Oct-1894, *Toumey s.n. (ARIZ, CAS, GH, NY, UC)*; 29-Aug-1931, *Tucson 8010 (MO, NY)*; 29-Aug-1931, *Tucson 8034 (GH, MO, NY)*; Waterman Mts., 2-Sep-1988, *Van Devender 88-555 (ARIZ)*; Armenta Well, Organ Pipe Cactus National Monument, 16-Nov-1974, *Warren s.n. (ARIZ)*; Tucson, 10-Aug-1929, *Wiggins 3829 (DS)*; Organ Pipe Cactus National Monument, Aguajita Wash, about 100 feet E of Corral, 18-Sep-1988, *Wilson 196 (ARIZ)*; Condado Pinal, Lower San Pedro Basin, 18-Aug-1962, *Bingham 485 (ARIZ)*; 8 mi. NW of Santan School, Sacaton, 17-Oct-1966, *Bohrer 1189 (ARIZ)*; Sacaton Agency, sin fecha, *Fielman 219 (ARIZ)*; Sacaton Agency, sin fecha, *Fielman 219 (ARIZ)*; Desert Mesa near Apache Junction, 19-Sep-1931, *Gillespie 8448 (US)*; Sacaton, 1914, *Gilman 454 (ARIZ)*; USGS Antelope Peak NE Quad, ca. 30 ft. E of Vekol Wash, 8-Aug-1987, *Gish s.n. (MEXU)*; Page Ranch near N fence, 9-Sep-1941, *Kaiser 1566 (ARIZ)*; along highway 10 between Phoenix and Tucson, Sacaton rest stop,

19-Oct-1982, *Neese 12529 (ASU, NY)*; Plain SE of Sacaton, 8-Sep-1925, *Peebles 7 et al. (ARIZ)*; Sacaton, 13-Sep-1925, *Peebles 22 et al. (MO)*; Sacaton, 13-Jul-1928, *Thackery 147 (DS, GH, MO, NY)*; Gully at the base of Picacho Peak, 5-Jul-1966, *Tate s.n. (ASU)*; SE side of Picacho Peak, 5-Nov-1977, *Van Devender s.n. (ARIZ)*; Picacho Mts., 24-Jun-1992, *Wiens 92-488 y Palzkill (ARIZ)*.

**Condado Santa Cruz**, Between Sopori Scool and Arivaca, 27-Jul-1966, *Tate 278 (ASU)*. **Condado Yuma**, along U.S. 60-70, 9 mi. E of Wenden, 11-Sep-1961, *Breedlove 1252 (DS)*; SE of Alamo Lake, 4-May-1980, *Butterwick 6322 y Hillyard (ARIZ, ASU)*; Cibola National Wildlife Refuge, 10-Nov-1972, *Dodson 23 (ASU)*; Cabeza Prieta National Wildlife Refuge, E Pinta Sands, 6.2 mi. W of O'Neil's grave on Camino del Diablo (road from Papago Well to Tule Well), 15-Sep-1992, *Felger 92-761 y Gierlach (ARIZ)*; Ca. 1 km NE of N end of Mohawk Dunes, at N boundary of Barry M. Goldwater Airforce Range, 24-Sep-1996, *Felger 96-149 y Turner (ASU)*; W of Gila Mountains, 23-Sep-1936, *Fochtman 65 (NY, UC)*; Lower Burro Canyon, Kofa Mts., Kofa Game Range, 2-Sep-1970, *Furlow 6 (ARIZ)*; Plomosa Mountains N of I-10, 2-Oct-1976, *Larson 60062A (CAS)*; Kofa Mts., 24-Aug-1955, *Monson 7 (CAS)*; 0.5 mi. S of County Windmill, 23 mi. NE of Yuma, highway 95, 16-Oct-1945, *Murry 1594 (ARIZ)*; Castle Dome Mts., 16-Nov-1937, *Nichol s.n. (ARIZ)*; 4.8 mi. S of King Road on Road 60, 14-Sep-1985, *Russo 22 (ASU)*; S slope along trail to Horse Tanks, 9-Nov-1985, *Russo 181 (ASU)*; between road to Horse Tanks and dry wash below Gray Tanks, 13-Sep-1986, *Russo 872 (ASU)*; 30 mi. N of Dateland, 30-Sep-1967, *Tate s.n. (ASU)*; Yuma Mesa, 2 mi. W of Telegraph Pass, 11-Sep-1967, *Tate 1035 (ASU, NY)*; Mohawk Valley, 22-Aug-1996, *Turner 96-16 (ARIZ)*; Near Brenda, 28-Oct-1922, *Von Loh 2036 (CAS)*. **Sin Condado**, Between Bowie and Safford, sin fecha, *Gibson s.n. (ARIZ)*; Near St. Lowell, 15-Sep-1900, *Griffiths 1590 (NY)*; 18-27-May-1903, *Griffiths 4316 (MO)*; 9-Sep-1901, *Kearney s.n. (MO)*; 3 mi. S of Alamo Spring, Kofa Mts., 12-Sep-1938, *Nichol s.n. (ARIZ)*; S of Arizona on slopes of Mesas, Aug-1867, *Palmer 221 (MO)*; 1869, *Palmer s.n. (NY)*; Tucson to Yuma, 8-Sep-1867, *Palmer 222 (MO)*; Near Camp Lowell, 15-Jun-1881, *Pringle s.n. (G, GH, NY)*; Near Camp Lowell, 15-Jun-1882, *Pringle s.n. (G)*; Near Camp Lowell, 15-Jun-1881, *Pringle 13842 (MO)*; Siemega, Aug-1874, *Rothrock 557 (MO)*; Range Reserve Wilmot, 12-Aug-1901, *Thornber s.n. (ARIZ)*; Range Reserve Wilmot, 5-Nov-1901, *Thornber s.n. (ARIZ)*; Campus University of Arizona, 20-May-1903, *Thornber 30 (ARIZ, DS, MO, NY, UC)*; Western foothills of Sierra de la Cabellera, about 10 mi. E of Colonia Morelos, 22-Sep-1941, *White 4479 (ARIZ, GH, NY, US)*.-NEW MEXICO: **Condado Hidalgo**, 1 mi. N of Rodeo, 22-Aug-1966, *Cazier 407 (ASU)*; Cienega Lake, 24-Aug-1966, *Cazier 458 (ASU)*. **México**.-BAJA CALIFORNIA SUR: **Mpio. Mulegé**, Bajada 6 mi. SO of Mulege, 18-Oct-1962, *Wiggins 17964 y Wiggins (DS, US)*.-SONORA: **Mpio. Agua Prieta**, Colonia Morelos, region of the Rio de Bavispe, 24-27-Aug-1941, *White 4145 (ARIZ, GH, NY)*. **Mpio. Alamos**, NE side of Sierra del Rosario, Gran Desierto, 11-March-1973, *Felger 20760 et al. (ARIZ)*; 4.1 mi. E Alamos, 0.25 mi. N Guirocoba road, 8-Oct-1973, *Fish 160 (UC)*; Cuchuhacki arroyo, Dist. Alamos, 15-Nov-1933, *Gentry 865 (DS)*; San Bernardo, Río Mayo, 12-Oct-1934, *Gentry 1021 (ARIZ)*; Near Tepistate N of Alamos, 2-Nov-1939, *Gentry 4838 (ARIZ, NY)*; Rancho Tepustete, N of Alamos, Río Mayo Region, 24-Aug-1990, *Martin s.n. y Whorter (ARIZ)*; edge of Sabinito Sur, 12.5 km (by air) E-SE of Alamos, 12-Oct-1992, *Van Devender 92-1306 (ARIZ)*; 1 km S of Yocogigua, 24-Sep-1993, *Van Devender 93-1102 et al. (ARIZ)*; La Gacela, 23-Feb-1995, *Van Devender 95-55 et al. (ARIZ)*. **Mpio. Altar**, Hacienda Oquitoa (Cutting's Ranch) 6 mi E of Altar, 22-Oct-1932, *Wiggins 5965 (DS, US)*. **Mpio. Arizpe**, Across the Rio Bacanuchi from Tauichopa. Tauichopa is 2.7 mi. By road N of Arizpe, 17-Aug-1958, *Turner 183 y Lowe (ARIZ)*. **Mpio. Bacoachi**, Along wash about 14 mi. S of Divisaderos, 26-Sep-1934, *Wiggins 7474 (DS, GH, US)*. **Mpio. Benjamín Hill**, Santa Ana km 145 Hermosillo-Santa Ana, 13.7 mi. (21.9 km) N of Benjamin Hill, 24-Aug-1985, *Cowan 5524 et al. (NY)*. **Mpio. Carbó**, Potrero 7 Rancho la Granada CIPES, 5-Sep-1984, *Miranda RLG-068 (SLPM)*; Potrero 7 Rancho la Granada CIPES, 5-Sep-1984, *Zarazúa RLG 068 (ANSM)*. **Mpio. Cajeme**, about 11 mi. S of Ciudad Obregon, 21-Dec-1971, *Norris 20067 et al. (CAS)*; 1-Aug-1935, *Pennell 19487 (US)*; About 2.2 mi. NE of highway 15 (toward a microwave tower), about 6.9 mi. SE of Ciudad Obregon, 12-Sep-1973, *Stevens 2067 y Fairhurst (DS, ENCB, GH, MO, NY)*. **Mpio. Guaymas**, Guaymas, 7-Nov-1893, *Brandegge s.n. (UC)*; Between San Carlos Bay and Catch-22 airstrip NW of Guaymas, 5-Jan-1983, *Daniel 2348 (ASU)*; Bahía San Carlos, ca. 0.5 km N of Hotel Posada del Mar, 10-Nov-1964, *Felger 11313 et al. (ARIZ)*; Bahía San Pedro, Bajada ca. 0.5 km inland at S end of bay, 11-Nov-1964, *Felger 11426 et al. (ARIZ)*; Bahía San Pedro, Bajada at N end of bay, 13-Nov-1964, *Felger 11630 et al. (ARIZ)*; Bahía San Carlos, 6-Sep-1980, *Felger 80-46 y Schmalzel (ARIZ)*; El Bavisio, about 2.5 km NE of

Bahía San Carlos, 18-Nov-1984, *Felger 84-509 y Zamulio (ARIZ)*; Cañon Nacapuli, 4.7 mi. N of San Carlos road (from E of San Carlos), 10-Oct-1985, *Felger 85-1223 y Reichenbacher (ARIZ)*; Guaymas, Jun-1887, *Palmer 157 (BM, GH, NY)*; 36 mi. N of Guaymas, 10-Sep-1935, *Pennell 20238 (GH, US)*; ca. 15 mi. SE of Guaymas, 21-Jun-1979, *Webster 17001 y Lynch (GH, MEXU, MO)*. **Mpio. Hermosillo**, Highway 15, 24 km N of Hermosillo, 7-Sep-1983, *Anderson 12542 (CAS, MEXU, NY)*; Estación Pesqueira, 20 km al N de Hermosillo, 24-Ago-1969, *Araiza 83 (DS, ENCB)*; 10.2 mi on Mex 15 S of La Pintada (between Hermosillo and Guaymas), ca. 50 m E of road, 6-Sep-1963, *Felger 8377 y Lowe (ARIZ)*; 10 mi. by road E of Bahía Kino, 19-Oct-1963, *Felger 9036 (ARIZ)*; 8.9 mi. by road E of Bahía Kino (Village), 17-Dec-1966, *Felger 15213 y Cooper (ARIZ, ENCB)*; ca. 30 mi. S of Hermosillo on Mexican highway 15, 14-May-1973, *Hansen 1378 et al. (MEXU, US)*; New Year's Mine, 20 mi. S of Hermosillo, 28-Oct-1926, *Jones 22637 (GH, MO)*; calle 12, aprox. 10 km, carretera a la Costa, 27-Ago-1975, *Rodríguez 1668 (CAS, ENCB, MEXU)*; 10.2 mi. W of Mexico 15 road to El Sahuaral (the southern road to Bahía Kino), 27-Jan-1992, *Van Devender 92-12 et al. (ARIZ)*; El Panteon Municipal, lado O de Hermosillo, 22-Ago-1995, *Van Devender 95-696 y Reina (ARIZ)*; 9 mi. S of Navajoa, 17-Aug-1956, *Waterfall 12821 (GH, UC)*; 27 mi. W of Hermosillo on the road to Kino Bay, 28-Aug-1941, *Wiggins 131 y Rollins (ARIZ, DS, GH, MO, NY, UC)*. **Mpio. Huatabampo**, along highway 15, 5 mi. N of Estacion Don, 7-Oct-1970, *Breedlove 18627 y Thorne (CAS)*; Nescotahueca vicinity 5 km (by air) N-NE of Camahuiroa, 6.7 km N on Bachoco road from Diez de Abril road, 1.9 km S-SW (by air) Nescotahueca, 20-Jan-1995, *Friedman 179-95 y Zittere (ASU)*; 2.5 mi. W of highway 15 on highway 176 to Huatabampo ca. 14 mi. (airline) E of Huatabampo, 7-Oct-1992, *Sanders 12689 et al. (CAS)*; Camahuiroa, on the coast 27 km (airline) SE of Yavaros, 8-Oct-1992, *Sanders 12735 et al. (ARIZ)*; 5.7 km SW of Ejido 10 de Abril at Mexico 15, 1.4 km W of Tierra y Libertad, ca. 7.4 km (by air) E-NE Camahuiroa, 15-Mar-1993, *Van Devender 93-323 et al. (ARIZ)*. **Mpio. La Colorada**, La Colorada, 24-May-1905, *Clokey 1915 (UC)*. **Mpio. Magdalena**, Desemboque de San Ignacio, 5-Oct-1966, *Moser s.n. (ARIZ)*; 9 mi. N of Magdalena, 30-Oct-1932, *Wiggins 6195 (DS, US)*; Bank of Rio Sasobe, 10 mi. E of Magdalena, 11-Sep-1934, *Wiggins 7110 (DS, GH)*. **Mpio. Navajoa**, estación de microondas, Cerro Prieto a 15 km al Ne de Navajoa Carr. a Alamos, 1-Oct-1983, *Tenorio 4653 et al. (MEXU)*; Turnoff to microwave road on Cerro Prieto, 17 km E of Navajoa on road to Alamos, 13-Mar-1993, *Van Devender 93-248 et al. (ARIZ)*. **Mpio. Onavas**, Onavas, graphite mine NE of pueblo, 13-Oct-1986, *Rea 1248 (ARIZ)*. **Mpio. Pitiquito**, Pitiquito, 29-May-1925, *Kennedy 7069 (CAS, UC)*. **Mpio. Puerto Peñasco**, ca. 7 km north of Puerto Peñasco, at ca 2 km N of airport, 25-Jun-1985, *Felger 85-790 (MEXU)*; Quitovac, 3-Sep-1980, *Nabhan 118 et al. (ARIZ)*. **Mpio. Soyopa**, Tonichi, 10-Sep-1941, *Spicer s.n. (ARIZ)*; NE side of Río Yaqui bridge on Mex. 16, just S of Tonichi, 4-Sep-1996, *Van Devender 96-350 et al. (ARIZ)*. **Mpio. Ures**, San Rafael de Ures, 27-Jul-1980, *Ruíz s.n. (ENCB)*; along highway 14 leading Ne out of Hermosillo, ca. 37.5 km SW of Ures, 21-Aug-1995, *Snow 6593 y Prinzie (MEXU)*; 5 mi. S of San Rafael, 21-Oct-1932, *Wiggins 5935 (DS)*. **Sin Mpio.**, Tinaja Suvuk, Pinacate, 28-Oct-1982, *Ezcurra s.n. (MEXU)*; Tinaja Suvuk, Pinacate, 28-Oct-1983, *Ezcurra s.n. (MEXU)*; Pinacate Region, 2 mi. By road S of Tinaja de los Papagos, 14-Oct-1986, *Felger 86-486 y Joseph (ARIZ)*; Vicinity of Tecomate, Bahía Agua Dulce, NW part of Tiburon island, 16-Sep-1963, *Felger 8875 y Russell (ARIZ)*; Pinacate Region, 1 km SWW of Tinajas de los Papagos, 28-Sep-1964, *Felger 10601 y Lincoln (ARIZ)*; Vicinity of Arroyo Sauzal, ca. 2 mi. inland, 31-Jan-1965, *Felger 12275 et al. (ARIZ, ENCB)*; Tiburon Island, Ensenada Blanca, 8-Oct-1966, *Felger 14964 et al. (ARIZ)*; Tiburon Island, vicinity of Coralitos; 21-Dec-1966, *Felger 15384 y Cooper (ARIZ)*; Vicinity of El Monumento, SE corner of island, 22-Dec-1966, *Felger 15529 y Cooper (ARIZ, ENCB)*; Tiburon Island, vicinity of El Monumento, SE corner of island, 22-Dec-1966, *Felger 15557 y Cooper (ARIZ)*; Sykes Crater, Pinacate Region, 14-Mar-1970, *Felger 18974 et al. (ARIZ)*; Pinacate region, Mexico highway 2 at 1 km E of road to Cerro Colorado, 26-Nov-1971, *Felger 20129 et al. (ARIZ)*; 6.3 mi. E of Red Cone along road to Sierra Sauvuk, 19-Apr-1992, *Fishbein 299 et al. (ARIZ)*; River Valley, San Lorenzo, 23-Sep-1933, *Gentry 201 (DS)*; Centro de Inv. Pecuarias de Sonora, 9-Dic-1980, *Habib s.n. (ANSM)*; SW of Baboquivaris, 14-Aug-1980, *Nabhan 308 y Bahre (ARIZ)*; Suvuk, SE of Pinacate Peak, 28-Aug-1982, *Nabhan 366 y Hutchinson (ARIZ)*; MacDougal Crater, Pinacate Mts., 14-Nov-1908, *Sykes 29 (US)*; about 5 km (by air) E-NE of San Antonio de las Ibarras, Arroyo Las Rastras, 9-Dec-1993, *Van Devender 93-1456 et al. (ARIZ)*; Coralitos, shore at S side of Isla Tiburón, 12-Oct-1977, *Wilkinson 190 (MEXU)*.-CHIHUAHUA: **Sin Mpio.**, along New Mexico-Chihuahua border 0.9 mi. W of Monument No. 3, 27-Jul-1986,



Worthington 14398 (NY).- SINALOA: **Mpio. Culiacán**, Culiacán, 20-Oct-1904, Brandegees s.n. (GH, UC). **Mpio. El Fuerte**, Between Navajoa and Los Mochis, 25-Nov-1975, Lehto L19505 et al. (ASU); Valle del Carrizo, calle 800, cerca del camino al poblado San Francisco, 23-Ago-1975, Rodríguez 1607 (ARIZ, CAS, ENCB, MEXU, MO); Vicinity of San Blas, sin fecha, Rose 13243 et al. (NY); Vicinity of Fuerte, 25-Mar-1910, Rose 13480 et al. (NY). **Mpio. Salvador Alvarado**, On Cerro Tasirogojo, 9 km S Estacion Luis, 1 km W (by air) Francisco Sarabia, 5.5 km (by air) SE Melchor Ocampo, 14-Aug-1994, Friedman 210-94 y Espinosa (ASU). **Mpio. Sinaloa**, Sinaloa de Leyva a ca. 1 km al N de la Lagunilla, rumbo a Sante Fe, 3-Nov-1990, Bojórquez 758 (MEXU). **Sin Mpio.**, vicinity 4.4 km SW Ejido Tierra y Libertad, 1 km N on dirt road, 6.5 km (by air) W-NW Melchor Ocampo, 5 km (by air) E Ejido Camahuiroa, 19-Sep-1994, Friedman 288-94 y Freeh (ASU); Agiabampo vicinity near crossing of Arroyo La Abeja with road at 5.47 km N Agiabampo, 12 km S-SE Melchor Ocampo, 21-Sep-1994, Friedman 343-94 y Freeh (ASU).

