

35015



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

ESTUDIO SISTEMÁTICO DEL GÉNERO *CATHESTECUM*
(POACEAE: CHLORIDOIDEAE: BOUTELOUINAE)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTORA EN CIENCIAS

P R E S E N T A

DARISOL L. PACHECO RIVERA

DIRECTORA DE TESIS: DR^a. PATRICIA D. DÁVILA ARANDA

MÉXICO, D.F.



JUNIO DE 2002

COORDINACIÓN



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 29 de abril de 2002, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado del Doctorado en Ciencias del alumno(a) Darisol Lisbeth Pacheco Rivera, con número de cuenta 94810695 y número de expediente 3942018, con la tesis titulada: "Estudio sistemático del género *Cathestecum* (Poaceae: Chloridoideae: Boutelouinae).", bajo la dirección del (la) Dra. Patricia Dávila Aranda.

Presidente:	Dra. Patricia Dolores Dávila Aranda
Vocal:	Dr. Jorge Eduardo Campos Contreras
Vocal:	Dra. Raquel Galván Villanueva
Vocal:	Dr. Oswaldo Téllez Valdés
Secretario:	Dr. Rafael Lira Saade
Suplente:	Dr. Jesús Valdés Reyna
Suplente:	Dra. Teresa Mejía Saules

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 23 de mayo de 2002

Dra. Tila María Pérez Ortiz
Coordinadora del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

**A Omar Zambrano Colmenares
por brindarme su amor, paciencia y estímulo**

Reconocimientos

Las siguientes personas, instituciones y centros, apoyaron logística y financieramente la realización de esta tesis:

- Convenio Universidad del Zulia (LUZ) - Consejo Nacional de Investigaciones Científicas (CONICIT). VENEZUELA. Beca otorgada por el período septiembre de 1998- julio de 2002.
- Universidad Nacional Autónoma de México. Dirección General de Estudios de Posgrado. Subdirección de apoyo al Posgrado. PAEP 2000. Proyectos de Tesis Doctoral. Clave 101326. Financiamiento otorgado para estancia académica (octubre - diciembre de 2000).
- Universidad Nacional Autónoma de México. Posgrado en Ciencias Biológicas. Financiamiento otorgado para estancia académica (octubre – diciembre de 2000) y asistencia al Congreso Mexicano de Botánica (octubre de 2001).
- Rancho Santa Ana Botanic Garden. Laboratorio de Biología Molecular. Claremont, California, EUA. Estancia académica durante octubre – diciembre de 2000 y febrero-marzo de 2001.
- Proyecto IPGRI. Unidad de Biotecnología y Prototipos. FES-Iztacala. Responsable del proyecto: Dra. Patricia Dávila. Apoyo para el trabajo de campo.
- Laboratorios de Recursos Naturales y Biogeoquímica. Unidad de Biotecnología y Prototipos. FES-Iztacala, UNAM.
- Laboratorio de Anatomía. Jardín Botánico, Instituto de Biología. UNAM.
- Herbarios ANSM, COCA, ENCB, F, GH, IZTA, MEXU, MICH, MO, RSA, TEX, UC, US y XAL.

Un reconocimiento especial a la Dra. Patricia Dávila Aranda, por haber aceptado guiar mis estudios de posgrado y dirigir responsablemente esta tesis. Igualmente, a los Dres. Jesús Valdés Reyna y Rafael Lira Saade, miembros del Comité Tutorial, por el seguimiento dado a la misma y sus importantes contribuciones. El Dr. Travis Columbus asesoró el trabajo molecular y coordinó mis estancias académicas en Rancho Santa Ana Botanic Garden. Omar Zambrano C., participó activamente durante el desarrollo de este estudio, especialmente en la fase de campo y el procesamiento de las muestras.

Los Dres. Jorge Campos, Raquel Galván, María Teresa Mejía y Oswaldo Téllez, conformaron el sínodo revisor, quienes enriquecieron el manuscrito final con sus correcciones, observaciones y sugerencias acertadas.

Agradecimientos

Mi agradecimiento para las siguientes personas, cuya asesoría y apoyo prestado en las diferentes etapas del trabajo, facilitaron la culminación del mismo. Gracias a muchos por su amistad!

M. en C. Salvador Arias Montes

M. en C. Lidia Cabrera Martínez

M. en C. Rosa Cerros Tlatilpa

Dr. J. Travis Columbus

M. en C. Silvia Espinosa

M. en C. César Flores

Biól. Susana Gama López

Pas. Biol. Alejandro Medina

Biól. Luis Hernández Portillo

Dr. Alejandro Novelo R.

M. en C. Esthela Sandoval Z.

Dra. María Elena Siqueiros

Mi gratitud también se extiende al Departamento de Botánica de la Facultad de Agronomía y al Vice-Rectorado Académico de la Universidad del Zulia, Venezuela, por su respaldo en mi formación profesional.

Índice general

Reconocimientos	iv
Agradecimientos	v
Resumen	1
Summary	1a
Introducción general	2-6
Objetivos	4
Fuentes de información	4
Literatura citada	5
Capítulo 1. Macromorfología del género <i>Cathestecum</i> y taxa afines de la subtribu Boutelouinae (Poaceae: Chloridoideae).....	7-29
Resumen	7
Introducción	7
Materiales y métodos	10
Resultados y discusión	11
Conclusiones	18
Literatura citada	27
Capítulo 2. Anatomía: Sección transversal de la lámina de la hoja de <i>Cathestecum</i> y taxa afines de la subtribu Boutelouinae (Poaceae: Chloridoideae).....	30-88
Resumen	30
Introducción	30
Materiales y métodos	31
Resultados	33
Discusión	76
Conclusiones	80
Literatura citada	88

Capítulo 3. Anatomía: Epidermis de la lámina de la hoja de <i>Cathestecum</i> y taxa afines de la subtribu Boutelouinae (Poaceae: Chloridoideae)	89-120
Resumen	89
Introducción	89
Materiales y métodos	91
Resultados	92
Discusión y conclusiones.....	106
Literatura citada	117
Capítulo 4. Anatomía: Micromorfología de la lema en <i>Cathestecum</i> (Poaceae: Chloridoideae: Boutelouinae)	121-144
Resumen	121
Abstract	122
Introducción	123
Materiales y métodos	124
Resultados y discusión	125
Conclusiones	134
Literatura citada	135
Capítulo 5. Números cromosómicos de <i>Cathestecum</i> y taxa afines de la subtribu Boutelouinae (Poaceae: Chloridoideae)	145-157
Resumen	145
Introducción	145
Materiales y métodos	146
Resultados y discusión	149
Literatura citada	152
Capítulo 6. Análisis fitoquímico: Flavonoides de <i>Cathestecum</i> y taxa afines de la subtribu Boutelouinae (Poaceae: Chloridoideae)	158-181
Resumen	158
Introducción	158
Materiales y métodos	160
Resultados y discusión	161

Conclusiones	166
Literatura citada	180
Capítulo 7. Análisis fenético del género <i>Cathestecum</i> (Poaceae:	
Chloridoideae: Boutelouinae)	182-238
Resumen	182
Introducción	183
Materiales y métodos	186
Resultados y discusión	189
Conclusiones	209
Literatura citada	211
Capítulo 8. Análisis cladístico del género <i>Cathestecum</i> (Poaceae:	
Chloridoideae: Boutelouinae)	239-297
Introducción	239
I) Análisis con datos moleculares (secuencias de la región ITS)	
Materiales y métodos	243
Resultados	247
Discusión	249
II) Análisis con datos morfológicos, anatómicos y fitoquímicos	
Materiales y métodos	253
Resultados	262
Discusión	264
III) Análisis combinado	
Materiales y métodos	270
Resultados	270
Discusión	271
Conclusiones generales	275
Literatura citada	279

Capítulo 9. Tratamiento taxonómico del género *Cathestecum* (Poaceae:

Chloridoideae: Boutelouinae)	298-353
Resumen	298
Introducción	298
Materiales y métodos	300
Resultados y discusión	302
Ejemplares examinados	344
Literatura citada	352

Cuadros, figuras y anexos

Capítulo 1

Cuadro 1. Número de ramas en la inflorescencia y longitud de las mismas, en los taxa de <i>Cathestecum</i>	14
Cuadro 2. Sexo de los flósculos en la espiguilla central y lateral de las especies de <i>Cathestecum</i>	16
Fig. 1a. Hábito de <i>C. brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	20
Fig. 1b. Hábito de <i>C. erectum</i>	20
Fig. 1c. Hábito erecto y decumbente de <i>C. prostratum</i>	21
Fig. 1d. Hábito erecto de <i>Bouteloua eludens</i>	21
Fig. 2. Estructuras de una hoja en gramíneas	22
Fig. 3a. Caracteres anatómicos en epidermis de lámina	22
Fig. 3b. Corte transversal de lámina	22
Fig. 4a. Ramas homomorfas de <i>C. prostratum</i> y <i>C. varium</i>	23
Fig. 4b. Ramas homomorfas de <i>C. varium</i>	23
Fig. 5. Inflorescencias dimorfas en la misma planta de <i>C. tamaulipense</i>	24
Fig. 6. Estructura general de las espiguillas en 3 especies de gramíneas	24
Fig. 7. Rama de la inflorescencia mostrando las tres espiguillas características del género <i>Cathestecum</i>	25

Fig. 8. Estambres, anteras y gineceo característicos del género <i>Cathestecum</i>	25
Fig. 9a. Estructuras de las espiguillas en <i>Pentarraphis polymorpha</i>	26
Fig 9b. Estructuras de las espiguillas en <i>C. prostratum</i>	26
Fig. 9c. Estructuras de las espiguillas en <i>Griffithsochloa multifida</i>	26

Capítulo 2

Cuadro 1. Ejemplares de <i>Cathestecum</i> utilizados en el estudio anatómico de la sección transversal de la lámina de la hoja	40
Cuadro 2. Ejemplares de <i>Buchloë dactyloides</i> utilizados en el estudio anatómico de la sección transversal de la lámina de la hoja	42
Cuadro 3. Ejemplares de <i>Bouteloua ehudens</i> utilizados en el estudio anatómico de la sección transversal de la lámina de la hoja	44
Cuadro 4. Ejemplares de <i>Griffithsochloa multifida</i> utilizados en el estudio anatómico de la sección transversal de la lámina de la hoja	46
Cuadro 5. Ejemplares de <i>Pentarraphis polymorpha</i> utilizados en el estudio anatómico de la sección transversal de la lámina de la hoja	47
Cuadro 6. Ejemplares de <i>Soderstromia mexicana</i> utilizados en el estudio anatómico de la sección transversal de la lámina de la hoja	49
Cuadro 7. Forma de la hoja observada en el estudio anatómico de la sección transversal de la lámina de la hoja de <i>Cathestecum</i> y taxa afines	50
Cuadro 8. Costillas y surcos observados en el estudio anatómico de la sección transversal de la lámina de la hoja de <i>Cathestecum</i> y taxa afines.....	52
Cuadro 9. Nervadura central observada en el estudio anatómico de la sección transversal de la lámina de la hoja de <i>Cathestecum</i> y taxa afines	55
Cuadro 10. Haces vasculares observados en el estudio anatómico de la sección transversal de la lámina de la hoja de <i>Cathestecum</i> y taxa afines	56
Cuadro 11. Vaina parenquimática observada en el estudio anatómico de la sección transversal de la lámina de la hoja de <i>Cathestecum</i> y taxa afines	59
Cuadro 12. Fibras de esclerénquima asociada a los haces vasculares y al margen de la lámina, observada en el estudio anatómico de la sección transversal de la lámina de la hoja de <i>Cathestecum</i> y taxa afines	67

Cuadro 13. Mesofilo observado en el estudio anatómico de la sección transversal de la lámina de <i>Cathestecum</i> y taxa afines	71
Cuadro 14. Células parenquimáticas observadas en el estudio anatómico de la sección transversal de la lámina de la hoja de <i>Cathestecum</i> y taxa afines	74
Cuadro 15. Células epidérmicas observadas en el estudio anatómico de la sección transversal de la lámina de la hoja de <i>Cathestecum</i> y taxa afines	75
Figs. 1-16. Secciones transversales de lámina de la hoja de <i>Cathestecum</i> y taxa afines	81-87

Capítulo 3

Cuadro 1. Caracteres utilizados en el análisis de la epidermis de la lámina	93
Cuadro 2. Características epidérmicas observadas en los taxa de <i>Cathestecum</i>	103
Cuadro 3. Características epidérmicas observadas en los taxa afines	105
Figs. 1-33. Características anatómicas de la epidermis de la lámina de la hoja de <i>Cathestecum</i> y taxa afines	110-116
Anexo 1. Especímenes utilizados en el estudio de la epidermis de la lámina de la hoja de <i>Cathestecum</i> y taxa afines	118

Capítulo 4

Figs. 1-15. Características micromorfológicas de la lema en <i>Cathestecum</i> y taxa afines de la subtribu Boutelouinae	130-133
Anexo 1. Lista de especímenes utilizados en las observaciones micromorfológicas de la lema	138
Anexo 2. Formato utilizado para examinar y describir la epidermis de la lema en <i>Cathestecum</i> y taxa afines	141
Anexo 3. Presencia/ausencia de características epidérmicas de la lema en <i>Cathestecum</i> y taxa afines	144

Capítulo 5

Cuadro 1. Números cromosómicos obtenidos en este trabajo para las especies de <i>Cathestecum</i> y taxa afines.....	151
Cuadro 2. Reportes de números cromosómicos obtenidos para algunas especies de <i>Cathestecum</i> y taxa afines	152
Anexo 1. Vista ampliada (100X) de cromosomas obtenidos a partir de células madres de polen de algunos taxa de <i>Cathestecum</i>	154-157

Capítulo 6

Cuadro 1. Identificación de los flavonoides registrados en <i>Cathestecum</i> y taxa afines... 169	169
Cuadro 2. Distribución de los flavonoides en las especies de <i>Cathestecum</i>	170
Cuadro 3. Distribución de los flavonoides en taxa afines	171
Cuadro 4. Lista de caracteres (presencia/ausencia de flavonoides) usados en el análisis fenético	172
Cuadro 5. Matriz básica de datos para los taxa de <i>Cathestecum</i> utilizada en el análisis fenético	172
Cuadro 6. Matriz básica de datos para los taxa de <i>Cathestecum</i> y taxa afines, utilizada en el análisis fenético	174
Fig. 1. Fenograma del análisis de conglomerados obtenido con base en 20 caracteres fitoquímicos (flavonoides) y 8 OTU's de <i>Cathestecum</i>	173
Fig. 2. Fenograma del análisis de conglomerados obtenido con base en 20 caracteres fitoquímicos (flavonoides) y 13 OTU's de <i>Cathestecum</i> y taxa afines	176
Anexo 1. Análisis fenético: coeficiente cofenético para taxa de <i>Cathestecum</i>	177
Anexo 2. Análisis fenético: coeficiente cofenético para <i>Cathestecum</i> y taxa afines	178
Anexo 3. Algunos de los cromatogramas obtenidos en el estudio de los flavonoides de <i>Cathestecum</i> y taxa afines	179

Capítulo 7

Cuadro 1. Número de caracteres y tipo de datos utilizados para elaborar la matriz básica de datos	187
Cuadro 2. Resultados del análisis de componentes principales	208
Fig. 1. Fenograma del análisis de conglomerados obtenido con base en 115 caracteres macromorfológicos-anatómicos-fitoquímicos y 45 OTU's de <i>Cathestecum</i> y taxa afines.....	199
Fig. 2. Análisis de componentes principales: representación espacial de las 45 OTU's en los tres primeros componentes.....	204
Fig. 3. Análisis de componentes principales: distribución espacial de las 45 OTU's en los componentes 1 y 2	205
Fig. 4. Análisis de componentes: distribución espacial de las 45 OTU's en los componentes 2 y 3	206
Fig. 5. Análisis de componentes: distribución espacial de las 45 OTU's en los componentes 1 y 3	207
Anexo 1. Caracteres y estados de carácter de <i>Cathestecum</i> y taxa afines usados en el análisis fenético	214
Anexo 2. Matriz básica de datos utilizadas en el análisis fenético	220
Anexo 3. Resultados completos del análisis de componentes principales	234
Anexo 4. Identificación de las OTU's utilizadas en el análisis fenético, origen y su ubicación en el análisis de conglomerados de la Fig. 1	237

Capítulo 8

Cuadro 1. Taxa de <i>Cathestecum</i> reconocidos por diferentes autores	240
Cuadro 2. Taxa y colecciones con su número, colector, lugar de origen y condición del material, utilizadas en el análisis cladístico de las secuencias ITS	244
Cuadro 3. Taxa incluidos en el análisis cladístico con datos morfológicos, anatómicos y fitoquímicos	253
Cuadro 4. Lista de los caracteres con sus estados de carácter usados en el análisis cladístico	254

Cuadro 5. Matriz de datos morfológicos, anatómicos y fitoquímicos utilizados en el análisis cladístico de <i>Cathestecum</i> y taxa relacionados	261
Fig. 1. Uno de los 96 cladogramas mas parsimoniosos producidos por la búsqueda heurística en PAUP, usando secuencias de la región ITS de <i>Cathestecum</i> y taxa relacionados	251
Fig. 2. Arbol de consenso estricto producido de los 96 cladogramas mas parsimoniosos producidos por la búsqueda heurística en PAUP, usando secuencias de la región ITS de <i>Cathestecum</i> y taxa relacionados	252
Fig. 3. Uno de los 12 cladogramas mas parsimoniosos producidos por la búsqueda heurística en PAUP, usando datos morfológicos, anatómicos y fitoquímicos de <i>Cathestecum</i> y taxa relacionados	268
Fig. 4. Arbol de consenso estricto de los 10 cladogramas mas parsimoniosos producido por la búsqueda heurística en PAUP, usando datos morfológicos, anatómicos y fitoquímicos de <i>Cathestecum</i> y taxa relacionados	269
Fig. 5. Uno de los 6 cladogramas mas parsimoniosos producidos por la búsqueda heurística en PAUP, usando una matriz de datos combinados (moleculares + morfológicos, anatómicos + fitoquímicos) de <i>Cathestecum</i> y taxa relacionados	273
Fig. 6. Arbol de consenso de los 6 cladogramas mas parsimoniosos producidos por la búsqueda heurística en PAUP, usando una matriz de datos combinados (moleculares + morfológicos + anatómicos + fitoquímicos) de <i>Cathestecum</i> y taxa relacionados	274
Anexo 1. Protocolos empleados en el laboratorio de Biología Molecular de Rancho Santa Ana Botanic Garden, para obtener las secuencias de la región ITS.....	283
Anexo 2a. Geles de agarosa con bandas de DNA amplificadas (muestras de <i>Cathestecum</i>)	297
Anexo 2b. Región amplificada en el DNA ribosomal y posición de los primers	297

Capítulo 9

Cuadro 1. Comparación entre las variedades de <i>C. brevifolium</i> Swallen	309
Fig. 1. Distribución geográfica en México de <i>C. brevifolium</i> Swallen var. <i>brevifolium</i>	313
Fig. 2. Distribución geográfica en México de <i>C. brevifolium</i> Swallen var. <i>hirsutum</i>	315
Fig. 3. Distribución geográfica de <i>C. brevifolium</i> Swallen var. <i>ramosum</i>	317

Fig. 4. Distribución geográfica de <i>C. brevifolium</i> Swallen var. <i>sonorense</i>	319
Fig. 5. <i>C. brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	320
Fig. 6. Hábito de las plantas: <i>C. brevifolium</i> var. <i>ramosum</i> y <i>C. brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	321
Fig. 7. Hábito de las plantas: <i>C. brevifolium</i> var. <i>hirsutum</i> y <i>C. brevifolium</i> var. <i>sonorense</i>	322
Fig. 8. Distribución geográfica en México y límites con Texas, EUA, de <i>C. erectum</i>	326
Fig. 9. <i>C. erectum</i>	327
Fig. 10. Distribución geográfica de <i>C. prostratum</i>	331
Figs. 11-12. <i>C. prostratum</i>	332-333
Fig. 13. Distribución geográfica de <i>C. tamaulipense</i>	337
Fig. 14. <i>C. tamaulipense</i>	338
Fig. 15. Distribución geográfica de <i>C. varium</i>	342
Fig. 16. <i>C. varium</i>	343

Resumen

Estudio sistemático del género *Cathestecum* (Poaceae: Chloridoideae: Boutelouinae)

Este estudio se llevó a cabo con la finalidad de definir el estado taxonómico del género *Cathestecum* J. Presl y conocer las relaciones filogenéticas de las especies que lo integran. Además, se contribuye al conocimiento de las relaciones de *Cathestecum* con otros taxa afines de la subtribu Boutelouinae, *sensu* la clasificación propuesta por Clayton & Renvoize (1986).

Para tal fin, se utilizó la información generada de fuentes morfológicas, anatómicas fitoquímicas y moleculares, complementada con datos de números cromosómicos y distribución geográfica. Los resultados obtenidos fueron analizados usando técnicas numéricas, bajo los enfoques fenético y cladístico.

La taxonomía numérica fue útil para definir el género y sus especies. Los resultados obtenidos con el análisis cladístico usando información molecular, así como también la combinación de datos morfológicos, anatómicos y fitoquímicos, indicaron que *Cathestecum* es un grupo monofilético. Esta monofilia está definida por siete sinapomorfias, de las cuales tres corresponden a caracteres macromorfológicos (número de ramas por inflorescencia; forma del ápice de la gluma inferior en la espiguilla central; número de nervaduras en la gluma inferior de la espiguilla central) y cuatro pertenecen a caracteres anatómicos (células de corcho en epidermis de la lámina; forma de las células guardas en los estomas; engrosamiento en el margen de la lámina de la hoja; esclerenquima adaxial y abaxial asociado a los haces vasculares de 1er. orden). Por otra parte, de los taxa afines considerados, *Soderstromia mexicana*, una especie endémica de México, resultó ser la especie más relacionada a *Cathestecum*.

El género está constituido por cinco especies: *C. brevifolium* Swallen, *C. erectum* Vasey & Hackel, *C. prostratum* J. Presl, *C. tamaulipense* D. Pacheco & O. Zambrano ex G. J. Pierce y *C. varium* Swallen. Para *C. brevifolium* se reconocen cuatro variedades, con base en sus diferencias morfológicas, números cromosómicos y distribución (*brevifolium*, *hirsutum*, *ramosum* y *sonorense*). Todos estos taxa tienen su principal centro de diversidad en México. El límite norte de la distribución del género se encuentra en el suroeste de Texas, EUA, mientras que hacia el sur llega hasta El Salvador, en Centroamérica.

Summary

Systematic study of the genus *Cathestecum* (Poaceae: Chloridoideae: Boutelouinae)

This study was carried out with the purpose of defining the taxonomic position of the genus *Cathestecum* J. Presl and to know the phylogenetic relationships of its species. Also, it represents a contribution to the knowledge of the relationships of *Cathestecum* with other related taxa of the subtribu Boutelouinae, *sensu* the classification proposed by Clayton & Renvoize (1986).

Accordingly, morphological, phytochemical and molecular data was generated for the accomplishment of this work. In addition, complementary information of chromosome numbers and geographic distribution patterns was also included. The data obtained was analyzed using numerical techniques, such as phenetics and cladistics.

The numerical taxonomy approach was useful to define the genus and its species. The results obtained from the cladistic analysis using molecular information, as well as the combination of morphological and phytochemical data, indicated that *Cathestecum* is a monophyletic group. This monophyly is defined by seven synapomorphies. From them, three synapomorphies correspond to morphological characters (number of branches per inflorescence; apex shape of inferior glume of central spikelet; number of nerves of inferior glume of central spikelet) and four are anatomical features (cork cells in blade epidermis; shape of guard cells; margin blade thickened; sclerenchyma adaxial and abaxial associated with vascular bundles first order). With respect to the related taxa, *Soderstromia mexicana*, an endemic to Mexico, turned out to be the most related to *Cathestecum*.

The genus includes five species: *C. brevifolium* Swallen, *C. erectum* Vasey & Hackel, *C. prostratum* J. Presl, *C. tamaulipense* D. Pacheco & O. Zambrano, and *C. varium* Swallen. Four varieties for *C. brevifolium* are recognized on the basis on their of morphological, chromosome numbers and distribution patterns differences (*brevifolium*, *hirsutum*, *ramosum* y *sonorense*). The center of diversity of *Cathestecum* is in Mexico. Its northern limit is in southwest Texas, in the United States; meanwhile, its southern limit extends to El Salvador, in Central America.

Introducción general

El género estudiado [*Cathestecum* J. Presl], pertenece a la subtribu Boutelouinae, tribu Cynodonteae, subfamilia Chloridoideae, de la familia Gramineae o Poaceae. Esta familia de angiospermas monocotiledóneas, incluye entre 651-785 géneros y cerca de 10,000 especies (Clayton & Renvoize, 1986; Watson & Dalwitz, 1992).

En la subfamilia Chloridoideae, se agrupan aproximadamente 1,500 especies y 166 géneros, de los cuales 100 son monotípicos o ditípicos (Van Den Borre & Watson, 1997). Este grupo tiene importancia desde el punto de vista florístico y agronómico, por su distribución en regiones áridas y semiáridas del mundo, así como también en suelos salinos. Se caracteriza principalmente por la combinación de una vía fotosintética C₄, asociada a caracteres estructurales de anatomía de la hoja, micropelos foliares de tipo chloridoideae, embrión P + PF (Reeder, 1957), lemas usualmente con 1-3 nervaduras y número cromosómico de $x = 10$.

Asimismo, la monofilia y las relaciones filogenéticas de esta subfamilia, han sido discutidas por diversos autores con base en el análisis de características estructurales e información molecular (Clayton & Renvoize, 1986; Kellogg & Campbell, 1987; Van den Borre & Watson, 1997; Soreng & Davis, 1998; Hilu & Alice, 2001). Todos estos autores, coinciden en señalar a las Chloridoideae como un grupo monofilético.

La tribu Cynodonteae *sensu* Clayton & Renvoize (1986), comprende 59 géneros y \pm 300 especies. Entre las características distintivas de esta subtribu, destacan la presencia de inflorescencias espigadas o racemosas, ramas primarias o secundarias en las inflorescencias, espiguillas orientadas hacia un lado de las ramas (unilaterales) y usualmente un flósculo fértil por espiguilla, con o sin flósculos reducidos.

Por su parte, la subtribu Boutelouinae, abarca un total de 79 especies y 27 variedades, distribuidas en 16 géneros y 2 subgéneros (Columbus, 1996). Los representantes de esta subtribu despliegan una variedad de hábitos que incluyen formas cespitosas, rizomatosas y

estoloníferas. Se caracterizan por tener una o más ramificaciones en las inflorescencias, espiguillas con uno o más flósculos reducidos y lemas usualmente con tres nervaduras, donde cada nervio termina en un lóbulo y/o arista. De igual manera, la distribución de las *Boutelouinae*, está restringida de manera natural a América (excepto el género *Melanocenchris* cuyas especies son de África, India y Sri Lanka). Algunas especies de los géneros *Bouteloua*, *Buchloë*, *Cathestecum*, *Chondrosium* e *Hilaria*, forman extensas comunidades de zacatales o pastizales, cuyo valor forrajero las han convertido en el centro de atención para diferentes estudios, especialmente los agronómicos.

Los análisis recientes, enfocados a proponer hipótesis de relaciones filogenéticas dentro de la subtribu *Boutelouinae*, han señalado que algunos de sus miembros no son monofiléticos (Columbus *et al.*, 1998; Hilu & Alice, 2001). La ampliación de la circunscripción de uno de estos géneros polifiléticos (*Bouteloua*), ha sido propuesta como una alternativa para lograr la monofilia del grupo (Columbus, 1999). Esta expansión, incluye especies previamente consideradas dentro de géneros satélites como *Buchloë*, *Cathestecum*, *Opizia*, *Pentarraphis* y *Soderstromia*.

Cathestecum, descrito en 1830 por J. S. Presl, ha sido objeto de revisiones taxonómicas importantes (Griffiths, 1912; Swallen, 1937; Pierce, 1979). Estos estudios, basados principalmente en caracteres morfológicos, han conducido a diferentes apreciaciones en relación a la posición del género en las tribus y subtribus de la familia, así como también en cuanto al número de especies presentes. De igual manera, el número de trabajos que se enfocan a proponer hipótesis de relaciones filogenéticas del género y sus especies, es muy limitado. Columbus *et al.* (1998), proponen a *Cathestecum* como un género monofilético. En este estudio se incluyeron solo dos de sus especies (*C. brevifolium* y *C. varium*), las cuales formaron con *Bouteloua eludens*, *Buchloë*, *Griffithsochloa*, *Pentarraphis* y *Soderstromia*, un clado fuertemente apoyado, pero pobremente resuelto.

Este planteamiento hecho por Columbus *et al.* (1998), es el punto de partida para esta revisión. El género *Cathestecum* tiene su principal centro de diversidad en México y algunas de sus especies son importantes desde el punto de vista forrajero. Es necesario,

definir el número de especies que constituyen este género y establecer los límites taxonómicos entre ellas. Igualmente, es importante aportar evidencias para dilucidar su situación taxonómica con relación a otros taxa dentro de la subtribu *Boutelouinae*, *sensu* Clayton & Renvoize (1986).

Objetivos

Considerando lo expuesto, este trabajo se planteó con los siguientes objetivos:

1. Definir los límites taxonómicos del género *Cathestecum* y sus especies, enmarcado dentro del sistema de clasificación de Clayton & Renvoize (1986).
2. Definir los límites taxonómicos del género *Cathestecum* con respecto a otros taxa afines de la subtribu *Boutelouinae*, *sensu* Clayton & Renvoize (1986).
3. Establecer las relaciones filogenéticas del género y sus especies.
4. Producir un tratamiento taxonómico del género

Fuentes de información

Para el logro de los objetivos señalados, se utilizó la información generada de estudios macromorfológicos, anatómicos (sección transversal de la lámina de la hoja, epidermis de la lámina de la hoja y micromorfología de la lema), fitoquímicos (flavonoides) y moleculares (región ITS). Esta información fue complementada con datos de números cromosómicos y distribución geográfica. Los detalles de los materiales y métodos usados, se describen en cada uno de los capítulos correspondientes. Adicionalmente, todos los datos en conjunto, se analizaron en el contexto de la fenética y la cladística, empleando diversas técnicas numéricas.

El trabajo que a continuación se expone, está dividido en capítulos a manera de manuscritos. En cada uno de ellos se presenta un resumen, introducción, métodos y materiales empleados, resultados, discusión y conclusiones. El orden de los capítulos es el siguiente:

1. Macromorfología
2. Anatomía: Sección transversal de la lámina de la hoja
3. Anatomía: Epidermis de la lámina
4. Anatomía: Micromorfología de la lema
5. Números cromosómicos
6. Análisis fitoquímico: Flavonoides
7. Análisis fenético
8. Análisis cladístico
9. Tratamiento taxonómico

Literatura citada

- Columbus, J. T. 1996. Lemma micromorphology, leaf blade anatomy, and phylogenetics of *Bouteloua*, *Hilaria*, and relatives (Gramineae: Chloridoideae: Boutelouinae). Ph. D. diss. University of California, Berkeley. 240 pp.
- Columbus, J. T. 1999. An expanded circumscription of *Bouteloua* (Gramineae: Chloridoideae): new combination and names. *Aliso* 18: 61-65
- Columbus, J. T., M. Kinney, R. Pant & M. E. Siqueiros. 1998. Cladistics parsimony analysis of internal transcriber spacer region (nrDNA) sequences of *Bouteloua* and relatives (Gramineae: Chloridoideae). *Aliso* 17: 99-130.

- Clayton, W. D. & S. A. Renvoize. 1986. Genera graminum: Grasses of the world. Kew Bull. Add. Ser. XIII. Royal Botanical Gardens, Kew, England. 389 pp.
- Griffiths, D. 1912. The grama grasses. Contr. U. S. Natl. Herb. 14: 343-444.
- Hilu, K. W. & A. L. A. Alice. 2001. A phylogeny of Chloridoideae (Poaceae) based on *matK* sequences. Syst. Bot. 26(2): 386-405.
- Kellogg, E. A. & C. S. Campbell. 1987. Phylogenetic analysis of the Gramineae. *En:* T. R. Soderstrom, K. W. Hilu, C. S. Campbell & M. Barkworth (eds.). *Grass systematics and evolution*. Washington DC. Smithsonian Press. Pp. 310-322.
- Pierce, G. J. 1979. A biosystematic study of *Cathestecum* and *Griffithsochloa* (Gramineae). Ph. D. Diss. University of Wyoming. Laramie, Wyo. 244 pp.
- Reeder, J. R. 1957. The embryo in grass systematics. Amer. J. Bot. 44: 756-768.
- Soreng, R. J. & J. I. Davis. 1998. Phylogenetics and character evolution in the grass family (Poaceae): simultaneous analysis of morphological and chloroplast DNA restriction site characters set. Bot. Review 64: 1-85.
- Swallen, J. R. 1937. The grass genus *Cathestecum*. J. Wash. Acad. Sci. 27: 496- 521.
- Van den Borre, A. & L. Watson. 1997. On the classification of the Chloridoideae. Austr. Syst. Bot. 10: 491-531.
- Watson L. & M. J. Dallwitz. 1992. The grass genera of the world. Center for Agriculture and Biosciences. Wallingford, U. K. 1038 pp.

2003

2004

2005

2006

2007

2008

2009

2010

2011

2012

Capítulo 1

Macromorfología del género *Cathestecum* y taxa afines de la subtribu Boutelouinae (Poaceae: Chloridoideae)

Resumen

Se describe y analiza la macromorfología del género *Cathestecum*, con énfasis en aquellos caracteres que son de utilidad taxonómica para la caracterización y delimitación de las especies presentes. Para tal fin, se examinaron especímenes provenientes de herbarios nacionales y extranjeros, así como también, se revisaron ejemplares de reciente colección en la fase de campo de este trabajo. De acuerdo con lo registrado, todas las especies de *Cathestecum* son herbáceas y estoloníferas. Los caracteres foliares, aunque en general, son muy constantes, permiten establecer grandes grupos de especies en base a la longitud y forma de los estolones y apariencia de los culmos. Por el contrario, las características reproductivas tales como el número y longitud de las ramas en la inflorescencia y el sexo de los flósculos en las espiguilla central y lateral, aportan elementos más decisivos para la separación de las mismas. Asimismo, también fueron estudiadas las características más relevantes para cinco taxa afines de la subtribu Boutelouinae (*Bouteloua eludens*, *Buchloë dactyloides*, *Griffithsochloa multifida*, *Pentarraphis polymorpha* y *Soderstromia mexicana*), las cuales de manera general, se compararon con las presentes en *Cathestecum*.

Introducción

El estudio, descripción y análisis de las características correspondientes a la macromorfología, o también llamada morfología gruesa, son los más empleados en la elaboración de claves taxonómicas. El amplio uso de estos atributos, se debe en parte, a la facilidad para su observación, pues en muchos casos, pueden ser examinados a simple vista o con la ayuda de una lupa o un microscopio estereoscópico.

Aunque en la clasificación de las plantas con flores, los caracteres más comúnmente usados son los reproductivos, también los de tipo vegetativos han demostrado ser de utilidad (Stuessy, 1990). Los primeros tienen la ventaja de presentar un número más definido en sus partes, mientras que los vegetativos, asociados con la estructura modular de las plantas, tienden a ser más plásticos o variables. No obstante, los trabajos sobre estructuras vegetativas, tienden a aumentar. Ejemplos de estos son los estudios cada vez más frecuentes sobre la arquitectura foliar, especialmente en especies arbóreas. En las gramíneas, la caracterización macro y micromorfológica de las estructuras que componen las hojas (láminas, vainas y lígula; Figs. 2, 3a y 3b), es otro ejemplo de ello (Steward, 1965; Sánchez, 1971; Palmer & Tucker, 1981; Ellis, 1986; Clark & Fisher, 1986).

En la actualidad, los sistemas de clasificación más usados en las gramíneas, son los propuestos por Clayton & Renvoize (1986, 1992) y Watson & Dallwitz (1992). Estas clasificaciones están basadas en una combinación de caracteres morfológicos, anatómicos, citológicos, fisiológicos y de distribución geográfica, correlacionados con la estructura de la espiguilla. Asimismo, representan estudios pragmáticos fundamentados en la descripción y diagnóstico de géneros, pero incorporan hipótesis sobre las relaciones filogenéticas de los diferentes taxa.

Las tribus y subtribus que conforman la subfamilia Chloridoideae, también han sido caracterizadas por la mencionada combinación de caracteres, aunque importantes y recientes estudios han sido realizados con un enfoque filogenético, los cuales han contribuido a su delimitación (Campbell, 1985; Jacobs, 1987; Kellogg & Campbell, 1987; Van den Borre & Watson 1997).

En el caso de *Cathetecum*, Watson & Dallwitz (1992) lo ubican en las Chlorideae *sensu lato*, en tanto que Clayton & Renvoize (1986), lo circunscriben a la subtribu Boutelouinae. Otros autores como Columbus *et al.* (1998) y Valdés & Dávila (1995), siguen esta última clasificación, basada principalmente en datos morfológicos.

Los trabajos taxonómicos realizados acerca del género (Griffiths, 1912; Swallen, 1937; Pierce, 1979), han usado esencialmente caracteres macro y micromorfológicos de las espiguillas, así como información ecológica y geográfica de los taxa. Este último autor, también empleó técnicas numéricas para el análisis de los datos. La variabilidad sexual y morfológica observadas en las espiguillas, ha conducido a divergencias taxonómicas, a partir de las cuales, los autores aceptan un número variable de especies.

Otros investigadores como Reeder (1967), han hecho importantes contribuciones en el campo citogenético. Recientemente, el uso de técnicas moleculares en el estudio de las Chloridoideae, ha incluido a diversos taxa de las Boutelouinae, entre ellos a *Cathestecum* (Columbus, 1999; Columbus *et al.*, 1998; Van den Borre & Watson, 2000; Hilu & Alice, 2001).

De igual manera, *Cathestecum* ha sido asociado a otros géneros como *Bouteloua* (sección *Bouteloua*) *Buchloë*, *Cyclostachya*, *Pringleochloa*, *Buchlomimus*, *Pentarraphis* y *Opizia* (Reeder, 1969; Reeder & Reeder, 1963; Reeder *et al.*, 1965; Rzedowski, 1975). También se ha relacionado con *Griffithsochloa*, género monotípico segregado de la especie *C. multifida* (Pierce, 1978). Las características que principalmente se han utilizado para separar a *Cathestecum* de estos grupos afines son: la presencia de tres espiguillas en cada rama, la reducción de la gluma inferior en una o todas las espiguillas y la presencia de tres aristas en la lema del flósculo superior (Griffiths, 1912).