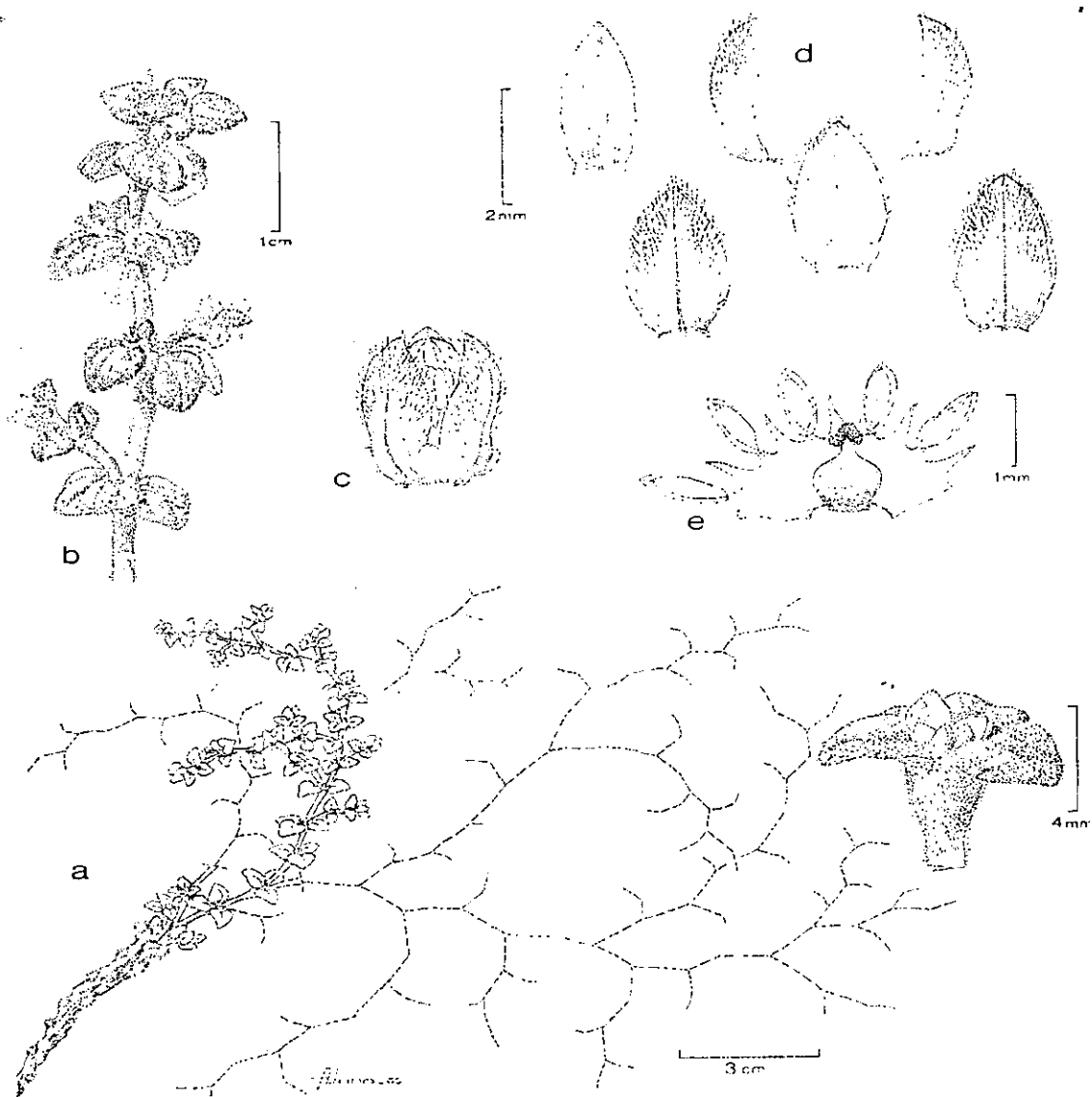
3. **Tidestromia rhizomatosa** I. M. Johnst., J. Arnold Arb. 24: 233. 1943.-TIPO: MÉXICO.

Coahuila: Mpio. Cuatrociénegas, near El Anteojo, west of Cuatro Ciénegas. Saline and perhaps gypseous flat near pond, 5 Sep 1941, Johnston 8873 (holotipo: GH!; isotipos: BM! CAS! MEXU! MO! US!).

**Hierbas** perennes de hasta 33.0 cm de largo, canescentes, densamente lanuginosas a glabrescentes. **Tallos** verde-olivo o verde-grisáceos, rojizos, postrados, sufruticulosos, rizomatosos; tricomas completamente ramificados y ramificados hacia la base; **entrenudos de ramas principales** de 0.9-2.8 cm de largo. **Yemas** en la base del tallo comúnmente presentes, lanosas. **Nomofilas** reflejas, pardo-oscuro o verde-olivo, ovadas a muy ampliamente ovadas, 0.6-1.1 cm de largo y 0.3-0.9 cm de ancho, engrosadas, venas gruesamente reticuladas; tricomas completamente ramificados y ramificados hacia la base; ápice agudo u obtuso, base atenuada o cuneada; **pecíolos** de hasta 0.1 cm de largo. **Inflorescencias** generalmente con flores solitarias a 3, en ramas principales rodeadas por el involucre; **brácteas** reflejas, verde-olivo a pardo-oscuro, ovadas a ampliamente deprimido ovadas, 0.2-1.3 cm de largo y 0.3-1.1 cm de ancho, engrosadas, venas gruesamente reticuladas, ápice agudo a redondeado, base cuneada; **pecíolos** de hasta 0.1 cm de largo. **Copa de los involucros en ramas de orden inferior**, pateliformes u obcónicas, de 1.0-2.2 mm de largo y de 2.0-3.0 mm de ancho; en fruto formadas por engrosamientos del tallo y los pecíolos de las

brácteas o de la nomofila y las brácteas, obcónicas, de 1.0-3.0 mm de largo y 2.0-3.0 mm de ancho. **Flores** de 2.5-3.0 mm de largo; **bráctea floral** ampliamente ovada, 1.0-1.6 mm de largo y 0.8-1.6 mm de ancho, lanuginosas hacia el ápice, ápice obtuso; **bractéolas** ovadas, 1.0-1.5 mm de largo y 0.8-1.0 mm de ancho, lanuginosas, ápice obtuso; **tépalos** pardo-amarillentos, lanceolados, 2.0-3.0 mm de largo y 0.6-1.7 mm de ancho, coriáceos, vena media prominente en la base, base engrosada, lanuginosos; tricomas completamente ramificados y de tipo Fandehaare; ápice agudo; **copa estaminal** de 0.5-1.2 mm de largo, **filamentos** 0.4-0.9 mm de largo, **anteras** 0.6-1.0 mm de largo, **apéndices interestaminales** lineares, de 0.4-0.8 mm de largo, agudos, enteros, **estaminodios** ausentes; **ovario** de 0.5-1.0 mm de largo y 0.5-1.0 mm de ancho, **estilo** ausente, **estigma** bifido, pardo-claro, de 0.2-0.5 mm de largo. **Utrículo** 1.5 mm de largo y 1.3-1.5 mm de ancho. **Semilla** pardo-rojizas, 1.2-1.5 mm de largo y 1.0-1.2 mm de ancho. **Polen** psilado.

La especie se caracteriza por el hábito postrado, la presencia de nomofilas y brácteas reflejas, engrosadas, con venas gruesamente reticuladas, el color de las nomofilas y brácteas generalmente pardo-oscuro y la presencia de apéndices interestaminales tan largos como los filamentos (fig 26). Las nomofilas y brácteas se curvan con la edad y tienden a ser glabras. En los nudos de los tallos más desarrollados surgen otros tallos o ramas de tipo estolonífero. En el campo pudo observarse que la especie es susceptible a separarse en fragmentos por lo que se sugiere que sea una estrategia para propagarse vegetativamente y las nomofilas y brácteas reflejas pueda servirles de apoyo para sujetarse al sustrato.



**Fig. 26.** *Tidestromia rhizomatosa* (Sánchez-del Pino 46 et al.). **a.** Hábito. **b.** Ramas floríferas. **c.** Flor. **d.** Tépalos externos en vista dorsal, los internos en vista dorsal y lateral. **e.** Androceo y gineceo. **f.** Copa del involucre maduro en ramas de orden inferior.

**DISTRIBUCIÓN:** Coahuila, México (fig. 27).

**HÁBITAT:** En pastizal gipsófilo, ruderal; en planicies yesosas y salinas con probable presencia de yeso. Asociada a *Tiquilia* sp., *Fouquieria splendens*, *Isocoma* sp., *Petalonyx* sp., *Prosopis* sp., *Suaeda* sp., y *Machaeranthera* sp.

**FLORACIÓN Y FRUCTIFICACIÓN:** Junio a Octubre.

**ALTITUD:** 700-770 msnm.

**EJEMPLARES EXAMINADOS:** México.-COAHUILA: Mpio. Cuatrociénegas, ca. 3 (rd) mi. W of Cuatro Ciénegas at Cienega Anteojo; ¼ mi. N of Cienega, 25-Sep-1974, *Henrickson* 14281 (ASU); ca. 5.1 rd miles SW of Cuatro Ciénegas and 1.4 rd. mi E into basin at and near swimming hole called El Mesquite, at ca 700 m, 27-Sep-1986, *Henrickson* 20406 y *Woodruff* (ASU, CAS, ENCB); near tip of Sierra de San Marcos, 10-15-Jul-1968, *Lewis s.n.* (ASU, ENCB); 1.1 miles S of Puerto Salada along road and canal to Santa Tecla, 13-Jun-1968, *Pinkava* 5569 et al. (ASU); ca. 3 miles W of Cuatro Ciénegas, 15-Ago-1975, *Pinkava* P13117 y *Reeves* (CAS, ASU); rte. 30 S of Cuatro Ciénegas and 0.8 mi S of Railroad tracks, 15-Ago-1975, *Pinkava* P13113 y *Reeves* (ASU); 500 metros al sur pasando la via del tren carretera 30 en Cuatro Ciénegas a San Pedro de las Colonias, 21-Oct-1996, *Sánchez-del Pino* 46 (MEXU); 3 miles SW of Cuatro Ciénegas close to railroad, 27-Sep-1970, *Turner* 6177 (MEXU). Sin Mpio., Stabilized dunes west of headwaters of El Chiqueros, 15-Ago-1967, *Pinkava* 3951 et al. (ASU).

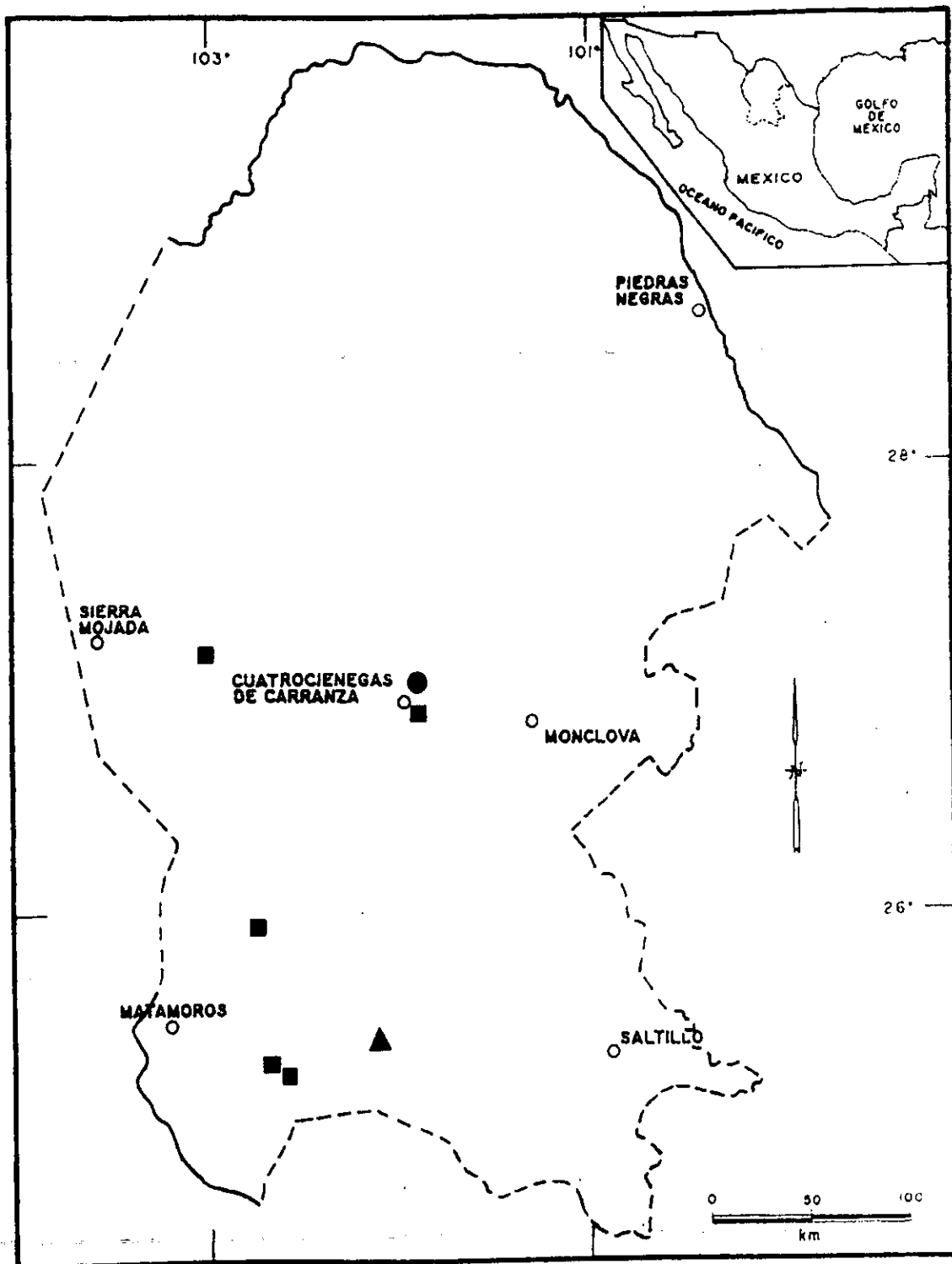


Fig. 27. Distribución de *Tidesstromia rhizomatosa* (●), *T. tenella* (■) y *T. valdesii*.

4. ***Tidestromia suffruticosa*** (Torr.) Standl., J. Wash. Acad. Sci. 6: 70. 1916.