Este capítulo tiene como finalidad, el presentar la descripción y el análisis de las características macromorfológicas más relevantes del género *Cathestecum* y taxa afines de la subtribu Boutelouinae. Asimismo, otro propósito es reconocer aquellos caracteres, tanto vegetativos como reproductivos, que sean de utilidad taxonómica para la caracterización y delimitación de las especies de *Cathestecum*.

Materiales y métodos

Para la medición, observación y registro de las estructuras vegetativas y reproductivas del género *Cathestecum* y otros taxa afines de la subtribu Boutelouinae, se utilizaron tanto ejemplares herborizados, como los de reciente colección durante la fase de campo de este trabajo. Los herbarios que facilitaron el préstamo de especímenes, se mencionan en la parte correspondiente al tratamiento taxonómico (Capítulo 9). Igualmente, colecciones personales del Dr. T. Columbus, especialista en Chloridoideae, fueron revisadas directamente en Rancho Santa Ana Botanic Garden.

Se examinaron 300 ejemplares herborizados, de los cuales 80, son de colectas personales. Una lista de este material, se presenta al final del Capítulo 9. Como herramienta principal para las mediciones y observaciones de los diferentes estados de carácter, se utilizó un microscopio esteroscópico marca Nikkon, con reglilla graduada. Como complemento se usó una lupa relojera, una reglilla metálica y un vernier.

Luego de una cuidadosa revisión y depuración de la lista original de atributos, se registraron un total de 61 caracteres macromorfológicos (Anexo 1, Capítulo 7), de los cuales 24 fueron cualitativos (13 binarios y 11 multiestado) y 37 cuantitativos. Adicionalmente, se anotaron variaciones referidas a colores observados y otros caracteres que pudieran mencionarse en la descripción de los taxa.

Las formas de las estructuras se determinaron con la ayuda de literatura especializada en la familia Poaceae, especialmente diccionarios y glosarios (Dávila y Manrique 1990; Renvoize, 1998). El manual propuesto por la Systematics Association Committee for Descriptive Biological Terminology (1962), así como el Botanical Latin (Stearn, 1992), fueron útiles para determinar las formas planas.

La altura de la planta se midió incluyendo la inflorescencia de mayor tamaño. La longitud de la inflorescencia se tomó desde la hoja bandera (hoja que acompaña a la inflorescencia en el culmo), hasta la última rama. Las ramas de las inflorescencias fueron

medidas desde el punto de inserción al raquis principal, en la base, hasta la última espiguilla en el ápice. En el caso de las espiguillas, se examinaron tanto las de posición central como las laterales, al igual que los flósculos que las conforman. Para estructuras con aristas, la longitud se registró tomando en cuenta el largo de la arista.

Resultados y discusión

A continuación, se presenta la macromorfología relevante de algunos caracteres vegetativos y reproductivos de las especies consideradas en este estudio.

Hábito

Los individuos que conforman las especies de *Cathestecum*, presentan hábito herbáceo, que varía desde erecto, decumbente, geniculado a semi postrado, con formación de macollas en algunos casos (Figs. 1a, 1b, 1c). En las plantas de *C. prostratum* se observó la mayor variación en esta característica, encontrándose formas intermedias entre los hábitos erecto y semi postrado (Fig. 1c). Las plantas que presentaron una mayor talla (hasta 40.0 cm de alto) pertenecen a *C. erectum*. En contraste, las observadas para *C. brevifolium* var. *hirsutum*, registraron las menores tallas (2.5 cm de alto). *C. varium* y *C. tamaulipense*, son las especies que se caracterizan por presentar macollas con rizomas cortos.

Los taxa afines considerados, también son herbáceos y de talla variable. Existen especies, cuyos individuos tienen desde pocos centímetros de alto, como en *Buchloë dactyloides* (menos de 10 cm), hasta las que alcanzan más de 1m de altura (*Bouteloua eludens*, Fig. 1d). Por su parte, *Griffithsochloa multifida* y *B. eludens* se caracterizan por la formación de macollas densas y su hábito cespitoso y erecto. *Pentarraphis polymorpha* presenta culmos decumbentes a geniculados, muy foliosos.

Estolones

Todas las especies de *Cathestecum* presentan estolones. Estas estructuras especializadas del tallo o culmo, exhiben una considerable plasticidad, asociada a las condiciones ambientales donde crecen las especies. En el caso del grupo en estudio, el cual soporta

condiciones extremas de sequía y aridez, los estolones juegan un papel importante en su adaptación a estos cambios, constituyendo asimismo, la principal forma de reproducción vegetativa.

La forma, longitud y pigmentación de los estolones entre las diferentes especies, es variable. Los de mayor longitud y los más curvos se observaron en *C. erectum* (Fig. 1b) y *C. brevifolium* var. *sonorense* (40.0 y 15.0 cm de largo, respectivamente). Igualmente, estas especies, son las que soportan las condiciones climáticas más extremas dentro del grupo (heladas y climas desérticos).

Los estolones intensamente coloreados de púrpura, se observaron en *C. brevifolium* var. *brevifolium*. En las otras especies, estas estructuras pueden presentar tonalidades púrpura discontinuas o carecer de pigmentación, como en el caso de *C. erectum*. De igual manera, los estolones ayudan a disminuir los efectos de la erosión en suelos pedregosos, los cuales constituyen el sustrato predominante para el desarrollo de estas plantas.

Entre los taxa afines a *Cathestecum* examinados, los estolones solo están presentes en *Buchloë dactyloides* y *Soderstromia mexicana*. Los de *S. mexicana* se caracterizan por ser de gran longitud (más de 15.0 cm de largo) y usualmente curvados. En *B. dactyloides*, son rectos y cortos, no sobrepasando los 5.0 cm de largo.

Hojas

La hoja en las gramíneas está formada por la lámina, la vaina y otras estructuras de origen foliar como la lígula y el collar (Fig. 2). La forma característica de la lámina de la hoja en todo el grupo bajo estudio, es lineal, con márgenes involutos por efecto de las condiciones climáticas a la que están expuestas.

Las láminas cortas, erectas y firmes son características de *C. brevifolium* vars. *brevifolium* e *hirsutum*. En *C. brevifolium* var. *ramosum*, las láminas son muy delgadas y flácidas, al igual que los culmos, lo que le confiere a las plantas un aspecto delicado o frágil. Por otro lado, las especies que alcanzan tallas altas dentro del género (*C.*

prostratum, *C. erectum* y *C. brevifolium* var. *sonorense*), presentan láminas largas, que pueden alcanzar los 12.0 cm de largo. En *C. varium* y *C. tamaulipense*, usualmente se observan láminas cortas involutas en la base de los culmos.

El ápice de las láminas por lo general, es agudo o acuminado. Las vainas de las hojas en el grupo se caracterizan por ser membranáceas, más cortas o más largas que los entrenudos, sin otras variaciones relevantes. En cuanto a la ligula, de importante valor taxonómico entre las gramíneas, está constituida en *Cathestecum* por una hilera de cilios. Esta característica tiene gran relevancia taxonómica en el género, ya que es un elemento diagnóstico fácil de observar y consistente.

Inflorescencias

Las especies de *Cathestecum* presentan una inflorescencia en forma de panícula, con las ramificaciones primarias espigadas, por lo que también se denomina falsa espiga. A su vez, esta inflorescencia está formada por ramas deciduas o fácilmente desprendibles, homomorfas o heteromorfas. Las ramas homomorfas, están constituidas por espiguillas que no varían en su forma y apariencia. Por su parte, las ramas heteromorfas, exhiben espiguillas con dos o más formas y de apariencia variable (Fig. 4).

De las cinco especies reconocidas dentro del género, tres presentan ramas homomorfas (*C. erectum*, *C. prostratum* y *C. varium*) y dos se caracterizan por tener ramas heteromorfas (*C. brevifolium* y *C. tamaulipense*). En *C. brevifolium*, las ramas se localizan en inflorescencias de plantas separadas. Asimismo, las espiguillas en las ramas, exhiben un marcado dimorfismo, observándose espiguillas con largas aristas, acuminadas o cortamente aristadas. *C. tamaulipense*, también exhibe ramas heteromorfas, pero localizadas en diferentes inflorescencias dentro de la misma planta (Fig. 5). Aquí, las espiguillas varían ligeramente en su apariencia, encontrándose espiguillas aristadas, acuminadas o cortamente aristadas. La longitud de las aristas en las espiguillas de esta especie, es menor a la observada para *C. brevifolium*, donde pueden alcanzar hasta 2.5 mm de largo.

El número de ramas por inflorescencia y su longitud difiere entre las especies del género, encontrándose una variación importante (Cuadro 1). El mayor y menor número de ramas lo presentan *C. prostratum* y *C. tamaulipense*, respectivamente.

Cuadro 1. Número de ramas en la inflorescencia y longitud de las mismas, en los taxa de *Cathestecum*.

Taxa	No. ramas	Longitud de ramas (mm)
<i>C. brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	7	5.0 - 6.0
<i>C. brevifolium</i> var. <i>hirsutum</i>	6-7	4.0 - 6.0
<i>C. brevifolium</i> var. <i>ramosum</i>	4-5	4.0 - 5.0
<i>C. brevifolium</i> var. <i>sonorensis</i>	5-6	6.0 - 8.0
<i>C. erectum</i>	6-7	5.9 - 8.0
<i>C. prostratum</i>	11	5.7 - 9.8
<i>C. tamaulipense</i>	3-4	5.0 - 5.2
<i>C. varium</i>	5-6	6.0 - 8.1

Las inflorescencias estrictamente dimorfas, también son características de *Buchloë dactyloides* y *Soderstromia mexicana*. Generalmente, las inflorescencias masculinas en estas especies son usualmente más largas que las femeninas, pero estas últimas, van acompañadas de una mayor cantidad de hojas y culmos. En el resto de los taxa (*Bouteloua eludens*, *Griffithsochloa multifida* y *Pentarraphis polymorpha*), las inflorescencias son de un solo tipo u homomorfas.

Espiguillas y flósculos

La espiguilla es la unidad básica de la inflorescencia en las gramíneas (Fig. 6). Está constituida por uno, dos o más flósculos o antecios y por hojas modificadas llamadas brácteas. Las brácteas más externas y basales reciben el nombre de glumas, las cuales pueden estar presentes o ausentes, además pueden tener aristas y/o derivados epidérmicos

como tricomas o papilas. Las brácteas más internas se denominan lema y pálea, y al igual que las anteriores, pueden presentar diferentes apéndices epidérmicos. La lema y la pálea junto a las estructuras reproductivas -gineceo y androceo- forman el llamado flósculo o antecio. Si a este flósculo se le agregan las glumas, tendremos la unidad básica, es decir, la espiguilla.

El número de espiguillas encontradas en las ramas de las inflorescencias de *Cathestecum*, no varía. Son tres espiguillas, una central, de mayor tamaño y dos laterales. (Fig. 7). *C. prostratum*, es la única especie del género que presenta un raquis extendido a manera de una arista en la base de la espiguillas (Fig. 4a). En el resto, el raquis no se prolonga y termina siempre en una espiguilla.

Asimismo, el número de flósculos en las espiguillas exhibe poca variación. La espiguilla central presenta de 3 a 4 flósculos desarrollados. En ocasiones, en esta misma espiguilla, hay 1 o 2 flósculos reducidos (Fig. 9b). En las espiguillas laterales, se encuentran de 2 a 3 flósculos desarrollados, generalmente sin un flósculo reducido.

En cada rama de la inflorescencia, la espiguilla central, generalmente contiene un flósculo perfecto o femenino, excepto en *C. brevifolium* donde el flósculo también puede ser neutro o masculino. Este, es el llamado flósculo basal y está acompañado de flósculos masculinos o neutros, denominados flósculos terminales. Las dos espiguillas laterales usualmente tienen flósculos basales masculinos o neutros, excepto en *C. varium*, donde son femeninos o perfectos. *C. brevifolium* no presenta flósculos perfectos. El Cuadro 2 muestra de manera comparativa, el sexo de los flósculos en la espiguilla central y lateral, encontrado en las especies del género.

Con relación a los taxa afines examinados, *G. multifida*, *P. polymorpha* y *B. eludens*, poseen tres espiguillas homomorfas por rama, con un flósculo perfecto por espiguilla. Los flósculos adicionales son usualmente neutros, aunque algunas veces un flósculo estaminado (raramente perfecto), está presente. Al igual que en *Cathestecum*, las espiguillas laterales difieren de la central porque son más pequeñas y tienen pocos flósculos. Por otro lado, *B.*

dactyloides y *S. mexicana* exhiben espiguillas unisexuales dispuestas en inflorescencias separadas. En la primera, el dimorfismo de las espiguillas es más notorio. En la segunda, las espiguillas laterales son estériles y cada una está representada por una bráctea.

Cuadro 2. Sexo de los flósculos en la espiguilla central y lateral de las especies de *Cathestecum*.

Especie	Espiguilla central		Espiguilla lateral	
	Flósculo basal	Flósculos terminales	Flósculo basal	Flósculos terminales
<i>C. brevifolium</i> (espiguillas con aristas largas)	Neutro o femenino	Neutros o masculinos	Neutro o masculino	Neutros o masculinos
<i>C. brevifolium</i> (espiguillas cortamente aristadas o acuminadas)	Neutro o masculino	Neutros o masculinos	Neutro o masculino	Neutros o masculinos
<i>C. erectum</i>	Femenino	Neutros o masculinos	Neutro o masculino	Neutros o masculinos
<i>C. prostratum</i>	Femenino o perfecto	Masculinos	Masculino o neutro	Masculino o neutro
<i>C. tamaulipense</i>	Perfecto (raramente solo femenino)	Masculinos	Masculino	Masculinos
<i>C. varium</i>	Femenino	Neutros o masculinos	Femenino o perfecto	Masculinos o neutros

Glumas, lemas y páleas

Todos los miembros de la subtribu Boutelouinae considerados en este estudio, poseen espiguillas con dos glumas, excepto en el caso de la espiguilla central de *S. mexicana*, donde la gluma inferior está ausente.

En las especies de *Cathestecum*, la primera gluma o la inferior, generalmente es truncada o flabelada y sin nervaduras (enervia). Una excepción se encuentra en la espiguilla

lateral de *C. varium*, donde esta gluma es acuminada y con una nervadura. La segunda gluma o superior, es lanceolada, con el ápice usualmente aristado o acuminado y con una nervadura. La longitud, pubescencia y color de estas brácteas es variable entre las especies.

La lema de los flósculos en general es lanceolada, ligera o fuertemente partida o dividida, con el ápice lobulado y aristado, y con tres nervaduras. Sin embargo, en *C. brevifolium* y *C. tamaulipense*, las lemas tienen un ápice acuminado o cortamente aristado, lo cual permite notar el carácter dimórfico de las espiguillas. El largo de la lema y de su arista, al igual que su pubescencia y color, es importante por la variación que exhibe en las diferentes especies.

La pálea presenta poca variación entre los miembros del género. Su forma es lanceolada, con el ápice usualmente acuminado o muy cortamente aristado y con dos nervaduras. La pubescencia de esta bráctea es variable, aunque predominan las páleas glabras entre las especies.

Entre los taxa afines, *G. multifida* resalta por tener una de las lemas en la espiguilla central, con 5-7 o más nervaduras (Fig. 9c). Por otra parte, las lemas de las espiguillas masculinas de *B. dactyloides* y *S. mexicana* son mucho más cortas que las de su contraparte femenina. En *P. polymorpha*, las lemas son largamente aristadas (Fig. 9a).

Estambres

El número de estambres es constante en todas las especies de *Cathestecum* (Fig. 8). Igualmente homogéneos son el tamaño y color de las anteras. Se presentan 3 estambres, con anteras amarillas, que alcanzan una longitud máxima de 2.3 mm de largo.

Aunque en las anteras de los estambres, ningún color es característico de algún género, existe variación entre las especies afines a *Cathestecum*. Resaltan las anteras intensamente anaranjadas de *S. mexicana*, y con tonalidades rojizas en *P. polymorpha* y *B. dactyloides*.

Cariopsis

El fruto del género *Cathestecum* es una cariopsis con forma obovoide. No hay ninguna variación significativa en la estructura del embrión, correspondiendo al tipo chloridoideae o P+PF (Reeder, 1957). La forma elipsoide es la más común en el resto de los taxa examinados.

Lodículas

Constituyen pequeñas estructuras florales, de consistencia carnosa o escamosa y adpresas a la base del ovario (Dávila y Manrique, 1990). En *Cathestecum* son dos, las cuales son más cortas que el ovario, truncadas y vascularizadas. Estas lodículas son típicas de la subfamilia Chloridoideae. En el resto de las especies, estas estructuras también están presentes. Son carnosas, más cortas que el ovario, libres o adpresas y pueden estar vascularizadas o no.

Conclusiones

Con base en la variabilidad de los caracteres macromorfológicos observados, fué posible distinguir varios grupos de especies dentro del género. Las principales diferencias interespecíficas se encontraron en los caracteres reproductivos, en especial, los relacionados con las inflorescencias, ramas, forma de las espiguillas y longitud de las aristas.

Las ramas de las inflorescencias se dividieron en homomorfas y heteromorfas, dependiendo de las características encontradas en las espiguillas. Con esta división, se hizo evidente la presencia de dos grandes grupos: 1) especies con ramas y espiguillas de una sola forma y 2) especies con ramas y espiguillas de formas variadas. A su vez, dentro del grupo de las especies con ramas heteromorfas, hubo diferencias en cuanto a la posición de las inflorescencias. Se encontraron inflorescencias con ramas dimorfas dentro de la misma planta, así como también, inflorescencias en plantas separadas.

Igualmente, aunque los caracteres vegetativos son muy homogéneos, algunos pueden facilitar la separación de los grupos. Entre estos destacan, la longitud y forma de los estolones y la apariencia de los culmos.

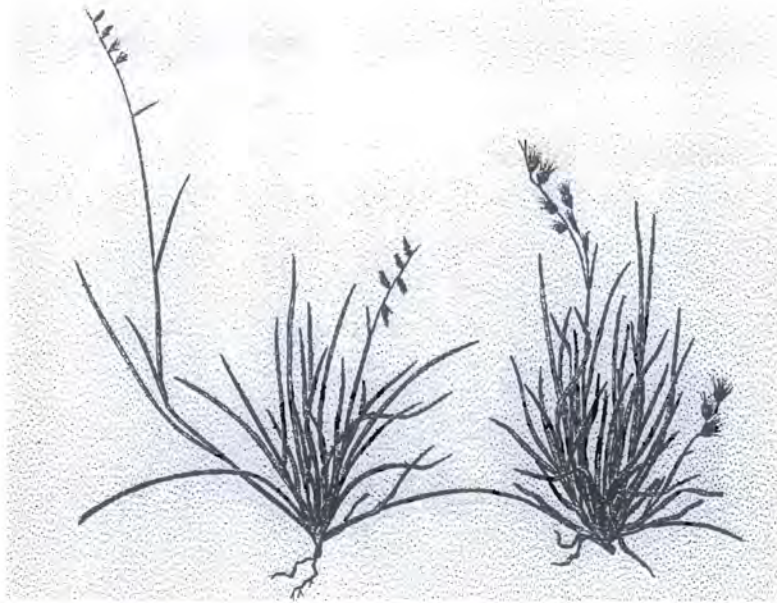


Fig. 1a. Hábito de *Cathestecum brevifolium* var. *brevifolium*.
Plantas con estolones cortos y rectos. Pacheco y Zambrano 2529.

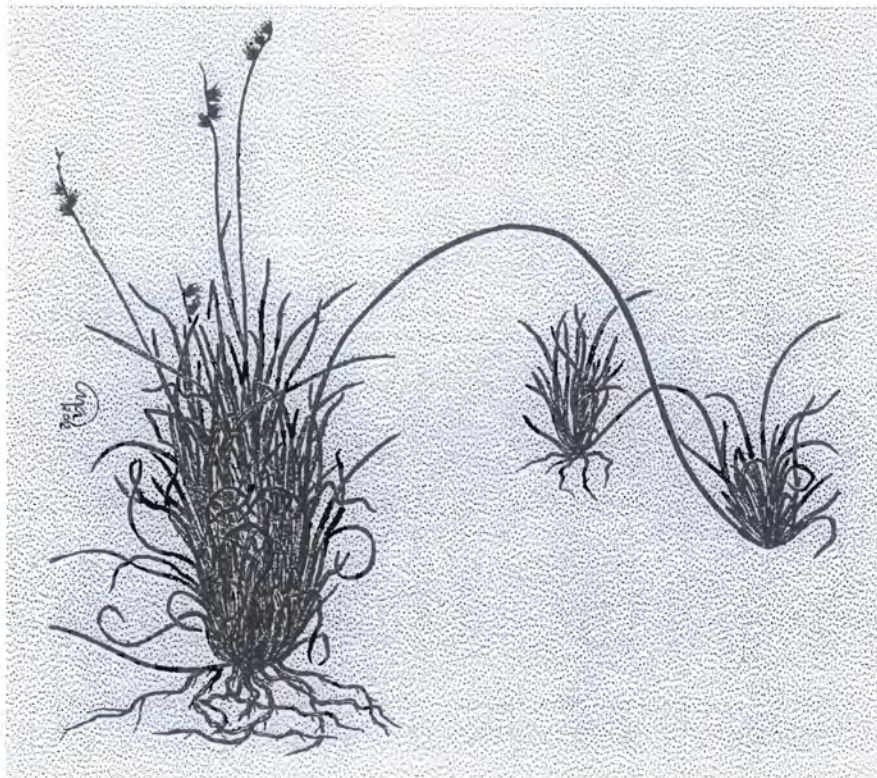


Fig. 1b. Hábito de *C. erectum*. Plantas con estolones fuertemente curvados.
Chiang et al. 9646.

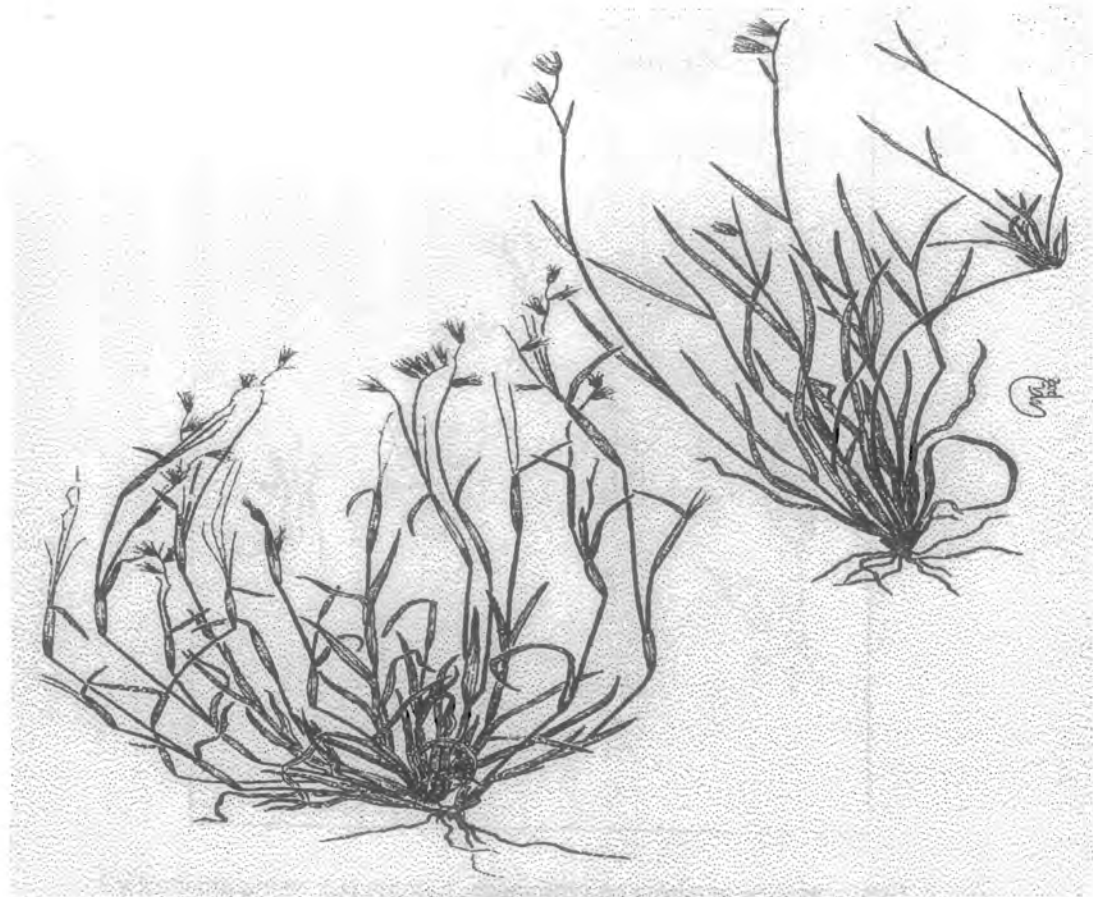


Fig. 1c. Hábito erecto y decumbente de *C. prostratum*.
Pacheco y Zambrano 2531.

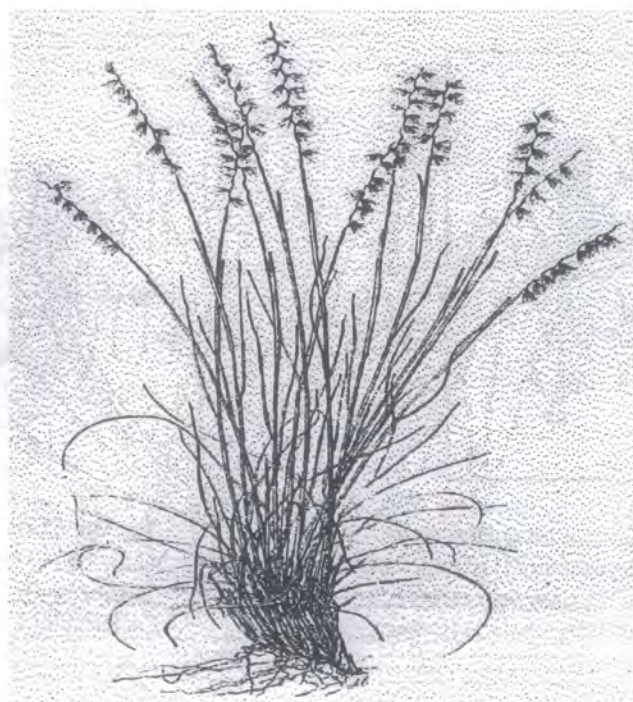


Fig. 1d. Hábito erecto de *Bouteloua eludens*. *Pacheco y Zambrano 2561.*

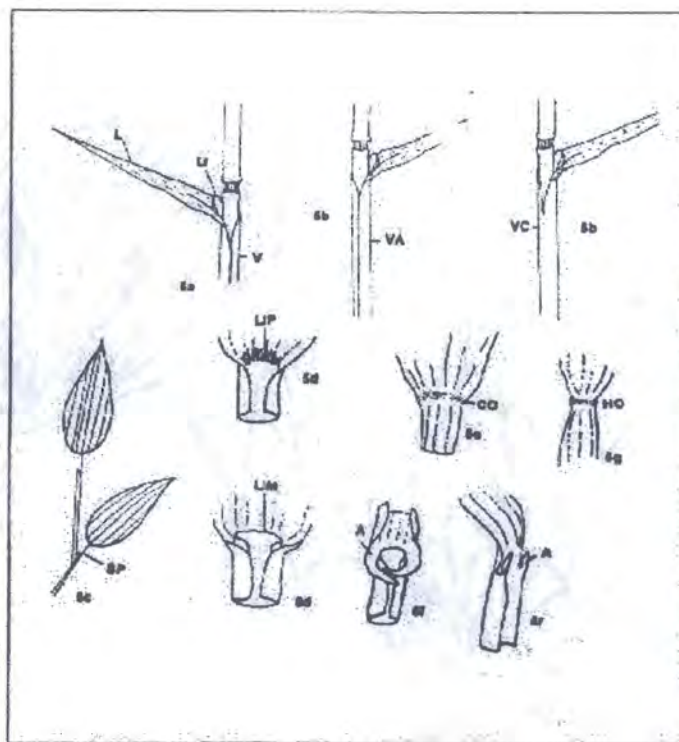


Fig. 2. Estructuras de una hoja en gramíneas. Lámina (L); vaina abierta (VA); vaina cerrada (VC); Ligula pilosa (LP); ligula membranosa (LM); collar (CO); aurículas (A); holán (HO); aurículas (A). Tomado de Dávila *et al.* 1993.

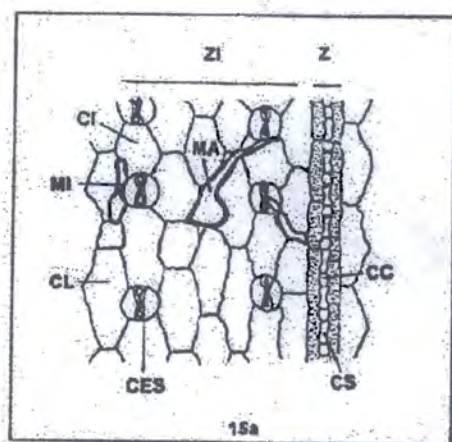


Fig. 3a. Caracteres anatómicos en epidermis de lámina. Zona costal (Z); zona intercostal (ZI); cuerpo de sílice (CS); célula de corcho (CC); complejo estomático (CES); célula interestomática (CI); micropelo (MI); macropelo (MA). Tomado de Dávila *et al.* 1993.

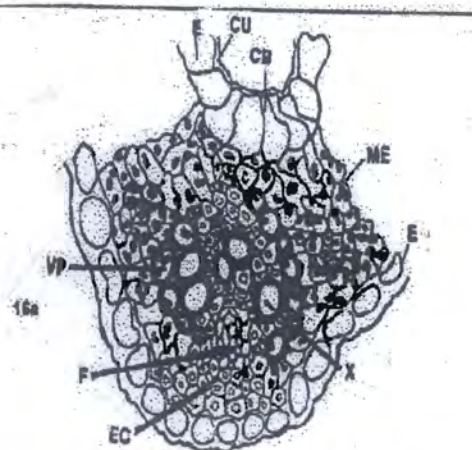
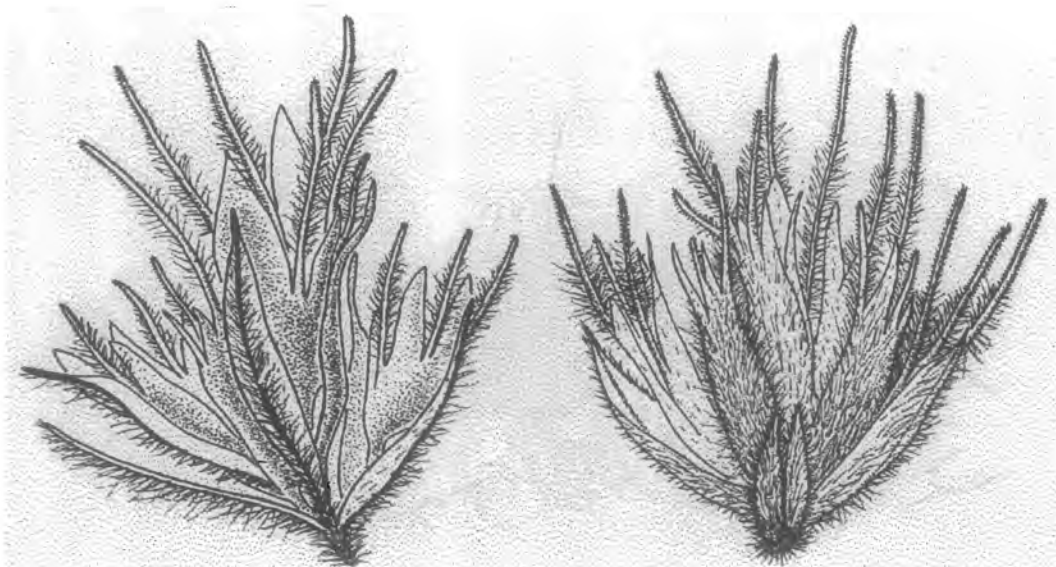
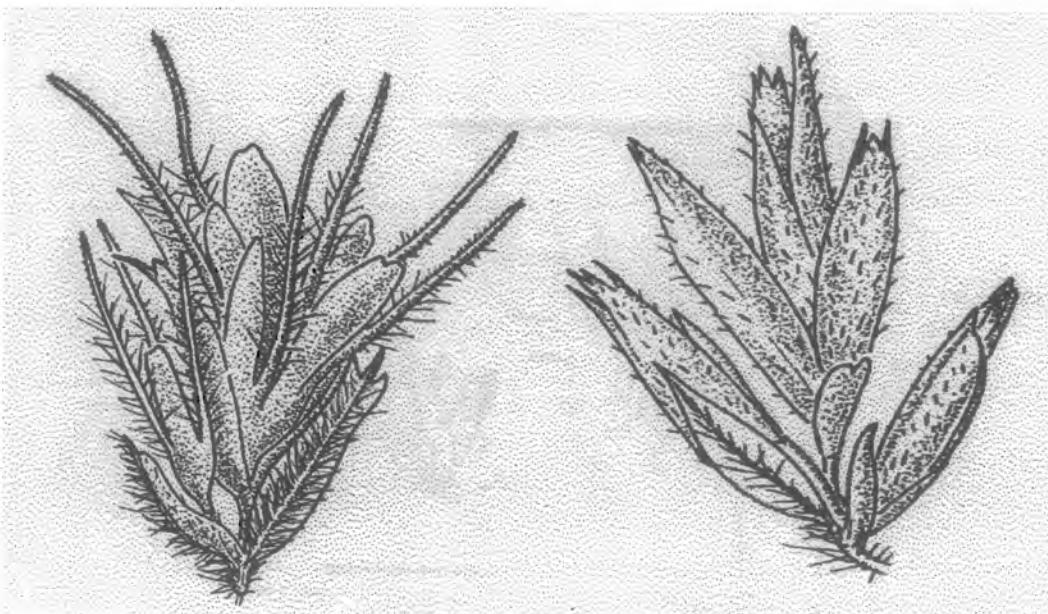


Fig. 3b. Corte transversal de lámina. Cutícula (CU); epidermis (E); célula buliforme (CB); mesófilo (ME); Esclerenquima (EC); xilema (X); floema (F); vaina parenquimática (VP). Tomado de Dávila *et al.* 1993.



a

b



c

d

Fig. 4a. Ramas homomorfas de *C. prostratum*. Pacheco y Zambrano 2531, 2538.
Fig. 4b. Ramas homomorfas de *C. varium*. Pacheco y Zambrano 2585. Figs. 4c y 4d.
Ramas dimorfas de *C. brevifolium* var. *brevifolium*. Pacheco y Zambrano 2528, 2529.

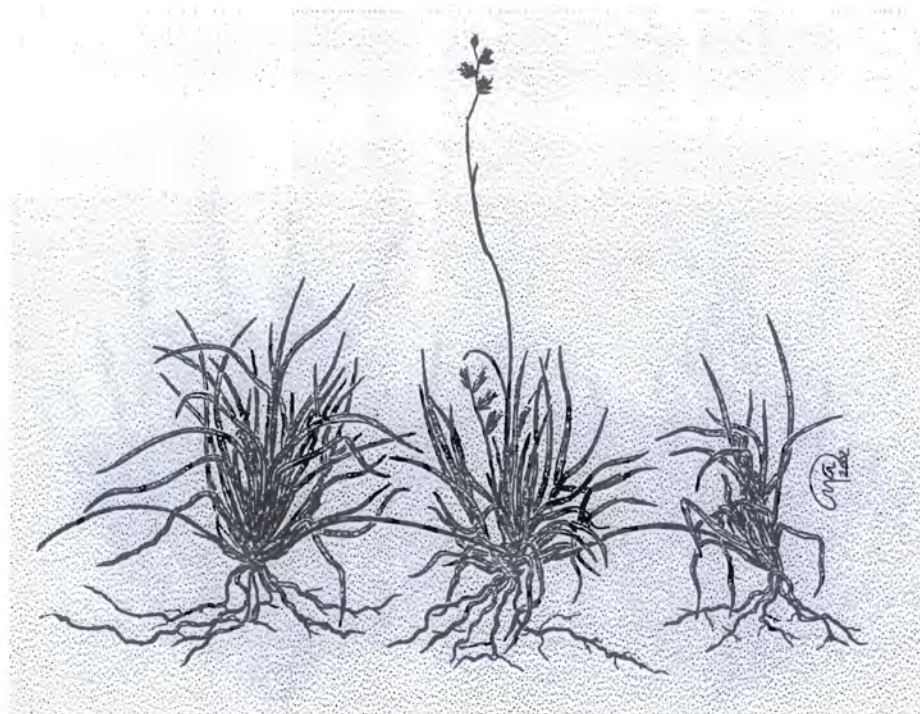


Fig. 5. Inflorescencias dimorfas en la misma planta de *C. tamaulipense*. Pacheco y Zambrano 2552.

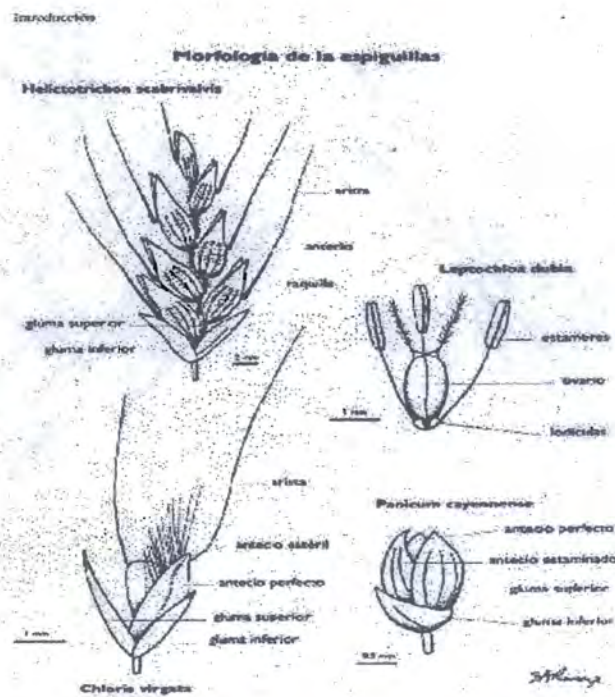


Fig. 6. Estructura general de las espiguillas en 3 especies de gramíneas. Tomado de Renvoize, 1998.

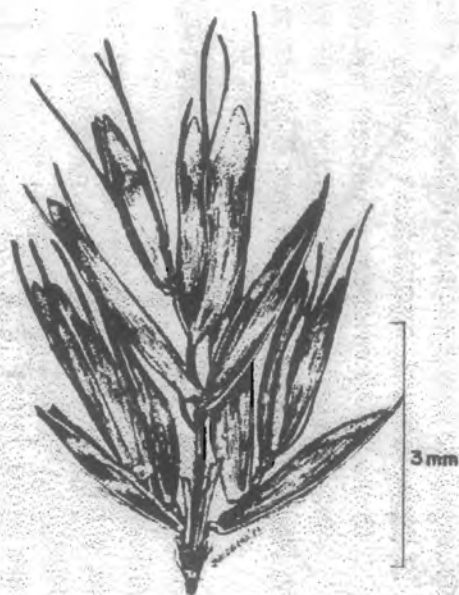


Fig. 7. Rama de la inflorescencia mostrando las tres espiguillas características del género *Cathestecum*. Pacheco y Zambrano 2528.

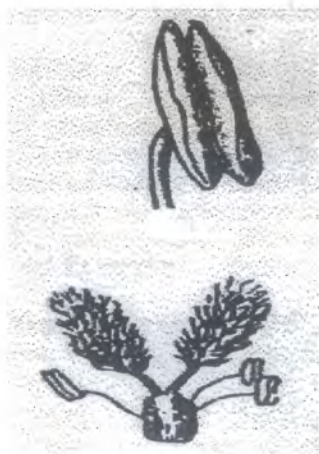


Fig. 8. Estambres, anteras y gineceo característico del género *Cathestecum*. Pacheco y Zambrano 2531

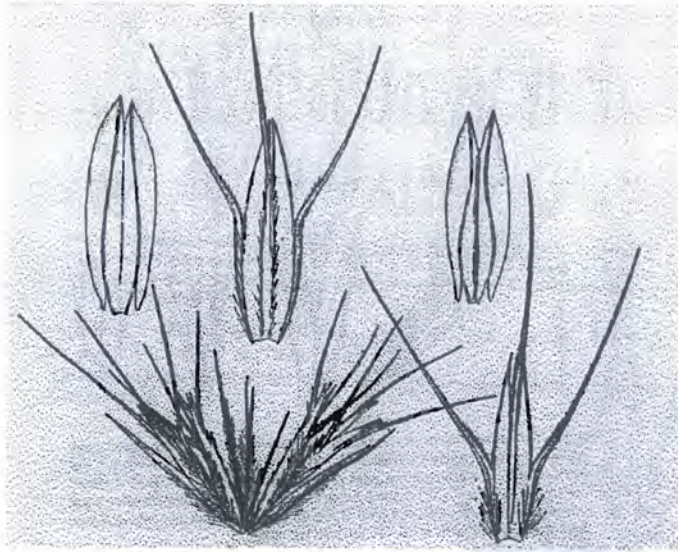


Fig. 9a. Estructura de la espiguilla en *Pentarraphis polymorpha*
Tomado de Griffiths, 1912.



Fig. 9b. Estructura de las espiguillas en *C. prostratum*
Tomado de Griffiths, 1912.

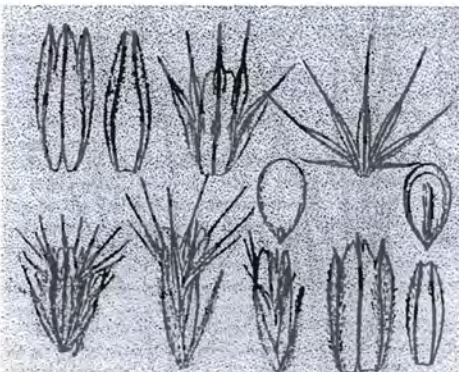


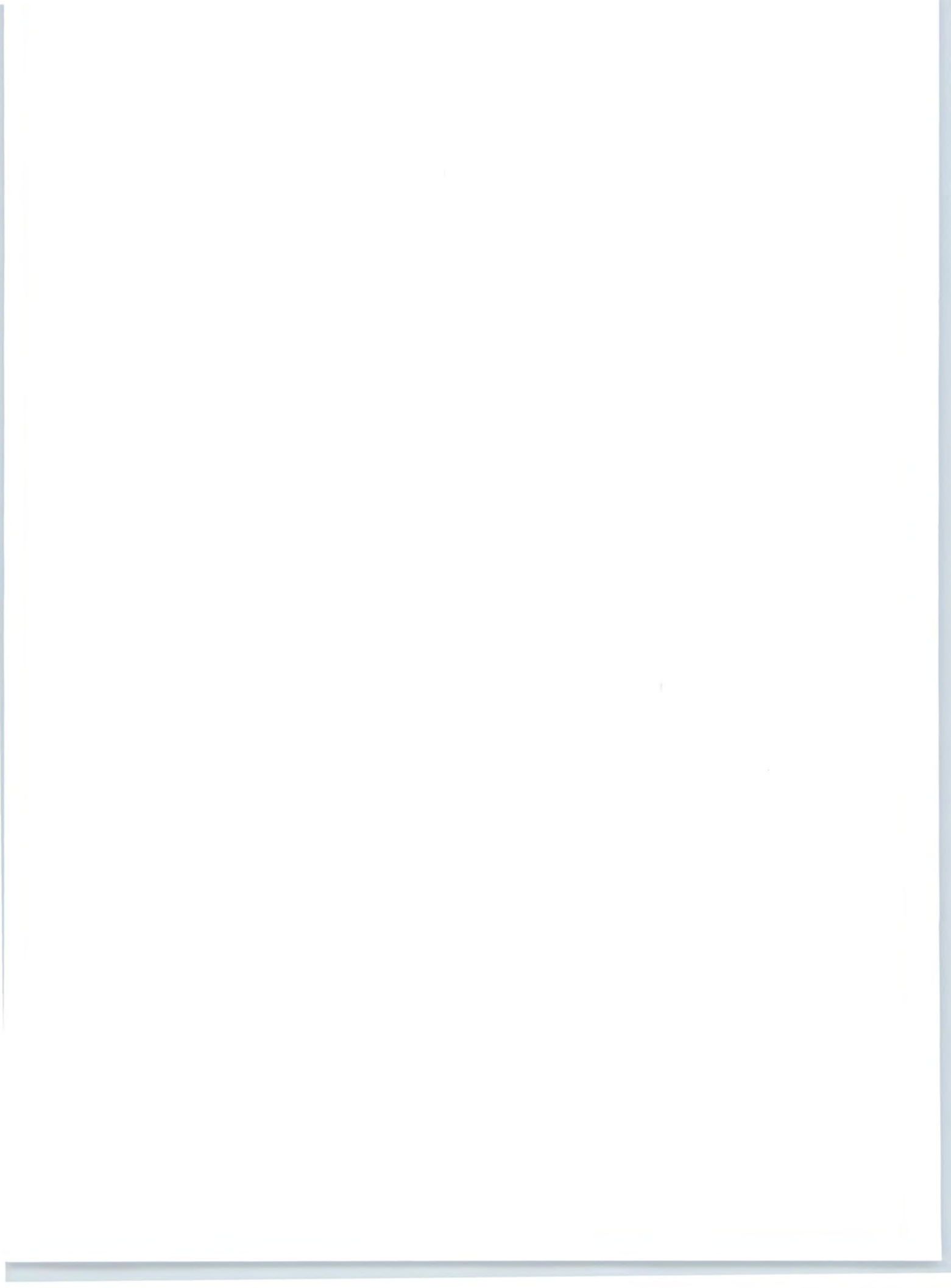
Fig. 9c. Estructura de las espiguillas en *Griffithsochloa multifida*. Tomado de Griffiths, 1912.

Literatura citada

- Campbell, C. S. 1985. The subfamilies and tribes of grasses in the southeastern United States. *J. Arnold Arb.* 66: 123-199.
- Clark, L. G & J. B. Fisher. 1986. Vegetative morphology of grasses: shoots and roots. *En: T. Soderstrom, K. Hilu, C. S. Campbell & M. E. Barkworth (eds.). Grass Systematics and Evolution.* Smithsonian Institution Press. Pp. 37-45.
- Clayton, W. D. & S. A. Renvoize. 1986. *Genera Graminum: Grasses of the world.* Kew Bull. Add. Ser. XIII. Royal Botanical Gardens, Kew. England. 389 pp.
- Clayton, W. D. & S. A. Renvoize. 1992. A system of classification for the grasses. *En: G. P. Chapman (ed). Grass evolution and domestication.* Cambridge University Press. Pp. 338-353.
- Columbus, J. T. 1999. An expanded circumscription of *Bouteloua* (Gramineae: Chloridoideae): new combination and names. *Aliso* 18: 61-65
- Columbus, J. T., M. Kinney, R. Pant & M. E. Siqueiros. 1998. Cladistics parsimony analysis of internal transcriber spacer region (nrDNA) sequences of *Bouteloua* and relatives (Gramineae: Chloridoideae). *Aliso* 17: 99-130.
- Dávila, P. y E. Manrique. 1990. Glosario de términos agrostológicos. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Cuadernos 5. 41 pp.
- Dávila, P., J. Sánchez y L. Cabrera. 1993. Las gramíneas: Características generales e importancia. *Boletín IBUG* 1 (6): 397-421.
- Ellis, R. P. 1986. A review of comparative leaf blade anatomy in the systematics of the Poaceae. *En: T. Soderstrom, K. Hilu, C. S. Campbell & M. E. Barkworth (eds.). Grass Systematics and Evolution.* Smithsonian Institution Press. Pp. 3-10.

- Griffiths, D. 1912. The grama grasses. *Contr. U. S. Natl. Herb.* 14:343-444.
- Hilu, K. W. & A. L. A. Alice. 2001. A phylogeny of Chloridoideae (Poaceae) based on *matK* sequences. *Syst. Bot.* 26(2): 386-405.
- Jacobs, S. W. L. 1987. Systematics of the chloridoid grasses. *En:* T. R. Soderstrom, K. W. Hilu, C. S. Campbell & M. Barkworth (eds.). *Grass systematics and evolution*. Smithsonian Institution Press. Pp. 277-286.
- Kellogg, E. A. & C. S. Campbell. 1987. Phylogenetic analysis of the Gramineae. *En:* T. R. Soderstrom, K. W. Hilu, C. S. Campbell & M. Barkworth (eds.). *Grass systematics and evolution*. Smithsonian Institution Press. Pp. 310-322.
- Palmer, P. G., & A. E. Tucker. 1981. A scanning electron microscope survey of the epidermis of East African Grasses, I. *Smithsonian Contribution to Botany*, No. 49. Washington D. C.
- Pierce, G. J. 1978. *Griffithsochloa*, a new genus segregated from *Cathestecum* (Gramineae). *Bull. Torrey Bot. Club* 105:134-138.
- Pierce, G. J. 1979. A biosystematic study of *Cathestecum* and *Griffithsochloa* (Gramineae). Ph. D. Diss. University of Wyoming. Laramie, Wyo. 244 pp.
- Reeder, J. R. 1957. The embryo in grass systematics. *Amer. J. Bot.* 44: 756-768.
- Reeder, J. R. 1967. Notes on Mexican Grasses. IV. Miscellaneous chromosome numbers. *Bull. Torrey Bot. Club.* 94:1-17.
- Reeder, J. R. 1969. Las gramíneas dioicas de México. *Bol. Soc. Bot. México* 30:121-126.

- Reeder, J. R. & C. Reeder. 1963. Notes on Mexican grasses. II. *Cyclostachya* a new dioecious genus. Bull. Torrey Bot. Club. 90:193-201.
- Reeder, J. R., C. Reeder & J. Rzedowski. 1965. Notes on Mexican grasses. III. *Buchlominus*: other dioecious genus. Brittonia 17:26-33.
- Renvoize, S. A. 1998. Gramíneas de Bolivia. The Royal Botanic Gardens, Kew. 644 pp.
- Rzedowski, J. 1975. An ecological and phytogeographical analysis of the grassland of Mexico. Taxon 24:67-80.
- Sánchez, E. 1971. Anatomía foliar de las Chlorideae (Gramineae) argentinas. Kurtziana 6: 103-218.
- Stearn, W. 1992. Botanical Latin. Fourth edition. 358 pp.
- Steward, D. R. M. 1965. The epidermal characters of grasses, with special reference to East African plains species. Bot. Jb. 84: 63-116.
- Stuessy, F. T. 1990. Plant taxonomy. The systematic evaluation of comparative data. Columbia University Press. New York. 506 pp.
- Systematics Association Committee for Descriptive Biological Terminology. 1962. Preliminary list of works relevant to descriptive biological terminology. Taxon 9: 245-257.
- Swallen, J. R. 1937. The grass genus *Cathestecum*. J. Wash. Acad. Sci. 27 (12): 495-501.
- Van den Borre, A. & L. Watson. 1997. On the classification of the Chloridoideae. Austr. Syst. Bot. 10: 491-531.
- Van den Borre, A. & L. Watson. 2000. On the classification of the Chloridoideae: results from morphological and leaf anatomical data analyses. *En*: S. W. Jacobs & J. Everett (eds.). 1998. *Proceeding of 2nd International Conference on the Comparative Biology of Monocotyledons*. Vol. 2. Sydney, Australia. CSIRO Press. Pp. 180-183.
- Valdés Reyna, J. y P. Dávila Aranda. 1995. Clasificación de los géneros de gramíneas (Poaceae) mexicanas. Acta Bot. Mex. 33: 1-36.
- Watson, L. & M. J. Dallwitz. 1992. The grass genera of the world. Center for Agriculture and Biosciences. Wallingford, U.K. 1038 pp.



Capítulo 2

Anatomía: Sección transversal de la lámina de la hoja de *Cathestecum* y taxa afines de la subtribu Boutelouinae (Poaceae: Chloridoideae)

Resumen

Con el fin de encontrar caracteres taxonómicos potencialmente útiles que permitieran delimitar a las especies del género *Cathestecum*, se realizó el estudio anatómico de la sección transversal de la lámina de la hoja. Con la ayuda del microscopio óptico para observar las estructuras anatómicas y utilizando la terminología de Ellis (1976), se elaboraron las descripciones para cada uno de los taxa en estudio. Los resultados obtenidos de *Cathestecum* indican, que si bien existe una uniformidad anatómica en los cortes transversales de la lámina, también se encontraron variaciones taxonómicas de utilidad que permiten separar a las especies y además establecer comparaciones con los taxa afines. La característica anatómica más evidente para separar a las especies de *Cathestecum* de los taxa afines, fue la ausencia de un engrosamiento en los bordes o márgenes de la lámina. La mayor variación anatómica observada entre las especies de *Cathestecum* se encontró en *C. brevifolium*. Por otro lado, *Pentarraphis polymorpha* fue la especie que presentó más diferencias anatómicas en el transcorte de lámina en relación a *Cathestecum* y al resto de los taxa afines estudiados.

Introducción

El estudio de las características anatómicas de la hoja en las gramíneas, provee buenas herramientas para la separación y el reconocimiento de distintos grupos, obteniéndose conclusiones taxonómicas muy válidas si se combinan con otras fuentes de evidencia (Metcalf, 1963).

La información diagnóstica que se encuentra en la sección transversal de la lámina de la hoja de las gramíneas, está dada principalmente por las siguientes características: altura

y forma de las costillas en la superficie de la lámina de la hoja; arreglo de las células del mesófilo; naturaleza de las células de la vaina parenquimática; patrón de distribución del esclerénquima; número, tamaño y arreglo de los haces vasculares; estructura vascular de la nervadura central y la distribución de las células buliformes u otras células translúcidas (Metcalf, 1963; Sánchez, 1971).

Cathestecum y los taxa afines incluidos en este trabajo (*Buchloë dactyloides*, *Bouteloua eludens*, *Griffithsochloa multifida*, *Pentarraphis polymorpha* y *Soderstromia mexicana*), han sido examinados bajo este esquema por algunos autores, destacándose los trabajos realizados por Columbus (1996) y Watson & Dallwitz (1992).

El presente estudio fue realizado con el fin de cubrir los siguientes objetivos: 1) Caracterizar desde el punto de vista anatómico (transcortes de lámina) a las especies de *Cathestecum* y otros taxa relacionados de la subtribu Boutelouinae; 2) Evaluar caracteres taxonómicos útiles que permitan la separación entre las especies de *Cathestecum*; 3) Establecer comparaciones de estas características con aquellas presentadas en los taxa afines.

Materiales y métodos

Fueron colectadas en el campo láminas de hojas pertenecientes a las especies de *Cathestecum* (excepto *C. erectum* que fue tomado de ejemplares herborizados) y de taxa afines (*Bouteloua eludens*, *Buchloë dactyloides*, *Griffithsochloa multifida*, *Pentarraphis polymorpha* y *Soderstromia mexicana*). El material utilizado para este estudio se incluye en los Cuadros 1 al 6.

Las láminas se fijaron utilizando una mezcla de Formol-Acido acético-Alcohol etílico (FAA). Posteriormente se seleccionaron y se cortaron de la porción media de la lámina, fragmentos de 0.5-1.0 cm de largo.

Con el fin de remover la gran cantidad de sílice presente y facilitar los cortes en el micrótopo, los fragmentos de lámina, antes de su procesamiento, fueron sumergidos en

una solución de ácido hidrofúrico al 30%, a temperatura ambiente, por un mínimo de 2 días (Breakwell, 1914) o dejados por el mismo tiempo en una cámara de agitación a 30° C. Los ejemplares de herbario fueron hidratados previamente con agua; posteriormente se fijaron en FAA y se procesaron de la misma manera descrita anteriormente.

Los pasos que se siguieron posteriormente, hasta la obtención de las preparaciones, se resumen de la siguiente manera:

- Lavado previo de los fragmentos con agua corriente durante 5 h.
- Deshidratación con alcohol terbutílico: cambios de 24 h en concentraciones crecientes de 30, 50, 70, 95 y 100 %.
- Inclusión en mezcla gradual de xilol-parafina durante 24 h, a 60° C, en proporciones de 3:1, 2:2 y 1:1.
- Inmersión en 100% de parafina previamente fundida, durante 48 h (se debe mantener en la estufa a 60° C).
- Obtención de cortes de tejido en un micrótopo de rotación marca American Optical, a 20 µm de grosor. Los listones de parafina obtenidos se adhirieron a un portaobjetos con grenetina disuelta en agua tibia (30-33° C) y se dejaron secar por un mínimo de 24 h.
- Desparafinación: xilol (20 min.); xilol:50%: alcohol: 50% (10 min.); alcoholes a 100 %, 96 %, 70 %, 50 % y 30 % (10 min en cada cambio).
- Tinción con la técnica de coloración dicrómica safranina-verde rápido (Sass, 1961).
- Montaje de los cortes usando resina sintética. Se dejaron secar a temperatura ambiente y se les removió el exceso de resina.
- Obtención de las imágenes de los cortes a aumentos de 100X, 200X y 400X. Se utilizó una cámara fotográfica Axioscope 35 mm, adaptada a un microscopio óptico Carl Zeiss. La película usada fue Fuji Velvia UV 50.

Resultados

Utilizando el microscopio óptico y con base en la observación de las características anatómicas de los cortes transversales de las láminas, se obtuvieron las descripciones de las especies de *Cathestecum* (*C. brevifolium*, *C. erectum*, *C. prostratum*, *C. tamaulipense*, *C. varium*) y taxa afines de la subtribu Boutelouinae (*Bouteloua eludens*, *Buchlœe dactyloides*, *Pentarraphis polymorpha*, *Griffithsochloa multifida* y *Soderstromia mexicana*). Estas descripciones se basaron en la terminología de Ellis (1976).

En la descripción générica de *Cathestecum*, se incluyen de manera general y detallada, todas las características anatómicas observadas en los taxa que lo integran. Seguidamente, cada uno de estos taxa, se describen a través de una diagnosis, donde se resaltan los caracteres anatómicos mas relevantes. Las siguientes abreviaturas fueron utilizadas para los haces vasculares: HV1er. orden = HV1er. orden; HV2do. orden = HV2do. orden; HV3er. orden = HV3er. orden.

En el caso de los taxa afines, también se incluye una descripción detallada de las características encontradas en la sección transversal de la lámina.

Descripciones

1. *Cathestecum* J. Presl

Lámina expandida, en forma de "U" o "V", con una proyección abaxial simétrica o asimétrica, márgenes rectos, ligeramente involutos o convolutos, 112.0-154.0 µm de grosor, no formando un engrosamiento en el borde de la lámina. **Costillas y surcos:** surcos adaxiales ausentes o presentes, ligeramente profundos (menos de la cuarta parte del grosor de la lámina), anchos (formando un ángulo obtuso con las paredes de las costillas) o estrechos (formando un ángulo agudo con las paredes de las costillas); costillas abaxiales presentes, entre y sobre los haces vasculares, anchas (obtusas); compuestas por fibras de esclerénquima que forman una hilera o una viga triangular en HV1er. orden, una o dos hileras o una banda en HV2do. orden, dos o tres hileras en

HV3er. orden. **Nervadura central:** formada por una proyección abaxial no distinguible o distinguible de la línea de la lámina. **Número total de haces vasculares:** 8-21. **Orden de los haces vasculares:** regular o irregular. **Arreglo de los haces vasculares:** centrales o mas cerca de la epidermis abaxial (*C. prostratum*); HV1er. orden: 3-6; HV2do. orden: 1-6; HV3er. orden: 1, en el margen de la lámina. **Haces vasculares:** HV1er. orden circulares, obovados o ligeramente angulares; HV2do. orden circulares, ligeramente angulares o angulares (*C. erectum*); HV3er. orden circulares. **Vaina parenquimática:** en HV1er. orden circular o ligeramente angular en forma de triángulo (*C. tamaulipense*) o pentágono (*C. erectum*), adaxial y abaxialmente sin contacto o en contacto con fibras del esclerénquima, células de la vaina parenquimática radiales con paredes tangenciales infladas, vaina parenquimática compuesta de 6-14 células, cloroplastos cubriendo la mayor parte o las tres cuartas partes del lumen celular, centripitales; en HV2do. orden circular, vaina adaxialmente sin contacto, abaxialmente sin contacto o en contacto (*C. brevifolium* var. *sonorensis*) con las fibras del esclerénquima, células de la vaina parenquimática radiales con paredes tangenciales infladas, vaina parenquimática compuesta de 6-14 células, cloroplastos cubriendo la mayor parte del lumen celular, centripitales; en HV3er. orden circular, vaina adaxial y abaxialmente sin contacto con las fibras del esclerénquima, células de la vaina parenquimática radiales con paredes tangenciales internas infladas, vaina parenquimática compuesta de 6-14 células, cloroplastos cubriendo la mayor parte del lumen celular, centripitales. **Esclerénquima:** sin contacto o en contacto (*C. erectum*, *C. tamaulipense*) con los HV1er. orden, sin contacto con los haces vasculares de segundo y tercer orden; abaxialmente formando una viga triangular o una banda horizontal (*C. brevifolium* var. *hirsutum*, var. *ramosum* y var. *sonorensis*) bajo los HV1er. orden, sin contacto formando dos hileras o interrumpidos en forma de viga en HV2do. orden; con pocas fibras o formando 1-2 hileras sin contacto con los HV3er. orden; en el margen de la lámina 5-18 fibras, formando una punta con 2-4 hileras; paredes celulares delgadas o gruesas compuestas por lignina o celulosa.

Mesofilo: completamente dividido por grupos de células buliformes y células parenquimáticas que continúan hacia la epidermis abaxial; adaxial y abaxialmente interrumpido por fibras de esclerénquima en HV1er. orden; adaxial y abaxialmente interrumpido por fibras de esclerénquima en HV2do. orden; adaxial y abaxialmente en

contacto con fibras de esclerenquima en HV3er. orden. **Células parenquimáticas:** en grupos, infladas, similares en forma a las células buliformes (iguales, más pequeñas o más grandes que las células buliformes), formando una columna que continúa hacia la epidermis abaxial. **Células epidérmicas:** adaxialmente una capa de cutícula delgada o gruesa (excepto sobre las células buliformes), abaxialmente formando una capa gruesa continua; papilas presentes, pequeñas o anchas, con paredes delgadas o gruesas o no observadas (*C. erectum*, *C. varium*); aguijones: presentes, con púa curvada o recta y base no bulbosa o no observados (*C. brevifolium* var. *brevifolium*); macropelos: presentes, con base superficial o no observados (*C. brevifolium* var. *brevifolium* y var. *sonorense*, *C. prostratum* y *C. varium*).

1.1. *Cathestecum brevifolium* var. *brevifolium* (Fig. 1.).

Lámina expandida, ligeramente ondulada, márgenes involutos. **Nervadura central:** esclerenquima abaxial formando una viga ancha y baja. **Número total de haces vasculares:** 13, regulares, centrales. HV1er. orden 4, circulares; HV2do. orden 2-3, triangulares. **Vaina parenquimática:** 10-12 células en HV1er. orden, circular; 9 células en HV2do. orden, circular; 10 células en HV3er. orden, circular. **Esclerenquima:** adaxialmente sin contacto en HV1er., 2do. y 3er. orden; abaxialmente formando una pequeña viga triangular en HV1er. orden; en el margen de la lámina 10-12 fibras formando una punta pronunciada; paredes celulares gruesas. **Células epidérmicas:** cutícula adaxialmente delgada; papilas en epidermis adaxial, pequeñas, con paredes gruesas.

1.2. *Cathestecum brevifolium* var. *hirsutum* (Fig. 3).

Lámina expandida, ligeramente ondulada, márgenes rectos a ligeramente involutos. **Nervadura central:** esclerenquima abaxial formando una viga ancha y baja. **Número total de haces vasculares:** 10-11, regulares, centrales. HV1er. orden 3, circulares; HV2do. orden 2-3, ligeramente angulares. **Vaina parenquimática:** 8-10 células en HV1er. orden, circular; 7-9 células en HV2do. orden, circular; 8 células en HV3er.

orden, circular. **Esclerénquima**: adaxialmente sin contacto en HV1er., 2do. y 3er. orden; abaxialmente formando una banda horizontal ancha en HV1er. orden; en el margen de la lámina 5 fibras formando una punta poco pronunciada; paredes celulares delgadas.

Células epidérmicas: cutícula adaxialmente delgada; papilas en epidermis adaxial, pequeñas, con paredes delgadas; aguijones gruesos, con púa recta y base no bulbosa; macropelos en epidermis adaxial, con base superficial.

1.3. *Cathestecum brevifolium* var. *ramosum* (Fig. 2).

Lámina en forma de "U", márgenes involutos. **Nervadura central**: esclerénquima abaxial formando una viga ancha y baja. **Número total de haces vasculares**: 8-10, regulares, centrales. HV1er. orden 3, circulares a ligeramente angulares; HV2do. orden 2, circulares. **Vaina parenquimática**: 8 células en HV1er, 2do., 3er. orden, circulares. **Esclerénquima**: adaxialmente sin contacto en HV1er., 2do. y 3er. orden; abaxialmente formando una banda horizontal ancha en HV1er. orden; en el margen de la lámina 10-12 fibras formando una punta pronunciada; paredes celulares delgadas. **Células epidérmicas**: cutícula adaxialmente delgada; papilas en epidermis adaxial, pequeñas, pocas, con paredes delgadas; aguijones en epidermis adaxial, gruesos, con púa recta y base no bulbosa; macropelos en epidermis adaxial, con base superficial.

1.4. *Cathestecum brevifolium* var. *sonorense* (Fig. 4).

Lámina en forma de "V", márgenes rectos a ligeramente involutos. **Nervadura central**: esclerénquima abaxial formando una viga ancha y baja. **Número total de haces vasculares**: 19, regulares, centrales. HV1er. orden 6, circulares; HV2do. orden 1-2, circulares a ligeramente angulares (triangulares). **Vaina parenquimática**: 6-7 células en HV1er. orden, circular; 6-9 células en HV2do. orden, circular; 6-8 células en HV3er. orden, circular. **Esclerénquima**: adaxialmente sin contacto en HV1er., 2do. y 3er. orden; abaxialmente formando una banda horizontal ancha en HV1er. orden; en el margen de la lámina 8 fibras formando una punta pronunciada; paredes celulares gruesas. **Células epidérmicas**: cutícula adaxialmente delgada; papilas en epidermis adaxial, abundantes, anchas, con paredes gruesas; aguijones en epidermis adaxial, cortos y gruesos, con púa curvada y base no bulbosa.

1.5. *Cathestecum erectum* (Fig. 7).

Lámina expandida o en forma de "U", horizontalmente alargada, márgenes involutos. **Costillas y surcos**: surcos adaxiales presentes, estrechos o ausentes. **Nervadura central**: esclerénquima abaxial formando una viga ancha y baja. **Número total de haces vasculares**: 9, regulares, centrales. HV1er. orden 3-4, obovados; HV2do. orden 2, circulares o angulares (en forma de triángulo). **Vaina parenquimática**: 10-14 células en HV1er orden, ligeramente angular (en forma de pentágono); 11-14 células en HV 2do. orden, circular; 13-14 células en HV3er. orden, circular. **Esclerénquima**: adaxialmente sin contacto o en contacto en HV1er. orden; sin contacto en HV2do.y 3er. orden; abaxialmente formando una viga triangular en HV1er. orden; en el margen de la lámina 13-18 fibras formando una punta con tres hileras; paredes celulares gruesas. **Células epidérmicas**: cutícula adaxialmente gruesa (excepto en las células buliformes); papilas en epidermis adaxial, pocas, anchas, con paredes gruesas; aguijones en epidermis adaxial, abundantes, gruesos, con púa curvada y base no bulbosa; macropelos en epidermis adaxial, con base superficial.

1.6. *Cathestecum prostratum* (Figs. 5, 6).

Lámina expandida (ligeramente ondulada) o en forma de "V" (mitades de la lámina formando un ángulo mayor de 90°), márgenes rectos o uno solamente involuto o convoluto. **Costillas y surcos**: surcos adaxiales presentes, estrechos o anchos o ausentes. **Nervadura central**: esclerénquima abaxial formando una viga triangular ancha y baja. **Número total de haces vasculares**: 13-21, irregulares, mas cerca de la epidermis abaxial. HV1er. orden 3-5, circulares u obovados; HV2do. orden 1-6, circulares o ligeramente angulares. **Vaina parenquimática**: 8-14 células en HV1er orden, circular o ligeramente angular (en forma de pentágono); 8-10 células en HV 2do y 3er. orden, circular. **Esclerénquima**: adaxialmente sin contacto en HV1er., 2do.y 3er. orden; abaxialmente formando una viga triangular en HV1er. orden; en el margen de la lámina 2-4 hileras o 4-18 fibras formando una punta con tres hileras; paredes celulares gruesas o medianamente gruesas (pared secundaria distinguible). **Células epidérmicas**: cutícula adaxialmente delgada o gruesa (excepto en las células buliformes); papilas en epidermis

adaxial, abundantes, anchas, con la pared distal marcadamente gruesa; aguijones en epidermis adaxial y abaxial, pequeños, con púa curvada y base no bulbosa, pared gruesa.

1.7. *Cathestecum tamaulipense* (Fig. 8).

Lámina en forma de "V" (mitades de la lámina formando un ángulo casi de 180°), márgenes rectos o involutos (ocasionalmente uno involuto). **Costillas y surcos**: surcos adaxiales en la mayor parte de la lámina ausentes o cuando presentes sobre las células buliformes, anchos. **Nervadura central**: esclerénquima abaxial formando una viga triangular ancha y baja. **Número total de haces vasculares**: 9, regulares, mas cerca de la epidermis abaxial. HV1er. orden 3, circulares; HV2do. orden 1-2, circulares o ligeramente angulares (en forma de triángulo). **Vaina parenquimática**: 7-9 células en HV1er. orden, circular o ligeramente angular (en forma de triángulo); 6-10 células en HV 2do. orden, circular; 7-10 células en HV3er. orden, circular. **Esclerénquima**: adaxialmente sin o en contacto en HV1er., sin contacto en HV2do.orden y 3er. orden; abaxialmente formando una viga triangular en HV1er. orden; en el margen de la lámina 2-14 fibras formando una punta con 2-4 hileras; paredes celulares gruesas o delgadas (pared secundaria no distinguible). **Células epidérmicas**: cutícula adaxialmente delgada; papilas en epidermis adaxial, abundantes, pequeñas, con paredes gruesas; aguijones en epidermis adaxial, con púa curvada o recta y base no bulbosa, pared gruesa. Macropelos presentes en epidermis adaxial, con base bulbosa.

1.8. *Cathestecum varium* (Figs. 9, 10).

Lámina expandida (ligeramente ondulada), en forma de "V" (mitades de la lámina formando un ángulo casi de 180°) o en forma de "U", horizontalmente alargada, márgenes involutos. **Costillas y surcos**: surcos adaxiales presentes, estrechos. **Nervadura central**: esclerénquima abaxial formando una viga triangular ancha y baja. **Número total de haces vasculares**: 9-15, irregulares, centrales o mas cerca de la epidermis abaxial. HV1er. orden 5, circulares, obovados u ovados; HV2do. orden 0-4, circulares o angulares (en forma de pentágono); HV3er. orden 1, el penúltimo del margen de la lámina. **Vaina parenquimática**: 7-13 células en HV1er orden, circular o angular (en forma de triángulo o pentágono); 7-12 células en HV 2do orden, circular; 8 células en

HV3er. orden, circular. **Esclerénquima**: adaxialmente sin contacto o interrumpiendo a los HV1er. orden; sin contacto en HV2do.orden y 3er. orden; abaxialmente formando una viga triangular en HV1er. orden; en el margen de la lámina 13-19 fibras formando dos hileras u 8-15 fibras formando una punta con 3 hileras; paredes celulares delgadas (pared secundaria no distinguible). **Células epidérmicas**: cutícula adaxialmente delgada o gruesa (excepto en las células buliformes); aguijones en epidermis adaxial, pocos, con púa curvada y base no bulbosa, pared gruesa.

Cuadro 1. Ejemplares de *Cathestecum* utilizados en el estudio anatómico de la sección transversal de la lámina de la hoja. En la última columna se señala el acronio del herbario de donde provienen las muestras (Holmgren *et al.*, 1990). En el caso de las colectas de Pacheco y Zambrano, se indica el o los herbarios donde se depositaran las mismas. EUA = Estados Unidos de América; Mx. = México.

No.	Especie	Colector y No. de colecta	Origen de la colecta	Herbario
1	<i>C. brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	Pacheco y Zambrano 2527	Guanajuato, Mx.	HERZU, IZTA
2	<i>C. brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	Pacheco y Zambrano 2528	Guanajuato, Mx.	HERZU, IZTA
3	<i>C. brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	Pacheco y Zambrano 2550	San Luis Potosí, Mx.	HERZU, IZTA
4	<i>C. brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	Pacheco y Zambrano 2573	Zacatecas, Mx.	HERZU, IZTA
5	<i>C. brevifolium</i> var. <i>hirsutum</i>	Linares 4592	El Salvador	MEXU
6, 7	<i>C. brevifolium</i> var. <i>hirsutum</i>	Pacheco y Zambrano 2591, 2592	Oaxaca, Mx.	HERZU, IZTA
8	<i>C. brevifolium</i> var. <i>ramosum</i>	Pacheco y Zambrano 2523,	Michoacán, Mx.	HERZU, IZTA
9	<i>C. brevifolium</i> var. <i>ramosum</i>	Pacheco y Zambrano 2525	Michoacán, Mx.	HERZU, IZTA
11	<i>C. brevifolium</i> var. <i>sonorensis</i>	Pacheco y Zambrano 2553	Sonora, Mx.	HERZU, IZTA
12	<i>C. brevifolium</i> var. <i>sonorensis</i>	Pacheco y Zambrano 2554	Sonora, Mx.	HERZU, IZTA
13	<i>C. brevifolium</i> var. <i>sonorensis</i>	Pacheco y Zambrano 2564	Sonora, Mx.	HERZU, IZTA
14	<i>C. erectum</i>	Chiang <i>et al.</i> 9237	Coahuila, Mx.	MEXU
15	<i>C. erectum</i>	Warnock 1038	Texas, E.U.A.	TEX
16	<i>C. erectum</i>	Correl & Johnston 24437	Texas, E.U.A.	TEX
17	<i>C. prostratum</i>	Pacheco y Zambrano 2526	Michoacán, Mx.	HERZU, IZTA
18	<i>C. prostratum</i>	Pacheco y Zambrano 2531	Guerrero, Mx.	HERZU, IZTA
19	<i>C. prostratum</i>	Pacheco y Zambrano 2538	Guerrero, Mx.	HERZU, IZTA
20	<i>C. prostratum</i>	Pacheco y Zambrano 2540	Guerrero, Mx.	HERZU, IZTA
21	<i>C. prostratum</i>	Pacheco y Zambrano 2584	Oaxaca, Mx.	HERZU, IZTA
22	<i>C. prostratum</i>	Pacheco y Zambrano 2576	Morelos, Mx.	HERZU, IZTA
23	<i>C. tamaulipense</i>	Pacheco y Zambrano 2552	Tamaulipas, Mx.	HERZU, IZTA
24	<i>C. tamaulipense</i>	Valdés 2402	Tamaulipas, Mx.	ANSM
25	<i>C. varium</i>	Pacheco y Zambrano 2585,	Tamaulipas, Mx.	HERZU, IZTA
26	<i>C. varium</i>	Pacheco y Zambrano 2586	Puebla, Mx.	HERZU, IZTA
27	<i>C. varium</i>	Pacheco y Zambrano 2588	Oaxaca, Mx.	HERZU, IZTA

Descripciones de taxa afines

2. *Buchlœe dactyloides* (Fig. 12).