**Hierbas** perennes de hasta 60.0 cm de largo, canescentes, pruinosas, lanuginosas a glabrescentes. **Tallos** verde-olivo, verde-grisáceos a rojizos, ascendentes o decumbentes, sufrutecentes o sufruticulosos; tricomas completamente ramificados y ramificados hacia la base; **entrenudos de ramas principales** de 0.6-7.5 cm de largo. **Yemas** en la base de los tallos comúnmente presentes lanosas a conspicuamente lanosas. **Nomofilas** planas, geniculadas, recurvadas u onduladas, verde-amarillento, verde-grisáceo a pardo-oscuro, ovadas, ovado-oblongas, muy ampliamente ovadas, lanceoladas, circulares a reñiformes, 0.6-5.0 cm de largo y 0.3-2.7 cm de ancho, cartáceas, venas principales prominentes en el envés; tricomas completamente ramificados y ramificados hacia la base; ápice agudo a redondeado las basales a veces mucronadas, base cordada, cuneada, ligeramente atenuada u oblícua; **peciolos** de hasta 2.8 cm de largo. **Inflorescencias** con 1-3 (5) flores, en ramas principales rodeadas por el involucre; **brácteas** planas, geniculadas, recurvadas u onduladas, verde-amarillentos, verde-grisáceo a pardo-oscuro, ovadas, muy ampliamente ovadas, lanceoladas, circulares a reñiformes, 0.2-2.7 cm de largo y 0.2-2.1 cm de ancho, cartáceas, venas principales prominentes en el envés, ápice agudo, obtuso o redondeado, base cuneada, cordada, atenuada u oblícua; **peciolos** de hasta 1.0 cm de largo. **Copa de los involucros en ramas de orden inferior**, pateliformes, crateriformes u obcónicas, 0.5-2.5 mm de largo y 1.0-3.0 (4.0) mm de ancho; en fruto formadas por engrosamientos del tallo y los peciolos de las brácteas o de la nomofila y las brácteas, obcónicas o crateriformes, 1.0-3.0 mm de largo y 1.5-3.5 mm de ancho. **Flores** de 1.7-4.0 mm de largo; **bráctea floral** ampliamente ovada,

ampliamente deprimido ovada, 0.8-1.8 mm de largo y 0.8-1.6 mm de ancho, lanuginosa hacia el ápice o glabra, ápice agudo u obtuso, ampliamente obtuso o redondeado, crenado; **bractéolas** ovadas, 0.9-1.5 mm de largo y 0.6-1.4 mm de ancho, lanuginosas o glabras, ápice agudo u obtuso; **tépalos** pardo-amarillentos o pardo-oscuros, lanceolados u ovados, 1.3-3.5 mm de largo y 0.7-1.5 mm de ancho, coriáceos, vena media evidente, no engrosada, densamente lanuginosos hacia el ápice a glabros; tricomas completamente ramificados y de tipo Fadenhaare, ápice agudo u obtuso; **copa estaminal** 0.4-1.0 mm de largo, **filamentos** 0.5-1.5 mm de largo, **anteras** 0.5-1.0 mm de largo, **apéndices interestaminales** lobulados, triangulares a ausentes, 0.1-0.3 mm de largo, enteros o crenulados, **estaminodios** poco frecuentes; **ovario** 0.4-0.9 mm de largo y 0.5-1.0 mm de ancho, **estilo** ausente o hasta 0.1 (0.2) mm de largo, **estigma** bífidos (en la subsp. *cryptantha* generalmente bífidos o irregularmente trifidos), lóbulos del mismo tamaño o uno más corto, 0.2-0.4 mm de largo. **Utrículo** 0.8-1.9 mm de largo y 0.8-1.6 mm de ancho. **Semilla** pardo-rojiza, 0.9-1.6 mm de largo y 0.8-1.4 mm de ancho. **Polen** psilado.

*Tidestromia suffruticosa* caracterizada por Torrey (1859), Standley (1917), Correll y Johnston (1979) básicamente por la presencia de un sufrútice, fue reconocida con categorías infraespecíficas por Johnston (1943). El autor describió a las variedades *suffruticosa* y *coahuilana*, la primera por la pérdida de indumento pruinoso, tallos menos leñosos, tépalos permanentemente pubescentes y pecíolos de las hojas involucrales más cortos y la segunda por el indumento pruinoso, hojas involucrales pecioladas, tépalos más glabros y tallos rígidos distintamente

frúticulosos. También señaló que estas diferencias no siempre están bien desarrolladas, pero el aspecto diferente de grosor que tienen ambas variedades permite distinguirlas fácilmente. Con base en la observación de ejemplares de herbario y en el campo se notó que *Tidestromia suffruticosa* tiene una gran variación morfológica. Algunos extremos pueden identificarse como la variedad *coahuilana* y otros como la variedad *suffruticosa*; sin embargo, se encontraron ejemplares intermedios entre las variedades por lo que resultaron de poca importancia taxonómica los caracteres descritos por Johnston. En este trabajo, no se reconocieron a las variedades propuestas para la especie debido a que no se encontraron caracteres morfológicos que pudieran definir categorías infraespecíficas.

*Tidestromia gemmata* fue caracterizada por Correll y Johnston (1979) por la ausencia de estaminodios, hábito postrado y la presencia de yemas en la base de los tallos blanco tomentosas, mientras que a *T. suffruticosa* la reconocieron por presentar estaminodios y hábito erecto o ascendente. Sin embargo, se observó que las yemas en la base de los tallos no es exclusiva de *T. gemmata* ya que es una característica en las especies perennes del género que puede o no estar presente en ejemplares bien colectados, sin embargo las características en densidad de tricomas en yemas y tamaño de algunas de estas estructuras sólo se comparte con *T. valdesii*. Los apéndices interestaminales (o estaminodios de acuerdo con Correll y Johnston (1979)) pueden estar presentes en forma de pequeñas lobulaciones, ya sea uno o hasta tres en una flor junto con flores carentes de apéndices interestaminales en una misma planta a ausentes sin relación con las características de yemas o forma de crecimiento que define a *T.*



*gemmata*. Con respecto a la forma de crecimiento de *Tidestromia gemmata* cabe mencionar que no es postrado; es igual a la descrita por Correll y Johnston (1979) para *T. suffruticosa*. Debido a que los caracteres tradicionalmente empleados para distinguir a *Tidestromia gemmata* y *T. suffruticosa* se sobrelapan, se concluye que son coespecíficas por lo que *T. gemmata* que es un sinónimo taxonómico de *T. suffruticosa*.

La especie *Tidestromia suffruticosa* presenta una gran variación morfológica que va de sufrútices muy leñosos a poco fruticulosos, pubescencia pruinosa con gran densidad de tricomas en tallos, brácteas y nomofilas proporcionando una coloración blanquecina, mientras que otras plantas son ceríceas con menor densidad de tricomas en la superficie de la planta. Los apéndices interestaminales van de ausentes a hasta de un tercio del largo de los filamentos, pueden presentarse en diferente número y tamaño en una misma flor. Los tépalos son de pardo-cobrizos a amarillentos y de glabros a densamente pubescentes. Los tricomas son ramificados hacia la base en tallos, brácteas, nomofilas, axilas de las nomofilas y brácteas e involucros. La densidad de este tipo de tricoma en algunos ejemplares de *T. suffruticosa* sólo se comparte con *Tidestromia valdesii*.

La variación morfológica de *Tidestromia suffruticosa* incluye los caracteres que fueron empleados por Standley (1917) y Correll y Johnston (1979) para distinguir a *Tidestromia oblongifolia*. Se observó que si bien hay sobrelapamiento entre los caracteres morfológicos como en tamaño y margen de los apéndices interestaminales y grosor de venas de las hojas ha sido posible de caracterizar la existencia de dos grupo morfológicamente diferentes con base en forma de hojas, sufrutescencia y número de poros observados en una vista del polen circular.

Estos grupos están geográficamente bien delimitados.

#### CLAVE DE SUBESPECIES

1a. Nomofila y brácteas ovadas, muy ampliamente ovadas, lanceoladas o reñiformes; tallos sufrutescentes o sufruticulosos. Polen circular con 12-14 poros por vista. Plantas conocidas de Arizona, New Mexico, Texas, Chihuahua, Coahuila y Durango  
**4a. *Tidestromia suffruticosa* subsp. *suffruticosa***

1b. Nomofila y brácteas ovadas, ovado-oblongas, lanceoladas o circulares; tallos sufruticulosos. Polen circular con 7 poros por vista. Plantas conocidas de California, Nevada, Utah, Arizona, Texas, Baja California y Sonora  
**4b. *Tidestromia suffruticosa* subsp. *cryptantha***

**4a. *Tidestromia suffruticosa* subsp. *suffruticosa*.**- *Alternanthera suffruticosa* Torr. in Emory. Rep. U.S. Mex bound. 2(1): 181. 1858. *Cladothrix suffruticosa* (Torr.) S. Watson, Bot. California. 2: 43. 1880.-TIPO: EUA. Texas: Sin Condado, from Western Texas to El Paso New Mexico, Oct 1849, *Wright 592* (lectotipo, aquí designado: US!; isolectotipos: GH! K! MO! NY! US!).

*Tidestromia suffruticosa* (Torr.) Standl. var. *coahuilana* I. M. Johnst., J. Arnold Arb. 24: 232. 1943.-TIPO: MÉXICO. Coahuila: Mpio. Ocampo, Sierra de las Cruces, eastern foothills, 5 mi north of Santa Elena Mines, stony bank, 7 Sep 1940, *Johnston 1014* y *Muller* (holotipo: GH!).

*Tidestromia gemmata* I.M. Johnst., J. Arnold Arb. 24: 233. 1943.-TIPO: MÉXICO. Coahuila: Mpio. Ocampo, just south of Matrimonio Viejo, restricted to gypsiferous shales, 22 Sep 1941, *Johnston 9363* (holotipo: GH!; isotipos: CAS! MEXU! MO! US!).

**Tallos** sufrutescentes o sufruticulosos. **Nomofilas y brácteas** ovadas, muy ampliamente ovadas, lanceoladas o reñiformes. **Polen** circular con 12-14 poros por vista.

*Tidestromia suffruticosa* subsp. *suffruticosa* (figs. 28 y 29) se distribuye en Arizona, New Mexico, Texas, Chihuahua, Coahuila y Durango.

En el protólogo de *Alternanthera suffruticosa*, Torrey (1859) cita dos sintipos: Mountains near Frontera and between the Pecos and the Limpio, *Wright 592* y 1757. Se observaron ejemplares con estos datos pertenecientes a los herbarios GH, MO, NY, US y del Herbario Hookeriano depositados en K. Se eligió como lectotipo al ejemplar proveniente de US por ser representativo de las

características del taxón.

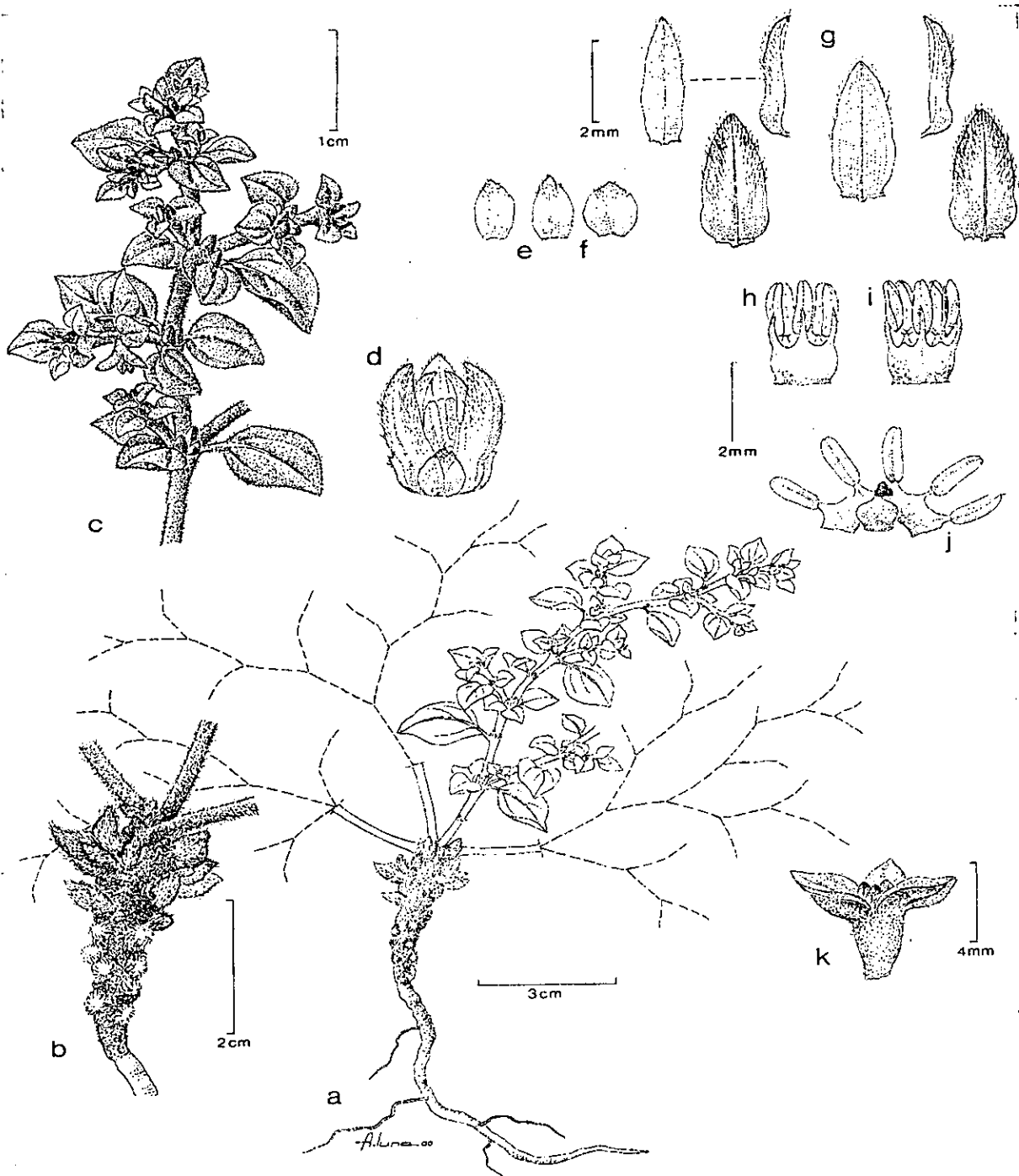
**NOMBRE VULGAR:** Hierba de la borrega.

**DISTRIBUCIÓN:** Arizona, New Mexico y Texas, EUA; Chihuahua, Coahuila y Durango, México (fig. 31).

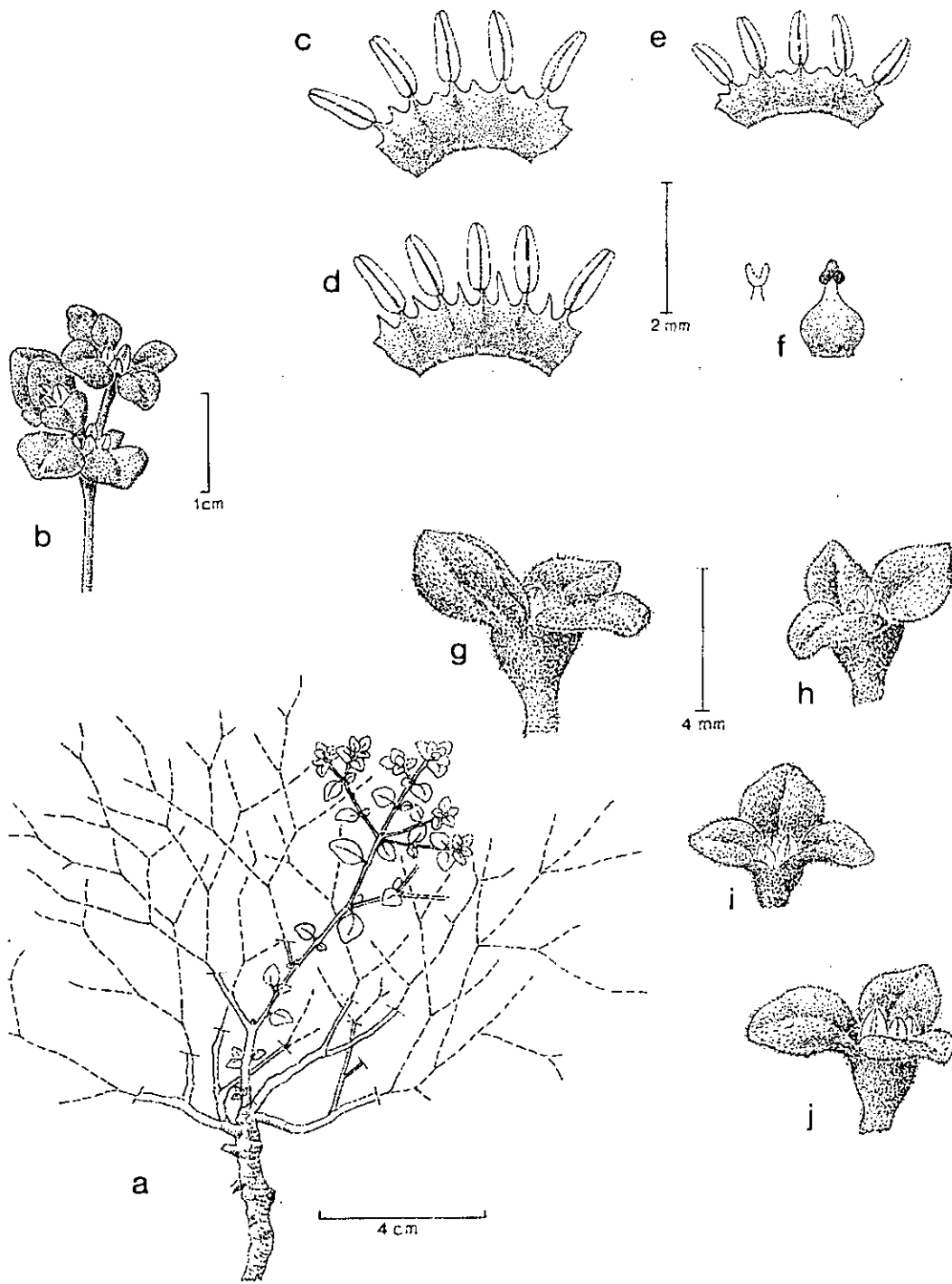
**HÁBITAT:** Matorral xerófilo, matorral crasirosulifolio espinoso, matorral desértico rosetófilo, matorral desértico inerme, matorral desértico micrófilo, matorral parvifolio espinoso, vegetación halófila, poco frecuentes a lo largo de carreteras, en áreas perturbadas y en área de exclusión al pastoreo; suelos de tipo rugosol, litosol, calizos, con grava, yesosos, limosos, arcillosos, rocosos, en aluvión de grava fina. Asociada a *Acacia constricta*, *A. crassifolia*, *A. farnesiana*, *A. greggii*, *A. neovernicosa*, *Agave lecheguilla*, *A. parryi*, *A. scabra*, *Atriplex canescens*, *Bouteloua* sp., *B. ramosa*, *Caesalpinia sessilifolia*, *Cordia parvifolia*, *Dasyilirion* sp., *Ephedra* sp., *Euphorbia antisiphilitica*, *Eysenhardtia* sp., *Flourensia cernua*, *Fouquieria splendens*, *Fraxinus greggii*, *Grusonia* sp., *Haploesthes* sp., *Hechtia* sp., *Heteropogon* sp., *Jatropha dioica*, *Krameria* sp., *Larrea tridentata*, *Leucophyllum candidum*, *Opuntia lloydii*, *O. imbricata*, *Parthenium incanum*, *P. argenteum*, *Prosopis glandulosa*, *Rhus virens*, *Scleropogon brevifolius*, *Sericodes greggii*, *Sericodes* sp., *Tiquilia greggii*, *T. hispidissima*, *Tiquilia* sp., *Viguiera stenoloba*, *Viguiera* sp.; *Yucca rigida* y *Zinnia* sp.

**FLORACIÓN Y FRUCTIFICACIÓN:** Marzo a Noviembre.

**ALTITUD:** 850-2000 msnm.



**Fig. 28.** *Tidestromia suffruticosa* subsp. *suffruticosa* (Sánchez-del Pino 79 et al.). a. Hábito. b. Yemas en la base de los tallos. c. Ramas floríferas. d. Flor. e. Brácteolas. f. Bráctea floral. g. Tépalos externos en vista dorsal, los internos en vista dorsal y lateral. h-i. Androceo. j. Androceo y gineceo. k. Copa del involucro maduro en ramas de orden inferior.



**Fig. 29.** *Tidestromia suffruticosa* subsp. *suffruticosa*. **a.** Hábito (Sánchez-del Pino 41 et al.). **b.** Ramas floríferas (Sánchez-del Pino 41 et al.). **c-e.** Androceo (Sánchez-del Pino 41 et al.). **f.** Gineceo (Sánchez-del Pino 41 et al.). **g-h.** Copas del involucre maduro en ramas de orden inferior (Massey 2602.). **i-j.** Copas del involucre maduro en ramas de orden inferior (Sánchez-del Pino 77 et al.).

**EJEMPLARES EXAMINADOS: EUA.-ARIZONA: Sin Condado**, 19-Oct-1905, *Brow s.n.* (ARIZ).-NEW MEXICO: Condado Doña Ana, near San Nicolas Spring on NE slope of Bennet Mtn., San Andres Mts., area is ca. 5 air mi. N of San Andres Pass, 19-May-1992, *Anderson 5665 (NMC)*; E side of Tortugas Mt. Ca. 3 mi E of State College, 13-Jun-1952, *Dunn 8041 (NMC)*; Mesilla Valley, Pyramid Peak, W base, 29-Jul-1930, *Fosberg 53367 (GH, UC, US)*; 1 mi. E of Bishop's Cap, 11-Jul-1977, *Wagner 3277 (MO)*; Bishop's Cap, Oryon Mts., *Wooton s.n.*, 21-Oct-1906 (NY); on the Mesa near las Cruces, 5-Jul-1897, *Standley s.n.* (G, GH, MO, NMC, NY, UC).-TEXAS: Condado Brewster, 14 mi. E of Marathon, route 90, 6-Jul-1958, *Correll 19322 y Johnston (UC)*; Terlingua beds on road to Agua Frio Ranch from hwy 118, 60 mi. S of Alpine, 16-Jun-1963, *Correll 27849 y Wasshausen (ENCB)*; Tornillo Creek, aug-1883, *Havard 110 (GH)*; 30 mi. N of Terlingua on hwy 67-118, 18-May-1973, *Higgins 6767 (NY)*; 1 mi. S Cattle guard leading from hwy 90 to Tesnus, 5-Jul-1947, *Hinckley 3883 (ARIZ, NY)*; 14 mi. E of Marathon on US 90, 22-Jun-1961, *Johnston 6455 (NY)*; 1 mi. NW of Boquillas, 4-Sep-1937, *Marsh 307 (GH, UC)*; 63 mi. S of Alpine on hwy 118, 13-Aug-1969, *Massey 2602 (ARIZ, UC)*; In Marathon, 8-Aug-1946, *Shinners 8826 (UC)*; 30 mi. SW of Marathon, 6-Aug-1941, *Sperry T1213 (UC)*; 40 mi S of Alpine Texas, aug-1932, *Steiger 1431 (NY)*; 9-Oct-1936, *Tharp s.n. (CAS, NY)*; 51 mi. S of Alpine on Texas route 118, 26-May-1982, *Toolin 1798 y Van Devender (ARIZ)*; 4 mi. N Agua Frio Mountains, 18-Jun-1949, *Turner 1096 (GH)*; Maravillas Canyon, Black Gap Wildlife Refuge, 17-Aug-1977, *Van Devender s.n. (ARIZ)*; near Iron Mts. Glass Mts., 18-Aug-1940; *Warnock W11 (ARIZ, GH)* on Mesa de Anguilla, Chisos Mountains area, 16-Jul-1937, *Warnock 1135 (US)*. Condado Hudspeth, in the Panther Hill-Fox Hill area of the Central Malone Mountains., S of Finlay, 11-Oct-1944, *Waterfall 5821 (GH, MO, NY)*; Panther Hill in the Central Malone Mountains, 21-Aug-1946, *Waterfall 6659 (GH, NY)*. Condado Pecos, Mesa slopes, 28-Jun-1943, *Tharp 43-552 (MEXU, MO, UC, US)*. Condado Presidio, 20 mi N of Candelaria on the road to Brack's tunnel, 17-Apr-1973, *Johnston 10674 et al. (CAS, MEXU)*. Sin Condado, Indian Hot Springs, 30-Apr-1930, *Jones 26089 (BM, DS)*; Terlingua Abaja, Chisos Mts., 16-Jul-1937, *Marsh 105 (GH, UC)*. **México.-CHIHUAHUA: Mpio. Ciudad Juárez**, 3 km NW of Est. Microondas Presidio, ca. 24 km S of Cd. Juárez on disjunct NW end of Sierra del Presidio, 28-Oct-1972, *Chiang 9919 et al. (CAS, MEXU, MO, NY)*; Sierra Juárez, S side of Sierra Juárez, 2-Aug-1986, *Worthington 14552 (NY)*.-COAHUILA: Mpio. de Cuatrociénegas, Cañon de Agua, ca. 2 miles N-NW of Cuatro Ciénegas, 18-Ago-1967, *Cole 4170a et al. (ARIZ)*; 4 km E of Magueyal and 13 km W of Hacienda Zacatosa on the road paralleling railroad from Esmeralda to Cuatro Ciénegas, 2-Sep-1972, *Chiang 9131 et al. (MEXU, NY)*; vicinity of Aguaje del Pajarito, canyon at W end of Sierra de la Fragua, 2-3 km N of Puerto Colorado, 1-3-Sep-1941, *Johnston 8677 (GH)*; San Marcos Mesa, near Rancho San Marcos, 12-Ago-1967, *Pinkava P3705 et al. (ASU)*; Poza Becerra, ca. 10 mi. S-SW of Cuatro Ciénegas. Bajada, SW facing slope, Sierra de San Marcos, 13-Ago-1967, *Pinkava P3757 et al. (ASU)*; Cañon de Agua, ca. 2 mi. NNW of Cuatro Ciénegas, 18-Aug-1967, *Pinkava 4170a et al. (ASU)*; NE facing slopes of Sierra de San Marcos anticline across from W Laguna of El Mojarral, 19-Ago-1967, *Pinkava P4246 et al. (ASU)*; Tip of Sierra de San Marcos, 8-Jun-1968, *Pinkava P5096 et al. (NY)*; Puerto San Marcos about 3 mi. S of Rancho San Marcos, 10-Jun-1968, *Pinkava P5285b (ASU, ENCB)*; Puerto San Marcos about 3 mi S of Rancho San Marcos, 10-Jun-1968, *Pinkava 5298 et al. (ASU)*; 6.6 km al SW de Cuatro Ciénegas, en El Anteojo, 25-Jul-1996, *Sánchez-del Pino 14 et al. (MEXU)*; 13 km al S de Cuatro Ciénegas, junto a la Ladera de Sierra San Marcos, 21-Oct-1996, *Sánchez-del Pino 38 et al. (MEXU)*; 62 km de la carretera 30 que va de Cuatro Ciénegas a San Pedro, 22-Oct-1996, *Sánchez-del Pino 47 et al. (MEXU)*; 62 km de la carretera 30 que va de Cuatro Ciénegas a San Pedro, Oct-1996, *Sánchez-del Pino 49 et al. (MEXU)*; 96 km de la carretera 30 de San Pedro de las Colonias a Cuatro Ciénegas, en Poza Becerra, 4-Oct-1997, *Sánchez-del Pino 76 et al. (MEXU)*; Sierra de San Marcos, áreas cercanas a la Poza de la Becerra en Cuatro Ciénegas, 26-Oct-1985, *Villarreal 3185 et al. (ANSM, ENCB, MEXU)*; Bolsón de Cuatro Ciénegas 21 km S de Cuatro Ciénegas, carr. 30 Cuatro Ciénegas-San Pedro, orillas de la Sierra de San Marcos, 17-Sep-1993, *Villarreal 7264 et al. (ANSM)*; Hwy 30, ca. 7.2 mi S Cuatro Ciénegas on N slope of Cerro San Marcos, 22-May-1992, *Westlund 4 (MEXU)*; highway. 30, ca. 7.2 mi S Cuatro Ciénegas on N slope of Cerro San Marcos, 22-May-1992, *Westlund 5 (ANSM, MEXU)*; Cuatro Ciénegas, Sierra de San Marcos, áreas cercanas a la Poza de la Becerra en Cuatro Ciénegas, 25-Sep-1988, *Zarate B-10 (ANSM)*. Mpio. General Cepeda, S Paila (Valle Seco) in G. Cepeda, 5-Jul-1944, *Hinton 16558 et al. (ENCB, GH, NY, US)*; Sierra de la

Paila al Pte., en el Ejido Nueva Población, 5-Oct-1985, *Rodríguez 1487 (ANSM)*; Sierra de la Paila, Valle de Parreños, 31-oct-1987, *Villarreal 6683 et al. (ANSM)*. **Mpio. Ocampo**, 5.5 km E of los Americanos on road paralleling railroad to Cuatro Cienegas from Esmeralda, 2-Sep-1972, *Chiang 9115 (MEXU)*; ca. 30 km WSW of Villa Ocampo, 0.5-1 km E of Cuesta Zozaya, 26-Sep-1986, *Henrickson 20373 y Woodruff (ARIZ, MEXU)*; E border of the Llano de Guaje, along road from Tanque del Aparejo 25 mi SE to Tanque Armendais, en Lomas del Aparejo, 28-Aug-1940, *Johnston 773 y Muller (GH)*; SW flank of Sierra del Carmen, 15-Sep-1972, *Chiang 9277 et al. (MEXU)*; E of Americanos, 23-Sep-1941, *Johnston 9379 (MEXU, MO, GH)*; grade below Cuesta Zozaya, road from Ocampo W over the mountains to Puertecito (via Cuesta Zozaya), 19-20-Sep-1941, *Johnston 9300 (GH, MEXU, MO)*; At foot of la Cuesta de Zozaya, 12-Sep-1939, *Muller 3287 (GH)*; Rancho la Rueda, Nov-1976, *Vázquez s.n. y Romo (ANSM)*; Rancho La Rueda, potrero San Isidro, 2-Jul-1991, *Vázquez s.n. (ANSM)*; Rancho La Rueda, potrero San Isidro, 28-Ago-1993 *Vázquez s.n. (ANSM)*; valley extending NE from Tanque Armendais to S end of Sierra del Pino, 19-Aug-1940, *Johnston 363 y Muller (GH)*; at foot of la Cuesta Zozaya, 12-Sep-1939, *Muller 3287 (GH)*; grade below Cuesta Zozaya, road from Ocampo W over the mountains to Puertecito (via Cuesta de Zozaya), 19-20-Sep-1941, *Johnston 9300 (GH, MEXU, MO)*; Tip of Sierra de San Marcos, NE facing slope, 8-Jun-1968, *Pinkava 5140 et al. (ASU)*; 30 km al O de Ocampo a Cuesta Zozaya, 26-Jul-1996, *Sánchez-del Pino 13 et al. (MEXU)*; en Cuesta Zozaya, 21-Oct-1996, *Sánchez-del Pino 41 et al. (MEXU)*; 5 km W of Picacho de San Jose, vicinity of Santa Elena Mines, E foothills of the Sierra las Cruces, 12-Jul-1941, *Stewart 820 (ANSM, BM, GH, MEXU, UC)*; Potrero San Isidro Rancho la Rueda, Ocampo, 28-Ago-1993, *Vázquez s.n. (ANSM)*. **Mpio. Parras**, Ejido Mesa del Durazno, 24-Nov-1978, *Capó s.n. (ANSM)*; NE edge of Cerro Bola 1 km E of Rancho Cerro Bola, 10.7 km SW of El Sol on route 40, 6-Jul-1972, *Chiang 8284 et al. (MEXU)*; NE edge of Cerro Bola 1 km E of Rancho Cerro Bola, 10.7 km SW of El Sol on Route 40, 6-Jul-1972, *Chiang 8284b et al. (MEXU)*; Sierra de Parras, Zona de los Chupaderos, aprox. 18 km al S de Parras de la Fuente, 16-Sep-1982, *Rodríguez 664 (ANSM)*; Bajío de Menchaca, aprox. 22 km de Parras de la Fuente, 10-Jun-1981, *Rodríguez 634 y Carranza (ANSM)*; 16 km de la desviación la casita, 29 km al S de Parras en el pueblo San Francisco del Barrial, 24-Jul-1996, *Sánchez-del Pino 10 et al. (MEXU)*; Ejido el Durazno, en meseta, 15-oct-2000, *Sánchez-del Pino 95 et al. (MEXU)*; La Peña, 6-Aug-1976, *Vázquez 143 y Reig (ANSM)*. **Mpio. Ramos Arizpe**, Sierra de la Paila, C.E.F. La Saucedá, 14-Nov-1983, *Castillo s.n. (ANSM)*; base of NW margin of Sierra de la Paila 18 km SW of Casa Colorado, 6-Nov-1972, *Chiang 10124 et al. (ANSM, MEXU, NY)*; Campo Experimental La Saucedá-Ramos Arizpe, 19-Nov-1976, *Marroquín s.n. (ANSM, ENCB)*; Sierra de la Paila, La Saucedá, Mar-1985, *Villarreal 2889 et al. (ANSM)*; Sierra de la Paila, áreas cercanas a las minas la Casa Colorada y el Aguirreño, 6-Sep-1988, *Villarreal 4550 y Carranza (ANSM)*; Cañón Verde, Sierra de la Paila (Porción O), 22-Jul-1993, *Villarreal 6683 et al. (ANSM)*. **Mpio. San Pedro**, extreme SW end of Puerto del Venado or extreme S end of Sierra del Venado about 20 km, airline NE of Las Delicias, 22-Sep-1972, *Chiang 9456 et al. (MEXU)*; 10 km al NW de San Fernando y 2 km al N de Loma el Piojo, 23-Sep-1975, *García s.n. (ENCB)*; along hwy Mex. 30, 108 km by road NE of San Pedro de Las Colonias, 27-Jul-1982, *Nee 25361 y Diggs (NY)*. **Mpio. Sierra Mojada**, Estación Magueyal, 10-Sep-1991, *Carranza C-1024 y García (ANSM)*; 5.3 km SW of Rancho San Rafael and 9 km NE of the big smelter near the Hercules Iron Mine, 30-Sep-1972, *Chiang 9619 et al. (MEXU, NY)*; entronque entre Química del Rey y Americanos, 4-Oct-1997, *Sánchez-del Pino 78 et al. (MEXU)*; 7 km al S de Laguna del Rey, 4-Oct-1997, *Sánchez-del Pino 79 et al. (MEXU)*. **Mpio. Torreón**, en Torreón Coahuila a espaldas del Museo del Cerrito, 24-Jul-1996, *Sánchez-del Pino 7 et al. (MEXU)*; Sierra de Jimulco, proximidades al ejido la Trinidad, 25-Aug-1988, *Villarreal 4391 et al. (ASU, ANSM)*. **Mpio. Viesca**, 21 KM ESE of Viesca, on road to Ahuichila, 15-jun-1972, *Chiang 7806 (CAS, MEXU)*, 17 km de Viesca a Ahuichila al SE de Viesca, 5-Oct-1997, *Sánchez-del Pino 84 et al. (MEXU)*. **Sin Mpio.**, Puerto de la Bufo, 9-jun-1972, *Chiang 7571 et al. (MEXU)*; Presa el Mimbres SW of Estación Microondas and 25 km W of Paila, 5-Jul-1972, *Chiang 8277 et al. (CAS, MEXU, NY)*; N Coahuila, W slopes of the Sierra Jardín, 3-Sep-1966, *Flyr 1241 (MO)*; Sierra del Rey, Jun-1910, *Purpus 4516 (UC)*; Sierra de la Paila, Oct-1910, *Purpus 4927 (BM, GH, MEXU, MO, NY, UC)*. -DURANGO: **Mpio. de Gómez Palacio**, Cerro de San Ignacio, 18-Jun-1961, *Blanco 69 (ANSM)*; Cerro de San Ignacio, 18-jun-1986, *Blanco 89 (ANSM)*; Reserva de la Biósfera de Mapimí, límite del Estado de Coahuila, Durango y Chihuahua, Sierra de la Campana, 4-Jul-1984, *Ruíz 471 (ANSM)*.