Lámina expandida (ligeramente ondulada), con una proyección abaxial, asimétrica, márgenes involutos, 115.5-154 μm de grosor, formando un engrosamiento en el borde de la lámina. **Costillas y surcos**: surcos adaxiales ausentes o ligeramente profundos (Watson y Dallwitz, 1992); costillas abaxiales sobre los haces vasculares, desapareciendo en el margen de la lámina; obtusas con el ápice plano; compuestas por fibras de esclerénquima que forman una viga triangular en HV1er. orden, una viga o un conjunto de fibras de esclerénquima en HV2do. orden, sin esclerénquima en HV3er. orden (excepto en el margen de la lámina, una viga triangular). **Nervadura central**: formada por una proyección abaxial, distinguible de la línea de la lámina; esclerénquima abaxial formando una viga triangular, ancha y baja. **Número total de haces vasculares**: 10-11. **Orden de los haces vasculares**: irregular. **Arreglo de los haces vasculares**: más cerca de la epidermis abaxial; HV1er. orden 3-5; HV2do. orden 5, entre los sucesivos HV1er. orden; HV3er. orden 1, en el margen de la lámina. **Haces vasculares**: HV1er. orden elípticos u ovados; HV2do. orden angulares (en forma de triángulo); HV3er. orden circulares. **Vaina parenquimática**: en HV1er. orden angular en forma de pentágono (principalmente en la nervadura central), adaxialmente en contacto con las fibras de esclerénquima, abaxialmente interrumpida por las fibras de esclerénquima, células de la vaina parenquimática radiales con paredes tangenciales internas rectas, vaina parenquimática compuesta de 6-9 células, cloroplastos cubriendo la mayor parte del lumen celular, centripitales; en HV2do. orden circular o angular (en forma de triángulo), vaina adaxialmente sin contacto, abaxialmente sin contacto, en contacto o interrumpida por fibras de esclerénquima, células de la vaina parenquimática radiales con las paredes tangenciales infladas, vaina parenquimática compuesta de 8-9 células, cloroplastos cubriendo la mayor parte del lumen celular, centripitales; en HV3er. orden circular, vaina adaxialmente sin contacto con las fibras de esclerénquima, abaxialmente interrumpida por fibras de esclerénquima, células de la vaina parenquimática radiales con paredes tangenciales internas infladas, vaina parenquimática compuesta de 7-9 células, cloroplastos cubriendo la mayor parte del lumen celular, centripitales. **Esclerénquima**: adaxialmente en contacto con los HV1er. orden, sin contacto en los haces vasculares de

segundo y tercer orden; abaxialmente formando una viga triangular (estrecha hacia el haz vascular y gruesa hacia la epidermis abaxial) bajo los HV1er. orden, viga triangular o conjunto de fibras, sin contacto, en contacto o interrumpiendo a los haces vasculares de segundo, viga triangular interrumpiendo a los HV3er. orden; en el margen de la lámina 1-4 fibras, formando una punta; paredes celulares gruesas (lumen celular pequeño), compuestas por lignina o celulosa. **Mesofilo:** completamente dividido por grupos de células buliformes y células parenquimáticas que continúan hacia la epidermis abaxial; en HV1er. orden adaxial y abaxialmente interrumpido por las fibras de esclerénquima; en HV2do. orden adaxialmente en contacto con las fibras de esclerénquima, abaxialmente en contacto o interrumpido por las fibras de esclerénquima; en HV3er. orden adaxialmente en contacto con las fibras de esclerénquima, abaxialmente interrumpido por las fibras de esclerénquima. **Células parenquimáticas:** en grupos, infladas, similares en forma a las células buliformes (iguales, más grandes o más pequeñas que las células buliformes), formando una columna que continúa hacia la epidermis abaxial. **Células epidérmicas:** adaxialmente sin cutícula, excepto en el margen de la lámina (cutícula gruesa); abaxialmente cutícula formando una capa gruesa y continua; papilas presentes en epidermis adaxial, abundantes, marcadamente gruesas; aguijones y macropelos no observados.

Cuadro 2. Ejemplares de *Buchlœe dactyloides* utilizados en el estudio anatómico de la sección transversal de la lámina de la hoja.

No.	Especie	Colector y No. de colecta	Origen	Herbario
1	<i>B. dactyloides</i>	Hernández 3267	México, Mx	XAL
2	<i>B. dactyloides</i>	Pacheco y Zambrano 2551	Guanajuato, Mx	IZTA, HERZU

3. *Bouteloua eludens* (Fig. 11).

Lámina en forma de "U" horizontalmente alargada, simétrica, márgenes rectos, 115.5-154 µm de grosor, formando un engrosamiento en el borde de la lámina. **Costillas y surcos:** surcos adaxiales ausentes o sobre las células buliformes, ligeramente profundos

(menos de la cuarta parte del grosor de la lámina) desapareciendo en el borde de la lámina, anchos (formando un ángulo obtuso con las paredes de las costillas); costillas abaxiales obtusas, con el ápice redondeado; compuestas por fibras de esclerénquima que forman una viga triangular en HV1er. orden, sin fibras o una hilera de fibras de esclerénquima en HV2do. orden, fibras de esclerénquima ausentes en HV3er. orden.

Número total de haces vasculares: 12-15. **Arreglo de los haces vasculares:** HV2do. orden 1-2, entre los sucesivos HV1er. orden. **Haces vasculares:** HV1er. orden elípticos u ovados; HV2do. orden elípticos o angulares (en forma de triángulo). **Vaina parenquimática:** en HV1er. orden circular o elíptica, adaxial y abaxialmente interrumpida por fibras de esclerénquima, células de la vaina parenquimática radiales con paredes tangenciales internas infladas o rectas, vaina parenquimática compuesta de 8-16 células, cloroplastos cubriendo la mitad del lumen celular, centripitales; en HV2do. orden circular o angular (en forma de triángulo), vaina adaxial y abaxialmente sin contacto con las fibras de esclerénquima, vaina parenquimática compuesta de 8-14 células, cloroplastos cubriendo la mayor parte, tres cuartas partes o la mitad del lumen celular, centripitales; en HV3er. orden circular o elíptica, vaina adaxialmente en contacto o interrumpida por fibras de esclerénquima, ocasionalmente interrumpida abaxialmente por fibras de esclerénquima, vaina parenquimática compuesta de 7-10 células, cloroplastos cubriendo la mayor parte del lumen celular o tres cuartas partes, centripitales. **Esclerénquima:** adaxialmente formando una viga triangular (estrecha hacia el haz vascular y gruesa hacia la epidermis adaxial) que interrumpe a los HV1er. orden, formando una hilera sin contacto o en contacto en HV2do. orden, una hilera sin contacto o una viga que interrumpe a los HV3er. orden; abaxialmente formando una viga triangular (estrecha hacia el haz vascular y gruesa hacia la epidermis abaxial, la que es mayor en el margen de la lámina) bajo los HV1er. orden, una hilera sin contacto en los HV2do. orden; en el margen de la lámina 3-5 fibras no formando una punta o formando una punta con tres hileras; paredes celulares gruesas (lumen celular pequeño), compuestas por lignina o celulosa. **Mesofilo:** completamente dividido por grupos de células buliformes y células parenquimáticas que continúan hacia la epidermis abaxial (excepto en el margen de la lámina); en HV1er. orden adaxial y abaxialmente interrumpido por las fibras de esclerénquima; en HV2do. orden adaxial y abaxialmente

en contacto con una hilera de fibras de esclerénquima. **Células parenquimáticas:** en grupos, infladas, similares en forma a las células buliformes. **Células epidérmicas:** cutícula adaxial y abaxialmente formando una capa delgada y continua; papilas, agijones y macropelos no observados.

Cuadro 3. Ejemplares de *Bouteloua eludens* utilizados en el estudio anatómico de la sección transversal de la lámina de la hoja.

No.	Especie	Colector y número de colecta	Origen	Herbario
1	<i>B. eludens</i>	Pacheco y Zambrano 2560	Sonora, México	IZTA, HERZU
2	<i>B. eludens</i>	Pacheco y Zambrano 2561	Sonora, México	IZTA, HERZU

4. *Griffithsochloa multifida* (Figs. 13, 14).

Lámina expandida (ligeramente ondulada) o en forma de "V" (mitades de la lámina formando un ángulo mayor de 90°), lámina expandida con una proyección abaxial o lámina en forma de "V" con una quilla abaxial, simétrica, márgenes convolutos o involutos, 77-154 μm de grosor, formando un engrosamiento en el borde de la lámina. **Costillas y surcos:** surcos adaxiales entre los haces vasculares y sobre las células buliformes, ligeramente profundos en la parte central (menos de la cuarta parte del grosor de la lámina) y desaparecen en el borde de la lámina, anchos (formando un ángulo obtuso con las paredes de las costillas); costillas abaxiales sobre todos los haces vasculares, desapareciendo en el margen de la lámina; obtusas, con el ápice redondeado o plano; compuestas por fibras de esclerénquima que forman una viga triangular en HV1er. orden, una hilera en HV2do. orden, sin esclerénquima asociado en HV3er. orden. **Nervadura central:** formada por una proyección o una quilla redondeada, abaxialmente distinguible de la línea de la lámina; esclerénquima abaxial una viga triangular, ancha y baja. **Número total de haces vasculares:** 9-14. **Orden de los haces vasculares:** regular. **Arreglo de los haces vasculares:** HV1er. y 2do. orden más cerca de la epidermis abaxial, HV3er. orden centrales; HV1er. orden 3-5; HV2do. orden 1-3, entre los sucesivos HV1er. orden; HV3er. orden 1, en el margen de la lámina. **Haces vasculares:** HV1er. orden circulares u obovados; HV2do. orden circulares; HV3er. orden circulares. **Vaina parenquimática:** en

HV1er. orden circular o angular en forma de pentágono (nervadura central), adaxialmente en contacto o interrumpida por fibras de esclerénquima, abaxialmente interrumpida por las fibras de esclerénquima, células de la vaina parenquimática radiales con paredes tangenciales internas rectas, vaina parenquimática compuesta de 6-12 células, cloroplastos cubriendo la mayor parte del lumen celular, centripitales; en HV2do. orden circular, adaxial y abaxialmente vaina sin contacto con las fibras de esclerénquima, células de la vaina parenquimática radiales con las paredes tangenciales infladas, vaina parenquimática compuesta de 8-11 células, cloroplastos cubriendo la mayor parte del lumen celular, centripitales; en HV3er. orden circular, adaxial y abaxialmente vaina sin contacto con las fibras de esclerénquima, células de la vaina parenquimática radiales con paredes tangenciales internas infladas, vaina parenquimática compuesta de 6-8 células, cloroplastos cubriendo la mayor parte del lumen celular, centripitales. **Esclerénquima:** adaxialmente formando una viga triangular (estrecha hacia el haz vascular y gruesa hacia la epidermis adaxial) interrumpiendo a los HV1er. orden (excepto en la nervadura central), sin contacto en los haces vasculares de segundo y tercer orden; abaxialmente formando una viga triangular (estrecha hacia el haz vascular y gruesa hacia la epidermis abaxial) bajo los HV1er. orden, sin contacto con los haces vasculares de segundo y tercer orden; en el margen de la lámina 3-5 fibras, no formando una punta; paredes celulares medianamente gruesas (pared secundaria distinguible), compuestas por lignina o celulosa. **Mesofilo:** completamente dividido por grupos de células buliformes y células parenquimáticas que continúan hacia la epidermis abaxial (excepto en el margen de la lámina o presente); en HV1er. orden adaxial y abaxialmente interrumpido por las fibras de esclerénquima (excepto adaxialmente en la nervadura central); en HV2do. orden adaxial y abaxialmente en contacto con las fibras de esclerénquima; en HV3er. orden adaxial y abaxialmente en contacto con las fibra de esclerénquima. **Células parenquimáticas:** en grupos, infladas, similares en forma a las células buliformes (iguales, más grandes o más pequeñas que las células buliformes), formando una columna que continua hacia la epidermis abaxial. **Células epidérmicas:** adaxial y abaxialmente formando una capa de cutícula gruesa (excepto en las células buliformes); papilas no observadas; aguijones presentes en epidermis adaxial, pequeños, con pared delgada y púa curvada, base no bulbosa; macropelos no observados.

Cuadro 4. Ejemplares de *Griffithsochloa multifida* utilizados en el estudio anatómico de la sección transversal de la lámina de la hoja.

No.	Especie	Colector y número de colecta	Origen	Herbario
1	<i>G. multifida</i>	Pacheco y Zambrano 2533	Guerrero	IZTA, HERZU
2	<i>G. multifida</i>	Pacheco y Zambrano 2590	Oaxaca	IZTA, HERZU

5. *Pentarraphis polymorpha* (Fig. 15)

Lámina expandida o en forma de "U" horizontalmente alargada, márgenes rectos o uno más involuto que el otro, 77-115.5 μm de grosor. **Costillas y surcos:** costillas abaxiales sobre los haces vasculares del borde de la lámina; compuestas por fibras de esclerénquima que forman hileras en los haces vasculares. **Nervadura central:** esclerénquima abaxialmente formando una banda. **Número total de haces vasculares:** 20-30. **Orden de los haces vasculares:** irregular. **Arreglo de los haces vasculares:** centrales; HV1er. orden 3-5; HV2do. orden 1-7, entre los sucesivos HV1er. orden; HV3er. orden 1-3, en el margen de la lámina. **Haces vasculares:** HV1er. orden circulares u obovados; HV2do. orden angulares (en forma de triángulo); HV3er. orden circulares o angulares (en forma de triángulo). **Vaina parenquimática:** en HV1er. orden circular o elíptica, adaxialmente en contacto o interrumpida por las fibras de esclerénquima, abaxialmente en contacto o interrumpida por las fibras de esclerénquima, vaina parenquimática compuesta de 9-14 células, cloroplastos pequeños y numerosos, periféricos; en HV2do. orden circular o angular (en forma de triángulo), adaxialmente vaina sin contacto o en contacto con las fibras de esclerénquima, vaina en contacto o interrumpida por las fibras de esclerénquima, vaina compuesta de 6-10 células parenquimáticas, cloroplastos pequeños y numerosos, periféricos; en HV3er. orden adaxial y abaxialmente vaina sin contacto o en contacto con fibras de esclerénquima, vaina parenquimática compuesta de 4-7 células, cloroplastos cubriendo la mayor parte del lumen celular (centripitales) o pequeños y numerosos (periféricos). **Esclerénquima:** adaxial y abaxialmente formando bandas en contacto con los haces vasculares de primero y segundo orden, sin contacto, formando una hilera en HV3er. orden; margen de la lámina formando una banda en los ángulos del borde de la lámina con 4-18 fibras y no

formando una punta; paredes celulares gruesas (lumen celular pequeño), compuestas por celulosa. **Mesofilo:** completamente dividido por grupos de células buliformes; en HV1er. orden adaxialmente en contacto con las fibras de esclerénquima, abaxialmente en contacto o interrumpido por las fibras de esclerénquima; en HV2do. orden adaxial y abaxialmente sin contacto o en contacto con las fibras de esclerénquima; en HV3er. orden adaxial y abaxialmente sin contacto o en contacto con las fibras de esclerénquima.

Células parenquimáticas: ausentes. **Células epidérmicas:** adaxialmente con una cutícula delgada y cubriendo individualmente a las células epidérmicas (excepto en las células buliformes), abaxialmente sin cutícula, solamente presente en el borde de la lámina, formando una capa gruesa; papilas presentes en epidermis adaxial y abaxial, abundantes, anchas, con la pared distal marcadamente gruesa; aguijones presentes en epidermis adaxial, abundantes, gruesos con púa gruesa y recta, pared gruesa y base no bulbosa; macropelos presentes en epidermis adaxial, con la base bulbosa.

Cuadro 5. Ejemplares de *Pentarraphis polymorpha* utilizados en el estudio anatómico de la sección transversal de la lámina de la hoja.

No.	Especie	Colector y número de colecta	Origen	Herbario
1	<i>P. polymorpha</i>	Pacheco y Zambrano 2547	Querétaro, Mx	IZTA, HERZU
2	<i>P. polymorpha</i>	Rzedowski 31963	México, Mx	ENCB

6. *Soderstromia mexicana* (Fig. 16)

Lámina expandida o en forma de "V" (mitades de la lámina formando un ángulo mayor de 90°) o "U" horizontalmente alargada, lámina con una proyección abaxial, simétrica, márgenes rectos o involutos, 115.5-154 µm de grosor, formando un engrosamiento en el borde de la lámina. **Costillas y surcos:** surcos adaxiales ausentes o entre los haces vasculares y sobre las células buliformes, ligeramente profundos en la parte central (menos de la cuarta parte del grosor de la lámina) y desaparecen en el borde de la lámina, estrechos (formando un ángulo agudo con las paredes de las costillas); costillas abaxiales sobre los haces vasculares, desapareciendo en el margen de la lámina; obtusas, con el ápice redondeado; compuestas por fibras de esclerénquima que forman

una viga triangular en HV1er. orden, una hilera de fibras de esclerénquima en HV2do. orden, una hilera en HV3er. orden. **Nervadura central:** formada por una proyección abaxial distinguible de la línea de la lámina; esclerénquima abaxial formando viga triangular, ancha y baja. **Número total de haces vasculares:** 9-11. **Orden de los haces vasculares:** regular. **Arreglo de los haces vasculares:** haces vasculares de primer y segundo orden más cerca de la epidermis abaxial, los HV3er. orden centrales; HV1er. orden 3-5; HV2do. orden 2-3, entre los sucesivos HV1er. orden; HV3er. orden 1, situado en el margen de la lámina. **Haces vasculares:** HV1er. orden circulares, elípticos u obovados; HV2do. orden circulares o angulares (en forma de triángulo); HV3er. orden circulares. **Vaina parenquimática:** en HV1er. orden circular o angular en forma de pentágono (nervadura central), adaxialmente interrumpida por fibras de esclerénquima (excepto en la nervadura central), abaxialmente interrumpida por las fibras de esclerénquima, células de la vaina parenquimática radiales con paredes tangenciales internas rectas, vaina parenquimática compuesta de 7-11 células, cloroplastos cubriendo la mayor parte o la mitad del lumen celular, centripitales; en HV2do. orden circular o angular (en forma de triángulo), adaxial y abaxialmente sin contacto con las fibras de esclerénquima, células de la vaina parenquimática radiales con las paredes tangenciales infladas, vaina parenquimática compuesta de 8-9 células, cloroplastos cubriendo las tres cuartas partes del lumen celular, centripitales; en HV3er. orden circular, adaxial y abaxialmente sin contacto con las fibras de esclerénquima, forma de las células de la vaina parenquimática radiales con paredes tangenciales internas infladas, vaina parenquimática compuesta de 6-9 células, cloroplastos cubriendo la mayor parte del lumen celular, centripitales. **Esclerénquima:** adaxialmente formando una viga triangular (estrecha hacia el haz vascular y gruesa hacia la epidermis adaxial) que interrumpe a los HV1er. orden (excepto en la nervadura central), una hilera, sin contacto con los HV2do. orden, ausente o una hilera, sin contacto en HV3er. orden; abaxialmente formando una viga triangular (estrecha hacia el haz vascular y gruesa hacia la epidermis abaxial) bajo los HV1er. orden, una hilera, sin contacto con los HV2do. orden, que forman una hilera sin contacto en HV3er. orden; en el margen de la lámina 1-5 fibras, no formando una punta o formando una punta; paredes celulares medianamente gruesas (pared secundaria distinguible), compuestas por lignina o celulosa. **Mesofilo:** completamente dividido por

grupos de células buliformes y células parenquimáticas que continúan hacia la epidermis abaxial (excepto en el margen de la lámina); en HV1er. orden adaxial y abaxialmente interrumpido por las fibras de esclerénquima (excepto adaxialmente en la nervadura central); en HV2do. orden adaxial y abaxialmente sin contacto con las fibras de esclerénquima; en HV3er. orden adaxialmente ausente, abaxialmente ausente o sin contacto. **Células parenquimáticas:** en grupos, infladas, similares en forma a las células buliformes (iguales, más grandes o más pequeñas que las células buliformes), formando una columna que continúa hacia la epidermis abaxial. **Células epidérmicas:** adaxial y abaxialmente una capa de cutícula gruesa (excepto en las células buliformes); papilas no observadas; aguijones presentes en epidermis adaxial, pequeños, con pared delgada, púa curvada y base no bulbosa; macropelos no observados.

Cuadro 6. Ejemplares de *Soderstromia mexicana* utilizados en el estudio anatómico de la sección transversal de la lámina de la hoja.

No.	Especie	Colector y número de colecta	Origen	Herbario
1	<i>S. mexicana</i>	Pacheco y Zambrano 2541	Guerrero, Mx	IZTA, HERZU
2	<i>S. mexicana</i>	Pacheco y Zambrano 2542	Guerrero, Mx	IZTA, HERZU

Cuadro 7. Forma de la hoja observada en el estudio anatómico de la sección transversal de la lámina de la hoja de *Cathestecum* y taxa afines.

Taxa → característica↓	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>hirsutum</i>	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>ramosum</i>	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>sonorense</i>
Forma de la lámina	Expandida ligeramente ondulada	Expandida ligeramente ondulada	Expandida o en forma de "U"	En forma de "V"
Quilla o proyección abaxial	Proyección	Proyección	Proyección	Proyección
Simetría de las dos mitades de la lámina	Simétrica	Simétrica	Simétrica	Simétrica
Márgenes	Involutos	Rectos a ligeramente involutos	Involutos	Rectos o ligeramente involutos
Grosor (µm)	112.5-154	115.5-154	112.5-154	115.5-154
Engrosamiento en el margen de la lámina	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente

Taxa → característica↓	<i>Cathestecum erectum</i>	<i>Cathestecum prostratum</i>	<i>Cathestecum tamaulipense</i>	<i>Cathestecum varium</i>
Forma de la lámina	Expandida o en forma de "U"	Expandida (ligeramente ondulada) o en forma de "V"	En forma de "V"	Expandida, en forma de "V" o "U"
Quilla o proyección abaxial	Proyección	Proyección	Proyección	Proyección
Simetría de las dos mitades de la lámina	Simétrica o asimétrica	Simétrica o asimétrica	Simétrica	Simétrica o asimétrica
Márgenes	Involutos	Rectos o uno convoluto o involuto	Rectos o involutos (ocasionalmente uno involuto)	Involutos
Grosor (µm)	115.5-154	115.5-154	115.5	115.5-154
Engrosamiento en el margen de la lámina	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente

Cuadro 7.....continuación.

Taxa → característica ↓	<i>Buchlōe dactyloides</i>	<i>Bouteloua eludens</i>	<i>Griffithsochloa multifida</i>	<i>Pentarraphis polymorpha</i>	<i>Soderstromia mexicana</i>
Forma de la lámina	Expandida (ligeramente ondulada)	En forma de "U"	Expandida (ligeramente ondulada) o en forma de "V"	Expandida o en forma de "U"	Expandida o en forma de "V" o "U"
Quilla o proyección abaxial	Proyección	Proyección	Proyección o una quilla	Proyección	Proyección
Simetría de las dos mitades de la lámina	Asimétrica	Simétrica	Simétrica	Simétrica	Simétrica
Márgenes	Involutos	Rectos	Convolutos o involutos	Rectos o uno más involuto que el otro	Rectos o involutos
Grosor (µm)	115.5-154	115.5-154	77-154	77-115.5	115.5-154
Engrosamiento en el margen de la lámina	Presente	Presente	Presente	Presente	Presente

Cuadro 8. Costillas y surcos observados en el estudio anatómico de la sección transversal de la lámina de la hoja de *Cathestecum* y taxa afines.

Taxa → característica↓	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>hirsutum</i>	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>ramosum</i>	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>sonorense</i>
Surcos adaxiales	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes
Ubicación de los surcos adaxiales	Entre los haces vasculares y las células buliformes o sobre las células buliformes	Entre los haces vasculares y sobre las células buliformes o sobre las células buliformes	Entre los haces vasculares y las células buliformes	Sobre las células buliformes
Profundidad de los surcos adaxiales	Ligeramente profundos en la parte central (menos de la cuarta parte del grosor de la lámina)	Ligeramente profundos (menos de la cuarta parte del grosor de la lámina)	Ligeramente profundos (menos de la cuarta parte del grosor de la lámina)	Ligeramente profundos en la parte central (menos de la cuarta parte del grosor de la lámina)
Grosor de los surcos adaxiales	Estrechos (formando un ángulo agudo con las paredes de las costillas)	Estrechos (formando un ángulo agudo con las paredes de las costillas)	Estrechos (formando un ángulo con las paredes de las costillas)	Estrechos (formando un ángulo agudo con las paredes de las costillas)
Costillas abaxiales	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes
Ubicación de las costillas abaxiales	entre los haces vasculares	entre los haces vasculares o las células buliformes	entre los haces vasculares o las células buliformes	Entre y sobre los haces vasculares
Forma de las costillas abaxiales	Obtusas con el ápice redondeado	Obtusas con el ápice redondeado	Obtusas con el ápice redondeado	Obtusas con el ápice redondeado
Composición de las costillas abaxiales en HV1er. orden	Fibras de esclerénquima que forman una viga triangular	Fibras de esclerénquima que forman una viga triangular	Fibras de esclerénquima que forman una viga triangular	Fibras de esclerénquima que forman una viga triangular
Composición de las costillas abaxiales en HV2do. orden	Fibras de esclerénquima que forman una banda	Fibras de esclerénquima que forman una banda	Fibras de esclerénquima que forman una banda	Fibras de esclerénquima que forman una banda
Composición de las costillas abaxiales en HV3er. orden	Fibras de esclerénquima que forman dos hileras	Fibras de esclerénquima que forman una o dos hileras	Fibras de esclerénquima que forman una a tres hileras	Fibras de esclerénquima que forman dos hileras

Cuadro 8..... continuación

Taxa → característica↓	<i>Cathestecum erectum</i>	<i>Cathestecum prostratum</i>	<i>Cathestecum tamaulipense</i>	<i>Cathestecum varium</i>
Surcos adaxiales	Ausentes o presentes	Ausentes o presentes	Ausentes o presentes	Ausentes o presentes
Ubicación de los surcos adaxiales	Cuando presentes entre los haces vasculares y las células buliformes o sobre las células buliformes	Cuando presentes entre los haces vasculares y sobre las células buliformes o sobre las células buliformes	Cuando presentes sobre las células buliformes	Cuando presentes entre los haces vasculares y sobre las células buliformes o sobre las células buliformes
Profundidad de los surcos adaxiales	Ligeramente profundos en la parte central (menos de la cuarta parte del grosor de la lámina)	Ligeramente profundos (menos de la cuarta parte del grosor de la lámina)	Ligeramente profundos en la parte central (menos de la cuarta parte del grosor de la lámina)	Ligeramente profundos en la parte central (menos de la cuarta parte del grosor de la lámina)
Grosor de los surcos adaxiales	Estrechos (formando un ángulo agudo con las paredes de las costillas)	Anchos (formando un ángulo obtuso con las paredes de las costillas) o estrechos (formando un ángulo agudo con las paredes de las costillas)	Anchos (formando un ángulo obtuso con las paredes de las costillas)	Estrechos (formando un ángulo agudo con las paredes de las costillas)
Costillas abaxiales	Presentes	Ausentes o presentes	Presentes	Presentes
Ubicación de las costillas abaxiales	Sobre los haces vasculares	Sobre los haces vasculares o las células buliformes	Sobre los haces vasculares	Sobre los haces vasculares
Forma de las costillas abaxiales	Obtusas con el ápice redondeado	Obtusas con el ápice redondeado	Obtusas con el ápice redondeado	Obtusas con el ápice redondeado o plano
Composición de las costillas abaxiales en HV1er. orden	Fibras de esclerénquima que forman una viga triangular	Fibras de esclerénquima que forman una viga triangular o una hilera	Fibras de esclerénquima que forman una viga triangular	Fibras de esclerénquima que forman una viga triangular o una banda con dos hileras
Composición de las costillas abaxiales en HV2do. Orden	Fibras de esclerénquima que forman una banda	Fibras de esclerénquima que forman una o dos hileras	Fibras de esclerénquima que forman una banda	Fibras de esclerénquima que forman una hilera
Composición de las costillas abaxiales en HV3er. orden	Fibras de esclerénquima que forman una hilera	Fibras de esclerénquima que forman una o dos hileras	Fibras de esclerénquima que forman dos hileras	Fibras de esclerénquima que forman una hilera

Cuadro 8.... continuación

Taxa → característica	<i>Buchlœe dactyloides</i>	<i>Bouteloua eludens</i>	<i>Griffithsochloa multifida</i>	<i>Pentarraphis polymorpha</i>	<i>Soderstromia mexicana</i>
Surcos adaxiales	Ausentes o presentes (Watson y Dallwitz; 1992)	Ausentes y/o presentes	Ausentes y presentes	Ausentes	Ausentes y presentes
Ubicación de los surcos adaxiales	Desapareciendo en el margen de la lámina o entre los haces vasculares y sobre las células buliformes	Desapareciendo en el margen de la lámina y sobre las células buliformes	Desapareciendo en el margen de la lámina o entre los haces vasculares y sobre las células buliformes	Ausentes	Desapareciendo en el margen de la lámina o entre los haces vasculares y sobre las células buliformes
Profundidad de los surcos adaxiales	Ligeramente profundos en la parte central (menos de la cuarta parte del grosor de la lámina)	Ligeramente profundos (menos de la cuarta parte del grosor de la lámina)	Ligeramente profundos en la parte central (menos de la cuarta parte del grosor de la lámina)	Ausentes	Ligeramente profundos en la parte central (menos de la cuarta parte del grosor de la lámina)
Grosor de los surcos adaxiales	Estrechos (formando un ángulo agudo con las paredes de las costillas)	Anchos (formando un ángulo obtuso con las paredes de las costillas)	Anchos (formando un ángulo obtuso con las paredes de las costillas)	Ausentes	Estrechos (formando un ángulo agudo con las paredes de las costillas)
Costillas abaxiales	Ausentes y presentes	Ausentes y presentes	Ausentes y presentes	Ausentes y presentes	Ausentes y presentes
Ubicación de las costillas abaxiales	Sobre los haces vasculares	Sobre los haces vasculares	Sobre los haces vasculares	Sobre los haces vasculares del borde de la lámina	Sobre los haces vasculares
Forma de las costillas abaxiales	Obtusas con el ápice plano	Obtusas con el ápice redondeado	Obtusas con el ápice redondeado o plano	Obtusas con el ápice redondeado	Obtusas con el ápice redondeado
Composición de las costillas abaxiales en HV1er. orden	Fibras de esclerenquima que forman una viga triangular	Fibras de esclerenquima que forman una viga triangular	Fibras de esclerenquima que forman una viga triangular	Fibras de esclerenquima que forman hileras	Fibras de esclerenquima que forman una viga triangular
Composición de las costillas abaxiales en HV2do. Orden	Fibras de esclerenquima que forman una viga o un conjunto	Fibras de esclerenquima ausentes o formando una hilera	Fibras de esclerenquima que forman una hilera	Fibras de esclerenquima que forman hileras	Fibras de esclerenquima que forman una hilera
Composición de las costillas abaxiales en HV3er. orden	Fibras de esclerenquima ausentes, excepto en el margen de la lámina	Fibras de esclerenquima ausentes	Fibras de esclerenquima ausentes	Fibras de esclerenquima formando hileras	Fibras de esclerenquima formando una hilera

Cuadro 9. Nervadura central observada en el estudio anatómico de la sección transversal de la lámina de la hoja de *Cathestecum* y taxa afines.

Taxa → característica ↓	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>hirsutum</i>	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>ramosum</i>	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>sonorense</i>
Proyección o quilla abaxial de la nervadura central	Proyección distinguible de la línea de la lámina	Proyección distinguible de la línea de la lámina	Proyección distinguible de la línea de la lámina	Proyección distinguible de la línea de la lámina
Composición	Esclerenquima adaxial y abaxial formando una viga triangular, ancha y baja	Esclerenquima adaxial y abaxial formando una viga triangular, ancha y baja	Esclerenquima adaxial y abaxial formando una viga triangular, ancha y baja	Esclerenquima abaxial formando una viga triangular, ancha y baja

Taxa → característica ↓	<i>Cathestecum erectum</i>	<i>Cathestecum prostratum</i>	<i>Cathestecum tamaulipense</i>	<i>Cathestecum varium</i>
Proyección o quilla abaxial de la nervadura central	Proyección distinguible de la línea de la lámina	Proyección no distinguible o distinguible de la línea de la lámina	Proyección distinguible de la línea de la lámina	Proyección distinguible de la línea de la lámina
Composición	Esclerenquima abaxial formando una viga triangular, ancha y baja	Esclerenquima abaxial formando una viga triangular, ancha y baja	Esclerenquima abaxial formando una viga triangular, ancha y baja	Esclerenquima abaxial formando una viga triangular, ancha y baja

Taxa → Característica ↓	<i>Buchlœ dactyloides</i>	<i>Bouteloua eludens</i>	<i>Griffithsochloa multifida</i>	<i>Pentarraphis polymorpha</i>	<i>Soderstromia mexicana</i>
Proyección o quilla abaxial de la nervadura central	Proyección distinguible de la línea de la lámina	Proyección distinguible de la línea de la lámina	Proyección distinguible de la línea de la lámina o quilla redondeada	Proyección distinguible de la línea de la lámina	Proyección distinguible de la línea de la lámina
Composición	Esclerenquima abaxial formando una viga triangular, ancha y baja	Esclerenquima abaxial formando una viga triangular, ancha y baja	Esclerenquima abaxial formando una viga triangular, ancha y baja	Esclerenquima abaxial formando una banda	Esclerenquima abaxial formando una viga triangular, ancha y baja

Cuadro 10. Haces vasculares observados en el estudio anatómico de la sección transversal de la lámina de la hoja de *Cathestecum* y taxa afines.

Taxa → característica ↓	<i>Cathestecum</i> <i>brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	<i>Cathestecum</i> <i>brevifolium</i> var. <i>hirsutum</i>	<i>Cathestecum</i> <i>brevifolium</i> var. <i>ramosum</i>	<i>Cathestecum</i> <i>brevifolium</i> var. <i>sonorense</i>
Número total de haces vasculares	13	10-11	8-10	19
Número de HV1er. orden	3-4	3	3	6
Número de HV2do. orden entre los sucesivos HV1er. orden	2-3	2-3	2	1-2
Número de HV3er. orden	1 (en el margen de la lámina)	1 (en el margen de la lámina)	1 (en el margen de la lámina)	1 (en el margen de la lámina)
Orden de los haces vasculares	Regular	Regular	Regular	Regular
Arreglo de los haces vasculares	Centrales	Centrales	Centrales	Centrales
Forma de los HV1er. orden	Circulares	Circulares	Circulares a ligeramente angulares	Circulares
Forma de los HV2do. orden	Ligeramente angulares (en forma de triángulo)	Circulares a ligeramente angulares (en forma de triángulo)	Circulares	Circulares a ligeramente angulares (en forma de triángulo)
Forma de los HV3er. orden	Circulares	Circulares	Circulares	Circulares

Cuadro 10.....continuación.

Taxa → característica↓	<i>Cathestecum erectum</i>	<i>Cathestecum prostratum</i>	<i>Cathestecum tamaulipense</i>	<i>Cathestecum varium</i>
Número total de haces vasculares	9	13-21	9	9-15
Número de HV1er. orden	3-4	3-5	3	3-5
Número de HV2do. orden entre los sucesivos HV1er. orden	2	1-6	1-2	0-4
Número de HV3er. orden	1 (en el margen de la lámina)	1 (en el margen de la lámina)	1 (en el margen de la lámina)	1 (el penúltimo del margen de la lámina)
Orden de los haces vasculares	Regular	Irregular	Regular	Irregular
Arreglo de los haces vasculares	Centrales	Mas cerca de la epidermis	Mas cerca de la epidermis abaxial	Centrales o mas cerca de la epidermis abaxial
Forma de los HV1er. orden	obovados	Circulares u obovados	Circulares	Circulares, obovados u ovados
Forma de los HV2do. orden	Circulares o angulares (en forma de triángulo)	Circulares o ligeramente angulares (en forma de triángulo)	Circulares o ligeramente angulares (en forma de triángulo)	Circulares o angulares (en forma de pentágono)
Forma de los HV3er. orden	Circulares	Circulares	Circulares	Circulares

Cuadro 10....continuación.

Taxa → Característica ↓	<i>Buchlœ dactyloides</i>	<i>Bouteloua eludens</i>	<i>Griffithsochloa multifida</i>	<i>Pentarraphis polymorpha</i>	<i>Soderstromia mexicana</i>
Número total de haces vasculares	10-11	12-15	9-14	20-30	9-11
Número de HV1er. orden	3-5	5-7	3-5	3-5	3-5
Número de HV2do. orden entre los sucesivos HV1er. orden	5	1-2	1-3	1-7	2-3
Número de HV3er. orden	1 (en el margen de la lámina)	1 (en el margen de la lámina)	1 (en el margen de la lámina)	1-3 (en el margen de la lámina)	1 (en el margen de la lámina)
Orden de los haces vasculares	Irregular	Irregular	Regular	Irregular	Regular
Arreglo de los haces vasculares	Más cerca de la epidermis abaxial	HV1er. orden más cerca de la epidermis abaxial, haces vasculares de segundo y tercer orden centrales	Haces vasculares de primer y segundo orden más cerca de la epidermis abaxial, HV3er. orden centrales	Centrales	Haces vasculares de primer y segundo orden más cerca de la epidermis abaxial, HV3er. orden centrales
Forma de los HV1er. orden	Elípticos u ovados	Elípticos u ovados	Circulares u obovados	Circulares u obovados	Circulares, elípticos u obovados
Forma de los HV2do. orden	Angulares (en forma de triángulo)	Elípticos o angulares (en forma de triángulo)	Circulares	Angulares (en forma de triángulo)	Circulares o angulares (en forma de triángulo)
Forma de los HV3er. orden	Circulares	Circulares	Circulares	Circulares o angulares (en forma de triángulo)	Circulares

Cuadro 11. Vaina parenquimática observada en el estudio anatómico de la sección transversal de la lámina de la hoja de *Cathestecum* y taxa afines.