4b. *Tidestromia suffruticosa* subsp. *cryptantha* (S. Watson) Sánchez-del Pino y Flores-Olvera, *comb. nov.*, Novon (enviado). *Cladothrix cryptantha* S. Watson, Proc. Am. Acad. Arts. 26: 125. 1891. *Tidestromia oblongifolia* subsp. *cryptantha* (S. Watson) Wiggins. Contr. Dudley Herb. 4: 16. 1950.-TIPO: EUA. California, Condado San Diego, Canso Creek, Nov 1890, *Orcutt 2186* (lectotipo, aquí designado: GH!; isolectotipo: K!). *Cladothrix oblongifolia* S. Watson, Proc. Am. Acad. Arts. 12: 372. 1882. *Tidestromia oblongifolia* (S. Watson) Standl., J. Wash. Acad. Sci. 6: 70. 1916.-TIPO: EUA. Arizona: Condado Yuma, Yuma, 25 Jun 1881, *Pringle s.n.* (lectotipo, aquí designado: GH!; isolectotipos: G! K! NY! US!).

**Tallos** sufruticulosos. **Nomofilas y brácteas** ovadas, ovado-oblongas, lanceoladas o circulares. **Polen** circular con 7 poros por vista.

*Tidestromia suffruticosa* subsp. *cryptantha* se distribuye en California, Nevada, Utah, Arizona, Texas, Baja California y Sonora.

Shreve y Wiggins. (1964) reconocieron dos subespecies de *Tidestromia oblongifolia*: *oblongifolia* y *cryptantha* (fig. 30). Los autores las distinguieron en que la primera presenta hojas oblongas de 2.0-15.0 mm de ancho con las bases de las hojas endurecidas formando un involucre de 1.0 mm de profundidad. La subespecie *cryptantha* presenta hojas orbiculares de 2.0-7.0 mm de ancho, con bases de las hojas endurecidas formando un involucre de 3.0-4.0 mm de profundidad. Estas características no son constantes, por lo que en este trabajo se reconocieron como el mismo taxón.

*Tidestromia suffruticosa* subsp. *cryptantha* se caracteriza por la presencia de tallos sufruticulosos, brácteas y nomofilas lanceoladas, ovadas, ovado-oblongas o circulares, polen con 7 poros por vista y se distribuye al Suroeste de EUA y Noroeste de México, mientras que la subsp. *suffruticosa* difiere por la presencia de tallos más fruticosos, ya sean sufrutescentes o sufruticulosos, brácteas y nomofilas lanceoladas, ovadas, muy ampliamente ovadas o reñiformes, polen circular con 12-14 poros por vista y se distribuye en Arizona, New Mexico y Texas



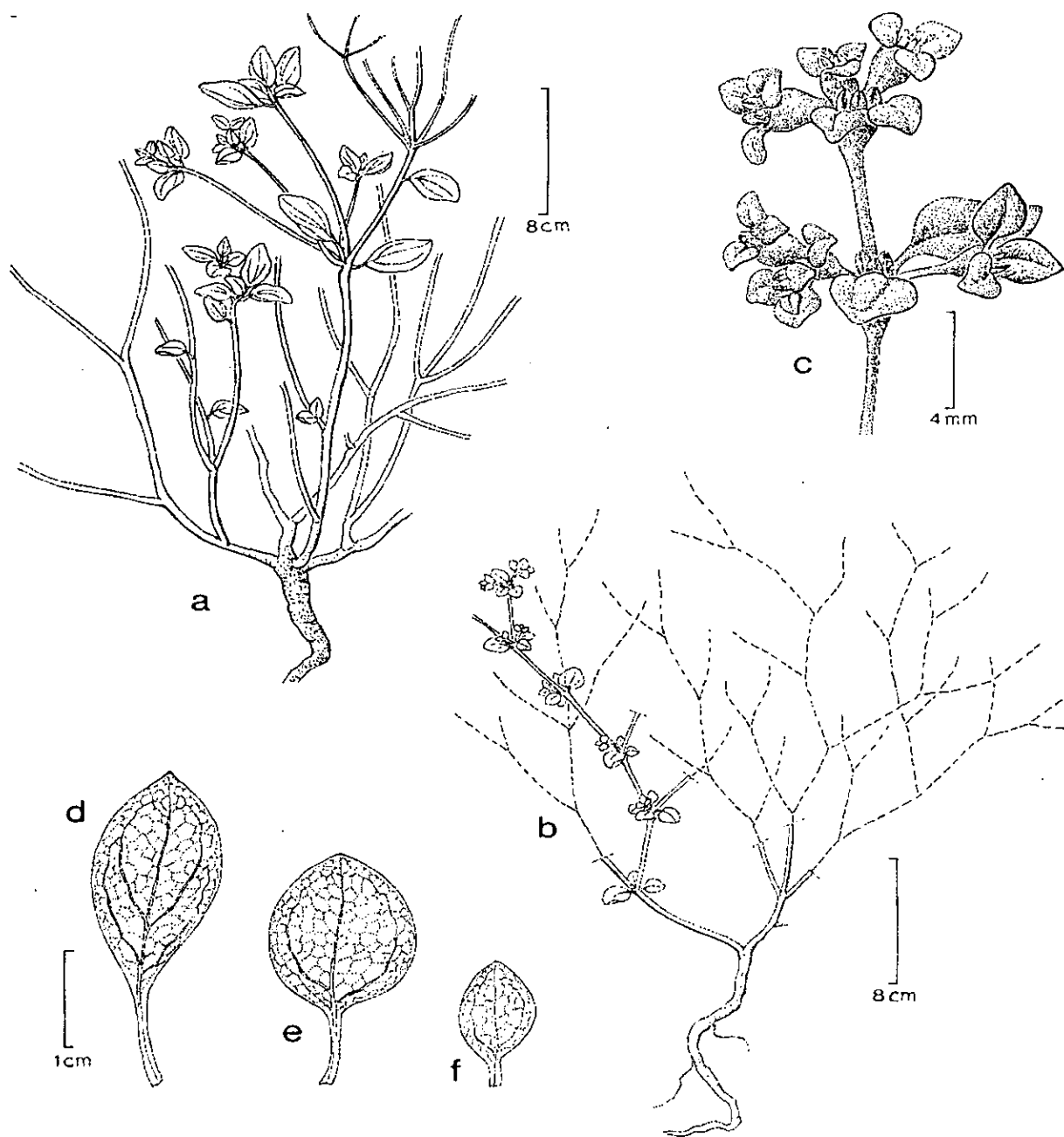
en los EUA y en los estados de Chihuahua, Coahuila y Durango en México.

En el protólogo de *Cladothrix cryptantha*, Watson cita dos sintipos: *Parry 274* colectado en 1881 en Colton, California y *Orcutt 2186* colectado en 1890 en Canso Creek, San Diego County. Se observaron los ejemplares de estas colectas pertenecientes a los herbarios K y GH. El sinónimo *Cladothrix oblongifolia*, presenta tres sintipos citados por Watson en la descripción del taxón: on the banks of Colorado, near Chimney Peak, *Newberry*, Yuma, *Pringle* y Mohave Desert, *Parish & Parish*. Se observaron ejemplares de estas colectas pertenecientes a los herbarios de K, GH, MO, NY y US. En cada caso, se eligió al ejemplar tipo considerando al más completo y representativo del taxón además de presentarse en el herbario donde trabajó la autoridad del nombre.

**NOMBRE COMÚN:** Honeysweet.

**DISTRIBUCIÓN:** California, Nevada, Utah, Arizona y Texas en EUA; Baja California y Sonora en México (fig. 31).

**HÁBITAT:** Matorral xerófilo, ruderal; en entisoles, suelos arenosos, rocosos basálticos, salinos, arcillosos, en grava, en abanicos aluviales, margas yesosos, travertinosos. Asociada a *Abronia* sp., *Allenrolfea* sp., *Amaranthus* sp., *Ambrosia dumosa*, *Anemopsis* sp., *Atriplex confertifolia*, *A. hymenelytra*, *A. polycarpa*, *Boerhavia* sp., *Bouteloua* sp., *Chamissonia* sp., *Cercidium* sp., *Dalea* sp., *Datura* sp., *Dicoria* sp., *Distichlis* sp., *Encelia farinosa*, *Ephedra torreyana*, *Erioneuron pulchellum*, *Fagonia laevis*, *F. pachyacantha*, *Gutierrezia* sp., *Helianthus* sp., *Hymenoclea* sp., *Juncus* sp., *Kallstroemia* sp., *Krameria* sp., *Larrea tridentata*,



**Fig. 30.** *Tidestromia suffruticosa* subsp. *cryptantha*. a. Hábito (Brandege s.n. May-1915). b. Hábito (Gierisch 4456). c. Ramas floríferas (Moran 15689). d. Nomofila (Brandege s.n. May-1915). e. Nomofila (Huber 467 et al.). f. Nomofila (Rebman 2255 y Delgadillo).

*Nitrophila* sp., *Oenothera* sp., *Olneya* sp., *Pectis* sp., *Perityle emoryi*, *Prosopis* sp.,  
*Psarothamnus* sp., *Salsola kali*, *Sesuvium* sp., *Sphaeralcea ambigua*, *Sporobolus*  
*cryptandrus*, *Yucca* sp.

**FLORACIÓN Y FRUCTIFICACIÓN:** Todo el año.

**ALTITUD:** 0-1320 msnm.

**EJEMPLARES EXAMINADOS:** EUA.-CALIFORNIA: Condado Imperial, Ogilby, 22-Feb-1964, *Anderson s.n.* (CAS); By all American Canal, along road from Niland to Beal Well. W. Base, Chocolate Mts., 5-nov-1957, *Balls 11329* (BM); On road NE from Niland to Beal Well, 5-Nov-1957, *Balls 22765* y *Everett* (NY, UC, CAS); 18 mi. SW of El Centro along California highway 98, 8-Oct-1968, *Barr 68-639* (ARIZ); Wister Lower Sonoran, 21-May-1938, *Gander 5751* (UC); Laguna Dam on Colorado River, 13-Apr-1932, *Johansen 7136* y *Ewan* (DS, BM); Coyote Wills, 29-Aug-1916, *McGregor 42* (DS); Near campground at Picacho State Rec. Area, 22 air mi. N of Yuma, 19-May-1983, *McLaughlin 2618* y *Bowers* (ARIZ); Plaster City, 4-Feb-1938, *Rose 38045* (GH, NMC); Ogilby Road, 1 mi. N of US 80 (W of Yuma), Dec-1966, *Tate 740* (ASU). Condado Inyo, Mouth of Canyon S of Keane Wonder Mill, 31-Oct-1981, *Annable 993* (ARIZ); Death Valley, 4 mi NE Furnace Cr. Ranch, 4-Dec-1934, *Borell s.n.* (UC); Argus Mountains, on W edge of Panamint Valley, 1 mi. W of Panamint Springs, 4-Sep-1961, *Breedlove 1068* (DS); Near Bad water, Death Valley. 29-Dec-1993. *Best 1447* (CAS); Mouth Emigrant Cañon, 17-24-Mar-1924, *Ferris 4019 et al.* (DS); 9 mi. from Darwin on Darwin-Death Valley Toll Road, 29-Apr-1928, *Ferris 7478* (DS); Darwin Falls, Argus Mts, 11-Jun-1930, *Ferris 7931* (A, DS, UC); Valley floor between Devils Golf Course and Tule Spring, Death Valley National Monument, 16-Sep-1957, *Ferris 13135* y *Ernst* (DS, NY); West face of Jubilee Pass, Death Valley National Monument, 12-Mar-1961, *Ferris 13486* (DS); At foot of bluff, 18 mi. S of Furnace Creek Inn, Death Valley, 14-Oct-1933, *Grinnell s.n.* (JEPS); Furnace Creek Ranch, May-1932, *Harrison 5470* (MO); Old Confidence Mill, Death Valley, May-1930, *Hutchinson 5597* (UC); Furnace Creek, Funeral Mountains, Death Valley, 2-May-1917, *Jepson 6923* (JEPS); Mesquite Dunes, Death Valley, near Joyhawker Well, 18-Apr-1940, *Jepson 19574* (JEPS); Furnace Creek Ranch, Death Valley, 3-May-1934, *Kerr s.n.* (NY, ARIZ); Death Valley Natl. Mon. along Furnace Creek road, 0.3 mi. N of Twenty Mule Team Canyon exit, 21-Apr-1976, *Lehto L19841* (ASU); Vic. of Fournace Creek Inn, Death Valley National Monument, 26-May-1945, *Maguire 25182* y *Holmgren* (DS, NY); Near Saratoga Springs, Death Valley, 9-Oct-1966, *Mehring 22* (ARIZ); Death Valley, Apr-1914, *Monnet 1147* (CAS); Death Valley, Artist's Drive, 1.5 mi. E of Calif. 190, 12-Apr-1968, *Pinkava 12700 et al.* (ASU); Death Valley, 5 mi. N of Devil's Golf Course, 1.2 mi. W of highway, 12-Apr-1968, *Pinkava 12726 et al.* (ASU); Death Valley, Calif. 190, 0.2 mi. N of Golden Canyon Road, 12-Apr-1968, *Pinkava 12732 et al.* (ASU); Lower Warm Springs in Saline Valley, 30-Sep-1965, *Pittman 179* (CAS); Death Valley Nat. Mon., Fournace Creek Wash, Travertine Sprs., 19-Aug-1968, *Reveal 1866* y *Holmgren* (NY); China Ranch on the Amargosa River S of Tecopa, Mojave Desert, 7-Aug-1950, *Roos s.n.* (ARIZ); Near Bad Water, Death Valley, 21-Dec-1938, *Sharsmith 3985* (DS); Death Valley, Death Valley National Monument, 7-Nov-1970, *Shevock 538* (CAS); Along highway 127, 0.7 mi. N of the junction with the road to Tecopah Hot Springs, 14-Aug-1983, *Sundberg 2078a* (MO); Death Valley National Monument, Tributary wash to Fournace Creek Wash just above Travertine Springs, 8-Mar-1973, *Thorne 42528 et al.* (NY); Echo Canyon, Funeral Range, 25-Apr-1937, *Train s.n.* (ARIZ, DS); Saline Canyon, Inyo Mts., 2-May-1937, *Train s.n.* (US); Death Valley Region, 10 mi. S of Tecopa on road to Crystal Spring, 10-Oct-1935, *Wolf 7664* (ARIZ, DS, GH, MO). Condado Kern, Main W fork of the Canyon (below Ricardo), 16-Oct-1969, *Twisselmann 16308* (CAS). Condado Mono, 32 km W of Panamint Springs on California State highway 190, 26-Sep-1985, *Bartholomew 2418 et al.* (CAS, GH, NY). Condado Riverside, 4 mi. NE of Desert Center along rd. to Rice and Vidal Junction, 29-Apr-1958, *Balls 11467* (BM); 3 mi. E of Chuckwalla road, 27-Oct-1977, *Bonner s.n.* (CAS); Palo Verde 1-3 km W (ca. 32 km S of Blythe), 10-Oct-1975, *Cox 4222* (MO); In Palma Barranca near Palm Springs, 29-Dec-1903, *Dudley s.n.*