Taxa → característica ↓	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>hirsutum</i>	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>ramosum</i>	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>sonorense</i>
Forma de la vaina parenquimática en HV1er. orden	Circular	Circular	Circular	Circular o elípticos
Tipo de asociación de la vaina parenquimática con las fibras de esclerénquima de la superficie adaxial de los HV1er. orden	Sin contacto, vaina no interrumpida	Sin contacto, vaina no interrumpida	Sin contacto, vaina no interrumpida	en contacto, vaina interrumpida
Tipo de asociación de la vaina parenquimática con las fibras de esclerénquima de la superficie abaxial de los HV1er. orden	En contacto, vaina interrumpida	En contacto o interrumpida	En contacto o interrumpida	En contacto, vaina interrumpida)
Tipo de las paredes radiales de las células tangenciales de la vaina parenquimática de los HV1er. orden	Infladas	Infladas	Infladas	Infladas
Número de células que componen a la vaina parenquimática de los HV1er. orden	10-12	8-10	8	6-7
Posición y tamaño de los cloroplastos de las células de la vaina parenquimática de los HV1er. orden	Centripitales y cubriendo la mayor parte del lumen celular	Centripitales, cubriendo la mayor parte del lumen celular	Centripitales, cubriendo la mayor parte, del lumen celular	Centripitales, cubriendo la mayor parte del lumen celular
Forma del vaina parenquimática en los HV2do. orden	Circular	Circular	Circular	Circular
Tipo de asociación de la vaina parenquimática con las fibras de esclerénquima de la superficie adaxial de los HV2do. orden	Sin contacto (vainas cerradas)	Sin contacto (vainas cerradas)	Sin contacto (vainas cerradas)	Sin contacto (vainas cerradas)

Tipo de asociación de la vaina parenquimática con las fibras de esclerenquima de la superficie abaxial de los HV2do. orden	Sin contacto (vainas cerradas)	Sin contacto (vainas cerradas)	Sin contacto (vainas cerradas)	En contacto (vainas abiertas)
Tipo de las paredes radiales de las células tangenciales de la vaina parenquimática de los HV2do. orden	Infladas	Infladas	Infladas	Infladas
Número de células que componen a la vaina parenquimática de los HV2do. orden	9	7-9	8	6-9
Posición y tamaño de los cloroplastos de las células de la vaina parenquimática de los HV2do. orden	Centripitales, cubriendo la mayor parte del lumen celular	Centripitales, cubriendo la mayor parte del lumen celular	Centripitales, cubriendo la mayor parte del lumen celular	Centripitales, cubriendo la mayor parte del lumen celular
Forma de la vaina parenquimática en los HV3er. orden	Circular	Circular	Circular	Circular
Tipo de asociación de la vaina parenquimática con las fibras de esclerenquima de la superficie adaxial de los HV3er. orden	Sin contacto	Sin contacto	Sin contacto	Sin contacto
Tipo de asociación de la vaina parenquimática con las fibras de esclerenquima de la superficie abaxial de los HV3er. orden	Sin contacto	Sin contacto	Sin contacto	Sin contacto
Número de células que componen a la vaina parenquimática de los HV3er. orden	10	8	8	6-8

Posición y tamaño de los cloroplastos de las células de la vaina parenquimática de los HV3er. orden	Centripitales, cubriendo la mayor parte del lumen celular	Centripitales, cubriendo la mayor parte del lumen celular	Centripitales, cubriendo la mayor parte del lumen celular	Centripitales, cubriendo la mayor parte del lumen celular
------------------------------------------------------------------------------------------------------------	-----------------------------------------------------------	-----------------------------------------------------------	-----------------------------------------------------------	-----------------------------------------------------------

Taxa → característica	<i>Cathestecum erectum</i>	<i>Cathestecum prostratum</i>	<i>Cathestecum tamaulipense</i>	<i>Cathestecum varium</i>
Forma de la vaina parenquimática en HV1er. orden	Angular (ligeramente en forma de pentágono)	Circular o angular (ligeramente en forma de pentágono)	Circular o angular (ligeramente en forma de triángulo)	Circular o angular (en forma de triángulo o pentágono)
Tipo de asociación de la vaina parenquimática con las fibras de esclerenquima de la superficie adaxial de los HV1er. orden	Sin contacto o en contacto	Sin contacto, en contacto o interrumpida	Sin contacto (nervadura central), en contacto o interrumpida	Sin contacto, en contacto o interrumpida
Tipo de asociación de la vaina parenquimática con las fibras de esclerenquima de la superficie abaxial de los HV1er. orden	En contacto o interrumpida	Sin contacto o interrumpida	Interrumpida	Sin contacto o interrumpida
Tipo de las paredes radiales de las células tangenciales de la vaina parenquimática de los HV1er. orden	Infladas	Infladas o rectas	Infladas o rectas	Infladas o rectas
Número de células que componen a la vaina parenquimática de los HV1er. orden	10-14	8-14	7-9	7-13

Posición y tamaño de los cloroplastos de las células de la vaina parenquimática de los HV1er. orden	Centripitales y cubriendo la mayor parte del lumen celular	Centripitales, cubriendo la mayor parte o las tres cuartas partes del lumen celular	Centripitales, cubriendo la mayor parte del lumen celular	Centripitales, cubriendo la mayor parte o tres cuartas partes del lumen celular
Forma del vaina parenquimática en los HV2do. orden	Circular o angular (en forma de triángulo)	Circular o angular (en forma de triángulo)	Circular o angular (en forma de triángulo)	Circular o angular (en forma de triángulo)
Tipo de asociación de la vaina parenquimática con las fibras de esclerénquima de la superficie adaxial de los HV2do. orden	Sin contacto	Sin contacto	Sin contacto	Sin contacto
Tipo de asociación de la vaina parenquimática con las fibras de esclerénquima de la superficie abaxial de los HV2do. orden	Sin contacto o en contacto	Sin contacto	Sin contacto	Sin contacto o interrumpida
Tipo de las paredes radiales de las células tangenciales de la vaina parenquimática de los HV2do. orden	Infladas	Infladas o rectas	Infladas o rectas	Infladas o rectas
Número de células que componen a la vaina parenquimática de los HV2do. orden	11-14	8-10	6-10	7-12
Posición y tamaño de los cloroplastos de las células de la vaina parenquimática de los HV2do. orden	Centripitales, cubriendo la mayor parte o la mitad del lumen celular	Centripitales, cubriendo la mayor parte o tres cuartas partes del lumen celular	Centripitales, cubriendo la mayor parte o la mitad del lumen celular	Centripitales cubriendo tres cuartas partes, la mitad o la cuarta parte del lumen celular
Forma de la vaina parenquimática en los HV3er. orden	Circular	Circular	Circular	Circular

Tipo de asociación de la vaina parenquimática con las fibras de esclerénquima de la superficie adaxial de los HV3er. orden	Sin contacto	Sin contacto	Sin contacto	Sin contacto
Tipo de asociación de la vaina parenquimática con las fibras de esclerénquima de la superficie abaxial de los HV3er. orden	Sin contacto	Sin contacto	Sin contacto	Sin contacto
Número de células que componen a la vaina parenquimática de los HV3er. orden	13-14	8-10	7-10	8
Posición y tamaño de los cloroplastos de las células de la vaina parenquimática de los HV3er. orden	Centripitales, cubriendo la mayor parte o tres cuartas partes del lumen celular	Centripitales, cubriendo la mayor parte del lumen celular	Centripitales, cubriendo la mayor parte del lumen celular	Centripitales, cubriendo la mitad o un tercio del lumen celular

Taxa → característica↓	<i>Buchlōe dactyloides</i>	<i>Bouteloua eludens</i>	<i>Griffithsochloa multifida</i>	<i>Pentarraphis polymorpha</i>	<i>Soderstromia mexicana</i>
Forma de la vaina parenquimática en HV1er. orden	Angular (en forma de pentágono, principalmente en la nervadura central)	Circular o elíptica	Circular o angular (en forma de pentágono, en la nervadura central)	Circular o elíptica	Circular o angular (en forma de pentágono, en la nervadura central)
Tipo de asociación de la vaina parenquimática con las fibras de esclerénquima de la superficie adaxial de los HV1er. orden	En contacto	Interrumpida	En contacto o interrumpida	En contacto o interrumpida	Interrumpida (excepto en la nervadura central)

Tipo de asociación de la vaina parenquimática con las fibras de esclerenquima de la superficie abaxial de los HV1er. orden	Interrumpida	Interrumpida	Interrumpida	En contacto o interrumpida	Interrumpida
Tipo de las paredes radiales de las células tangenciales de la vaina parenquimática de los HV1er. orden	Rectas	Infladas o rectas	Rectas	Infladas	Rectas
Número de células que componen a la vaina parenquimática de los HV1er. orden	6-9	8-16	6-12	9-14	7-11
Posición y tamaño de los cloroplastos de las células de la vaina parenquimática de los HV1er. orden	Centripitales, cubriendo la mayor parte del lumen celular	Centripitales y cubriendo la mitad del lumen celular	Centripitales, cubriendo la mayor parte del lumen celular	Periféricos, pequeños y numerosos	Centripitales, cubriendo la mayor parte del lumen celular
Forma de la vaina parenquimática en los HV2do. orden	Circular o angular (en forma de triángulo)	Circular o angular (en forma de triángulo)	Circular	Circular o angular (en forma de triángulo)	Circular o angular (en forma de triángulo)
Tipo de asociación de la vaina parenquimática con las fibras de esclerenquima de la superficie adaxial de los HV2do. orden	Sin contacto	Sin contacto	Sin contacto	Sin contacto o en contacto	Sin contacto
Tipo de asociación de la vaina parenquimática con las fibras de esclerenquima de la superficie abaxial de los HV2do. orden	Sin contacto, en contacto o interrumpida	Sin contacto	Sin contacto	Sin contacto	Sin contacto

Tipo de las paredes radiales de las células tangenciales de la vaina parenquimática de los HV2do. orden	Infladas	Infladas	Infladas	Infladas	Infladas
Número de células que componen a la vaina parenquimática de los HV2do. orden	8-9	8-14	8-11	6-10	8-9
Posición y tamaño de los cloroplastos de las células de la vaina parenquimática de los HV2do. orden	Centripitales, cubriendo la mayor parte del lumen celular	Centripitales, cubriendo la mayor parte, tres cuartas partes o la mitad del lumen celular	Centripitales, cubriendo la mayor parte del lumen celular	Periféricos, pequeños y numerosos	Centripitales, cubriendo la mayor parte del lumen celular
Forma de la vaina parenquimática en los HV3er. orden	Circular	Circular o elíptica	Circular	Circular	Circular
Tipo de asociación de la vaina parenquimática con las fibras de esclerénquima de la superficie adaxial de los HV3er. orden	Sin contacto	En contacto o interrumpida	Sin contacto	Sin contacto o en contacto	Sin contacto
Tipo de asociación de la vaina parenquimática con las fibras de esclerénquima de la superficie abaxial de los HV3er. orden	Interrumpida	Ocasionalmente interrumpida	Sin contacto	Sin contacto o en contacto	Sin contacto
Número de células que componen a la vaina parenquimática de los HV3er. orden	7-9	7-10	6-8	4-7	6-9

Posición y tamaño de los cloroplastos de las células de la vaina parenquimática de los HV3er. orden	Centripitales, cubriendo la mayor parte del lumen celular	Centripitales, cubriendo la mayor parte o tres cuartas partes del lumen celular	Centripitales, cubriendo la mayor parte del lumen celular	Centripitales y cubriendo la mayor parte del lumen celular o periféricos, pequeños y numerosos	Centripitales, cubriendo la mayor parte del lumen celular
------------------------------------------------------------------------------------------------------------	-----------------------------------------------------------	---------------------------------------------------------------------------------	-----------------------------------------------------------	------------------------------------------------------------------------------------------------	-----------------------------------------------------------

Cuadro 12. Fibras de esclerénquima asociadas a los haces vasculares y al margen de la lámina, observadas en el estudio anatómico de la sección transversal de la lámina de la hoja de *Cathestecum* y taxa afines.

Taxa → característica↓	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>hirsutum</i>	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>ramosum</i>	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>sonorense</i>
Adaxialmente en HV1er. orden	Sin contacto, pocas fibras de esclerénquima subepidérmicas	Sin contacto, pocas fibras de esclerénquima subepidérmicas	Sin contacto, pocas fibras de esclerénquima subepidérmicas	Sin contacto, pocas fibras de esclerénquima subepidérmicas
Adaxialmente en HV2do. orden	Sin contacto formando 2 hileras de fibras de esclerénquima	Sin contacto formando 1 hileras de fibras de esclerénquima	Sin contacto formando 1 hileras de fibras de esclerénquima	Sin contacto formando 1 hileras de fibras de esclerénquima
Adaxialmente en HV3er. orden	Sin contacto con pocas fibras de esclerénquima	Sin contacto con pocas fibras de esclerénquima	Sin contacto con pocas fibras de esclerénquima	Sin contacto con pocas fibras de esclerénquima
Abaxialmente en HV1er. orden	En contacto, viga de esclerénquima pequeña, células epidérmicas de paredes delgadas	En contacto, en forma de banda horizontal	En contacto, en forma de banda horizontal	En contacto, en forma de banda horizontal
Abaxialmente en HV2do. orden	Sin contacto formando dos hileras	Sin contacto, viga de esclerénquima pequeña	Sin contacto, viga de esclerénquima pequeña	Sin contacto, viga de esclerénquima pequeña
Abaxialmente en HV3er. orden	Sin contacto con pocas fibras subepidérmicas	Sin contacto con pocas fibras subepidérmicas	Sin contacto con pocas fibras subepidérmicas	Sin contacto con pocas fibras subepidérmicas
Número de fibras de esclerénquima depositadas en el margen de la lámina	12, no en contacto con los haces, en forma de capa, menos ancha que haz vascular de 3er. orden	5, no en contacto con los haces	10-12, no en contacto con los haces, en forma de capa, menos ancha que haz vascular de 3er. orden	8, en dos hileras, no en contacto con los haces
Fibras de esclerénquima en el borde de la lámina	Formando una punta pronunciada	Formando una punta poco pronunciada	Formando una punta pronunciada	Formando una punta pronunciada
Grosor de las paredes celulares de las fibras de esclerénquima	Gruesas (lumen celular pequeño) o medianamente gruesas (pared secundaria distinguible)	Delgadas (pared secundaria no distinguible)	Delgadas (pared secundaria no distinguible)	Gruesas (lumen celular pequeño) o delgadas (pared secundaria distinguible)
Composición de las paredes celulares de las fibras de esclerénquima	Lignina o celulosa	Lignina o celulosa	Lignina o celulosa	Lignina o celulosa

Cuadro 12...continuación.

Taxa → característica↓	<i>Cathestecum erectum</i>	<i>Cathestecum prostratum</i>	<i>Cathestecum tamaulipense</i>	<i>Cathestecum varium</i>
Adaxialmente en HV1er. orden	Sin contacto o en contacto con una banda formada por fibras de esclerénquima	Sin contacto o en contacto con una banda formada por fibras de esclerénquima	Sin contacto o en contacto con una banda formada por fibras de esclerénquima	Sin contacto o en contacto con una banda formada por fibras de esclerénquima
Adaxialmente en HV2do. orden	Sin contacto o en contacto con una banda formada por fibras de esclerénquima	Sin contacto con una hilera de fibras de esclerénquima	Sin contacto con un par de hileras de fibras de esclerénquima	Sin contacto con una hilera de fibras de esclerénquima
Adaxialmente en HV3er. orden	Sin contacto con una hilera de fibras de esclerénquima	Sin contacto con una o dos hileras de fibras de esclerénquima	Sin contacto con una hilera de fibras de esclerénquima	Sin contacto con una hilera de fibras de esclerénquima
Abaxialmente en HV1er. orden	En contacto con una viga triangular formada por fibras de esclerénquima (estrecha hacia el haz vascular y gruesa hacia la epidermis abaxial)	Sin contacto o interrumpidos por una viga triangular formada por fibras de esclerénquima (estrecha hacia el haz vascular y gruesa hacia la epidermis abaxial)	Interrumpidos por una viga triangular formada por fibras de esclerénquima (estrecha hacia el haz vascular y gruesa hacia la epidermis abaxial)	Sin contacto, en contacto o interrumpidos por una viga triangular formada por fibras de esclerénquima (estrecha hacia el haz vascular y gruesa hacia la epidermis abaxial)
Abaxialmente en HV2do. orden	En contacto o interrumpidos por una banda formada por fibras de esclerénquima	Sin contacto o interrumpidos por una o dos hileras de fibras de esclerénquima	Sin contacto o interrumpidos por una o dos hileras de fibras de esclerénquima	Sin contacto, en contacto o interrumpidos por una o dos hileras de fibras de esclerénquima
Abaxialmente en HV3er. orden	Sin contacto con una banda formada por fibras de esclerénquima	Sin contacto con una o dos hileras de fibras de esclerénquima	Sin contacto con dos hileras de fibra de esclerénquima	Sin contacto con una hilera de fibras de esclerénquima
Número de fibras de esclerénquima depositadas en el margen de la lámina	13-18 (en tres hileras)	2-4 hileras o 4-18 (en tres hileras)	2-14 (en dos a cuatro hileras)	13-19 (en dos hileras) o 8-15 (en tres hileras)
Fibras de esclerénquima en el borde de la lámina	Formando una punta	Formando bandas depositadas en los ángulos del margen de la lámina o formando una punta (4-18 fibras)	Formando una punta	Formando bandas depositadas en los ángulos del margen de la lámina o formando una punta (8-15 fibras)

Grosor de las paredes celulares de las fibras de esclerénquima	Gruesas (lumen celular pequeño) o medianamente gruesas (pared secundaria distinguible)	Gruesas (lumen celular pequeño) o medianamente gruesas (pared secundaria distinguible)	Gruesas (lumen celular pequeño) o delgadas (pared secundaria distinguible)	Delgadas (pared secundaria no distinguible)
Composición de las paredes celulares de las fibras de esclerénquima	Lignina o celulosa	Lignina o celulosa	Lignina o celulosa	Lignina o celulosa

Taxa → característica ↓	<i>Buchlōe dactyloides</i>	<i>Bouteloua eludens</i>	<i>Griffithsochloa multifida</i>	<i>Pentarraphis polymorpha</i>	<i>Soderstromia mexicana</i>
Adaxialmente en HV1er. orden	En contacto	Interrumpidos por una viga triangular formada por fibras de esclerénquima (estrecha hacia el haz vascular y gruesa hacia la epidermis adaxial)	Interrumpidos (excepto nervadura central) por una viga triangular formada por fibras de esclerénquima (estrecha hacia el haz vascular y gruesa hacia la epidermis adaxial)	En contacto con una banda formada por fibras de esclerénquima	Interrumpidos (excepto nervadura central) por una viga triangular formada por fibras de esclerénquima (estrecha hacia el haz vascular y gruesa hacia la epidermis adaxial)
Adaxialmente en HV2do. orden	Sin contacto	Sin contacto o en contacto con una hilera de fibras de esclerénquima	Sin contacto	En contacto con una banda formada por fibras de esclerénquima	Sin contacto con una hilera de fibras de esclerénquima
Adaxialmente en HV3er. orden	Sin contacto con una hilera de fibras de esclerénquima	Sin contacto con una hilera o una viga triangular formada por fibras de esclerénquima (estrecha hacia el haz vascular y gruesa hacia la epidermis adaxial)	Sin contacto con una hilera de fibras de esclerénquima	Sin contacto con una hilera de fibras de esclerénquima	Ausente o sin contacto con una hilera de fibras de esclerénquima

Abaxialmente en HV1er. orden	En contacto con una viga triangular formada por fibras de esclerénquima (estrecha hacia el haz vascular y gruesa hacia la epidermis abaxial)	En contacto con una viga triangular formada por fibras de esclerénquima (estrecha hacia el haz vascular y gruesa hacia la epidermis abaxial)	En contacto con una viga triangular formada por fibras de esclerénquima (estrecha hacia el haz vascular y gruesa hacia la epidermis abaxial)	En contacto con una banda formada por fibras de esclerénquima	En contacto con una viga triangular formada por fibras de esclerénquima (estrecha hacia el haz vascular y gruesa hacia la epidermis abaxial)
Abaxialmente en HV2do. orden	Sin contacto, en contacto o interrumpidos por un conjunto de fibras o una viga triangular formada por fibras de esclerénquima (estrecha hacia el haz vascular y gruesa hacia la epidermis abaxial)	Sin contacto con una hilera de fibras de esclerénquima	Sin contacto con una hilera formada por fibras de esclerénquima	En contacto con una banda formada por fibras de esclerénquima	Sin contacto con una o dos hileras formadas por fibras de esclerénquima
Abaxialmente en HV3er. orden	Interrumpidos por una viga triangular formada por fibras de esclerénquima (estrecha hacia el haz vascular y gruesa hacia la epidermis abaxial)	Interrumpidos por una viga triangular formada por fibras de esclerénquima (estrecha hacia el haz vascular y gruesa hacia la epidermis abaxial)	Sin contacto con una hilera de fibras de esclerénquima	Sin contacto con una hilera de fibras de esclerénquima	Sin contacto con una hilera de fibras de esclerénquima
Número de fibras de esclerénquima depositadas en el margen de la lámina	1-4	3-5 o tres hileras	3-5	4-18	1-5
Fibras de esclerénquima en el borde de la lámina	Formando una punta	No formando o formando una punta (tres hileras)	No formando una punta	Formando bandas depositadas en los ángulos del margen de la lámina	No formando o formando una punta

Grosor de las paredes celulares de las fibras de esclerénquima	Gruesas (lumen celular pequeño)	Gruesas (lumen celular pequeño)	Medianamente gruesas (pared secundaria distinguible)	Gruesas (lumen celular pequeño)	Medianamente gruesas (pared secundaria distinguible)
Composición de las paredes celulares de las fibras de esclerénquima	Lignina o celulosa	Lignina o celulosa	Lignina o celulosa	Celulosa	Lignina o celulosa

Cuadro 13. Mesofilo observado en el estudio anatómico de la sección transversal de la lámina de la hoja de *Cathestecum* y taxa afines.

Taxa → característica↓	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>hirsutum</i>	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>ramosum</i>	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>sonorense</i>
Mesofilo completamente dividido por grupos de células buliformes y células parenquimáticas que continúan hacia la epidermis abaxial	Si	Si	Si	Si
En HV1er. orden	Adaxial y abaxialmente interrumpidos, por fibras de esclerénquima	Adaxial y abaxialmente interrumpidos por fibras de esclerénquima	Adaxial y abaxialmente interrumpidos, por fibras de esclerénquima	Adaxial y abaxialmente interrumpidos por fibras de esclerénquima
En HV2do. orden	Adaxialmente interrumpido por fibras de esclerénquima	Adaxialmente interrumpido por fibras de esclerénquima	Adaxialmente interrumpido por fibras de esclerénquima	Adaxialmente interrumpido por fibras de esclerénquima
En HV3er. orden	Adaxial y abaxialmente en contacto con las fibras de esclerénquima	Adaxial y abaxialmente en contacto con las fibras de esclerénquima	Adaxial y abaxialmente en contacto con las fibras de esclerénquima	Adaxial y abaxialmente en contacto con las fibras de esclerénquima

Cuadro 13.....continuación.

Taxa → característica]	<i>Cathestecum erectum</i>	<i>Cathestecum prostratum</i>	<i>Cathestecum tamaulipense</i>	<i>Cathestecum varium</i>
Mesofilo completamente divido por grupos de células buliformes y células parenquimáticas que continúan hacia la epidermis abaxial	Si	Si	Si	Si
En HV1er. orden	Adaxialmente en contacto o interrumpidos, abaxialmente interrumpidos por fibras de esclerénquima	Adaxial y abaxialmente en contacto o interrumpidos por fibras de esclerénquima	Adaxial y abaxialmente interrumpidos por fibras de esclerénquima	Adaxialmente sin contacto, en contacto o interrumpidos, abaxialmente en contacto o interrumpidos por fibras de esclerénquima
En HV2do. orden	Adaxialmente en contacto, abaxialmente en contacto o interrumpidos por fibras de esclerénquima	Adaxial y abaxialmente en contacto o interrumpidos por fibras de esclerénquima	Adaxial y abaxialmente en contacto con las fibras de esclerénquima	Adaxialmente en contacto o interrumpidos, abaxialmente en contacto con las fibras de esclerénquima
En HV3er. orden	Adaxial y abaxialmente en contacto con las fibra de esclerénquima	Adaxial y abaxialmente en contacto con las fibras de esclerénquima	Adaxial y abaxialmente en contacto con las fibras de esclerénquima	Adaxial y abaxialmente en contacto con las hileras de fibras de esclerénquima

Cuadro 13.....continuación.

Taxa → característica↓	<i>Buchlœ dactyloides</i>	<i>Bouteloua eludens</i>	<i>Griffithsochloa multifida</i>	<i>Pentarraphis polymorpha</i>	<i>Soderstromia mexicana</i>
Mesofilo completamente dividido por grupos de células buliformes y células parenquimáticas que continúan hacia la epidermis abaxial	Si	Si (excepto en el margen de la lámina)	Si (excepto en el margen de la lámina en el que esta presente o ausente)	Si	Si (excepto en el margen de la lámina)
En HV1er. orden	Adaxial y abaxialmente interrumpidos por fibras de esclerénquima	Adaxial y abaxialmente interrumpidos por fibras de esclerénquima	Adaxial y abaxialmente interrumpidos por fibras de esclerénquima (excepto adaxialmente en la nervadura central)	Adaxialmente en contacto, abaxialmente en contacto o interrumpidos por las fibras de esclerénquima	Adaxial y abaxialmente interrumpidos por fibras de esclerénquima (excepto adaxialmente en la nervadura central)
En HV2do. orden	Adaxialmente en contacto, abaxialmente en contacto o interrumpidos por fibras de esclerénquima	Adaxial y abaxialmente en contacto con una hilera de fibras de esclerénquima	Adaxial y abaxialmente en contacto con las fibras de esclerénquima	Adaxial y abaxialmente sin contacto o len contacto con fibras de esclerénquima	Adaxial y abaxialmente sin contacto con fibras de esclerénquima
En HV3er. orden	Adaxialmente en contacto, abaxialmente interrumpido por fibras de esclerénquima	Adaxialmente en contacto, abaxialmente interrumpidos por fibras de esclerénquima	Adaxial y abaxialmente en contacto con fibras de esclerénquima	Adaxial y abaxialmente sin contacto o en contacto con las fibras de esclerénquima	Adaxialmente ausentes, abaxialmente ausentes o sin contacto con las fibras de esclerénquima

Cuadro 14. Células parenquimáticas observadas en el estudio anatómico de la sección transversal de la lámina de la hoja de *Cathestecum* y taxa afines.

Taxa → característica↓	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>hirsutum</i>	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>ramosum</i>	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>sonorense</i>
Células parenquimáticas	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes

Taxa → característica↓	<i>Cathestecum erectum</i>	<i>Cathestecum prostratum</i>	<i>Cathestecum tamaulipense</i>	<i>Cathestecum varium</i>
Células parenquimáticas	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes

Taxa → característica↓	<i>Buchloe dactyloides</i>	<i>Bouteloua eludens</i>	<i>Griffithsochloa multifida</i>	<i>Pentarraphis polymorpha</i>	<i>Soderstromia mexicana</i>
Células parenquimáticas	Presentes	Presentes	Presentes	Ausentes	Presentes

Cuadro 15. Células epidérmicas observadas en el estudio anatómico de la sección transversal de la lámina de la hoja de *Cathestecum* y taxa afines.

Taxa → característica↓	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>hirsutum</i>	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>ramosum</i>	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>sonorense</i>
Cutícula adaxial	Formando una capa delgada continua	Formando una capa delgada continua	Formando una capa delgada continua	Formando una capa delgada continua
Cutícula abaxial	Formando una capa gruesa continua	Formando una capa gruesa continua	Formando una capa gruesa continua	Formando una capa gruesa continua
Papilas	Presentes en epid. adax., pocas, pequeñas, con paredes gruesas	Presentes en epid. adax., abundantes, con paredes delgadas	Presentes en epidermis adaxial, pequeñas, pocas, con paredes delgadas	Presentes en epid. adax., abundantes, anchas con paredes gruesas
Agujones	No observados	Presentes en epid. adax., pequeños, con pared gruesa, púa recta y base no bulbosa	Presentes en epid. adax., pequeños, pared gruesa, púa recta y base no bulbosa	Presentes en epid. adax., cortos, con pared gruesa, púa curvada y base no bulbosa
Macropelos	No observados	Presentes en epid. adax., base no bulbosa	Presentes en epid. adax., base no bulbosa	No observados

Taxa → característica↓	<i>Cathestecum erectum</i>	<i>Cathestecum prostratum</i>	<i>Cathestecum tamaulipense</i>	<i>Cathestecum varium</i>
Cutícula adaxial	Formando una capa gruesa continua	Formando una capa delgada o gruesa continua	Formando una capa delgada continua	Formando una capa delgada o gruesa continua
Cutícula abaxial	Formando una capa gruesa continua	Formando una capa gruesa continua	Formando una capa gruesa continua	Formando una capa gruesa continua
Papilas	Presentes en epid. adax., muy pocas, anchas y gruesas	Presentes en epid. adax., anchas con la pared distal marcadamente gruesa)	Presentes en epid. adax., alargadas, pequeñas, con paredes gruesas	No observadas
Agujones	Presentes en epid. adax., abundantes, gruesos, con pared gruesa y púa recta o curvada, base no bulbosa	Presentes en epid. adax. y abax., pocos, pequeños, con pared gruesa, púa curvada y base no bulbosa	Presentes en epid. adaxial, pocos, con pared gruesa, púa curvada o recta y base no bulbosa	Presentes en epid. adax., con pared gruesa, púa curvada o recta y base no bulbosa)
Macropelos	Presentes en epid. adax., base superficial	No observados	Presentes en epid. adax., base bulbosa	No observados

Cuadro 15.....continuación.

Taxa → Característica ↓	<i>Buchlōe dactyloides</i>	<i>Bouteloua eludens</i>	<i>Griffithsochloa multifida</i>	<i>Pentarraphis polymorpha</i>	<i>Soderstromia mexicana</i>
Cutícula adaxial	Formando una capa gruesa continua, solamente en el margen de la lámina	Formando una capa delgada que cubre individualmente a las células	Formando una capa gruesa continua	Formando una capa delgada que cubre individualmente a las células	Formando una capa gruesa continua
Cutícula abaxial	Formando una capa gruesa continua	Formando una capa delgada continua	Formando una capa gruesa y continua	Formando una capa gruesa continua solamente en el borde de la lámina	Formando una capa gruesa continua
Papilas	Presentes, epid. adax., marcadamente gruesas	No observadas	No observados	Presentes en epid. adax. y abax., anchas con la pared distal marcadamente gruesa	No observados
Aguijones	No observados	No observados	Presentes en epid. adax., pequeños, con pared delgada y púa curvada, base no bulbosa	Presentes en epid. adax., pared gruesa, púa recta, gruesa y base no bulbosa	Presentes en epid. adax., pequeños, con pared delgada, púa curvada y base no bulbosa
Macropelos	No observados	No observados	No observados	Presentes en epid. adax., base bulbosa	No observados

Discusión

La descripción genérica de *Cathestecum* realizada en este estudio, concuerda de manera general con la mencionada por Watson & Dallwitz (1992). Los resultados indican que desde el punto de vista anatómico (sección transversal de la lámina), las especies de *Cathestecum* son muy similares. Sin embargo, se encontraron algunas diferencias que junto a otros datos, resultan útiles para ayudar a entender las relaciones dentro del grupo y con los taxa afines.

Las características de la sección transversal de la lámina de la hoja, encontradas en todas las especies de *Cathestecum* fueron:

- Ausencia de engrosamiento en el borde o extremos de la lámina.
- Surcos adaxiales ligeramente profundos en la parte central (menos de la cuarta parte del grosor de la lámina).
- Costillas abaxiales obtusas con el ápice redondeado.
- Haces vasculares de 3er. orden de forma circular.
- Mesofilo completamente dividido por grupo de células buliformes y parenquimáticas que continúan hacia la epidermis abaxial.

El primer carácter mencionado (borde de la lámina engrosado), es útil para definir a *Cathestecum* como género. Watson & Dallwitz (1992) y Columbus (1996), en la descripción que hacen del grupo, no mencionan este atributo. El resto de las características son compartidas con uno o varios taxa afines. De igual manera, el primer autor reporta la ausencia de vigas de esclerénquima adaxial en haces vasculares de 1er. orden, lo cual es consistente con lo observado en este análisis (solo se observan pocas fibras). En la cara abaxial, estas vigas están presentes en casi todas las especies, excepto en tres variedades de *C. brevifolium* (*hirsutum*, *ramosum* y *sonorense*), donde el esclerénquima se presenta en forma de una banda ancha horizontal.

Por otro lado, se observaron caracteres distintivos que pueden ayudar a separar algunas de las especies de *Cathestecum*. Entre estos, se pueden mencionar los siguientes:

C. brevifolium var. *brevifolium*

- Fibras de esclerénquima abaxial en forma de viga pequeña en haces vasculares de 1er. orden. (Cuadro 12).
- No se observó la presencia de agujones. (Cuadro 15).

C. brevifolium var. *sonorense*

- Entre los taxa de *C. brevifolium*, es la única que presenta la lámina de la hoja en forma de "V" (Cuadro 7).
- Mayor número de haces vasculares totales entre las variedades de *C. brevifolium* (hasta 19 haces). (Cuadro 10).
- Mayor número de haces vasculares de 1er. orden (hasta 6), entre los taxa de *Cathestecum*. (Cuadro 10).
- Vaina parenquimática abierta o en contacto con las fibras del esclerénquima en haces vasculares de 2do. orden. (Cuadro 11).

C. erectum

- De todos los taxa estudiados, presentó el mayor número de células en la vaina parenquimática en los haces vasculares de 1er. orden (hasta 14 haces), 2do. orden (entre 11 y 14 haces) y 3er. orden (entre 13 y 14 haces). (Cuadro 11).

C. prostratum

- Mayor número de haces vasculares totales (hasta 21 haces), entre los taxa de *Cathestecum*. (Cuadro 10).
- Entre los taxa de *Cathestecum*, presentó el mayor número de HV2do. orden entre los sucesivos haces de 1er. orden (hasta 6 haces). (Cuadro 10).

C. varium

- Haces vasculares de 2do. orden en forma de pentágono, entre todos los taxa estudiados. (Cuadro 10).
- Haz vascular de 3er. orden situado como penúltimo en el margen de la lámina. En el resto de los taxa analizados, este haz vascular es el último en el margen de la lámina. (Cuadro 10).
- No se observaron papilas epidérmicas. (Cuadro 15).

Con relación a los taxa afines incluidos en este estudio, también se observó mucha similitud en las características anatómicas de la sección transversal de la lámina de la hoja. No obstante, se pueden señalar atributos que permiten diferenciar a los mismos, así

como también establecer algunas comparaciones con los encontrados para *Cathestecum*. A continuación se indican algunas de estas características:

Bouteloua eludens

- Entre los taxa diferentes a *Cathestecum*, presentó el mayor número de células en la vaina parenquimática de los haces vasculares de 1er. orden (hasta 16 células). (Cuadro 11).
- No se observaron papilas ni macropelos en la epidermis. (Cuadro 15).

Griffithsochloa multifida y *Soderstromia mexicana*

- Al igual que en *B. eludens*, no se observaron papilas epidérmicas ni macropelos. (Cuadro 15).

Pentarraphis polymorpha

- Surcos adaxiales ausentes. (Cuadro 8). En los demás taxa, estos surcos pueden estar presentes o ausentes.
- Ausencia de fibras en las costillas abaxiales de los haces vasculares de 3er. orden. (Cuadro 8).
- Esclerénquima abaxial en forma de banda. (Cuadro 9). En el resto de los taxa afines el esclerénquima se presenta en forma de viga triangular.
- Presenta entre 20 y 30 haces vasculares totales (mayor número de haces encontrado en los taxa estudiados). (Cuadro 10).
- Presenta el mayor número de Haces vasculares de 2do. orden (hasta 7), entre los taxa estudiados. (Cuadro 10).
- Los Cloroplastos de las células de la vaina parenquimática en haces vasculares de primero y segundo orden son periféricos, pequeños y numerosos. En el resto de los taxa incluidos en el estudio, los cloroplastos son centripitales y cubren la mayor parte del lumen celular. (Cuadro 11).
- Entre los taxa diferentes a *Cathestecum*, presentó el mayor número de fibras de esclerénquima depositadas en el margen de la lámina. (Cuadro 12).

- A diferencia del resto de los taxa, aquí no se observaron células parenquimáticas. (Cuadro 14).

Conclusiones

- La característica anatómica de corte transversal de lámina mas evidente para separar las especies de *Cathestecum* de los taxa afines, es la ausencia de un engrosamiento en el borde de la lámina.
- Aunque anatómicamente las especies de *Cathestecum* presentaron mucha uniformidad en sus caracteres, se pueden evidenciar atributos que permiten establecer diferencias entre algunas de sus especies.
- La mayor variación anatómica observada entre las especies de *Cathestecum* se encontró en *C. brevifolium*.
- *Pentarraphis polymorpha* fue la especie que presentó mas diferencias anatómicas en el transcorte de la lámina, con relación a *Cathestecum* y al resto de los taxa estudiados.

Figuras 1-16. Secciones transversales de la lámina de la hoja de *Cathestecum* y taxa afines. Los cortes están orientados con el lado adaxial hacia arriba. El aumento del objetivo y el tipo de iluminación usado es indicado en el pie de cada figura.

Abreviaturas: ag = agujones; Hvc = haz vascular de nervadura central; HvI = haz vascular de primer orden; pa = papilas.