(DS); Pushawalla Canyon, Indio Hills, 12-Jan-1947, *Dunn 2839 y Brown* (ENCB); Pushawalla Canyon Biota, Indio Hills, 15-Mar-1947, *Dunn 2894 et al.* (ENCB); 4 mi. NE Desert Center along road to Rice and Vidal Jct., 29-Apr-1958, *Everett 23022 y Balls* (NY, UC); Hidden Spring Cañon at Hidden Spring, Chocolate Mts., 4-Nov-1928, *Howell 4084* (CAS); Along I-10, 37 mi. E of Chiriaco Summi, 12-Dec-1976, *Keil 11924* (ASU); Salton sea, 3-Jul-1912, *Parish 8067* (DS); 1000-Palms, 30-Dec-1924, *Peirson 5416* (UC); La Quinta, desert wash, 19-Dec-1935, *Rose 35671* (DS, MO, NY); Palowalla, 1-Feb-1938, *Rose 38008* (MO); 10 mi. N of Indio, Los Angeles Aquaduct Road, 24-Dec-1958, *Rose 38342* (NY, GH, UC); La Quinta, 3-Jan-1957, *Rose 57010* (G, US); La Quinta, desert wash, 24-Nov-1961, *Rose 61064* (ARIZ, DS); La Quinta, desert wash, 11-Dec-1966, *Rose 66100* (CAS, ENCB); La Quinta, desert wash, 19-Dec-1967, *Rose 67181* (ENCB, G, MEXU); Along highway 177, 10.4 km northeast of the I-10 exit in Desert Center, 19-Sep-1999, *Steinmann 1411 y Steinmann* (RSA); Colorado desert, Caleb (S.P.R.R. Siding), 4.5 mi. SE of Mecca, 13-Oct-1932, *Wolf 4318* (ARIZ, UC). Condado San Bernardino. Between yermo and Barstow, 26-Jun-1939, *Alexander 845* (UC); Daggett, May-1915, *Brandeggee s.n.* (UC); Rt. 178 S of Trona, near major junction, 29-Jul-1983, *Ertter 4999 et al.* (NY); Edge of wash between Old and New Dale, 15-May-1938, *Ferris 9513 y Roszbach* (GH, UC); 9.5 (air) mi. SW of Baker on W margin of Soda Dry Lake, 4.4 mi. S of highway 15 on Zzyzx Road, 12-Aug-1974, *Henrickson 14080* (ENCB, MEXU); 18 mi. W of Baker along I-15, 17-Oct-1977, *Henrickson 16228 y Prigge* (ASU, ENCB, NY); 45 (air) mi. ENE of Barstow, 0.4 mi. S of highway I-15, along Basin Road, 21-Oct-1977, *Henrickson 16245 y Prigge* (MEXU); ca. 4 mi. N of Baker along Silver Dry Lake area, 23-Oct-1977, *Henrickson 16340 y Prigge* (ENCB, NY); Lavic, Mohave Desert, 8-May-1930, *Jepson 15463* (JEPS); 10 mi. W of Baker, E San Bernardino County, 15-Sep-1932, *Munz 12895* (BM, MO, UC); Saratoga Springs, southern end of Death Valley, 15-Oct-1937, *Munz 15233* (GH); Colorado Desert, Dec-1881, *Parish 1164 y Parish* (DS, G, NY, MO); Warm Springs, Mojave Desert, May-1882, *Parish 1346 y Parish* (BM, G, GH, NY, UC); about 10 mi. NW of Parker Arizona, in the Whipple Mts., 15-May-1974, *Phillips 74-294 et al.* (ARIZ); 29 Palms Marine Crops Base "Noble Pass" Artillery Range, 2.5 km (air) ESE of Noble Pass and ca. 21 km (air) of Stedman, 13-Jun-1991, *Pitzer 1774 et al.* (ARIZ). Condado San Diego. Carisso creek, Colorado Desert, 5-Jul-1903, *Abrams 3986* (NY, DS); Coyote Mountains, dirt road in NE 1/4, ca. 2.7 km S, 6.9 km W of summit Carrizo Mountains, 26-Nov-1977, *Burgess 4707* (ARIZ); Saratoga Springs, S end of Death Valley, 15-Oct-1937, *Munz 15233* (GH); Needles, 11-Jun-1935, *de Leon s.n.* (UC); The Needles, 21-Aug-1884, *Jones 4077* (ARIZ, BM, DS, ENCB, G, NY, UC); SW part of the Colorado Desert, Apr-1889, *Orcutt s.n.* (ARIZ, NMC); Clay Hills, Colorado Desert, 24-Jun-1888, *Orcutt 1474* (MO). Sin Condado. Signal Mt., Colorado Desert near boundary line, 30-Mar-1901, *Brandeggee s.n.* (UC); Colorado Desert, Carrizo Creek, 4-Nov-1890, *Orcutt 2183* (UC); 10-Oct.-1912, *Parish 8298* (DS, GH).-NEVADA: Condado Clark, 27-Jun-1976, *Ackerman 1350* (ENCB, UC); highway 12 at Overton, 24-Sep-1963, *Albee 1635* (NY); N end of McCullough Mountains, 19-Sep-1969, *Bostick 4673* (ARIZ); Hoover Dam, 20-Dec-1984, *Dorn 4198* (NY); N of Boulder Dam, 13-Sep-1940, *Heller 15832* (DS, MO, NY, UC, US); 3.5 mi. E of highway 93 on highway 7, 31.5 mi N of I-15, Russian thistle community, 2-Sep-1981, *Neese 10970 y Neese* (NY); Between Virgin River and I-15, route 170, 1.25 mi. N of Virgin River, 25-Sep-1991, *Pinzl 9813* (NY); Colorado River across from Big Bend, 26-Sep-1991, *Pinzl 9845* (NY); LMNRA, N side of N shore road, where it crosses Gypsum Wash, E side of wash crossing, 15-Sep-1993, *Pinzl 10940* (NY); 1 mi S of Glendale, 25-Aug-1973, *Spaulding s.n. et al.* (ARIZ); Echo Campground, Lake Mead National Recreation Area, 35 mi. by air E of Las Vegas, 25-Aug-1973, *Spaulding s.n. et al.* (ARIZ); Virgin River at the SE end of Mormon Mesa, 8 air mi nearly due E of Logandale, 28-Aug-1980, *Tiehm 6263* (CAS, MO, NY); Desert Range, 3 road mi. S of Sheep Pass on the road from Corn Creek to Alamo, 25-Aug-1987, *Tiehm 11530* (ENCB, MEXU, NY); 6 mi. from Mesquite towards Riverside, 31-Jul-1979, *Williams 79-185-1 y Tiehm* (DS, NY). Condado Lincoln, S and SE slopes of hill SW of 5217 ft. peak, N end of Sheep Range, 6-Oct-1983, *Ackerman 83-853* (NY); El Dorado Cañon. sin fecha, *Darris 14* (MO); 14.8 mi. S of Alamo, 18-Jul-1941, *McVaugh 5979* (UC); 0.1 mi. N of Clark Co., line, highway 93, 21-Jul-1981, *Williams 81-127-1 y Tiehm* (CAS, NY). Condado Nye, Devis Hole, Death Valley National Monument, 11-May-1966, *Bacigalupi 9158 y Heckard* (JEPS); SW end of Spotted Range, end of road 2 mi. E of Mercury turnoff rom Rt. 95, 18-Aug-1968, *Beatley s.n.* (DS, NY); Along major wash NO of highway 95, near junction of old Mercury highway, 1-Oct-1968, *Beatley s.n.* (DS, NY); Wash near junction of old Mercury highway with 95, 24-Oct-1967, *Bostick s.n.* (ARIZ, DS, NY); 10 mi. S of Beatty, 30-Aug-1953, *Raven 6283* (CAS); Ash Meadows,

small lake N of Clay Camp, 15-Sep-1968, *Reveal 2119 (DS)*. Sin Condado, 8-Sep-1918, *Hall s.n. (UC)*; Ash Meadows, May-Oct- 1898, *Purpus 6025 (UC)*.-UTAH: Condado Washington, growing along Curly Hollow Wash, 2-Aug-1961, *Christian 452 (ARIZ)*; Blakes lambing grounds road, Moenkopi formation, 2-Jun-1986, *Higgins 16788 (NY)*; Mouth of Baird Cove, Beaver Dam Mtns., 19-Nov-1993, *Huber 467 et al. (NY)*; Sin Condado, 1875, *Palmer s.n. (G, NY)*; 1875, *Palmer 7041 (MO)*.-ARIZONA: Condado Coconino, Colorado River Flood Plain, Tuweep, 14-Apr-1951, *Cottam 12602 (UC)*; Cove Canyon, Mile 174.5, 5-Oct-1975, *Morehouse 45. (ARIZ)*. Condado Mohave, Highway 1-40, vicinity of Yucca, 14-Aug-1979, *Butterwick 5487 y Parfitt (ASU)*; Near Bill Williams River, 40 mi. S of Kingman, 10-Jun-1938, *Buzan 96 (ARIZ)*; Near Creek, Separation Canyon, Lake Mead, 25-26-Jul-1939, *Clover 4239 (ARIZ, US)*; Sunshine trail, 20-Jul-1979, *Coombs 2914 y Bundy (ARIZ, ASU)*; 2.7 mi. E of Mesquite, Nevada on US, 6-Sep-1979, *Coombs 3009 (ARIZ, ASU)*; Topock, 24-May-1919, *Eastwood 8904 (CAS)*; near Ft. Pierce Wash, 22-Aug-1978, *Guerisch 4456 (ARIZ, ASU)*; vicinity Mesquite, Nevada, 1-Nov-1979, *Gierisch 4701 (ARIZ, ASU)*; Pierce Ferry, lower end of Granite George, Colorado River, 15-Nov-1959, *Hevly s.n. y Cameron (ARIZ)*; Grand Canyon, Hualapai Indian Reservation, Spencer Canyon, ca 1-3/4 mi. S of Colorado River at Colorado River Mile 246, 12-Sep-1994, *Hodgson 8557 et al. (ASU)*; 7-Jun-1959, *Littlefield 41188 (ARIZ)*; Diamond Creek at Peach Springs Wash, Hualapai Indian Reservation, Grand Canyon, 2-Sep-1973, *Martin s.n. et al. (ARIZ)*; Slopes below Muav Caves above S shores of Lake Mead, 5 mi. upstream from Pierce Ferry (mi. 274 L, miles along Colorado River from Lees Ferry), 26-Oct-1973, *Martin s.n. y Van Devender (ARIZ)*; Colorado River, Grand Canyon mile 232L, 22-Aug-1976, *Phillips 76-124 y Phillips (ARIZ)*; Arizona view pt., Hoover Dam, 6-Apr-1972, *Pinkava 691 et al. (ASU)*; Peach spring, 1883, *Rusby 263 (GH)*; Peach Spring, 8-Jul-1883, *Rusby 712 (US)*; Peach spring, 8-Jul-1883, *Rusby 805 (MO, NY)*; Colorado River, left bank at Bridge Canyon Dam, River Mile 238, 7-Sep-1976, *Suttkus 76-46-2 (ASU)*; Hoover Dam, 24-Aug-1973, *Van Devender s.n. y Spaulding (ARIZ)*. Condado Yuma, Wash in northern Busckskin Mts., S Lincoln Ranch and Bill Williams River, 22-Apr-1980, *Butterwick 6222 y Hillyard (ARIZ, ASU)*; Parker, 2-Jun-1942, *Darrow s.n. (ARIZ)*; near Yuma, 1-Jan-1895, *Dudley s.n. (DS)*; 17-Mar-1919, *Eastwood 8010 (CAS)*; E side of Laguna Dam, 10-Mar-1951, *Evans s.n. (UC)*; north of Yuma, 2.8 miles N junction route 95 and Fortuna Road, 3-Jul-1999, *H. Flores 22-99 y White (MEXU)*; Yuma mesa, 2-Oct-1936, *Fochtman 77 (NY)*; Yuma, 30-Sep-1920, *Hall 11212 (UC)*; Bouse Wash, 0.5 mi. S of highway 72-95 junction on highway 95, 11-Nov-1960, *Hevly s.n. et al. (ARIZ)*; 1.2 mi. E of Dateland exit along highway I-8 on roadside of highway, 1-Oct-1977, *Henrickson 16226 y Lee (NY)*; Needles to Yuma, 7-Nov-1912, *Jepson 5283 (DS)*; Welton, 17-Sep-1929, *Jones 24820 (CAS, GH, MO, NY, UC)*; 0.5 mi. S of County Windmill, 25 mi. NE of Yuma, highway 95, 16-Oct-1945, *McMurry 1390 (CAS)*; Yuma, 25-Jun-1882, *Pringle s.n. (G)*; 0.5 mi. S of County Windmill, 23 mi. NE of Yuma Arizona, highway 95, 16-Oct-1945, *Murry 1390 (ARIZ)*; about 1/4 mi. above Horse Tanks, 6-Oct-1985, *Russo 127 (ASU)*; Mesas, Yuma, 15-20-Sep-1912, *Thorner 2393 (ARIZ)*; Vacant lots near City Hall, next to National Guard Armory, first Street, 3-Jul-1985, *Tuttle s.n. (ARIZ)*; Mohawk Pass at Interstate 8 U.S. 80, Mohawk Mountains at Interstate 8-US 80, 30-Dec-1972, *Van Devender s.n. (ARIZ)*. Sin Condado, Separation Canyon, Lake Mead, 25-25-Jul-1939, *Clover 4231 (US)*; At base of Dalomite of the Bright Angel Shade on very steep Talus, 2 miles above Emery Falls, 22-29-Jul-1939, *Clover 4285 (US)*; Arizona desert, along Rail Road, 23-Sep-1880, *Engelmann s.n. (MO)*; 1869, *Palmer s.n. (NY)*; Mohawk, 8-Oct-1927, *Peebles 4919 et al. (ARIZ)*; sin fecha, *Stephens 1903 (UC)*.-TEXAS: Sin Condado, 12-Jun-1858, *Hayes s.n. (NY)*. **México**.-BAJA CALIFORNIA: Mpio. Mexicali, Mouth of Cañon del Llano, foot of Cantu (**JEPS**) Grade, Sierra Juárez, 28-Nov-1968, *Moran 15689 (ASU)*; Campo Sonora along Mexican route 5 between Mexicali and San Felipe, just W of Rio Hardy, 26-Feb-1994, *Rebman 2255 y Delgadillo (ASU)*; Foot of Grade on east slope of Puerto Azufre, Sierra de los Cucapas, south of Mexicali, 11-Nov-1967, *Wiggins 20806 (DS, ENCB)*.-SONORA: Sin Mpio., South side of Cerro Pinto, Gran desierto vicinity, 14-Mar-1975, *Felger 75-41 et. al. (ARIZ)*.

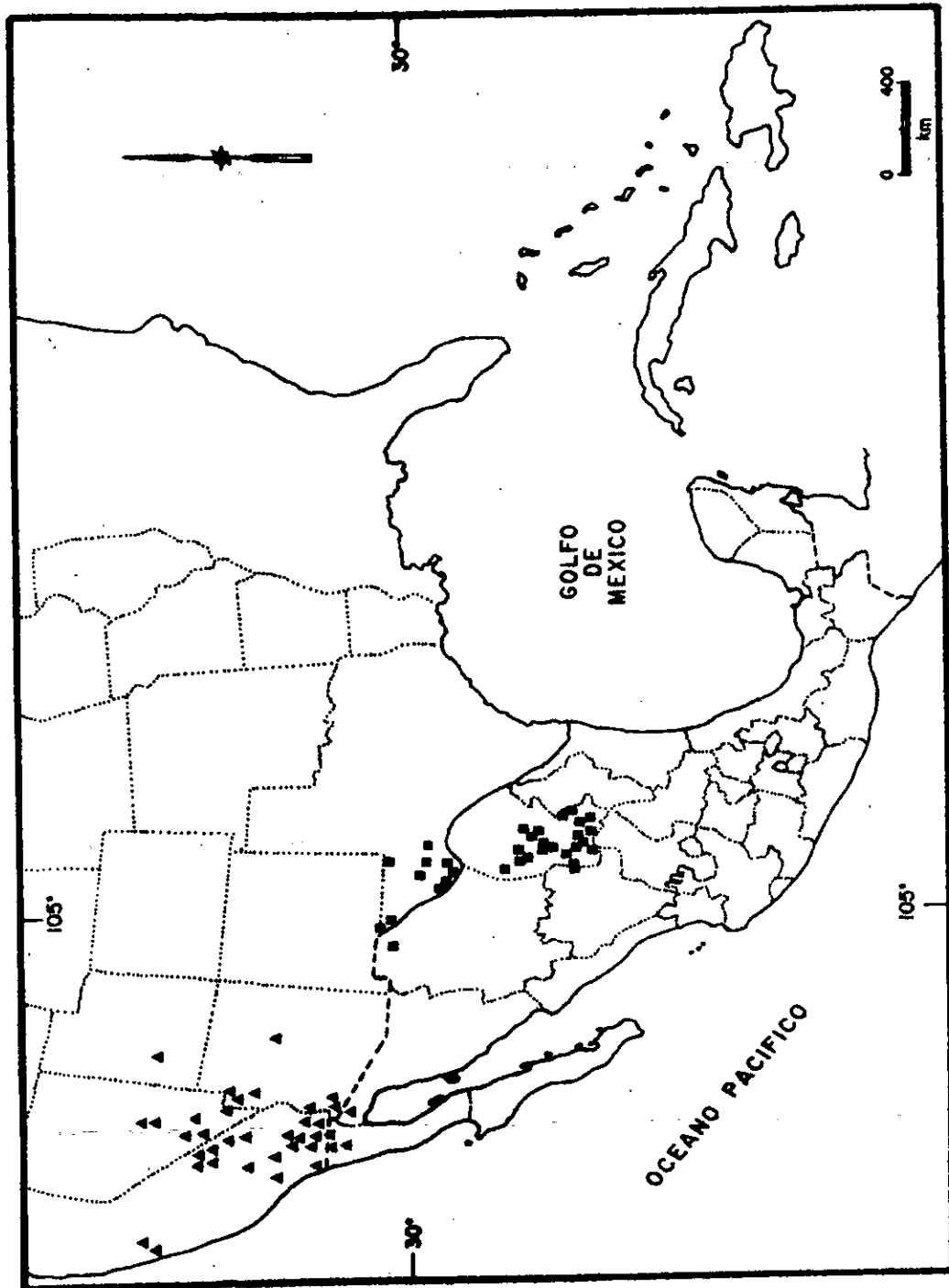


Fig. 31. Distribución geográfica de *Tidesstromia suffruticosa* subsp. *suffruticosa* (■) y *T. suffruticosa* subsp. *cryptantha* (▲).

5. ***Tidestromia tenella*** I. M. Johnst., J. Arnold Arb. 20: 234. 1939.-TIPO: MÉXICO. Coahuila: Mpio. Sierra Mojada, 8 miles south of Laguna del Rey silty desert flat, 1 mile north of Noria de San Juan south of Laguna del Rey, 21-Sep-1938, *Johnston 7822* (holotipo: GH!; isotipos: CAS! UC! US!).

**Hierbas** anuales de hasta 26.0 cm de largo, esparcidamente lanuginosas a glabras. **Tallos** verde-amarillento (verde-olivo o pardo oscuro en seco), ascendentes o decumbentes; tricomas forma T; **entrenudos de ramas principales** de 1.3-4.7 cm de largo. **Yemas** en la base de los tallos ausentes. **Nomofilas** planas o recurvadas, verde-amarillento (verde-olivo o pardo-oscuro en seco), oblanceoladas, lanceoladas u ovadas, 0.4-1.8 cm de largo y 0.3-1.0 cm de ancho, suculentas (membranáceas en seco), venas principales a vénulas evidentes; tricomas forma T; ápice agudo u obtuso, base atenuada o cuneada; **pecíolos** de hasta 0.5 cm de largo. **Inflorescencias** con 3(4) flores, en ramas principales rodeadas por el involucre; **brácteas** planas o curvadas, verde-amarillento (verde-olivo o pardo-oscuro en seco), ovadas, obovadas o circulares, 0.2-1.0 cm de largo y 0.1-0.8 cm de ancho, suculentas (en seco membranáceas), venas principales a vénulas evidentes, ápice agudo, obtuso o redondeado, base atenuada u oblicua; **pecíolos** de hasta 0.1 cm de largo. **Copa de los involucros en ramas de orden inferior**, pateliformes, de 1.0-4.6 mm de largo y 1.0-3.5 (5.5) mm de ancho; en fruto formadas por las bases de las láminas de las brácteas o la nomofila y las brácteas, obcónicas, 1.8-2.0 mm de largo y de 1.6-2.5 mm de ancho. **Flores** de 1.9-2.4 mm de largo; **bráctea floral** ampliamente ovada, 0.9-1.5 mm de largo y 0.7-1.3 mm de ancho, glabras, ápice obtuso; **bractéolas** ovadas, 1.0-1.3 (1.7) mm de largo y 0.6-0.8 (1.2) mm de ancho, glabras, ápice agudo; **tépalos** blanquecino-amarillentos, ovados, 1.3-2.0 mm de largo y 0.5-1.0 mm de

ancho, escariosos, vena media evidente, engrosada en la base, densamente lanuginosos; tricomas barbelados con ápices redondeados; ápice agudo u obtuso; **copa estaminal** 0.3-0.4 mm de largo, **filamentos** 0.3-0.5 mm de largo, **anteras** 0.5-0.6 mm de largo, **apéndices interestaminales** en pequeños lóbulos a ausentes, hasta 0.1 mm de largo, **estaminodios** ausentes o presentes; **ovario** 0.3-0.6 mm de largo y 0.4-0.6 mm de ancho, **estilo** hasta 0.1 mm de largo, **estigma** 0.2-0.3 mm de largo. **Utrículo** 0.9-1.0 mm de largo y 0.7-0.8 mm de ancho. **Semilla** blanca, 0.9-1.1 mm de largo y 0.7-1.0 mm de ancho. **Polen** psilado.

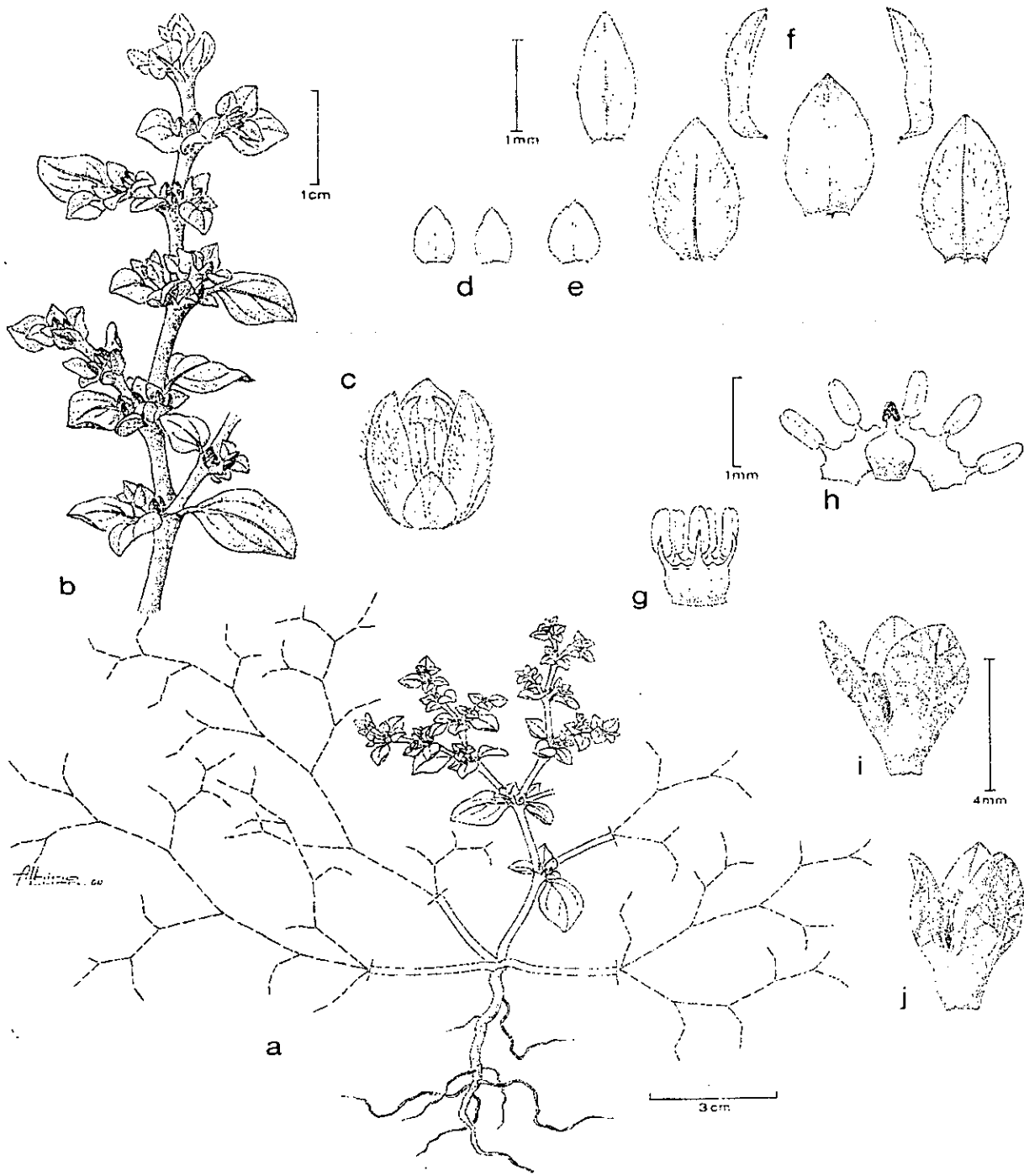
Las características diagnósticas de la especie son la presencia de succulencia en toda la planta y en tépalos tricomas barbelados con ápices redondeados.

*Tidestromia tenella* (fig. 32) comparte con *T. camosa* las siguientes características: succulencia, presencia de copas de los involucros maduros en ramas de orden inferior, están formadas por las bases de las láminas de las brácteas o de nomofila y brácteas, hábito anual, color verde-amarillento en el campo y plantas generalmente glabras, pero se distingue por la presencia en tépalos de tricomas barbelados con ápices redondeados.

**DISTRIBUCIÓN:** Coahuila, México (fig. 27).

**HÁBITAT:** En en matorral xerófilo. En suelos salinos, en planicies yesosos, planicies de arcilla rojiza, en ambientes yesosos con suelos rojizos inundables. Asociada a *Atriplex canescens*, *Allenrolfea* sp., *Flourensia* sp., *Lycium* sp., *Sporobolus* sp. y *Suaeda palmeri*.





**Fig. 32.** *Tidestromia tenella* (Sánchez-del Pino 82 et al.). a. Hábito. b. Ramas floríferas. c. Flor. d. Bracteólas. e. Bráctea floral. f. Tépalos externos en vista dorsal, los internos en vista dorsal y lateral. g. Androceo. h. Androceo y gineceo. i-j. Copas del involucre maduro en ramas de orden inferior.

**ALTITUD:** 1050-1500 msnm.

**FLORACIÓN Y FRUCTIFICACIÓN:** Agosto a Octubre.

**EJEMPLARES EXAMINADOS:** México. COAHUILA: Mpio. San Pedro, 36 miles N of San Pedro on Cuatro Ciénegas-San Pedro highway, 4-Sep-1971, *Bacon 1098 et al.* (ENCB); 58 (air) miles SW of Cuatro Ciénegas, 6.4 (rd.) miles NE of turn-off to Las Delicias on highway 30, 15-Ago-1976, *Henrickson 15354 y Prigge* (ARIZ); 9.4 km al SE de Las Delicias en la carretera 30 de Torreón a Cuatro Ciénegas, 4-Oct-1997, *Sánchez-del Pino 82* (MEXU). Mpio. Sierra Mojada, 7 mi. S of Laguna del Rey and 17 mi. S of Estanque, 21-Sep-1938, *Shreve 8839* (US). Mpio. de Viesca, 5 km antes de Viesca, 25-ago-1988, *Villarreal 4459 et al.* (ANSM); 17 km al SE de Viesca, camino a Ahuichila, 25-Sep-1995, *Villarreal 8231 y Carranza* (ANSM, MEXU). mi. S of Estanque, 21-Sep-1938, *Shreve 8839* (US); 5 km antes de Viesca, 25-ago-1988, *Villarreal 4459 et al.* (ANSM); 17 km al SE de Viesca, camino a Ahuichila, 25-Sep-1995, *Villarreal 8231 y Carranza* (MEXU).

6. ***Tidestromia valdesii*** Sánchez-del Pino y Flores-Olvera, *sp. nov.*, Novon (enviado)  
TIPO: MÉXICO. Coahuila: Mpio. Parras, Ejido el Durazno, en meseta caliza, 1635 msnm, 15-Oct-2000, *I. Sánchez-del Pino 93, H. Flores-Olvera y C. Gómez* (holotipo: MEXU!; isotipos ANSM!, GHI NY! TEX!)

**Hierbas** perennes de hasta 22.0 cm de largo, canescentes, densamente lanuginosas. **Tallos** verde-olivo o rojizos, ascendentes o decumbentes, rizomatosos; tricomas completamente ramificados y ramificados hacia la base; **entrenudos de ramas principales** 1.5-4.3 cm de largo. **Yemas** en la base de los tallos comúnmente presentes, lanosas a conspicuamente lanosas. **Nomofilas** planas, geniculadas o recurvadas, verde-olivo a veces con rojizas, ovadas a ampliamente ovadas, 0.8-2.2 cm de largo y 0.7-2.0 cm de ancho, engrosadas, venas principales prominentes en el envés; tricomas completamente ramificados y ramificados hacia la base; ápice agudo u obtuso, base cuneada, cordada o atenuada; **pecíolos** de hasta 1.0 mm de largo. **Inflorescencias** con 1-3 flores, en ramas principales ausencia del involucro; **brácteas** planas, geniculadas o recurvadas, verde amarillentas a verde-oscuro, ovadas, lanceoladas a ampliamente ovadas, 0.1-0.6 mm de largo y 0.1-0.7 mm de ancho, engrosadas, venas principales prominentes en el envés, ápice agudo u obtuso, base cuneada a

atenuada; **pecíolos** de hasta 0.3 cm de largo, densamente lanuginosos. **Copa de los involucros en ramas de orden inferior**, ausentes. **Flores** de 4.5-5.5 mm de largo; **bráctea floral** ampliamente deprimido ovada, 2.5 mm de largo y 1.5 mm de ancho, lanuginosa hacia el ápice a glabra, ápice obtuso o redondeado; **bractéolas** ovadas, 1.9-2.2 mm de largo y 1.2-1.5 mm de ancho, lanuginosa hacia el ápice a glabra, ápice agudo; **tépalos** amarillentos, lanceolados, 4.0-4.5 mm de largo y 1.0-2.0 mm de ancho, coriáceos a suculentos, muy engrosados en su base, vena media evidente, engrosada, densamente lanuginosos; tricomas barbelados con ápices subulados; ápice aristado; **copa estaminal** 0.6-0.9 mm de largo, **filamentos** 1.0 mm de largo, **anteras** 0.8-1.2 mm de largo, **apéndices interestaminales** en pequeños lóbulos o ausentes, **estaminodios** ausentes; **ovario** 0.8-1.2 mm de largo y 0.8-1.2 mm de ancho, **estilo** de 2.0-3.0 mm de largo, **estigma** bifido, pardo-oscuro, de 0.3-0.4 mm de largo. **Utrículo** 2.1 mm de largo y 1.4-1.6 mm de ancho. **Semilla** pardo-rojiza, 1.5-1.7 mm de largo y 1.4 mm de ancho. **Polen** psilado.

*Tidestromia valdesii* (fig. 33) se caracteriza por la presencia de rizoma; tépalos lanceolados con tricomas barbelados, subulados; ápices aristados y vena media evidentemente engrosada a veces de color rojizo, ausencia de involucro en los nudos de ramas principales así como ausencia de copas del involucro maduro en ramas de orden inferior.

Las primeras dos colectas de la especie realizadas por Capó fueron identificados como *Tidestromia gemmata* (= *Tidestromia suffruticosa*) pero esta especie no presenta ninguna de las características que definen a *Tidestromia*

*valdesii*. Los únicos caracteres que comparte *Tidestromia valdesii* con los ejemplares tipo de *Tidestromia gemmata* es la presencia de yemas conspicuamente lanosas y la pubescencia hirsuta a lo largo de toda la planta debido a la abundante presencia de tricomas ramificados hacia la base.

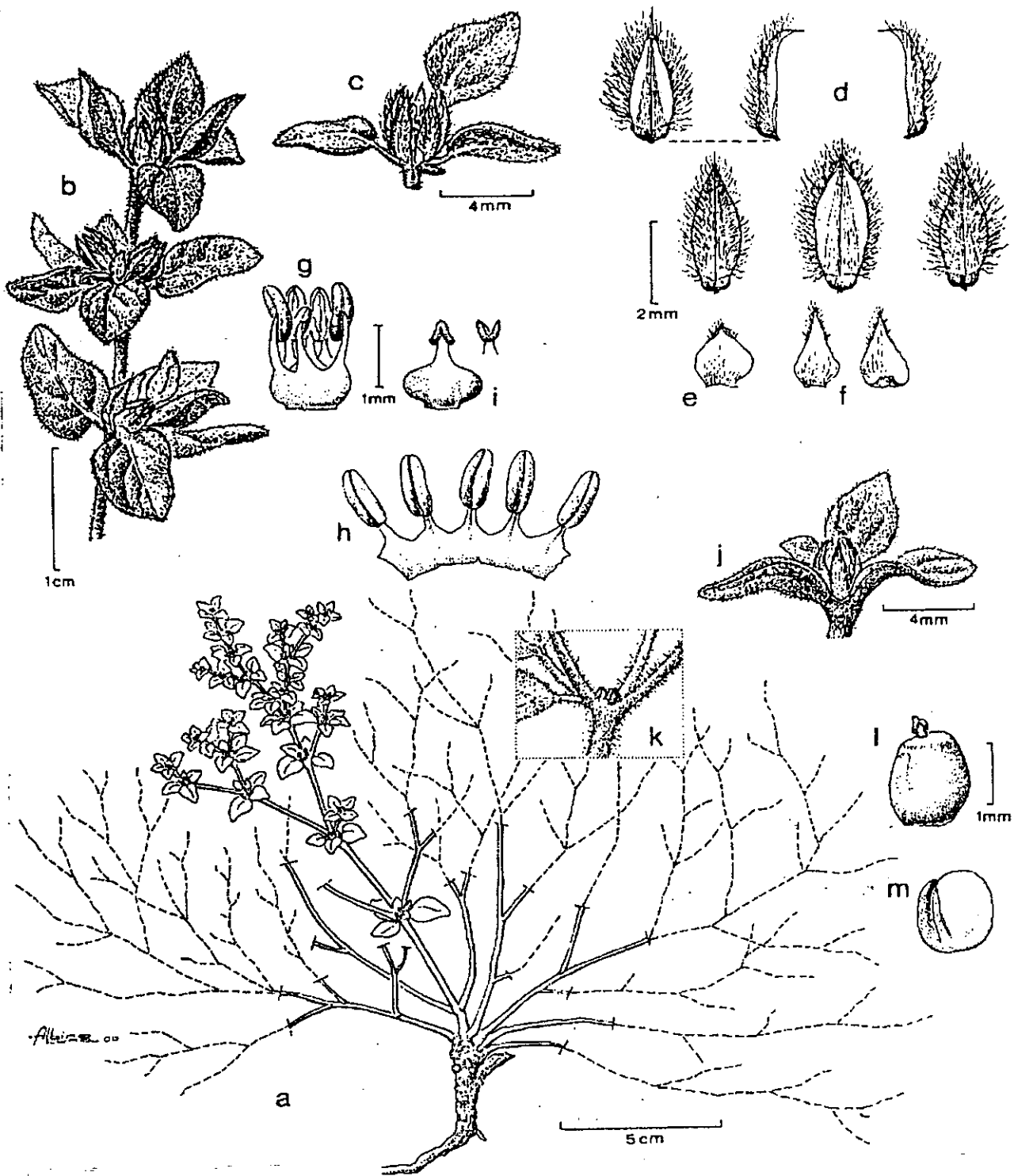
**DISTRIBUCIÓN:** Coahuila, México (fig. 27).

**HÁBITAT:** suelo calizo. Asociada a *Agave lecheguilla*, *Dasyllirion* sp., *Fouquieria* sp. y *Larrea tridentata*

**FLORACIÓN Y FRUCTIFICACIÓN:** Septiembre a Noviembre.

**ALTITUD:** 1635-1700 msnm.

**EJEMPLARES EXAMINADOS:** México.-COAHUILA: Mpio. de Parras, Ejido Mesa del Durazno, 24-Nov-1978, Capó s.n. (ANSM); Ejido Mesa del Durazno, Parras, 24-Sep-1979, Capó s.n. (ANSM); Ejido el Durazno, Parras, en meseta caliza, 15-oct-2000, Sánchez-del Pino 94 et al. (MEXU).



**Fig. 33.** *Tidestromia valdesii* (Sánchez-del Pino 93 et al.) a. Hábito. b. Ramas floríferas. c. Flor. d. Tépalos externos en vista dorsal, los internos en vista dorsal y lateral. e. Bráctea floral. f. Bracteólas. g. Androceo y gineceo. h. Androceo. i. Gineceo. j. Copa del involucro maduro en ramas de orden inferior. k. Dicasio en ramas principales. l. Utrículo. m. Semilla.