Fig. 1

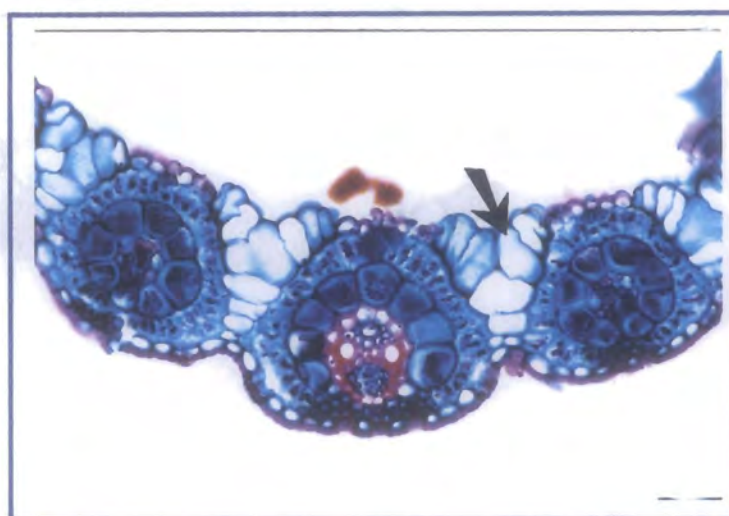


Fig. 2

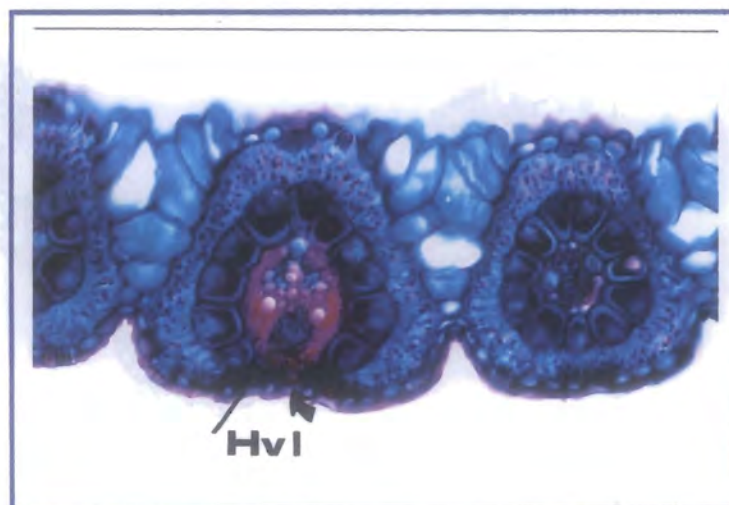


Fig. 3

Fig. 1. *C. brevifolium* var. *brevifolium*: papilas en epidermis adaxial. 400X (Pacheco y Zambrano 2528). **Fig. 2.** *C. brevifolium* var. *ramosum*: células buliformes extendidas hacia la epidermis abaxial. 400X (Pacheco y Zambrano 2525). **Fig. 3.** *C. brevifolium* var. *hirsutum*: vaina parenquimática interrumpida en haz vascular de primer orden. 400X (Pacheco y Zambrano 2591).

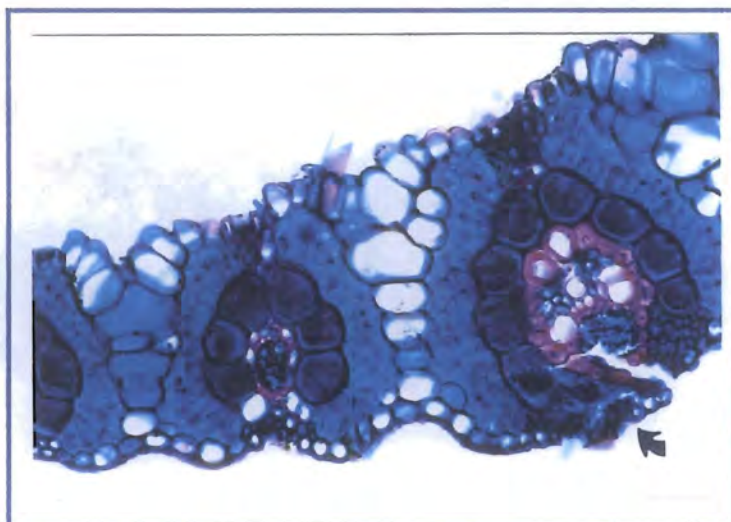


Fig. 4



Fig. 5

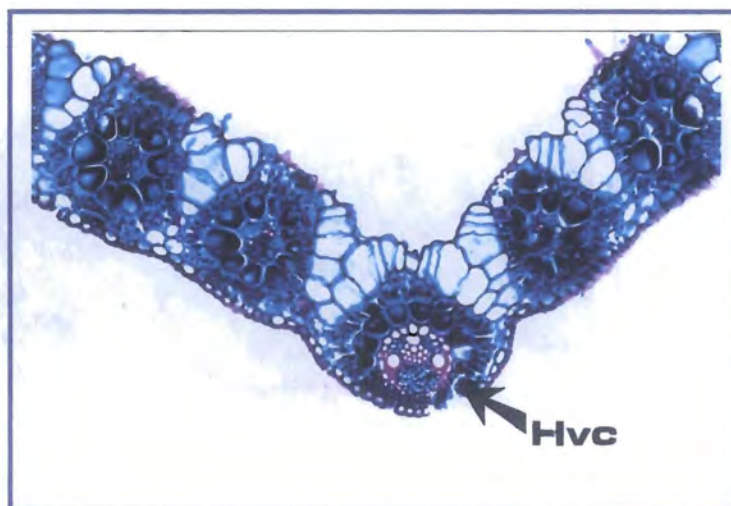


Fig. 6

Fig. 4. *C. brevifolium* var. *sonorensis*: haz vascular de primer orden con vaina parenquimática abierta. 400X (Pacheco y Zambrano 2553). **Fig. 5.** *C. prostratum*: lámina expandida, vista general. 100X (Pacheco y Zambrano 2526). **Fig. 6.** *C. prostratum*: lámina en forma de "V", haz vascular en nervadura central. 200X (Pacheco y Zambrano 2531).



Fig. 7

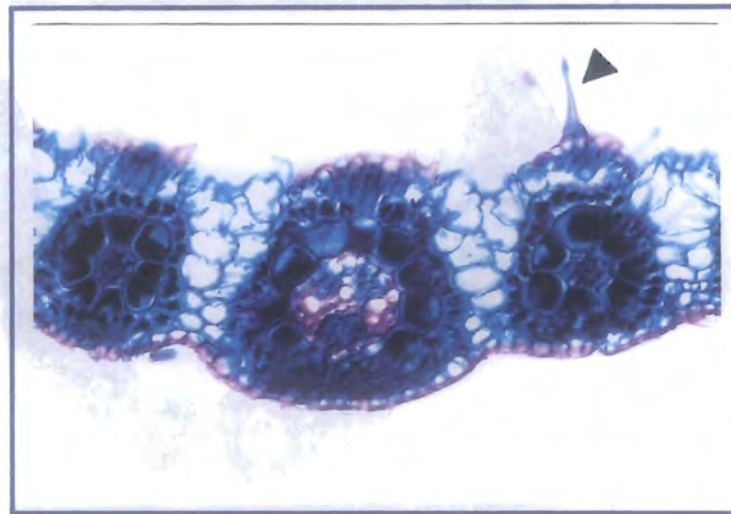


Fig. 8

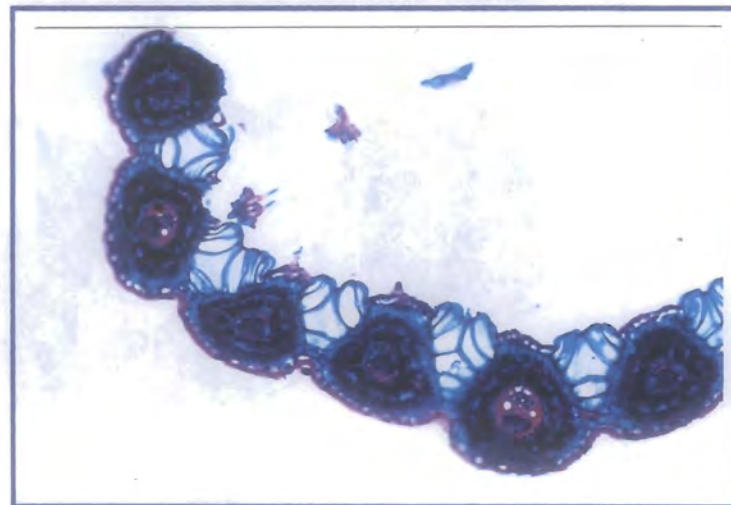


Fig. 9

Fig. 7. *C. erectum*: aguijones en epidermis adaxial. 400X (Chiang *et al.* 9237).
 Fig. 8. *C. tamaulipense*: aguijones con púa recta en epidermis adaxial. 400X
 (Pacheco y Zambrano 2552). Fig. 9. *C. varium*: lámina en forma de "U". 200X
 (Pacheco y Zambrano 2585).



Fig. 10



Fig. 11

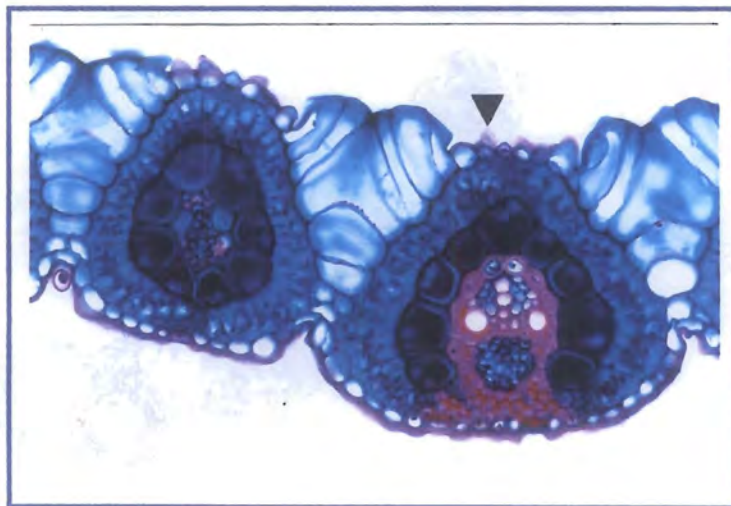


Fig. 12

Fig. 10. *C. varium*: esclerenquima abaxial en forma de viga triangular. 400X (Pacheco y Zambrano 2586). **Fig. 11.** *Bouteloua eludens*: bordes de la lámina engrosados. 100X (Pacheco y Zambrano 2560). **Fig. 12.** *Buchloë dactyloides*: papilas en epidermis adaxial. 400X (Pacheco y Zambrano 2551).

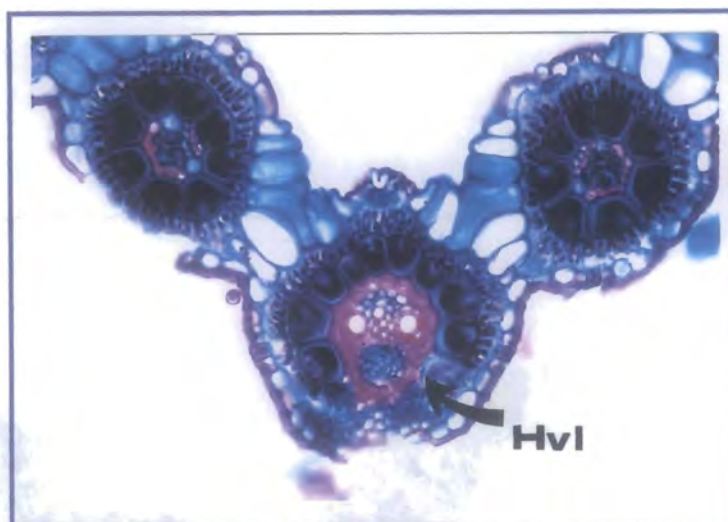


Fig. 13

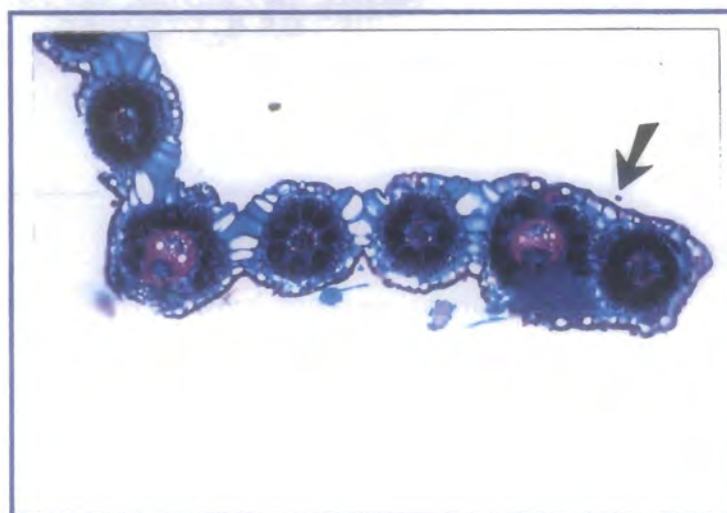


Fig. 14

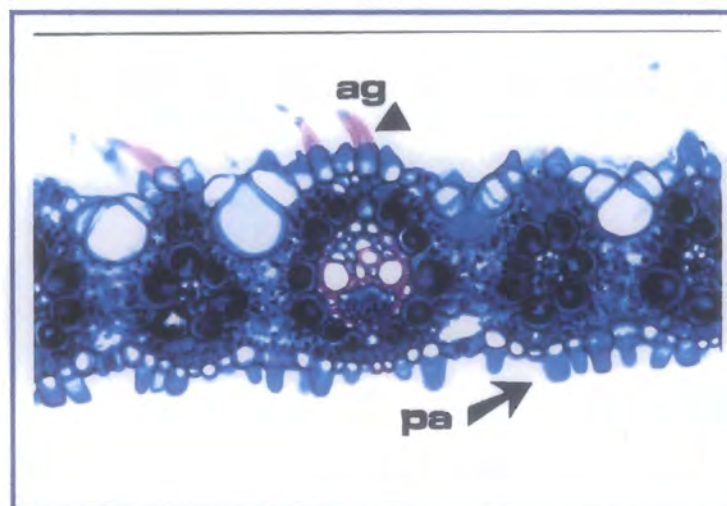


Fig. 15

Fig. 13. *Griffithsochloa multifida*: vena media, haz vascular de primer orden. 400X (Pacheco y Zambrano 2533). Fig. 14. *Griffithsochloa multifida*: bordes de la lámina engrosados. 200X (Pacheco y Zambrano 2533). Fig. 15. *Pentarraphis polymorpha*: aguijones y papilas; células buliformes no extendidas hacia la epidermis abaxial. 400X (Pacheco y Zambrano 2547).

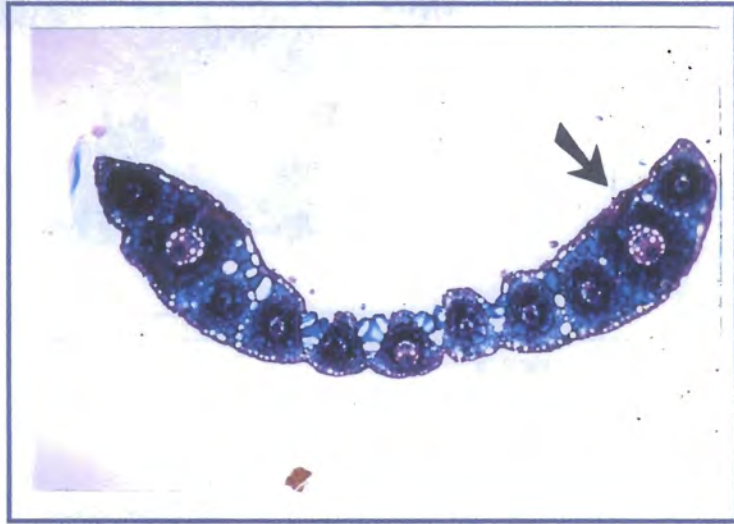


Fig. 16

Fig. 16. *Soderstromia mexicana*: bordes de la lámina engrosados. 100X
(Pacheco y Zambrano 2541).

Literatura citada

- Breakwell, E. 1914. A study of the leaf-anatomy of some native species of the genus *Andropogon*. Proc. Linn. Soc. New South Wales 39: 385-394.
- Columbus, J. T. 1996. Lemma micromorphology, leaf blade, anatomy, and phylogenetics of *Bouteloua*, *Hilaria*, and relatives (Gramineae: Chloridoideae: Boutelouinae). Ph.D. Diss. University of California, Berkeley. 258 pp.
- Ellis, R. P. 1976. A procedure for standarizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. I. The leaf blade as viewed in the transverse section. Bothalia 12 (1): 65-109.
- Holmgren, P. K., N. H. Holmgren & L. C. Barnett (eds.). 1990. Index Herbariorum, I. Ed. 8. New York Botanical Garden, Bronx.
- Metcalf, C. R. 1963. Comparative anatomy as a modern botanical discipline. *En*: Preston, R. D. (Ed.). *Advances in Botanical Research*. Vol. 1. Academic Press. Pp. 101-146.
- Sánchez, E. 1971. Anatomía foliar de las *Chlorideae* (Gramineae) argentinas. Kurtziana 6: 103-218.
- Sass, J. E. 1961. Botanical microtechnique. 3rd. ed. Iowa State Univ. Press. Ames, Iowa. 228 pp.
- Watson, L. R. & M. J. Dallwitz. 1992. The grass genera of the world. Center for Agriculture and Biosciences. Wallingford, U. K. 1038 pp.

Capítulo 3

Anatomía: Epidermis de la lámina de la hoja de *Cathestecum* y taxa afines de la subtribu Boutelouinae (Poaceae: Chloridoideae)

Resumen

Se presentan las descripciones de los caracteres anatómicos de la epidermis de la lámina del género *Cathestecum* y sus especies, así como de otros taxa relacionados de la subtribu Boutelouinae (Poaceae: Chloridoideae). Las observaciones fueron realizadas utilizando un microscopio electrónico de barrido y complementadas en un microscopio óptico. Los resultados mostraron una gran similitud anatómica entre las especies de *Cathestecum*; sin embargo, algunos caracteres taxonómicos fueron potencialmente útiles para caracterizar y separar a las especies del grupo, tales como la forma y el borde de las células interestomáticas, la forma de las células subsidiarias en los estomas, la presencia o ausencia de papilas y macropelos, la presencia o ausencia de células especializadas en la base del macropelo y la forma de los agujones. De igual manera, estos mismos caracteres, resultaron de utilidad para comparar y separar a *Cathestecum* de los taxa afines considerados.

Introducción

La epidermis de la hoja de las gramíneas ha sido objeto de importantes estudios, por mostrar características útiles en la identificación o clasificación de los miembros de la familia (Brown, 1958; Metcalfe 1960; Palmer & Tucker, 1981; Ellis, 1976, 1979). Sin embargo, debido al alto número de especies presentes en las gramíneas, la literatura que

existe sobre anatomía y micromorfología de la epidermis de la hoja usando técnicas de microscopía de luz o de microscopía electrónica de barrido, está basada en la mayoría de los casos, en taxa representativos de los principales grupos a nivel de subfamilias, tribus o géneros.

Sobre este aspecto, la información disponible para Boutelouinae con relación a otras subtribus, es incompleta. Watson & Dallwitz (1992) realizaron las caracterizaciones de la epidermis abaxial de algunos géneros de la subtribu, incluyendo a *Cathestecum*. Por otro lado, Columbus (1996) hizo el trabajo mas completo que se conoce sobre micromorfología de la lema y anatomía de la hoja a nivel de la subtribu, pero éste no abarca el estudio de la epidermis de la lámina.

Cathestecum J. Presl es un género americano de cinco especies, una de las cuales tiene cuatro variedades. Estas plantas constituyen un elemento herbáceo importante en las zonas secas áridas y semi-áridas, desde el sur de Texas en Estados Unidos, México, hasta El Salvador, en Centroamérica. En México se encuentran todas las especies, considerándose el principal centro de distribución de este grupo.

En vista de la importancia de la micromorfología epidérmica de la lámina en la sistemática de gramíneas y la ausencia de información para las especies de *Cathestecum*, se presenta este estudio. Los resultados mostraron que algunos caracteres de la epidermis analizados, son potencialmente útiles para caracterizar a las especies del género y compararlas con otros taxa relacionados dentro de las Boutelouinae [tribu circunscrita por Clayton & Renvoize (1986)]. Se muestran los resultados obtenidos para *Cathestecum* (*C.*

brevifolium, *C. erectum*, *C. prostratum*, *C. tamaulipense* y *C. varium*) y taxa afines (*Buchloë dactyloides*, *Bouteloua eludens*, *Griffithsochloa multifida*, *Pentarraphis polymorpha* y *Soderstromia mexicana*).

Materiales y métodos

Fueron colectadas en el campo láminas de hojas pertenecientes a las especies de *Cathestecum* y taxa afines de la subtribu Boutelouinae (*B. eludens*, *B. dactyloides*, *G. multifida*, *P. polymorpha* y *S. mexicana*). Se seleccionaron porciones sanas de la parte media de la lámina y fueron fijadas en FAA (Formol-Acido acético: Alcohol etílico).

Siguiendo la metodología que se describe a continuación, se obtuvieron preparaciones de epidermis de lámina abaxial y adaxial. Se utilizaron las técnicas de microscopía óptica y microscopía electrónica de barrido para las caracterizaciones y descripciones de los taxa analizados.

- **Microscopio óptico:** Fragmentos de epidermis fueron separados siguiendo el procedimiento de Stewart (1965), con algunas modificaciones. Las muestras de 1.0 cm de largo, fueron cortadas en los bordes para facilitar la separación de la epidermis. Posteriormente, se hirvieron en una solución en partes iguales de ácido nítrico y ácido crómico al 10% durante 3 min, sobre una plancha de calentamiento a 300 V. Seguidamente se aforó con agua destilada y se dejaron en reposo durante 4-5 min; se desechó el ácido, se aforó nuevamente con agua destilada; se agregaron 10 gotas de amoníaco para evitar que se desintegrara la epidermis y se dejó durante 4-5 min. Esta solución se desechó y se cambió a

agua limpia. Finalmente los fragmentos separados se montaron en un portaobjetos y se fijaron con gelatina glicerinada.

Las observaciones fueron realizadas en un microscopio óptico marca Nikon CFWN, usando campo claro y contraste de fases, a ampliaciones de 100X, 40X y 10X. Para las fotografías se utilizó una película marca ILFORD PAN 50 B/N.

- **Microscopio electrónico de barrido:** Las muestras fijadas previamente en FAA, se deshidrataron en series de alcoholes de 85%, 96% y 100%; se pasaron a una cámara de desecación BAL-TEC 030 durante 2 h a 42 °C. Posteriormente fueron adheridas a los portamuestras usando una cinta de carbón conductiva y cubiertas con un baño de oro durante 3-4 min. Algunas muestras se trataron previamente con xileno para remover el exceso de cera cuticular, pero los resultados no variaron significativamente con relación a las no tratadas. Otra muestras se tomaron directamente de ejemplares de reciente colección durante la fase de campo de este trabajo.

Las preparaciones se examinaron en un microscopio electrónico de barrido JEOL JSM-5310 LV, a un voltaje entre 10-20 kV y a diferentes aumentos. Las fotografías se tomaron usando placas Kodak TMax 4x5 pulg.

Resultados

Con base en la terminología de Ellis (1976, 1979) y Palmer & Tucker (1981), se presenta la lista de los caracteres utilizados para el análisis de la epidermis de lámina en los diferentes taxa (Cuadro 1), así como las descripciones derivadas del mismo.

Cuadro 1. Caracteres utilizados en el análisis de la epidermis de la lámina

Carácter	Estados de carácter
Células largas intercostales	
Forma	<ul style="list-style-type: none"> - cuadrada - rectangular - pentagonal - hexagonal - larga y delgada (ancho uniforme) - larga y delgada (ancho no uniforme)
Paredes, ondulaciones	<ul style="list-style-type: none"> - lisas - irregular - moderadamente - ondulada - fuertemente ondulada
Papilas	<ul style="list-style-type: none"> - ausentes - presentes
Estomas	
Frecuencia	<ul style="list-style-type: none"> - no observado - no frecuente (1-2) - frecuente (3-10) - abundante (>10)
Distribución	<ul style="list-style-type: none"> - una hilera - dos hileras - más de dos
Forma células guardas	<ul style="list-style-type: none"> - triangular - redondeadas (domed shaped) - rectangulares (parallel sided)
Células interestomáticas	
No. células entre estomas	
Forma	<ul style="list-style-type: none"> - cuadrada - rectangular - pentagonal - hexagonal - larga y delgada (ancho uniforme) - larga y delgada (ancho no uniforme)
Paredes, ondulaciones	<ul style="list-style-type: none"> - lisas - irregular - moderadamente - ondulada - fuertemente ondulada
Bordes de células	<ul style="list-style-type: none"> - ligeramente cóncavo (U) - marcadamente cóncavo (V)
Papilas	
En células interestomáticas	<ul style="list-style-type: none"> - no observadas - presentes
En células largas intercostales	<ul style="list-style-type: none"> - no observadas - presentes

No. papilas/célula	<ul style="list-style-type: none"> - ninguna - una - en pares - muchas
Distribución	<ul style="list-style-type: none"> - ninguna - en una hilera simple - en varias hileras - en pares - en forma irregular
Forma	<ul style="list-style-type: none"> - ninguna - globosa (no cubriendo al estoma) - alargada (cubriendo al estoma)
Células cortas intercostales	<ul style="list-style-type: none"> - no observadas - solitarias - en pares
Distribución (con relación a células largas)	<ul style="list-style-type: none"> - entre c/célula larga - entre pares de sucesivas células largas
Paredes	<ul style="list-style-type: none"> - lisas - sinuosas
Células de sílice	<ul style="list-style-type: none"> - no observadas - presentes
Localización	<ul style="list-style-type: none"> - zona costal - zona intercostal - en ambas
Forma	Según Palmer & Tucker (1981)
Micropelos	<ul style="list-style-type: none"> - no observados - presentes
No. células	
Proporción tamaño célula basal vs distal	<ul style="list-style-type: none"> - iguales - basal > apical - basal < apical
Naturaleza del ápice	<ul style="list-style-type: none"> - redondeado - puntiagudo
Aguijones	<ul style="list-style-type: none"> - no observados - presentes
Frecuencia	<ul style="list-style-type: none"> - no observados - no frecuentes (1-2) - frecuentes (3-10) - abundantes (>10)
Localización	<ul style="list-style-type: none"> - zona costal - zona intercostal
Tamaño con relación al estoma	<ul style="list-style-type: none"> - mas corto - mas largo
Macropelos	<ul style="list-style-type: none"> - no observados - presentes
No. células	
Paredes	<ul style="list-style-type: none"> - delgadas - gruesas
Frecuencia	<ul style="list-style-type: none"> - no observadas - no frecuentes (1-2) - frecuentes (3-10) - abundantes (>10)

Descripciones

Descripción genérica: Para *Cathestecum* se incluye una descripción detallada de las características anatómicas encontradas en la totalidad de las especies. Se realizó una caracterización combinada de la superficie adaxial y abaxial de la epidermis de lámina, señalando cuando fuera necesario, las diferencias significativas entre ambas superficies. Los términos usados para describir la abundancia de una estructura son: ausente o no observado, no frecuente, frecuente y abundante.

Descripción de las especies: Se presenta una diagnosis para cada una de las especies de *Cathestecum*, con las características anatómicas relevantes observadas en las epidermis adaxial y abaxial. Seguidamente, los taxa afines al género (*Bouteloua eludens*, *Buchloë dactyloides*, *Griffithsochloa multifida*, *Pentarrapis polymorpha* y *Soderstromia mexicana*), se describen detalladamente, de acuerdo a las observaciones realizadas en las epidermis. Al final, se presentan cuadros comparativos donde se confrontan los taxa y los caracteres analizados (Cuadros 2 y 3). De igual manera, en el Anexo 1, se muestran los ejemplares examinados para cada una de los taxa.

1) *Cathestecum* J. Presl

Células largas intercostales: largas y delgadas (usualmente tres veces o más largas que anchas) o rectangulares (*C. brevifolium* var. *sonorense*); paredes irregulares, moderadamente o fuertemente onduladas. **Estomas:** generalmente abundantes abaxialmente formando entre 1-3 hileras por zona intercostal; abundantes a frecuentes adaxialmente; células subsidiarias redondeadas o triangulares (*C. varium*). **Células interestomáticas:** rectangulares o cuadradas (*C. brevifolium* var. *sonorense*), 1 célula entre sucesivos

estomas, bordes de células ligeramente cóncavos (forma de U) o marcadamente cóncavos (forma de V) (*C. erectum*). **Papilas:** presentes o no observadas; cuando presentes en hilera simple o irregulares, globosas, infladas o no infladas; no observadas en *C. brevifolium* var. *ramosum*, *C. erectum* y *C. tamaulipense*. **Células cortas intercostales:** cuadradas, con paredes sinuosas, entre cada célula larga o pares de sucesivas células largas. **Células cortas costales:** cuadradas o rectangulares, con paredes sinuosas. **Cuerpos de sílice:** en zona costal o intercostal, con forma de silla de montar (saddle shaped), bordes redondeados o sinuosos. **Micropelos:** presentes, bicelulares, célula basal de mayor longitud que la célula apical, ápice redondeado o puntiagudo. **Aguijones:** presentes, en hileras, mas largos o ligeramente mas largos que los estomas; de dos tipos en *C. varium* (cortos con ápice curvado o largos con ápice recto). **Macropelos:** Presentes o no observados; cuando presentes unicelulares, suaves, con o sin conjunto de células epidérmicas especializadas asociadas a la base del macropelo; no observados en *C. erectum* y *C. tamaulipense*.

1.1. *Cathestecum brevifolium* var. *brevifolium*. (Figs. 1-3)

Células largas intercostales: paredes moderadamente onduladas. **Estomas:** formando 2 hileras por zona intercostal. **Papilas:** 1 por célula, en hilera simple, frecuentes en células interestomáticas y no frecuentes en células largas intercostales, circulares, globosas, no infladas, posición central, pared delgada. **Células cortas intercostales:** entre pares de células largas. **Micropelos:** no frecuentes, en zona costal e intercostal. **Aguijones:** abundantes, en zona intercostal, en hileras, mas largos que los estomas. **Macropelos:** abundantes, sin conjunto de células epidérmicas asociadas a la base del macropelo.

1.2. *Cathestecum brevifolium* var. *hirsutum*. (Figs. 4-6).

Células largas intercostales: paredes moderadamente onduladas. **Estomas:** formando 2 hileras por zona intercostal. **Papilas:** 1 por célula, irregulares, no frecuentes en células interestomáticas, circulares, globosas, no infladas, posición central, pared delgada. **Células cortas intercostales:** entre pares de células largas. **Micropelos:** abundantes, en zona costal. **Aguijones:** frecuentes, en zona intercostal, en hileras, mas largos que los estomas. **Macropelos:** frecuentes, sin conjunto de células epidérmicas asociadas a la base del macropelo.

1.3. *Cathestecum brevifolium* var. *ramosum*. (Figs. 7-9).

Células largas intercostales: paredes moderadamente onduladas. **Estomas:** formando 2 hileras por zona intercostal. **Papilas:** no observadas. **Células cortas intercostales:** cuadradas, paredes sinuosas, entre pares de células largas. **Células cortas costales:** paredes sinuosas. **Micropelos:** no frecuentes, en zona costal. **Aguijones:** comunes a abundantes, en zona intercostal, en hileras, mas largos que los estomas. **Macropelos:** frecuentes, unicelulares, suaves, pared delgada, con conjunto de células epidérmicas asociadas a la base del macropelo.

1.4. *Cathestecum brevifolium* var. *sonorense*. (Figs. 10-12).

Células largas intercostales: rectangulares, paredes fuertemente onduladas. **Estomas:** formando 3 hileras por zona intercostal. **Células interestomáticas:** cuadradas. **Papilas:** presentes, 1 por célula, en hilera simple, en células interestomáticas y células largas intercostales, no frecuentes, globosas, infladas, en posición central, pared delgada. **Células cortas intercostales:** entre cada célula larga. **Micropelos:** frecuentes, en zona intercostal.

Aguijones: abundantes, en zona intercostal, en hileras, mas largos que los estomas.

Macropelos: no frecuentes en zona costal, sin conjunto de células epidérmicas asociadas a la base del macropelo.

1.5. *Cathestecum erectum*. (Figs. 13-15).

Células largas intercostales: paredes fuertemente onduladas. **Estomas:** formando 1 hilera por zona intercostal. **Células interestomáticas:** paredes fuertemente onduladas, 1 célula entre estomas, borde de células marcadamente cóncavo. **Papilas:** no observadas.

Células cortas intercostales: intercaladas entre pares de sucesivas células largas.

Micropelos: abundantes, bicelulares, en zona costal. **Aguijones:** abundantes, en zonas intercostal y hacia las márgenes, ligeramente mas largos que los estomas. **Macropelos:** No observados.

1.6. *Cathestecum prostratum*. (Figs. 16-18).

Células largas intercostales: paredes moderadamente onduladas. **Estomas:** formando 1 hilera por zona intercostal. **Células interestomáticas:** paredes moderadamente onduladas, 1 célula entre estomas, borde de células ligeramente cóncavo. **Papilas:** 1 por célula, sobre las células interestomáticas, circulares, globosas e infladas, pared delgada.

Células cortas intercostales: entre pares de sucesivas células largas. **Micropelos:** frecuentes, en zona costal. **Aguijones:** abundantes, en zonas costal e intercostal, mas largos que los estomas. **Macropelos:** frecuentes, con conjunto de células epidérmicas asociadas a la base del macropelo.

1.7. *Cathestecum tamaulipense*. (Figs. 19-20).

Células largas intercostales: paredes fuertemente onduladas. **Estomas:** formando 1 hilera por zona intercostal. **Células interestomáticas:** paredes fuertemente onduladas, 1 célula entre estomas, borde de células ligeramente cóncavo. **Papilas:** no observadas.

Células cortas intercostales: entre cada célula larga. **Micropelos:** no frecuentes, en zona costal. **Aguijones:** frecuentes, en zona intercostal, mas largos que los estomas.

Macropelos: No observados.

1.8. *Cathestecum varium*. (Figs. 21-22).

Células largas intercostales: paredes moderadamente onduladas. **Estomas:** formando 2 hileras por zona intercostal, células subsidiarias triangulares. **Células interestomáticas:** paredes moderadamente onduladas, 1 célula entre estomas, borde de células ligeramente cóncavo. **Papilas:** 1 por célula, sobre las células interestomáticas, circulares, globosas, no infladas, pared delgada. **Células cortas intercostales:** entre cada célula larga. **Micropelos:** abundantes, en zona intercostal. **Aguijones:** abundantes, de dos tipos (cortos con ápice curvado y largos con ápice recto), en zona intercostal, mas largos que los estomas. **Macropelos:** no frecuentes, sin conjunto de células epidérmicas asociadas a la base del macropelo.

Descripción de taxa afines

2) *Bouteloua eludens*. (Figs. 26-27).

Células largas intercostales: largas y delgadas, ancho uniforme, paredes moderadamente onduladas. **Estomas:** abundantes, formando 2 hileras por zona intercostal, células subsidiarias con forma de domo bajo (low domed). **Células interestomáticas:**

rectangulares, paredes irregulares, 1 célula entre estomas, borde de células ligeramente cóncavos. **Papilas:** presentes, 1 por célula, irregulares, en células interestomáticas, globosas, infladas, pared delgada. **Células cortas intercostales:** cuadradas, paredes sinuosas, entre pares o más células largas. **Células cortas costales:** cuadradas, paredes sinuosas. **Cuerpos de sílice:** presentes en zona costal, con forma de silla de montar, bordes redondeados. **Micropelos:** abundantes, bicelulares, en zona costal e intercostal, célula basal de mayor longitud que la apical, ápice redondeado, pared delgada. **Aguijones:** frecuentes, en zona costal e intercostal, más largos que los estomas, irregulares. **Macropelos:** frecuentes, en zona costal, unicelulares, suaves, paredes delgadas, sin conjunto de células especializadas asociadas a la base del macropelo.

3) *Buchloë dactyloides*. (Figs. 28-29).

Células largas intercostales: rectangulares, paredes irregulares. **Estomas:** abundantes abaxialmente, formando 1 hilera por zona intercostal, células subsidiarias triangulares. **Células interestomáticas:** rectangulares, paredes irregulares, 1 célula entre estomas, borde de células ligeramente cóncavos. **Papilas:** presentes, abundantes, irregulares, en células interestomáticas y células largas intercostales, globosas, no infladas, pared delgada. **Células cortas intercostales:** cuadradas, paredes sinuosas, entre cada célula larga. **Células cortas costales:** cuadradas a rectangulares, paredes sinuosas. **Cuerpos de sílice:** presentes en zona costal, con forma de silla de montar, bordes redondeados. **Micropelos:** no frecuentes, bicelulares, en zona intercostal, célula basal de mayor longitud que la apical, ápice puntiagudo, pared delgada. **Aguijones:** no frecuentes, en zona intercostal, en hileras, más largos que los estomas. **Macropelos:** no observados.

4) *Griffithsochloa multifida*. (Figs. 23-25).

Células largas intercostales: rectangulares, paredes moderadamente onduladas.

Estomas: abundantes, formando 3-4 hileras por zona intercostal, células subsidiarias marcadamente triangulares. **Células interestomáticas:** rectangulares, paredes moderadamente onduladas, 1 célula entre estomas, borde de células ligeramente cóncavos.

Papilas: presentes, abundantes, irregulares, en células interestomáticas y células largas intercostales, globosas, infladas, pared gruesa. **Células cortas intercostales:** cuadradas, paredes sinuosas, entre cada célula larga. **Células cortas costales:** cuadradas, paredes sinuosas. **Cuerpos de sílice:** presentes en zona costal, con forma de silla de montar, bordes redondeados. **Micropelos:** abundantes, bicelulares, en zona intercostal, célula basal de igual longitud que la apical, ápice redondeado, pared delgada. **Aguijones:** abundantes, en zona intercostal, mas largos que los estomas. **Macropelos:** no frecuentes, unicelulares, paredes gruesas, con conjunto de células especializadas asociadas a la base del macropelo.

5) *Pentarraphis polymorpha*. (Figs. 30-31).

Células largas intercostales: cuadradas, paredes lisas. **Estomas:** comunes, muy pequeños, formando 1 hilera por zona intercostal, células subsidiarias con forma de domo bajo. **Células interestomáticas:** rectangulares, paredes fuertemente onduladas, 1 célula entre estomas, borde de células marcadamente cóncavos. **Papilas:** presentes, abundantes, irregulares, en células interestomáticas y células largas intercostales, de dos tipos: globosas e infladas y alargadas (mas grandes que los estomas). **Células cortas intercostales:** cuadradas, paredes sinuosas, entre cada célula larga. **Células cortas costales:** cuadradas a rectangulares, paredes sinuosas. **Cuerpos de sílice:** presentes en zona costal, con forma de silla de montar, bordes redondeados. **Micropelos:** frecuentes, bicelulares, en zona

intercostal, célula basal de mayor longitud que la apical, ápice redondeado, pared delgada.

Aguijones: abundantes, en zona costal e intercostal, irregulares, mas largos que los estomas. **Macropelos:** no observados.

6) *Soderstromia mexicana*. (Figs. 32-33).