## VI. CONCLUSIONES

*Tidestromia* está bien delimitado taxonómicamente por la filotaxia alterna, los tricomas básicamente completamente ramificados, la inflorescencia de tipo dicasio, la presencia de brácteas que forman el involucre, las copas del involucre en ramas de orden inferior formadas a partir de pecíolos o láminas basales de las brácteas o de la nomofila y las brácteas así como de tallos, el polen metareticulado, psilado u ornamentado, con tectum cubriendo las columnas.

El género está conformado por seis especies y cuatro subespecies. Los caracteres taxonómicamente útiles para distinguir las especies del género fueron el hábito, forma de crecimiento del tallo, pubescencia, textura y orientación de nomofilas y brácteas, estructuras vegetativas que intervienen en la formación de las copas de los involucros maduros en ramas de orden inferior; forma general y forma de los ápices de los tricomas en tépalos; ápice de los tépalos; forma y tamaño de los apéndices interestaminales. En las subespecies los caracteres de importancia taxonómica fueron forma de nomofilas y brácteas, forma de los ápices de los tricomas, ornamentación en polen, número de poros observados en una vista del polen circular y distribución geográfica.

Las inflorescencias en *Tidestromia* no son glomérulos como habían sido descritas tradicionalmente ya que son de tipo dicasio. Las inflorescencias están rodeadas por dos brácteas y en ramas de orden inferior están formadas por brácteas o por una nomófila (la cual es opuesta al punto donde se insertan las dos brácteas adyacentes) y las brácteas.

Los tricomas en el género son de seis formas: barbelado, Fandenhaare, completamente ramificado, ramificado hacia la base, forma T y simple.

Los patrones de venación en nomofilas y brácteas en el género fueron palinactinodroma, braquidodroma y acrodroma, imperfecta, suprabasal.

El polen en *Tidestromia* es metareticulado, psilado a ornamentado. El polen de *Tidestromia* es característico por la presencia de un tectum que cubre a las columnas y muy angulado en las partes distales de los elementos estructurales que conforman el metareticulum. El polen de *Alternanthera pycnantha* y *A. sessilis* también presenta tectum cubriendo las columnas pero no hay angulaciones tan pronunciadas de los elementos estructurales de los metareticula como en *Tidestromia*. El polen de *Tidestromia* es muy diferente del de *Froelichia*, *Guilleminea* y *Gossypianthus*, de hecho Eliasson (1988) indica que la morfología del polen muestra una relación cercana entre *Guilleminea* y *Gossypianthus*. El polen de *Gossypianthus* es pantoaperturado con muros lisos y presenta columelas a lo largo del tectum. *Guilleminea* y *Froelichia* presentan polen de tipo *Gomphrena* el cual se caracteriza por ser de forma esferoidal, metareticulado, semitectado, partes verticales del tectum deprimidos y columnas libremente visibles, procesos suprategmiales en forma de espinas, en cada punto de conjunción de 5 o 6 elementos angulares o en forma de diente y algunos arreglados en una línea; algunas veces una capa delgada de polen Kitt cubre las áreas verticales del mesoporia. El polen de *Guilleminea* presenta la zona tectal del mesoporia lisa. *Froelichia* presenta polen con un diámetro de 35-45 micras con numerosos poros de 150-250 (Borsch, 1998).

El número cromosómico en *Tidestromia* posiblemente variable de  $n=10$ , 11 y 12.

Las especies de *Tidestromia* se distribuyen del centro de los EUA a las Antillas. La gran diversidad de las especies de *Tidestromia* se ubica principalmente en el Desierto Chihuahuense. Todas las especies del género se distribuyen en México de las cuales *T. rhizomatosa*, *T. tenella* y *T. valdesii* son endémicas en Coahuila. En este estado *T. carnosa*, *T. lanuginosa* subsp. *eliassonii* y *T. suffruticosa* subsp. *cryptantha* no se presentan y conviven simpátricamente *Tidestromia valdesii* con *T. suffruticosa* subsp. *suffruticosa*, así como *T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa* con *T. suffruticosa* subsp. *suffruticosa*. Debido al endemismo y la simpatria del género presente en Coahuila, hace suponer al estado como un posible centro de diversificación.

*Tidestromia rhizomatosa* es la única especie que se puede considerar indicadora de ambientes yesosos ya que el resto de las especies del género se distribuyen frecuentemente en suelos calizos, salinos y yesosos pero ninguna se pueda considerar como indicadora de estos ya que se les ha recolectado en otros tipos de suelos. *Tidestromia rhizomatosa* es endémica en Coahuila, colectada casi exclusivamente en el Municipio de Cuatro Ciénegas. Probablemente, el factor edáfico influyó en la especiación del taxon.

Los límites altitudinales en los que se encuentran los taxa de *Tidestromia* corresponden a intervalos variables, las especies endémicas del Desierto Chihuahuense se presentan de 700-900 msnm (*Tidestromia rhizomatosa* y *T. carnosa*), 1050-1700 (*T. tenella* y *T. valdesii*) y de 850-2000 (*T. suffruticosa* subsp. *suffruticosa*), las que se distribuyen en el Noroeste de México y suroeste de EUA se encuentran de 0-1463 msnm (*T. suffruticosa* subsp. *cryptantha* y *T. lanuginosa*



subsp. *eliassonii*) y de amplia distribución de 0-2250 msnm (*T. lanuginosa* subsp. *lanuginosa*).

De acuerdo con los resultados del análisis de máxima parsimonia utilizando 16 caracteres y las seis especies de *Tidestromia* con *Alternanthera pycnatha*, *A. sessilis*, *Froelichia interrupta*, *Gossypianthus lanuginosus* y *Guilleminea densa* como grupo externo, *Tidestromia* es monofilético delimitado por dos sinapomorfías, tricomas ramificados en tépalos e inflorescencia de tipo dicasio. Dentro de *Tidestromia*, se define un clado que comparte el hábito anual (*T. lanuginosa*, *T. carnososa* y *T. tenella*) que es derivado del hábito perenne y las especies perennes forman una politomía en el árbol de consenso.

*Tidestromia lanuginosa* es la especie basal de las especies anuales y presenta una distribución amplia desde Utah hasta las Antillas. *T. tenella* está restringida a Coahuila y *T. carnososa* a Texas y Chihuahua. Ambas especies son endémicas en el Desierto Chihuahuense. La vegetación del Desierto Chihuahuense se ve afectada por varios factores físicos de los cuales los más importantes son altitudinales, climáticos y edáficos (Henrickson, 1974), mismos factores que probablemente han contribuido en la especiación de las especies anuales del género.

La probable posición aislada del género dentro de la subfamilia Gomphrenoideae (Eliasson, 1988) podrá comprobarse en la medida en que se realice un estudio filogenético que incluya un muestreo más amplio de la subfamilia.

## VII. BIBLIOGRAFÍA

ANDERSON, L. E. 1954. Hoyer's solution as a rapid permanent mounting medium for bryophytes. *Bryologist* 57: 242-244.

BENTHAM, G. Y. J. D. HOOKER. 1883. Amaranthaceae. In: *Gen. pl.* 3: 20-43. London.

BORSCH, T. 1998. Pollen types in the Amaranthaceae. Morphology and evolutionary significance. *Grana* 37: 129-142.

\_\_\_\_\_ Y W. BARTHOLOTT. 1998. Structure and evolution of metareticulate pollen. *Grana* 37: 68-78.

CAROLIN, R. C. 1983. The trichomes of the Chenopodiaceae and Amaranthaceae. *Bot. Jahrb. Syst.* 103 (4): 451-466.

CORRELL, D. S. Y. M. C. JOHNSTON. 1970. *Manual of the vascular plants of Texas*. Texas Research Foundation, Renner, Texas, pp. 551-574.

DILCHER, D. L. 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. *Bot. Rev.* 40 (1): 1-157.

ELIASSON, U. 1987. Amaranthaceae. In: G. Harling y L. Andersson. *Flora of Ecuador* 28: 1-138 p.

\_\_\_\_\_. 1988. Floral morphology and taxonomic relations among the genera of Amaranthaceae in the New World and the Hawaiian Islands. *Bot. J. Linn. Soc.* 96: 235-283.

ERDTMAN, G. 1952. *Pollen Morphology and Plant Taxonomy*. Angiosperms. Estocolmo.

FONT QUER, P. 1977. *Diccionario de Botánica*. Editorial Labor. Barcelona, 1244 p.

GARCÍA, A. 1988. *Técnicas y procedimientos de citogenética vegetal*. Universidad Autónoma de Chapingo, México, 196 p.

GOLDBLATT, P. 1981. Index to plant chromosome numbers 1975-1978. Vol. 5. *Missouri Botanical Garden*. 553 p.

\_\_\_\_\_. 1984. Index to plant chromosome numbers 1979-1981. Vol. 8. *Missouri Botanical Garden*. 423 p.

\_\_\_\_\_. 1985. Index to plant chromosome numbers 1982-1983. Vol. 13. *Missouri Botanical Garden*. 224 p.

\_\_\_\_\_. 1988. Index to plant chromosome numbers 1984-1985. Vol. 23. *Missouri Botanical Garden*. 264 p.

\_\_\_\_\_. 1990. Index to plant chromosome numbers 1986-1987. Vol. 30. *Missouri Botanical Garden*. 242 p.

GRANT, W.F. 1959. Cytogenetic Studies in *Amaranthus*. I. Cytological aspects of sex determination in dioecious species. *Canad. J. Bot.* 37: 413-417.

GREIZERSTEIN, E.J. Y L. POGGIO. 1992. Estudios citogenéticos de seis híbridos interespecíficos de *Amaranthus* (Amaranthaceae). *Darwiniana*. 31 (1-4): 159-165.

HENRICKSON, J. 1987. A taxonomic reevaluation of *Gossypianthus* and *Guilleminea* (Amaranthaceae). *Sida* 12 (2): 307-337.

\_\_\_\_\_. 1993. Amaranthaceae. In: J. C. Hickman. *The Jepson manual. Higher plants of California*. University of California Press, Berkeley, pp. 130-134.

HICKEY, L. J. Y J. A. WOLFE. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62 (3): 538-589.

JOHNSON, H. B. 1975. Plant pubescence: an ecological perspective. *Bot. Rev.* 41: 233-258.

JOHNSTON, I. M. 1939. New phanerogams from Mexico. *J. Arnold Arbor.* 20: 234-240.

\_\_\_\_\_. 1943. Noteworthy species from Mexico and adjacent United States. I. *J. Arnold Arbor.* 24: 227-236.

KREMP, G.O.W. 1968. *Morphologic encyclopedia of Palynology. An international collection of definitions and illustrations of spores and pollen*. The University of Arizona Press, Tucson, 263 p.

LIVINGSTONE, D.A., M. TOMLINSON, G. FRIEDMAN Y R. BROOME. 1973. Stellate pore ornamentation in pollen grains of the Amaranthaceae. *Pollen & Spores* 15 (3-4): 345-351.

MARTIN, S. P Y C. M. DREW. 1970. Additional Scanning electron photomicrographs of southwestern pollen grains. *J. Arizona Acad. Sci.* 6(2): 140-61.

MARTÍNEZ-HERNÁNDEZ, E., J. I. CUADRIELLO-AGUILAR, O. TÉLLEZ-VALDEZ, E. RAMÍREZ-ARRIAGA, M.S. SOSA-NÁJERA, J.M.E. MELCHOR-SÁNCHEZ, M. MEDINA-CAMACHO Y M.S. LOZANO-GARCÍA. 1993. *Atlas de las plantas y el polen utilizados por las cinco especies principales de abejas productoras de miel*

en la región del Tacaná, Chiapas, México. Instituto de Geología. Universidad Nacional Autónoma de México. D.F, 105 p.

MEARS A., J. 1967. Revision of *Guilleminea* (*Bayulinea*) including *Gossypianthus* (Amaranthaceae). *Sida* 3(3): 137-152.

MERRICAM-WEBSTER, A. 1981. Webster's third new international dictionary. Vol. 3. p. 2414.

MOQUIN-TANDON, C. H. B. A. 1849. Amaranthaceae. In: A. de Candolle. *Prodromus* 13 (2): 231-424, 462-463.

NIXON, K.C. 1999. Winclada (BETA) ver. 0.9.9. publicado por el autor, Ithaca, N.Y.

NOWICKE, J. W. 1975. Pollen morphology in the order Centrospermae. *Grana* 15: 51-77.

\_\_\_\_\_ Y J. J. SKVARLA. 1977. Pollen Morphology and the Relationship of the Plumbaginaceae, Polygonaceae, and Primulaceae to the Order Centrospermae. *Smithsonian Contr. Bot.* 37: 1-64.

\_\_\_\_\_. 1979. Pollen morphology: the potential influence in higher order Systematics. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 66: 631-700

NUTTALL, T. 1820. Article IV. Collections towards a flora of the territory of Arkansas. *Trans. Amer. Philos. Soc.* 5: 166.

PAYNE, W. W. 1978. A glossary of plant hair terminology. *Brittonia* 30 (2): 239-255.

PRAGLOWSKI, J. 1971. Reticulate and allied exine. *Grana* 11: 79-86.

\_\_\_\_\_ Y W. PUNT. 1973. An elucidation of the microreticulate structure of the exine. *Grana* 13: 45-50.

PUNT, W., S. BLACKMORE, S. NILSSON Y A. LE THOMAS. 1994. *Glossary of pollen and spore terminology*. Serie No 1. LPP, Foundation. University of Utrecht. Utrecht, 71 pp.

RADFORD, A. E., W. C. DICKISON, J. R. MASSEY Y C.R. BELL. 1974. *Vascular plant systematics*. Harper & Row, New York, 891 p.

ROBERTSON, K. R. 1981. The genera of Amaranthaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 62 (3): 267-314.

ROUBI K, W. D. Y J. E. MORENO P. 1991. Pollen and spores of Barro Colorado Island. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 36. 286 p.

SÁNCHEZ-DEL PINO, I. 1996. La familia Amaranthaceae en la Flora Halófila y Gipsófila de México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 164 p.

\_\_\_\_\_, H. FLORES OLVERA Y J. VALDÉS. 1999. La familia Amaranthaceae en la Flora Halófila y Gipsófila de México. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México*. 70 (1): 29-135.

SCHINZ, H. 1934. Amaranthaceae. *In: Engler y Prantl. Nat. Pflanzenfam. Ed. 2, 16c: 7-85.*

SHREVE, F. Y I. L. WIGGINS. 1964. *Vegetation and Flora of the Sonoran Desert*. vol. 1. Standford University Press, Standford, pp. 454-472.

SING, R.J. 1993. *Plant Cytogenetics*. CRC Press, Florida, 391 p.

SKVARLA, J. J. Y J. W. NOWICKE. 1976. Ultrastructure of pollen exine in Centrospermus families. *Pl. Syst. Evol.* 126: 55-78.

SOUSA, M. Y S. ZÁRATE. 1983. *Flora Mesoamericana. Glosario para Spermatophyta, Español-Inglés*. Instituto de Biología, UNAM. 88 p.

STANDLEY, P. C. 1916. *Tidestromia*, a new generic name. *J. Wash. Acad. Sci.* 6: 69-70.

\_\_\_\_\_. 1917. Amaranthaceae. *N. Am. Fl.* 21 (2): 95-169.

STEARNS, W.T. 1993. *Botanical Latin*. David & Charles, Devon, 546 p.

STEYERMARK, J. A. 1932. Some new spermatophytes from Texas. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 19: 389-395.

THEOBALD, W. L., J. L., KRAHULIK Y R. C., ROLLINS. 1989. Trichome description and classification. *In: C. R. Metcalfe y L. Chalk. Anatomy of the Dicotyledons*. vol. 1. Oxford Science Publications. Clarendon Press. pp. 40-53.

TORREY, J. 1859. Amaranthaceae. *Rep. U.S. Mex. bound.* 181. 3: 29-236.

TOWNSEND, C.C. 1993. Amaranthaceae. *In: Families and genera of vascular plants*. vol. 2. pp. 70-91.

TUCKER, J.M. Y J. D. SAUER. 1958. Aberrant *Amaranthus* populations of the Sacramento-San Joaquin Delta, California. *Madroño*. 14: 252-260.

TURNER, R.L. 1994. Chromosome numbers and their phyletic interpretation. *In: H.D. Behnke y T.J. Mabry. Caryophyllales, Evolution and Systematics*. Springer-Verlag, Berlin.

VEZEY, E. L. y J. J. SKVARLA. 1994. Searching for a foveolate pollen exine. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 83: 73-81.

VISHNU-MITRE, P. 1963. Pollen morphology of Indian Amaranthaceae. *J. Indian Bot. Soc.* 42: 86-101.

WATSON, S. 1880. Chenopodiaceae. *Geol. Surv. California Bot.* 2: 43.

\_\_\_\_\_. 1882. List of plants from Southwestern Texas and Northern Mexico, collected chiefly by Dr. E. Palmer in 1879-1880. *Proc. Amer. Acad. Arts* 17: 376.

\_\_\_\_\_. 1891. Descriptions of new species of plants, chiefly from our western territories. *Proc. Amer. Acad. Arts* 26: 125.

WEBERLING, F. 1989. Structure and evolutionary tendencies of inflorescences in the Leguminosae. In: C.H. Stirton y J.L. Zarucchi. *Advances in Legume Biology. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 29: 35-58.

WIGGINS, I. L. 1950. Taxonomic notes on plants from the Sonoran Desert. *Contr. Dudley Herb.* 4 (2): 15-17.

\_\_\_\_\_. 1980. *Flora de Baja California.* Standford University Press, Standford, pp. 88-96.

ZANDONELLA, P. y M. LECOCQ. 1977. Morphologie pollinique et mode de pollinisation chez les Amaranthaceae. *Pollen & Spores* 29 (1): 119-141.