Células largas intercostales: largas y delgadas, ancho uniforme, paredes moderadamente onduladas. **Estomas:** abundantes, hundidos, formando 2 hileras por zona intercostal, células subsidiarias con forma de domo bajo. **Células interestomáticas:** cuadradas, paredes moderadamente onduladas, 1 célula entre estomas, borde de células marcadamente cóncavos. **Papilas:** presentes, abundantes, irregulares, en células interestomáticas y células largas intercostales, globosas, no infladas, pared delgada. **Células cortas intercostales:** cuadradas, paredes sinuosas, entre cada célula larga. **Células cortas costales:** cuadradas, paredes sinuosas. **Cuerpos de sílice:** presentes en zona costal, con forma de silla de montar, bordes redondeados. **Micropelos:** no frecuentes, bicelulares, en zona intercostal, célula basal de mayor longitud que la apical, ápice puntiagudo, pared delgada. **Aguijones:** no frecuentes, en zona intercostal, ligeramente mas largos que los estomas. **Macropelos:** no observados.

Cuadro 2. Características epidérmicas observadas en los taxa de *Cathestecum*.

Carácter/Taxa	<i>C. brevifolium</i> <i>var. brevifolium</i>	<i>C. brevifolium</i> <i>var. hirsutum</i>	<i>C. brevifolium</i> <i>var. ramosum</i>	<i>C. brevifolium</i> <i>var. sonorensis</i>
Células largas intercostales				
Forma	larga y delgada, ancho uniforme	larga y delgada, ancho uniforme	larga y delgada, ancho uniforme	larga y delgada, ancho uniforme
Paredes, ondulaciones	moderadamente ondulada	moderadamente ondulada	moderadamente ondulada	fuertemente ondulada
Papilas	presentes	presentes	no observadas	presentes
Estomas				
Frecuencia	abundantes	abundantes	abundantes	abundantes
Distribución	2	2	2	3
Forma células guardas	redondeadas	redondeadas	redondeadas	redondeadas
Células interestomáticas				
No. Células entre estomas	1	1	1	1
Forma	rectangular	rectangular	rectangular	cuadrada
Paredes, ondulaciones	moderadamente onduladas	moderadamente onduladas	moderadamente onduladas	moderadamente onduladas
Bordes de células	U	U	U	U
Papilas				
En células interestomáticas	presentes	presentes	no observadas	presentes
En células largas intercostales	presentes	no observadas	no observadas	presentes
No. papilas/célula	una	una	ninguna	una
Distribución	en hilera simple	irregular	ninguna	en hilera simple
Forma	globosa central	globosa central)	ninguna	globosa central
Células cortas intercostales				
Distribución (con relación a células largas)	entre pares	entre c/célula larga	entre c/célula larga	entre c/célula larga
Paredes	sinuosas	sinuosas	sinuosas	sinuosas
Células cortas costales				
Células de sílice				
Localización	presentes	presentes	presentes	presentes
Forma	en ambas	en ambas	en ambas	en ambas
Forma	silla de montar (saddle shaped)	silla de montar (saddle shaped)	silla de montar (saddle shaped)	silla de montar (saddle shaped)
Micropelos				
No. células	presentes	presentes	presentes	presentes
No. células	2	2	2	2
Proporción célula basal vs distal	basal >apical	basal >apical	basal >apical	basal >apical
Naturaleza del ápice	puntiagudo	puntiagudo	puntiagudo	puntiagudo
Aguijones	presentes	presentes	presentes	presentes
Frecuencia	abundantes	frecuente	frecuente	abundantes
Localización	Intercostal	intercostal	Intercostal	intercostal

Tamaño con relación al estoma	mas largo	mas largo	mas largo	mas largo
Macropelos	presentes	presentes	presentes	presentes
No. células	1	1	1	1
Paredes	suaves	suaves	suaves	suaves

Carácter	<i>C. erectum</i>	<i>C. prostratum</i>	<i>C. tamaulipense</i>	<i>C. varium</i>
Células largas intercostales				
Forma	larga y delgada, ancho uniforme	larga y delgada, ancho uniforme	larga y delgada, ancho uniforme	larga y delgada, ancho uniforme
Paredes, ondulaciones	fuertemente ondulada	moderadamente ondulada	moderadamente ondulada	moderadamente ondulada
Papilas	no observadas	presentes	no observadas	presentes
Estomas				
Frecuencia	abundantes	abundantes	abundantes	abundantes
Distribución	1	1	1	2
Forma células guardas	redondeadas	redondeadas	redondeadas	triangulares
Células interestomáticas				
No. Células entre estomas	1	1	1	1
Forma	rectangular	rectangular	rectangular	rectangular
Paredes, ondulaciones	fuertemente onduladas	moderadamente onduladas	fuertemente onduladas	moderadamente onduladas
Bordes de células	V	U	U	U
Papilas				
En células interestomáticas	no observadas	presentes	no observadas	presentes
En células largas intercostales	no observadas	no observadas	no observadas	no observadas
No. papilas/célula	ninguna	una	ninguna	una
Distribución	ninguna	irregular	ninguna	irregular
Forma	ninguna	globosa	ninguna	globosa
Células cortas intercostales				
Distribución (con relación a células largas)	entre pares de células largas	entre pares de células largas	entre c/célula larga	entre c/célula larga
Paredes	sinuosas	sinuosas	sinuosas	sinuosas
Células de sílice	presentes	presentes	presentes	presentes
Localización	en ambas	en ambas	en ambas	en ambas
Forma	silla de montar (saddle shaped)	silla de montar (saddle shaped)	silla de montar (saddle shaped)	silla de montar (saddle shaped)
Micropelos	presentes	presentes	presentes	presentes
No. células				
Proporción célula basal vs distal	basal > apical	basa l > apical	basal > apical	basal > apical

Naturaleza del ápice	redondeado	redondeado	redondeado	redondeado
Aguijones	presentes	presentes	presentes	presentes
Frecuencia	abundantes	abundantes	frecuentes	abundantes
Localización	intercostal	intercostal	intercostal	intercostal
Tamaño con relación al estoma	ligeramente mas largo	mas largo	mas largo	mas largo
Macropelos	no observados	presentes	no observados	presentes
No. células	0	1	0	1
Paredes	-	delgadas	-	delgadas
Frecuencia	no observados	frecuentes	no observados	no frecuentes

Cuadro 3. Características epidérmicas observadas en los taxa afines.

Carácter/Taxa	<i>Bouteloua eludens</i>	<i>Buchloë dactyloides</i>	<i>Griffithsochloa multifida</i>	<i>Pentarraphis polymorpha</i>	<i>Soderstromia mexicana</i>
Células largas intercostales					
Forma	largas y delgadas	rectangulares	rectangulares	cuadradas	largas y delgadas
Paredes, ondulaciones	moderadamente onduladas	irregular	moderadamente onduladas	Lisas	moderadamente onduladas
Papilas	presentes	presentes	presentes	presentes	presentes
Estomas					
Frecuencia	abundantes	abundantes	abundantes	frecuentes	abundantes
Distribución	2	1	3-4	1	2
Forma células guardas	domo bajo	triangular	triangular	domo bajo	domo bajo
Células interestomáticas					
No. Células entre estomas	1	1	1	1	1
Forma	rectangular	rectangular	rectangular	larga y delgada	cuadrada
Paredes, ondulaciones	moderadamente onduladas	irregular	irregular	fuertemente onduladas	moderadamente onduladas
Bordes de células	U	U	U	V	V
Papilas					
En células interestomáticas	presentes	presentes	presentes	presentes	presentes
En células largas intercostales	ausentes	presentes	presentes	presentes	presentes
No. papilas/célula	una	abundantes	una	abundantes	abundantes
Distribución	irregular	irregular	irregular	irregular	irregular
Forma	globosa	globosas	globosa	globosas y alargadas	globosa
Células cortas intercostales					
Distribución (con relación a células largas)	en pares	en pares	en pares	en pares	en pares
Distribución (con relación a células largas)	entre pares o mas células largas	entre c/célula larga	entre c/célula larga	entre c/célula larga	entre c/célula larga
Paredes	sinuosas	lisas	sinuosas	sinuosas	sinuosas

Células de silice	presentes	presentes	presentes	presentes	presentes
Localización	costal	costal	costal	costal	costal
Forma	silla de montar (saddle shaped)	silla de montar (saddle shaped)	silla de montar (saddle shaped)	silla de montar (saddle shaped)	silla de montar (saddle shaped)
Micropelos	presentes	presentes	presentes	presentes	presentes
No. células					
Proporción célula basal vs distal	basal >apical	basal >apical	basal >apical	basal >apical	basal >apical
Naturaleza del ápice	redondeado	puntiagudo	redondeado	redondeado	puntiagudo
Aguijones					
Frecuencia	frecuentes	no frecuentes	abundantes	abundantes	no frecuentes
Localización	intercostal	intercostal	intercostal	Ambas	intercostal
Tamaño con relación al estoma	mas largo	mas largo	mas largo	mas largo	mas largo
Macropelos	presentes	no observados	presentes	no observados	no observados
No. células	1	-	1	-	-
Paredes	delgadas	-	delgadas	-	-
Frecuencia	frecuentes	no observados	no frecuentes	no observados	no observados

Discusión y conclusiones

El estudio de la micromorfología foliar de la epidermis en *Cathestecum* revela pocas variaciones dentro del grupo. Sin embargo, algunos caracteres taxonómicos que resultaron útiles para distinguir a las especies del grupo, así como a los taxa relacionados, se discuten mas adelante. La epidermis abaxial resultó mas informativa taxonómicamente en todos los casos, por lo que las consideraciones están basadas principalmente en ella.

Algunos estudios realizados en la epidermis de gramíneas, e. g. Metcalfe (1960) y Steward (1965), han señalado que las diferencias intraespecíficas son muy pocas si las comparamos con las interespecíficas y además muchas de ellas son de carácter cuantitativo. Las diferencias cualitativas están mas relacionadas a la presencia o ausencia de macropelos y agujijones.

Los caracteres más útiles y consistentes encontrados para definir a *Cathestecum*, desde el punto de vista de la epidermis de la lámina, fueron: la forma de las células largas intercostales (largas y delgadas, ancho uniforme), la distribución y forma de micropelos (bicelulares, con célula basal de mayor longitud que la basal), y la forma de los cuerpos de sílice (silla de montar). Por otra parte, también se pueden separar algunos caracteres taxonómicos que permiten caracterizar y distinguir a las especies de *Cathestecum*, así como su utilidad para establecer similitudes y diferencias con relación a los taxa afines considerados. Entre estos caracteres tenemos la forma y el borde de las células interestomáticas, la forma de las células subsidiarias en los estomas, la presencia o ausencia de papilas y macropelos, la presencia o ausencia de células especializadas en la base del macropelo y la forma de los aguijones (Cuadros 2 y 3).

La forma cuadrada de las células interestomáticas separa a *C. brevifolium* var. *sonorense* del resto de las especies (Cuadro 2). Entre los taxa afines, esta forma se presenta también en *Soderstromia mexicana*. El borde de estas células es marcadamente cóncavo (forma de "U") en *C. erectum* y *S. mexicana*, al igual que las paredes fuertemente onduladas.

En cuanto a la forma de las células subsidiarias de los estomas, predomina la forma redondeada en todas las especies de *Cathestecum*, excepto en *C. varium* donde son triangulares (Cuadro 2). Esta última característica mencionada es compartida con *Buchloë dactyloides* y *Griffithsochloa multifida*. Los demás taxa relacionados poseen células subsidiarias con forma de domo bajo. Asimismo, destacan los estomas hundidos en *S. mexicana*. Watson & Dallwitz (1992) también describen a nivel de género, la forma

triangular en células subsidiarias para *Buchloë* y la forma de domo para el resto de los taxa, incluyendo a *Cathestecum*.

En *C. brevifolium* var. *ramosum*, *C. erectum* y *C. tamaulipense* no se observaron papilas. En el resto de las especies de *Cathestecum* y en los taxa relacionados (excepto en *Pentarraphis polymorpha*), las papilas son globosas y más pequeñas que los estomas. *P. polymorpha* se destaca por presentar papilas globosas y alargadas, siendo estas últimas más grandes que los estomas (Cuadro 3). Watson & Dallwitz (1992), reportan la ausencia de papilas en la epidermis abaxial para todos los taxa considerados en este trabajo, lo cual no concuerda con lo encontrado en el análisis.

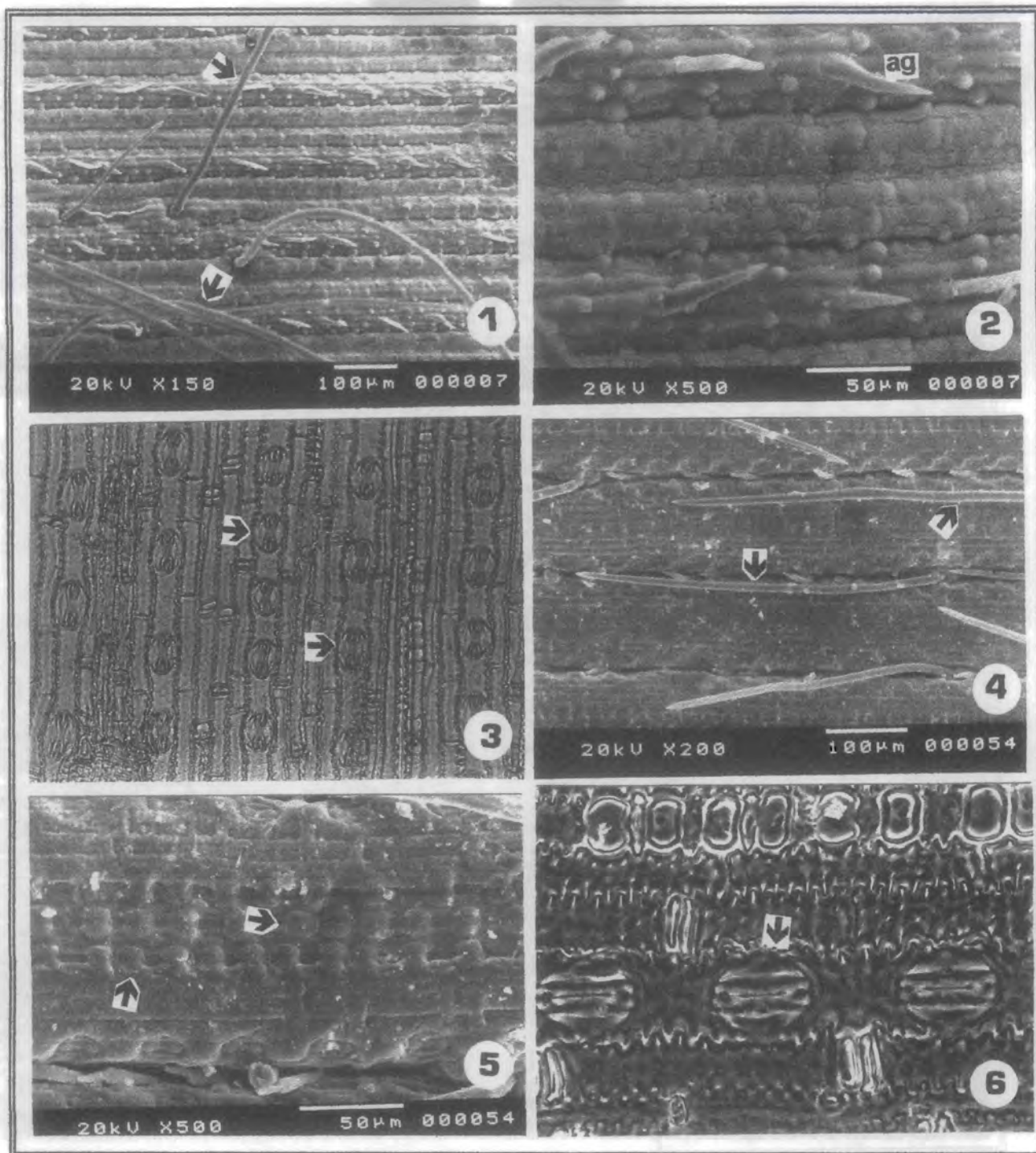
Con relación a los macropelos, estos no están presentes o al menos, no fueron observados en *C. erectum* y *C. tamaulipense*. De los taxa relacionados, solo *Bouteloua eludens* y *G. multifida* presentan macropelos, con o sin conjunto de células especializadas en la base del macropelo. En todos los casos, los macropelos son unicelulares y suaves, excepto en *G. multifida* donde son de paredes gruesas (Cuadro 3).

Los aguijones se encontraron en todos los taxa analizados. Se caracterizan por ser de un solo tipo y más largos que los estomas. Una diferencia importante se encuentra en *C. varium*, donde además de abundantes, presentan dos formas diferentes: cortos con ápice curvado y largos con ápice recto. Watson & Dallwitz (1992) no incluyen en sus descripciones, características de macropelos ni de aguijones.

Como conclusión a este estudio, podemos decir que, aunque el género *Cathestecum* puede variar ampliamente en su forma externa y de crecimiento, presenta características anatómicas en la epidermis de la lámina consistentemente uniformes. No obstante, existen caracteres como los mencionados anteriormente, que pueden contribuir a la separación de sus especies. Asimismo, la distribución y frecuencia de las estructuras resultó ser de gran utilidad para elaborar las descripciones de todos los taxa analizados.

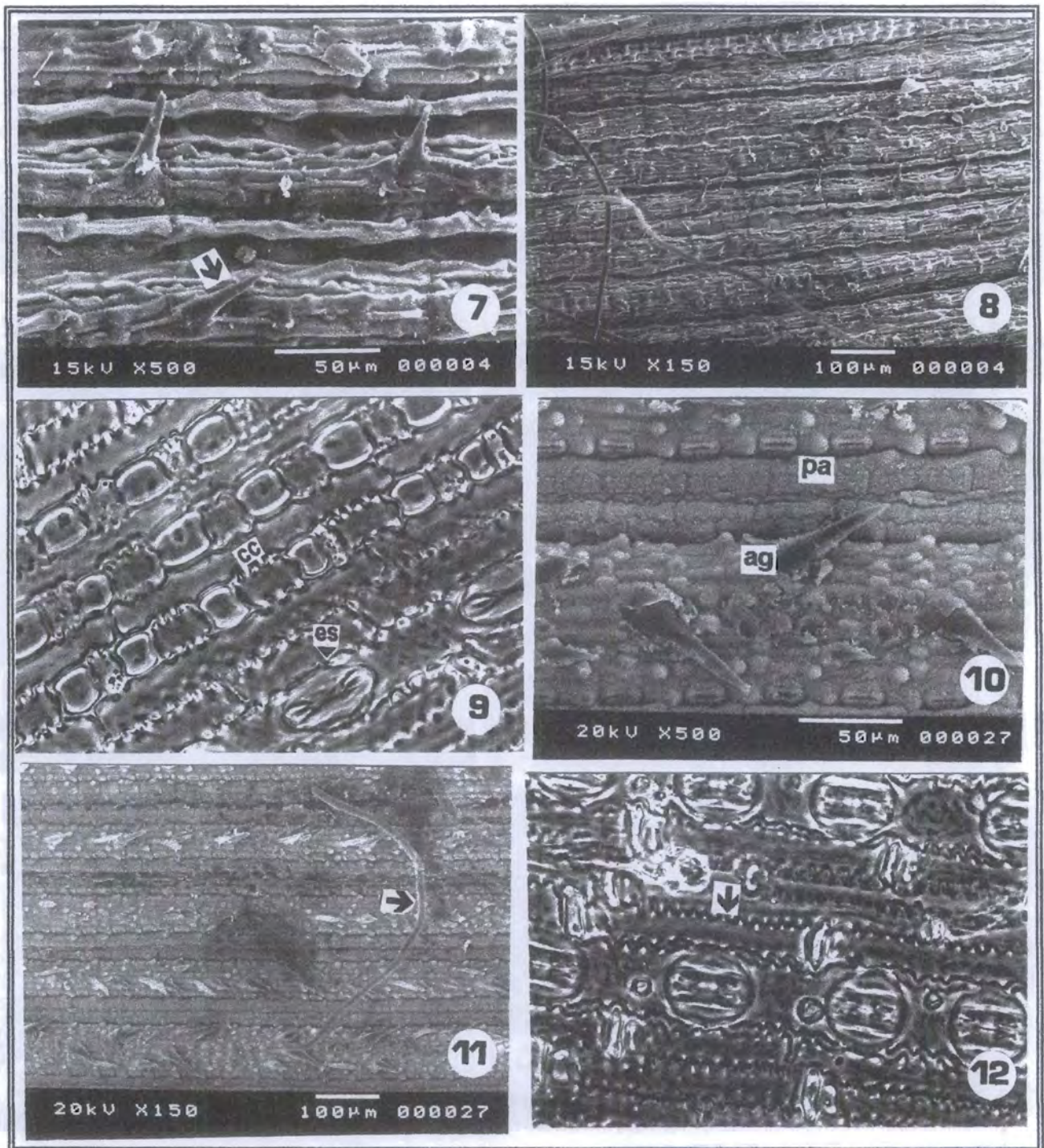
Figuras 1- 33. Características anatómicas de la epidermis de la lámina de la hoja de *Cathestecum* y taxa afines. Las fotografías corresponden a la cara abaxial de la epidermis. En caso diferente, se indica lo correspondiente en la leyenda de la figura. Para las fotomicrografías tomadas en microscopio electrónico, se señala en el pie de cada figura la escala, el voltaje y la magnificación. En las de microscopio óptico se menciona el objetivo y el sistema de iluminación utilizado. **Abreviaturas:**

ag = agujones; cs = células de sílice; es = estomas; ma = macropelos; mi = micropelo; pa = papilas.

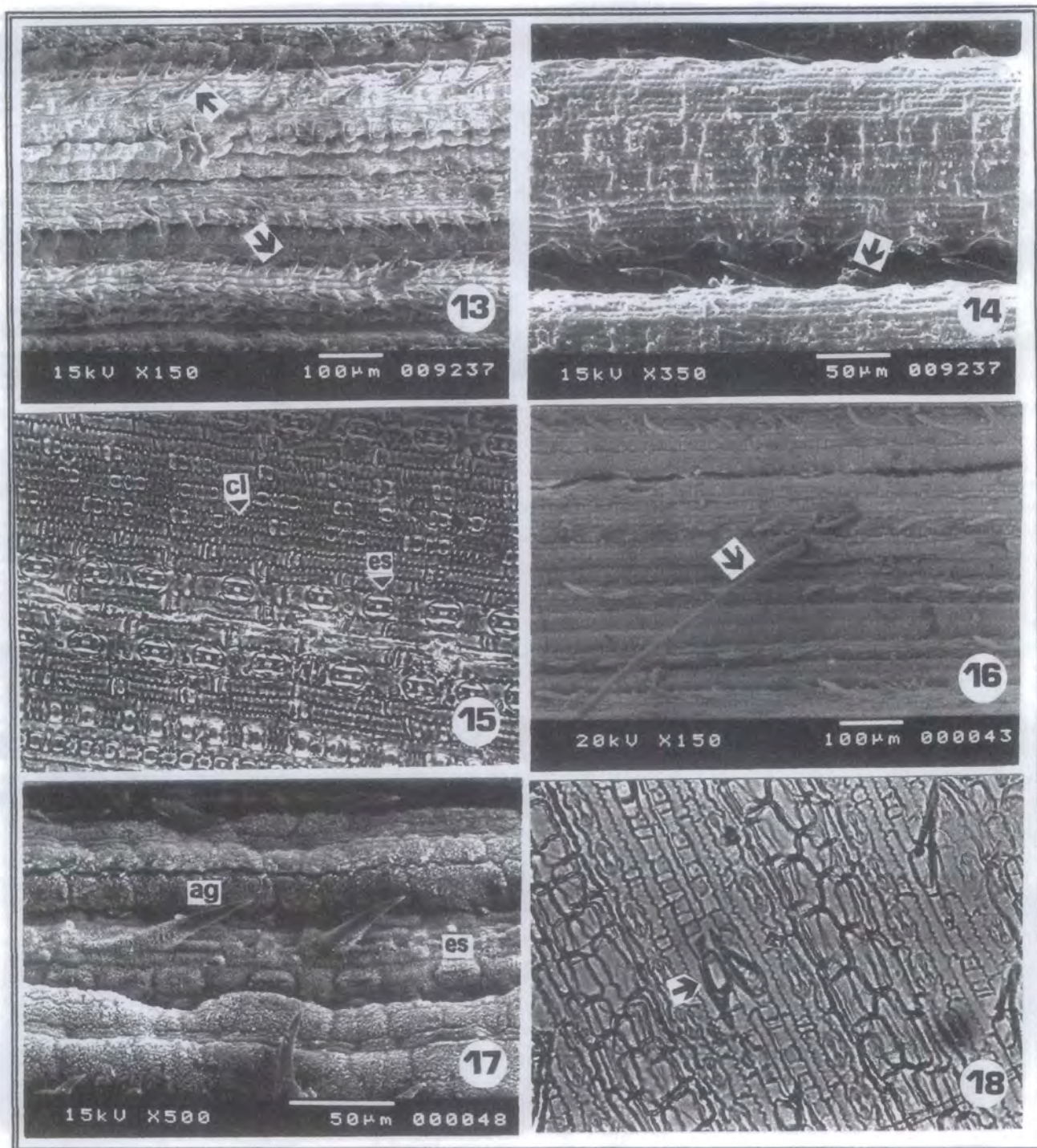


C. brevifolium var. *brevifolium* (Pacheco y Zambrano 2527): **Fig. 1)** macropelos abundantes; **Fig. 2)** agujones y papilas; **Fig. 3)** estomas, 40X, campo claro.

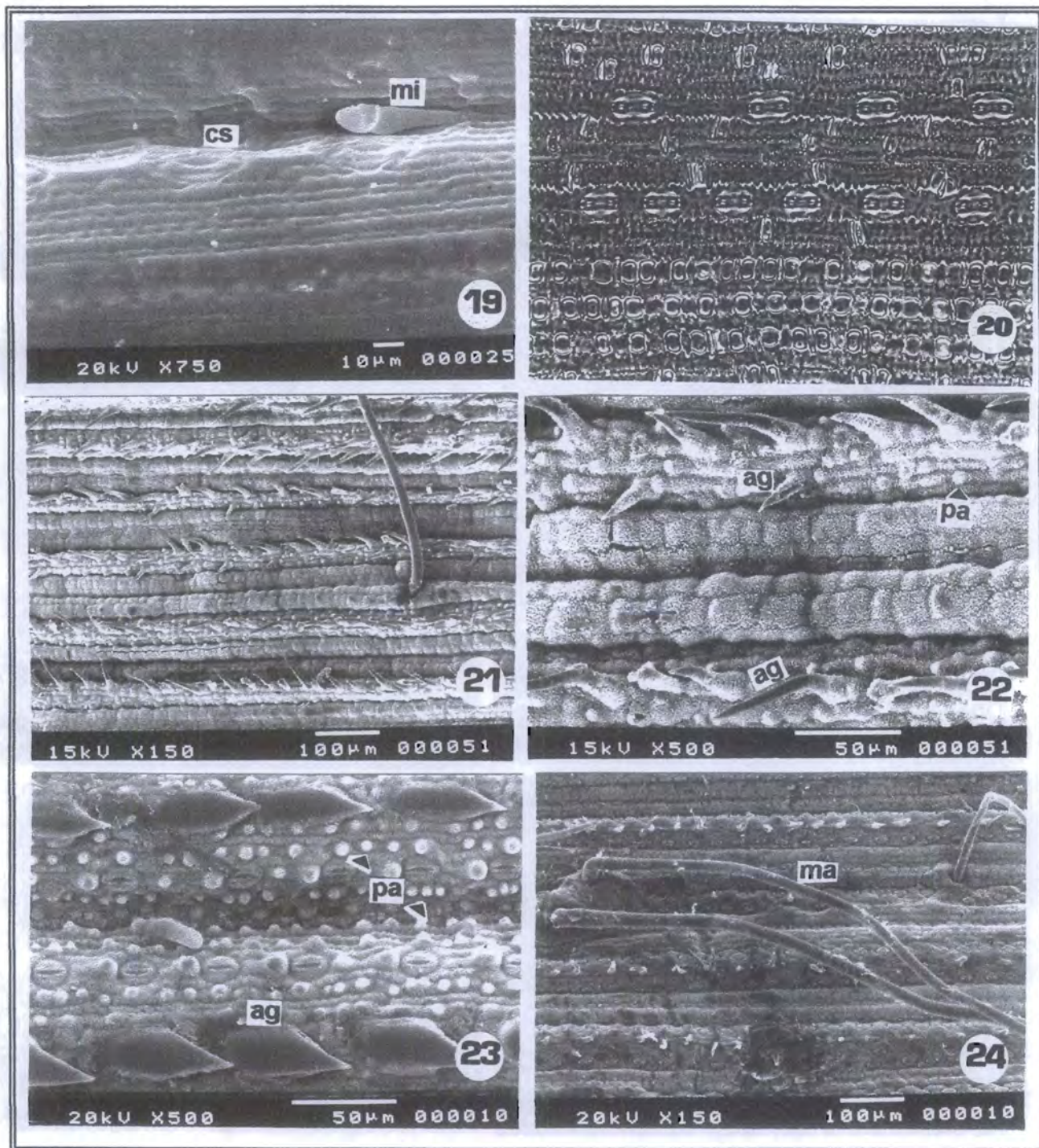
Cathestecum brevifolium var. *hirsutum* (Pacheco y Zambrano 2591): **Fig. 4)** macropelos frecuentes; **Fig. 5)** células de sílice con forma de silla de montar; **Fig. 6)** estomas, 100X, campo claro.



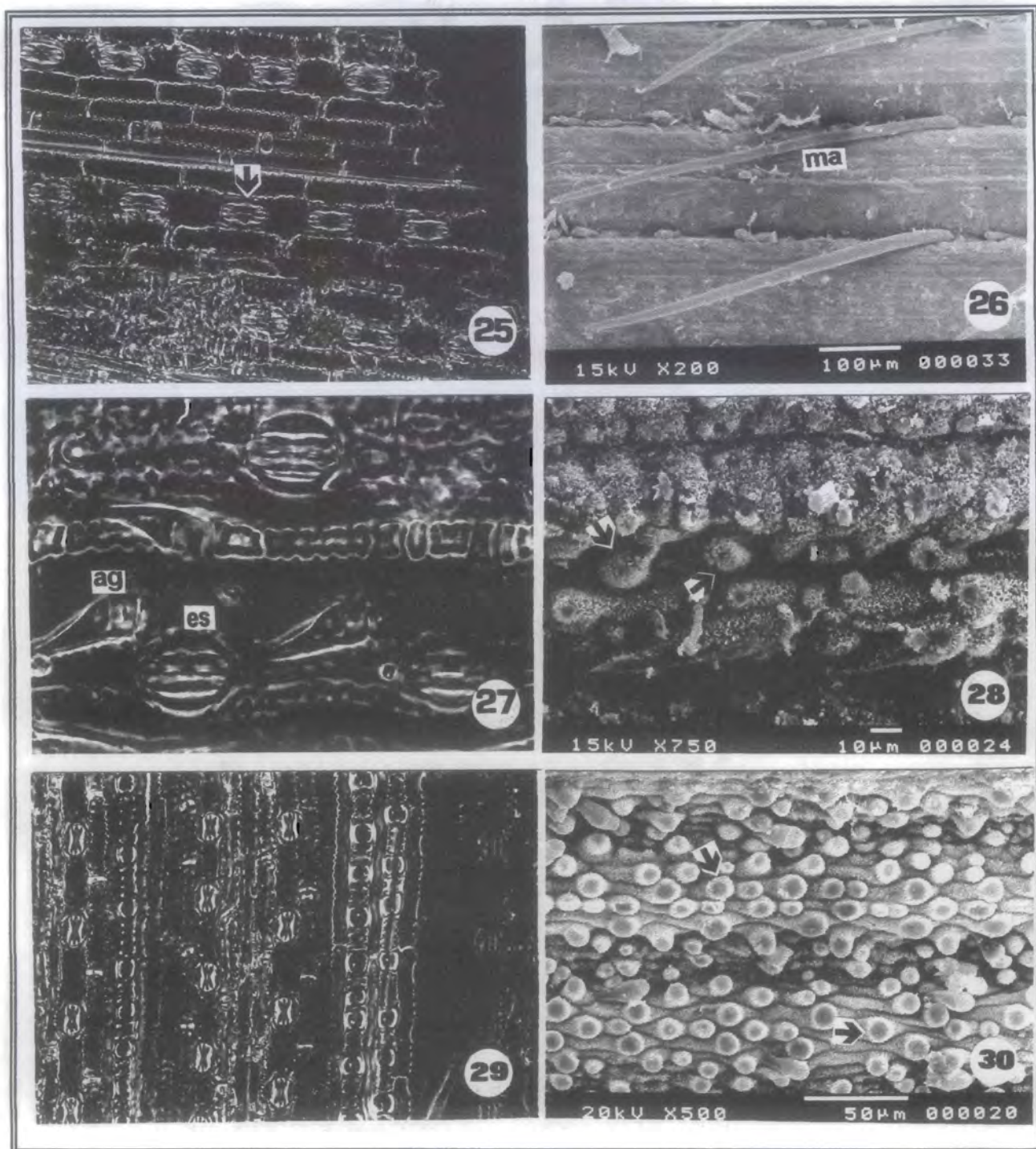
Cathestecum brevifolium var. *ramosum* (Pacheco y Zambrano 2525): **Fig. 7)** aguijones abundantes; **Fig. 8)** márgenes de la lámina; **Fig. 9)** células cortas y estomas, 100X, campo claro. *Cathestecum brevifolium* var. *sonorensis* (Pacheco y Zambrano 2554): **Fig. 10)** aguijones y papilas; **Fig. 11)** macropelo; **Fig. 12)** células largas con paredes fuertemente onduladas, 100X, contraste de fases.



Cathestecum erectum (Chiang *et al.* 9237): **Fig. 13**) agujones abundantes en zona costal; **Fig. 14**) micropelos; **Fig. 15**) células largas con paredes fuertemente onduladas y estomas, 40X, contraste de fases. *Cathestecum prostratum* (Pacheco y Zambrano 2526, 2584): **Fig. 16**) macropelos frecuentes; **Fig. 17**) agujones y estomas; **Fig. 18**) micropelos, 40X, campo claro.



Cathestecum tamaulipense (Pacheco y Zambrano 2552): **Fig. 19**) cuerpos de sílice y micropelo; **Fig. 20**) vista general de la epidermis abaxial, 40X, campo claro. *Cathestecum varium* (Pacheco y Zambrano 2588). **Fig. 21**) epidermis adaxial, vista general; **Fig. 22**) agujones de dos tipos y papilas. *Griffithsochloa multifida* (Pacheco y Zambrano 2533): **Fig. 23**) agujones y papilas; **Fig. 24**) macropelos con células basales especializadas.



Griffithsochloa multifida (Pacheco y Zambrano 2533): **Fig. 25)** estomas triangulares, 40X, contraste de fases. *Bouteloua ehudens* (Pacheco y Zambrano 2560): **Fig. 26)** macropelos frecuentes sin células basales especializadas; **Fig. 27)** estomas y aguijones, 100X, contraste de fases. *Buchloë dactyloides* (Pacheco y Zambrano 2551). **Fig. 28)** papilas abundantes; **Fig. 29)** epidermis adaxial vista general, 40X, contraste de fases.



Pentarraphis polymorpha (Pacheco y Zambrano 2547): **Fig. 31)** aguijones. *Soderstromia mexicana* (Pacheco y Zambrano 2541): **Fig. 32)** micropelos y aguijón; **Fig. 33)** células interestomáticas cuadradas, con bordes cóncavos, 40X, contraste de fases.

Literatura citada

- Brown, W. V. 1958. Leaf anatomy in grass systematics. *Bot. Gaz.* 119: 170-178.
- Clayton, W. D. & S. A. Renvoize. 1986. *Genera Graminum : Grasses of the world*. Kew Bull. Add. Ser. XIII. Royal Botanical Gardens, Kew. England. 389 pp.
- Columbus, J. T. 1996. Lemma micromorphology, leaf blade anatomy, and phylogenetics of *Bouteloua*, *Hilaria*, and relatives (Gramineae: Chloridoideae: Boutelouinae). Ph.D. Diss. University of California at Berkeley. 258 pp.
- Ellis, R. P. 1976. A procedure for standarizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. I. The leaf blade as viewed in the transverse section. *Bothalia* 12 (1): 65-109
- Ellis, R. P. 1979. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. II. The epidermis as seen in surface view. *Bothalia* 12 (4): 641-671
- Metcalf, C. R. 1960. *Anatomy of monocotyledons. I. Gramineae*. Clarendon Press, Oxford. 731 pp.
- Palmer, P. G. & A. E. Tucker. 1981. A scanning electron microscope survey of the epidermis of East African Grasses, I. *Smithsonian Contr. Bot.* 49: 1-84.
- Stewart, D. R. M. 1965. The epidermal characters of grasses, with special reference to East African plains species. Part 1. *Bot. Jb.* 84: 63-116.
- Watson, L. R. & M. J. Dallwitz. 1992. *The grass genera of the world*. Center for Agriculture and Biosciences. Wallingford, U. K. 1038 pp.

Anexo 1. Especímenes utilizados en el estudio de la epidermis de la lámina de *Cathestecum* y taxa afines. Incluye localidades completas, colector(es) y herbario donde están depositados.

Bouteloua eludens Griffiths

México: Sonora: Carretera Imuris-Cananea, km 109, al NW de Cananea, Rancho El Jumate, 31°00.575' LN, 110°30.853' LO, 1200 msnm, *Pacheco y Zambrano 2560* (HERZU, IZTA, MEXU); Carretera Cananea- Agua Prieta, aprox. 27 km al NE de Cananea, 31°05.730' LN, 110°03.159' LO, 1400 msnm, *Pacheco y Zambrano 2561* (HERZU, IZTA, MEXU); Ca. 41 km S of the International border at Nogales along Mexican Hwy 15, 1036 m, *Reeder & Felger 8127* (CHAPA).

Buchloë dactyloides (Nutt.) Engelm.

México: Guanajuato: Rancho La Majada, 2 km de la comunidad de San José de Jofre, 2000 m, *González, s/n* (XAL). México: Mpio. Zempoala, Tepeyahualco, 2400 m, *Hernández 3267*. San Luis Potosí: Carretera Río Verde- Cd. Valles, 6 km al NE de Río Verde, 21°54.760' LN, 99° 55.834' LO, 950 msnm, *Pacheco y Zambrano 2551* (HERZU, IZTA, MEXU).

Cathestecum brevifolium Swallen

var. *brevifolium* D. Pacheco ex G. J. Pierce

México: Guanajuato: Carretera Irapuato-Silao, 19 km al N de Irapuato, 20°51.996' LN, 101°18.336' LO, 1790 msnm, *Pacheco y Zambrano 2527, 2528* (HERZU, IZTA, MEXU). San Luis Potosí: Carretera San Luis Potosí-Río Verde (Méx. 70), 45 km al W de Río Verde, 1 km a la entrada de San Juan Canoa, 22° 01.090' LN, 100°21.649' LO, 1160 msnm, *Pacheco y Zambrano 2550* (HERZU, IZTA, MEXU). Zacatecas: Carretera Guadalajara-Zacatecas (Méx. 54), km 81, al S de Moyagua, poblado El Limón, 1400 msnm, 21°06.813' LN, 103°09.809' LO, *Pacheco y Zambrano 2573* (HERZU, IZTA, MEXU).

var. *ramosum* D. Pacheco ex G. J. Pierce

México: Michoacán: Carretera Apatzingan-Tepalcatepec, km 209, aprox. 6 km de Apatzingan, 1 km antes del Puente Las Majadas, 19°07.573' LN, 102°24.387' LO, 360 msnm, *Pacheco y Zambrano 2523* (HERZU, IZTA, MEXU); carretera (terracería) Apatzingan-Acahuato, aprox. 2 km de Apatzingan, al pie de Cerro El Húngaro, 19°07.137' LN, 102°21.087' LO, 540 msnm, *Pacheco y Zambrano 2525* (HERZU, IZTA, MEXU).

var. *sonorensis* D. Pacheco ex G. J. Pierce

México: Sinaloa: Carretera Guaymas-Hermosillo, 7 km al N de Guaymas, km 155, 28°11.074' LN, 110°59.763' LO, 100 msnm, *Pacheco y Zambrano 2563* (HERZU, IZTA, MEXU). Sonora: 400 km del desvío hacia Carbó, carretera hacia Santa Ana, km 69 desde Hermosillo (Méx 15), 29°41.292' LN, 111°02.271' LO, 520 msnm, *Pacheco y Zambrano 2554* (HERZU, IZTA, MEXU); carretera a la Bahía de San Carlos, 27°58.409' LN, 110°59.441' LO, 20 msnm, *Pacheco y Zambrano 2564* (HERZU, IZTA, MEXU).

var. *hirsutum* D. Pacheco ex G. J. Pierce

El Salvador: Mpio. El Carmen, Depto. de La Unión, 15-18 km al E de San Miguel, carretera San Miguel-La Unión, *Linares y Herrera 4592* (HERZU). México: Oaxaca: Carretera Oaxaca-Tehuantepec (Méx. 190), 81 km de Oaxaca, vía Tehuantepec, 4.5 km de Totolapan, 16°42.339' LN, 96° 19.722' LO, 1000 msnm, *Pacheco y Zambrano 2591* (HERZU, IZTA, MEXU); Carretera Tehuantepec-Oaxaca, km 204, 16°24.477' LN, 95°35.517' LO, 100 msnm, *Pacheco y Zambrano 2592* (HERZU, IZTA, MEXU).

Cathestecum erectum Vasey & Hackel

Estados Unidos: Texas: Presidio, 15-20 mi S of Redford, Bofecillas Mts., *Correl & Johnston 24437* (TEX); Chisos Mt area, Brewster Co, *Warnock 1038* (TEX). México: Coahuila: 33.5 km S of Boquillas on the Muzquiz Hwy not far from the Santa Rosa turnoff, 28°57' N, 102°48' W, 960 m, *Chiang et al., 9237* (MEXU).

Cathestecum prostratum J. Presl

México: Guerrero: Carretera Puente Ixtla-Grutas, 4 km del entronque a Amacuzac o 4 km al N de Michapa, 18°38.790' LN, 99°23.674' LO, 1040 msnm, *Pacheco y Zambrano 2531* (HERZU, IZTA, MEXU); carretera Iguala-Chilpancingo, entrada a Zacacoyuya, 18°15.234' LN, 99°31.721' LO, 854 msnm, *Pacheco y Zambrano 2538* (HERZU, IZTA, MEXU); carretera hacia Xochipala, a 9.5 km del entronque carretera Chilpancingo-Iguala, 4 km de la estación de microondas de Xochipala (N de Xochipala), 17°47.239' LN, 99°36.940' LO, 1100 msnm, *Pacheco y Zambrano 2540* (HERZU, IZTA, MEXU). Michoacán: Carretera Cuatro Caminos-La Huacana, a 300 m del Puente El Naranjo, 13 km del entronque La Huacana-Nueva Italia, 18°54.731' LN, 102° 02.606' LO, 300 msnm, *Pacheco y Zambrano 2526* (HERZU, IZTA, MEXU). Oaxaca: 5 km al S de Huajuapam de León, vía Oaxaca, 17°46.165' LN, 97°45.355' LO, 1520 msnm, *Pacheco y Zambrano 2584* (HERZU, IZTA, MEXU).

Cathestecum tamaulipense D. Pacheco & O. Zambrano ex G. J. Pierce

México: Tamaulipas: Carretera Santander Jiménez- San Fernando, 15 km al N de Santander Jiménez, aprox. 200 m de la entrada al Ejido El Encinal, 24°23.867' LN, 98°23.300' LO, 150 msnm, *Pacheco y Zambrano 2552* (HERZU, IZTA, MEXU); Santander Jiménez, Aldama cenotes, *Valdés 2402* (ASNM).

Cathestecum varium Swallen

México: Oaxaca: Carretera Huajuapam de León- Tehuacán, km 65, SW de Tehuacán, 18°10.654' LN, 97°40.997' LO, 1570 msnm, *Pacheco y Zambrano 2588* (HERZU, IZTA, MEXU); carretera Huajuapam de León- Tehuacán, km 71, 1 km de Huapanapan, 18°07.881' LN, 97°40.739' LO, 1620 msnm, *Pacheco y Zambrano 2585, 2586* (HERZU, IZTA, MEXU). Puebla: 5 km al NW de Ajalpan, 1300 msnm, *Medrano et al., 1445* (COCA).

Griffithsochloa multifida (Griffiths) Pierce

México: Chihuahua: Mpio. Bocoyna, San Juanito, *Estrada s/n* (ASNM). Guerrero: Carretera hacia Taxco, 20 km al NE de Taxco, entrada a Papala, 18°36.540 LN, 99°32.190 LO, 1520 msnm, *Pacheco y Zambrano 2533* (HERZU, IZTA, MEXU). Oaxaca: Autopista Nochixtlán-Oaxaca, aprox. 3 km del desvío a Nochixtlán, 17°24.012' LN, 97°09.473' LO, 1840 msnm, *Pacheco y Zambrano 2590* (HERZU, IZTA, MEXU).

Pentarraphis polymorpha (E. Fourn.) Griffiths

México: México: Cerro de la Cruz, 5 km al NW de Tepetzotlan, 2400 msnm, *Rzedowski 31963* (ENCB). Querétaro: Carretera Amealco- San Juan del Río, aprox. 5 km al SE de Amealco rumbo a San Juan del Río, 20°13.487' LN, 100°05.778' LO, 2320 msnm, *Pacheco y Zambrano 2547* (HERZU, IZTA, MEXU).

Soderstromia mexicana C. V. Morton

México: Guerrero: Carretera Puerto Marqués- San Marcos (Méx. 200), a 13 km de San Marcos, dirección NW o 4 km del Puente La Estancia, 16°46.834' LN, 99°29.345' LO, 90 msnm, *Pacheco y Zambrano 2541* (HERZU, IZTA, MEXU); carretera San Marcos-Cruz Grande, a 3 km al NW de Cruz Grande, tronque para Tierra Colorada, 16°43.605' LN, 99°08.460' LO, 70 msnm, *Pacheco y Zambrano 2542* (HERZU, IZTA, MEXU).

Capítulo 4

Anatomía: Micromorfología de la lema en *Cathestecum* (Poaceae: Chloridoideae: Boutelouinae) *

Darisol Pacheco Rivera
Patricia Dávila Aranda

Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Estudios Superiores Iztacala.
Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos (UBIPRO). Av. de los Barrios s/n, Los Reyes
Iztacala, Tlalnepantla, Edo. de México, 54090.
darisalp@hotmail.com; pdavilaa@servidor.unam.mx

y

Jesús Valdés Reyna

Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro
Depto. de Botánica. Buenavista, Saltillo, Coahuila. jvaldes@narro.uaaan.mx

Resumen

Dada la utilidad taxonómica que presentan los caracteres de la epidermis de la lema y la escasez de información del género *Cathestecum*, se examinan, describen y comparan estas características con aquellas presentadas por géneros afines de la subtribu Boutelouinae, para dilucidar sobre los posibles caracteres con valor taxonómico. Los resultados mas significativos muestran la presencia de papilas en *C. tamaulipense*, *C. erectum* y *C. brevifolium* var. *sonorense*, la ausencia de aguijones y células de corcho en *C. brevifolium* y la ausencia de cuerpos de sílice en todas las especies de *Cathestecum*. Los géneros afines *Buchloë*, *Soderstromia*, *Griffithsochloa*, *Pentarraphis* y *Bouteloua*, representados en su

* artículo aceptado para su publicación en Acta Bot. Mexicana

mayoría por una sola especie, excepto *Bouteloua* y *Pentarraphis*, presentan abundantes papilas (no observadas en *Bouteloua eludens* ni en *Griffithsochloa multifida*) y células de corcho. Los cuerpos de sílice solo se observaron en *Buchloë dactyloides*. Se concluye que algunas características micromorfológicas estudiadas pueden considerarse de valor taxonómico para separar las especies de *Cathestecum*, así como establecer junto a otras fuentes de evidencia morfológicas, relaciones entre los taxa de la subtribu Boutelouinae.

Palabras claves: anatomía de gramíneas, lema, superficie

Abstract

Given the taxonomical utility of lemma epidermis characters and the scarcity of information for the genus *Cathestecum*, this characteristics are examined, described and compared with those of related genera in the subtribe Boutelouinae for to discuss the characters of taxonomic value. The most significant results were the presence of papillae in *C. tamaulipense*, *C. erectum* and *C. brevifolium* var. *sonorense*, the absence of prickles and cork cells in *C. brevifolium* and the absence of silica bodies in all species of *Cathestecum*. Related genera (*Buchloë*, *Soderstromia*, *Griffithsochloa*, *Pentarraphis* and *Bouteloua*), represented by a single species (except *Bouteloua* and *Pentarraphis*), have abundant papillae (not observed in *Bouteloua eludens* and *Griffithsochloa multifida*) and cork cells. Silica bodies were observed only in *Buchloë dactyloides*. It is concluded that some of the micromorphological characters studied may be of taxonomic value for separating species of *Cathestecum*, as well as for establishing along with others morphological sources, relationships among the taxa of subtribe Boutelouinae.

Key words: grass anatomy, lemma, surface.

Introducción

El género *Cathestecum* J. Presl se incluye en la subfamilia Chloridoideae, la cual se distribuye en las regiones cálido-secas del mundo. Fue descrito por primera vez en 1830 y su posición taxonómica a nivel de tribu y subtribu dentro de las gramíneas ha variado de acuerdo a diferentes apreciaciones. Las clasificaciones más recientes ubican a *Cathestecum* en la tribu Chlorideae *sensu lato* (Watson & Dallwitz, 1992), mientras que Clayton & Renvoize (1986), Pohl *en* Davidse *et al.*, (1994), así como Valdés y Dávila (1995), lo circunscriben en la tribu Cynodonteae, subtribu Boutelouinae, subfamilia Chloridoideae.

En cuanto al número total de especies para este género, también ha habido cambios importantes basados en datos de diferentes fuentes, principalmente de tipo macromorfológico (Vasey, 1884; Beal, 1896; Griffiths, 1912; Hitchcock, 1913, 1950; Swallen, 1937 y Pierce, 1978, 1979). Para este estudio se reconocen 5 especies y 4 variedades (Pierce, 1979): *C. brevifolium* (var. *brevifolium*, var. *hirsutum*, var. *ramosum* y var. *sonorense*); *C. erectum*; *C. prostratum*; *C. tamaulipense* y *C. varium*. Asimismo, *Cathestecum* ha sido asociado con otros géneros como *Buchloë*, *Buchlominus*, *Cyclostachya*, *Pentarraphis*, *Pringleochloa* y *Opizia* (Reeder & Reeder, 1963, 1966; Reeder *et al.*, 1965; Reeder, 1969; Rzedowski, 1975) y con *Griffithsochloa* (Pierce, 1978).

En lo referente a la distribución geográfica de las especies de *Cathestecum*, estas se encuentran desde el sur de Texas en Estados Unidos hasta México, Guatemala, Honduras y El Salvador, en Centroamérica. Su principal centro de diversidad es México, por lo que algunos autores consideran al género como endémico a México y Centroamérica (Swallen, 1937).

De manera general, a estas plantas se les encuentra creciendo en regiones tropicales, de baja precipitación y sometidas a condiciones de sequía severa. Algunas especies forman extensas áreas a la orilla de caminos y carreteras; en otros casos constituyen el sustrato herbáceo dominante dentro de algunas comunidades vegetales y un recurso importante como forraje para consumo animal.

Como se mencionó anteriormente, los caracteres más utilizados en la delimitación de los taxa pertenecientes a este grupo han sido los macromorfológicos; sin embargo, en las gramíneas se ha demostrado la utilidad taxonómica de caracteres anatómicos a nivel de hoja (epidermis y corte transversal de lámina) y de la espiguilla. La epidermis de la lema, aunque menos estudiada que la epidermis de la lámina, ha facilitado la obtención de dichos caracteres, tal como puede evidenciarse en diferentes estudios comparativos realizados (Terrell & Wergin, 1981, Terrell *et al.*, 1983; Zuloaga & Sendulsky, 1988; Peterson, 1989; Valdés & Hatch, 1991; Columbus, 1996 y Snow, 1996).

De estos trabajos, los cuatro últimos reportan resultados para taxa de Chloridoideae y en especial el de Columbus (1996), en el cual estudia la subtribu Boutelouinae. Por otro lado, Pierce (1979), en su trabajo biosistemático de *Cathestecum* y *Griffithsochloa* reporta resultados de observaciones anatómicas de transcortes y epidermis de lámina, pero no incluye el estudio de la epidermis de las lemas.

Dada la poca información taxonómica disponible del género *Cathestecum*, los objetivos de este estudio son: 1) examinar y describir las características micromorfológicas de la epidermis abaxial de la lema en las especies de *Cathestecum*; 2) comparar estas características con aquellas presentadas por otros géneros afines de la subtribu Boutelouinae y 3) dilucidar sobre los posibles caracteres con valor taxonómico.

Materiales y métodos

Fueron removidas las lemas totalmente desarrolladas de diez especies pertenecientes a seis géneros de la subtribu Boutelouinae, incluyendo las cinco especies de *Cathestecum* (Anexo 1). El material, en su mayor parte, provino de colectas recientes y en los casos donde no se contaba con éste, se tomaron de ejemplares herborizados. Un promedio de tres especímenes, representativos del intervalo geográfico de cada especie, fueron seleccionados. Las lemas fueron removidas del flósculo inferior de la espiguilla central de la rama, o de los flósculos fértiles-femeninos para los taxa con espiguillas dimorfas (*Buchloë dactyloides*, *Cathestecum brevifolium* y *Soderstromia mexicana*).

Posteriormente las lemas fueron fijadas en portamuestras de aluminio, con la ayuda de una cinta adhesiva de carbón conductivo y cubiertas durante 3-4 minutos con un baño de oro en un evaporador de vacío marca Desk II. Algunas de las lemas fueron tratadas con xileno durante 30-45 minutos para remover la cera cuticular, la cual puede ocultar algunos elementos de la superficie. Sin embargo, al comparar los resultados con las lemas no tratadas, no hubo diferencias significativas.

Cada lema fue examinada en un microscopio electrónico de barrido marca JEOL, modelo JSM-5310 LV, a un voltaje entre 10 y 20 kV y a diferentes aumentos. En algunos casos, fue necesario el uso del microscopio estereoscópico para complementar y verificar la información obtenida. Las fotografías fueron tomadas utilizando placas fotográficas 4x5 pulg., Kodak TMax 100.

La superficie observada fue la epidermis abaxial, específicamente la porción media central situada entre las nervaduras. El lado adaxial de las lemas no presentó caracteres taxonómicos informativos por lo cual no se incluyó en el estudio. Para la terminología empleada se siguió a Ellis (1976, 1979), Palmer & Tucker (1981) y la señalada por la Systematics Association Committee for Descriptive Biological Terminology (1962).

Resultados y discusión

En el Anexo 2, se muestra el formato seguido para la observación y descripción de la epidermis abaxial de la lema, utilizando 28 caracteres en total. Con base en estas características y usando la terminología de los autores mencionados en el párrafo anterior, se presenta la descripción para las especies de *Cathestecum*.

Cathestecum brevifolium. **Células largas intercostales:** Paredes lisas a ligeramente onduladas en var. *brevifolium*, ligeramente onduladas en variedades *hirsutum* y *sonorense*. **Papilas:** Presentes en var. *sonorense*, circulares o redondeadas, dorsales en las células largas, 1 por célula, en hileras horizontales (Fig. 1). **Aguijones:** Observados solo en la var.

sonorense, base elíptica, generalmente 1 aguijón por célula, en hileras horizontales (Fig. 1). **Micropelos:** Observados solo en la var. *brevifolium*, bicelulares, claviformes, ápice redondeado, célula basal mas larga que la distal, base contraída o estrecha (Fig. 2). **Macropelos:** No observados en var. *sonorense*; unicelulares, escasos, con el ápice puntiagudo en la variedades *ramosum* y *brevifolium* (Fig. 2); con 2 o mas células, abundantes, el ápice puntiagudo en las variedades *hirsutum* (Fig. 3). **Células de corcho:** No observadas. **Células de sílice:** No observadas.

Cathestecum erectum. **Células largas intercostales:** Paredes ligeramente onduladas. **Papilas:** Circulares o redondeadas, dorsales en células largas, 1 por célula, en hileras horizontales (Fig.4). **Aguijones:** Base elíptica, 1 aguijón por célula, en hileras horizontales (Fig. 4). **Micropelos:** Bicelulares, claviformes, el ápice ligeramente puntiagudo, la base estrecha (Fig. 5). **Macropelos:** Unicelulares, paredes delgadas, abundantes (Fig. 14). **Células de corcho:** Con forma de peso vertical (más anchas o altas que largas) y bordes irregulares (Fig 5). **Células de sílice:** No observadas.

Cathestecum prostratum. **Células largas intercostales:** Paredes lisas o ligeramente onduladas (Fig. 6). **Papilas:** No observadas. **Aguijones:** Base elíptica, 1 aguijón por célula, en hileras horizontales. **Micropelos:** Bicelulares, claviformes, ápice ligeramente puntiagudo, base estrecha. **Macropelos:** Unicelulares, paredes delgadas, frecuentes a abundantes. **Células de corcho:** Con forma de peso vertical (más anchas o altas que largas) y bordes irregulares (Fig. 7). **Células de sílice:** No observadas.

Cathestecum tamaulipense: **Células largas intercostales:** Paredes medianamente onduladas. **Papilas:** Circulares o redondeadas, dorsales en las células largas, 1 por célula, arreglo irregular (presenta algunas zonas sin papilas) (Fig. 8). **Aguijones:** Base elíptica, 1 aguijón por célula, en hileras horizontales o de manera irregular. **Micropelos:** Bicelulares, claviformes, con el ápice redondeado y la base estrecha. **Macropelos:** Unicelulares, paredes delgadas, abundantes (Fig. 9). **Células de corcho:** Con forma de peso vertical (más anchas o altas que largas) y bordes irregulares **Células de sílice:** No observadas.

Cathestecum varium. **Células largas intercostales:** Cuadradas, con paredes moderadamente onduladas. **Papilas:** No observadas. **Aguijones:** No observados. **Micropelos:** Bicolulares, claviformes, con el ápice redondeado y base estrecha. **Macropelos:** No observados. **Células de corcho:** Con forma de peso vertical (más anchas o altas que largas) y bordes irregulares (Fig. 10). **Células de sílice:** No observadas.

Seguidamente, se analizan de manera comparativa, las principales características de las lemas observadas en las especies de *Cathestecum* y en los taxa afines. Asimismo, un resumen de estos resultados donde se confrontan taxa versus presencia/ausencia de estructuras, se presenta en el Anexo 3. Como detalle importante se puede mencionar que la abundancia de cera cuticular en muchos casos dificultó la observación de algunas células (aún con tratamiento de xileno), por lo que es probable que el estudio de este atributo podría generar información de utilidad taxonómica.

Micropelos: Fueron observados en todos los taxa analizados, excepto *C. brevifolium* variedades *hirsutum*, *ramosum* y *sonorense*. Se caracterizan por ser bicelulares, con la célula basal más larga y menos inflada que la distal. El ápice de la célula distal es redondeado, aunque existen formas ligeramente puntiagudas en *C. erectum* y *C. prostratum*.

Papilas: *C. tamaulipense* y *C. brevifolium* var. *sonorense* presentaron papilas circulares o redondeadas, con posición distal y arregladas en hileras horizontales. El número de papilas por célula larga fue de uno en la var. *sonorense* e irregular en *C. tamaulipense*, debido a que tenía zonas sin papilas. De los taxa afines a *Cathestecum*, se observaron estas estructuras en *Buchloë dactyloides*, *Pentarraphis polymorpha* y *Soderstromia mexicana*. En la primera especie las papilas son redondeadas, escasas y distribuidas de manera irregular (Fig. 11). En *S. mexicana* son abundantes, circulares y elípticas, arregladas en hileras (Fig.12). En *P. polymorpha* se destacan por su mayor tamaño, abundancia (más de una papila por célula larga), su posición central o distal y su arreglo irregular en las células

largas (Fig. 13). Por último, en *Griffithsochloa multifida* y *Bouteloua eludens* no se observaron papilas.

Aguijones: No se observaron agujones en *C. varium* y *C. brevifolium* variedades *brevifolium*, *hirsutum* y *ramosum*. El resto de los taxa de *Cathestecum* presentan por lo general un aguijón por célula, con la base elíptica y distribución en hileras simples; sin embargo, *C. tamaulipense* exhibió algunas zonas sin agujones. Asimismo, en *B. eludens*, *B. dactyloides*, *G. multifida* y *P. polymorpha* se presentaron estas estructuras distribuidas de manera irregular, siendo los agujones más largos, abundantes y agudos en el último caso (Fig. 13). *S. mexicana* no presentó agujones.

Macropelos: En *C. varium* y *C. brevifolium* variedades *ramosum* y *sonorense*, no se evidencia la presencia de macropelos, al igual que en *B. dactyloides*. Por el contrario, estos macropelos son abundantes (más de 10) en *C. erectum*, *C. prostratum*, *C. tamaulipense*, *C. brevifolium* var. *hirsutum* y *P. polymorpha* (Figs. 3, 9, 13 y 14); frecuentes (entre 3-10) en *B. eludens* y *G. multifida* y escasos (entre 1-2) en *C. brevifolium* var. *brevifolium*. Asimismo, con excepción de la var. *hirsutum*, donde se observaron macropelos unicelulares y multicelulares, en el resto de los taxa son unicelulares, con las paredes delgadas y el ápice puntiagudo (excepto en *P. polymorpha* donde son curvos, con paredes gruesas y el ápice es más agudo). Un detalle importante fue visto en *C. tamaulipense*, donde los macropelos son mucho más delgados con relación a los que se presentan en las otras especies (Fig. 9).

Células de corcho: Excepto en *C. brevifolium*, en todas las especies analizadas se observaron células de corcho. Estas se caracterizan por ser alargadas, delgadas a elípticas y con paredes de bordes irregulares. La frecuencia de estas células es variable, pero por lo general son más abundantes hacia el ápice y márgenes de la lema. Columbus (1996), reporta a estas células como cavidades producto del colapsamiento de las paredes celulares. Del total de taxa analizados, *C. varium* fue la especie que presentó la mayor cantidad de células de corcho (Fig. 10).

Células de sílice: No se observaron células de sílice en ninguna especie de *Cathestecum*. De los taxa afines, solo en *B. dactyloides* pudieron observarse claramente estos cuerpos, con forma de silla de montar (saddle shaped) y acompañados de papilas (Fig. 11).

Células largas: En todos los casos analizados, excepto en *C. varium* que presentó una forma cuadrada, las células fueron rectangulares, es decir, mas largas que anchas. La ondulación de las paredes fue variable, desde lisas en *C. prostratum* y en la var. *brevifolium*, ligeramente onduladas en *C. erectum*, *C. tamaulipense*, hasta moderadamente onduladas en *C. varium* y *C. brevifolium var. sonorensis*. Paredes ligeramente onduladas se observaron en las especies afines, destacando las de *B. eludens* por ser ligeramente elevadas (Fig. 15).

Figuras 1-15. Características micromorfológicas de la lema en *Cathestecum* y taxa afines de la subtribu Boutelouinae. **Abreviaturas:** papilas (pa); aguijones (ag); macropelos (ma); micropelos (mi); células de corcho (cc); células largas (cl). La escala y la magnificación utilizada se incluye al pie de cada fotografía. **Especímenes usados:** *Pacheco y Zambrano 2563* (Fig. 1); *Pacheco y Zambrano 2527* (Fig. 2); *Pacheco y Zambrano 2591* (Fig. 3); *Chiang et al. 9237* (Figs. 4, 5 y 14); *Pacheco y Zambrano 2531* (Fig. 6); *Pacheco y Zambrano 2584* (Fig. 7); *Pacheco y Zambrano 2552* (Figs. 8 y 9); *Pacheco y Zambrano 2588* (Fig. 10); *Pacheco y Zambrano 2551* (Fig. 11); *Pacheco y Zambrano 2560* (Fig. 12); *Pacheco y Zambrano 2547* (Fig. 13); *Pacheco y Zambrano 2561* (Fig. 15).

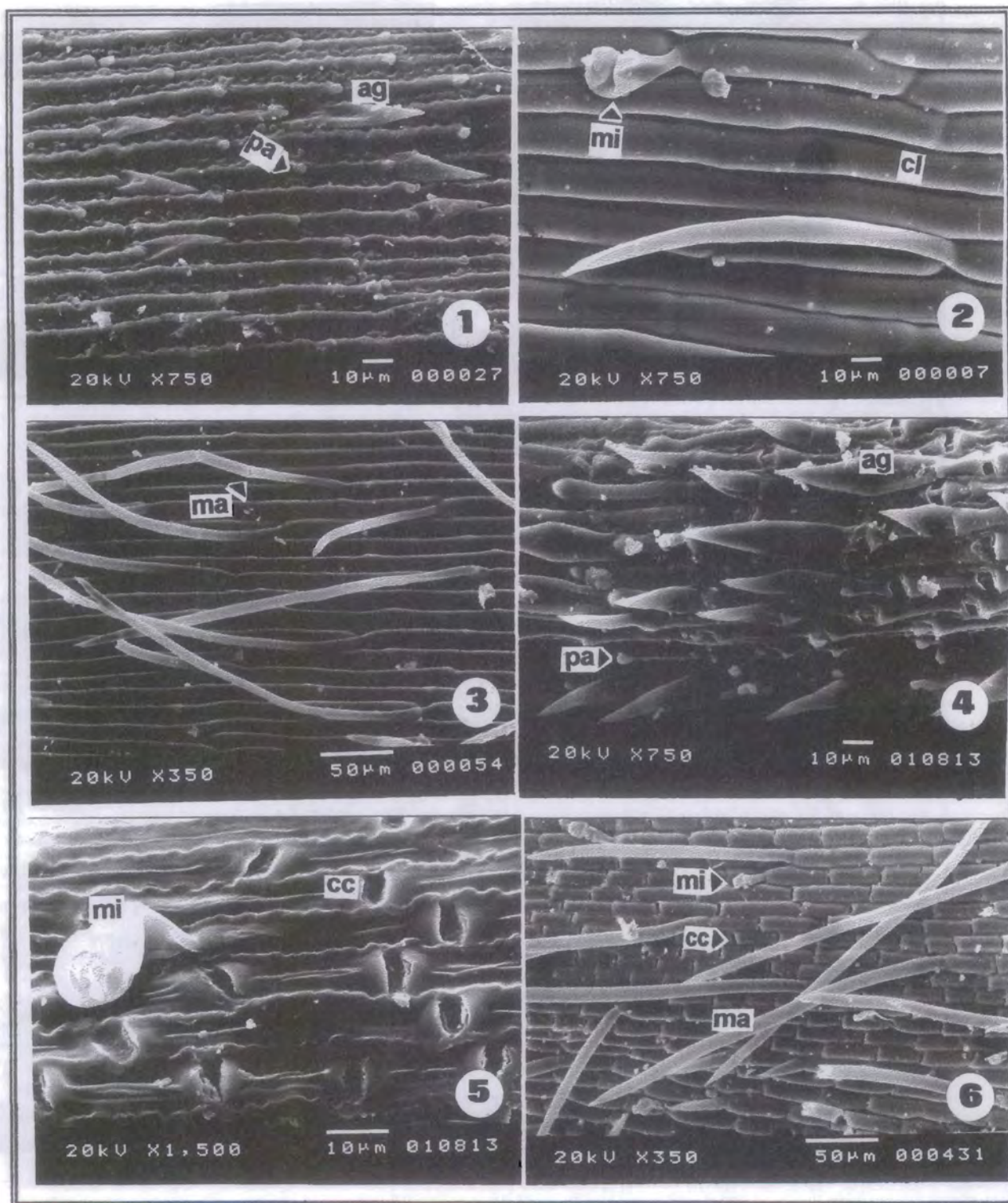


Fig. 1) *C. brevifolium* var. *sonorensis*: papilas circulares y agujones. **Fig. 2)** *C. brevifolium* var. *brevifolium*: paredes de células largas lisas y micropelo claviforme. **Fig. 3)** *C. brevifolium* var. *hirsutum*: abundantes macropelos. **Fig. 4)** *C. erectum*: papilas circulares y agujones en hileras. **Fig. 5)** *C. erectum*: células de corcho y micropelo claviforme. **Fig. 6)** *C. prostratum*: células de corcho, macropelos y agujones.

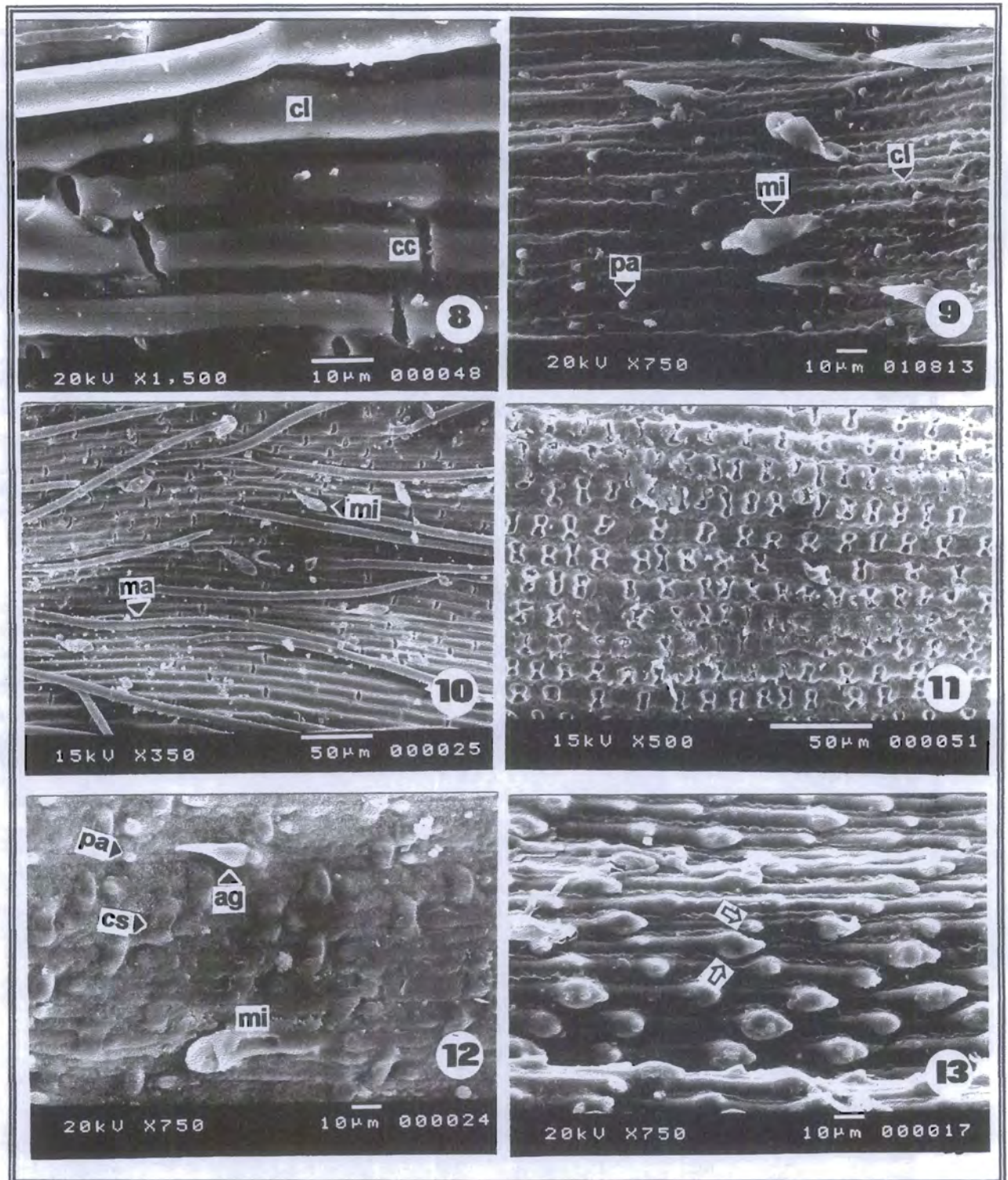


Fig. 7) *C. prostratum*: células de corcho altas y células largas. **Fig. 8)** *C. tamaulipense*: células largas con paredes medianamente onduladas, micropelos y papilas circulares. **Fig. 9)** *C. tamaulipense* con abundantes macropelos delgados y micropelos. **Fig. 10)** *C. varium*: abundantes células de corcho. **Fig. 11)** *Buchloë dactyloides*: cuerpos de sílice, papilas circulares, agujones y micropelos. **Fig. 12)** *Soderstromia mexicana* con 2 tipos de papilas.



Fig. 13) *Pentarraphis polymorpha*: abundantes macropelos y papilas circulares. **Fig. 14)** *C. erectum*: abundantes macropelos unicelulares. **Fig. 15)** *Bouteloua eludens*: células largas ligeramente levantadas.

Conclusiones

Las características micromorfológicas examinadas y descritas del género *Cathestecum* sugieren, de manera general, que algunos de los caracteres anatómicos de la lema presentan poca variación entre las especies, especialmente los relacionados con las formas observadas en las diferentes estructuras. Sin embargo, resaltan características como las células largas intercostales cuadradas en *C. varium*, ausencia de papilas en *C. prostratum* y *C. varium*, papilas formando hileras horizontales en *C. erectum* y la distribución irregular de las papilas junto a macropelos más delgados en *C. tamaulipense*.

Con relación a *C. brevifolium*, un carácter distintivo observado fué la ausencia de células de corcho. Asimismo, se pueden apreciar características que permiten distinguir las variedades, como son, la presencia de aguijones y papilas en la var. *sonorensis*, la abundancia de macropelos bicelulares o multicelulares en la var. *hirsutum*, macropelos escasos en la var. *brevifolium* y zonas con ausencia de aguijones en la var. *ramosum*.

Por otro lado, características como las células de sílice (observadas solo en *Buchloë dactyloides*), papilas de dos formas diferentes (*Soderstromia mexicana*) y de mayor tamaño (*Pentarraphis polymorpha*, *B. dactyloides*), macropelos curvos y de paredes gruesas (*P. polymorpha*) y paredes de células largas ligeramente levantadas (*Bouteloua eludens*), poseen significado taxonómico para separar estos taxa dentro de la subtribu Boutelouinae.

Agradecimientos

Agradecemos a la M. en C. Silvia Espinosa del Laboratorio de Microscopía Electrónica de la Facultad de Ciencias, UNAM, por su asistencia técnica y sus valiosas sugerencias en la toma de las fotografías.

Literatura citada

- Beal, W. J. 1896. Grasses of North America. 2 Vols. The grasses classified, described.
Henry Holt & Co. New York. 706 pp.
- Clayton, W. D. & S. A. Renvoize. 1986. Genera Graminum: Grasses of the world. Kew
Bull. Add. Ser. XIII. 389 pp.
- Columbus, J. T. 1996. Lemma micromorphology, leaf blade anatomy and phylogenetics of
Bouteloua, *Hilaria* and relatives (Gramineae: Chloridoideae: Boutelouinae). Ph.D.
Dissertation. University of California, Berkeley. 258 pp.
- Ellis, R. P. 1976. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae.
I. The leaf blade as viewed in the transverse section. *Bothalia* 12(1): 65-109.
- Ellis, R. P. 1979. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae.
II. The epidermis as seen in surface view. *Bothalia* 12(4): 641-671.
- Griffiths, D. 1912. The grama grasses: *Bouteloua* and related genera. *Contr. U. S. Natl.*
Herb. 14: 343-428.
- Hitchcock, A. S. 1913. Mexican grasses in the United States National Herbarium. *Contr.*
U.S. Natl. Herb. 17(3): 181-389.
- Hitchcock, A. S. 1950. *Manual of Grasses of United States*. Ed. 2. U.S. Dept. Agric. Misc.
Pub. 200: 1-1051.
- Holmgren, P. K., N. H. Holmgren & L. C. Barnett, Eds. 1990. *Index Herbariorum*, I. Ed. 8.
New York Botanical Garden, Bronx.
- Palmer, P. G. & E. Tucker. 1981. A scanning electron microscope survey of the epidermis
of East African grasses. I. *Smithsonian Contr. Bot.* 49: 1-84.

- Peterson, P. M. 1989. Lemma micromorphology in the annual *Muhlenbergia* (Poaceae). *SouthW. Naturalist* 34(1): 61-71.
- Pierce, G. J. 1978. *Griffithsochloa*, a new genus segregated from *Cathestecum* (Gramineae). *Bull. Torrey Bot. Club* 105:134-138.
- Pierce, G. J. 1979. A biosystematic study of *Cathestecum* and *Griffithsochloa* (Gramineae). Ph.D. Diss. University of Wyoming. Laramie, Wyo. 244 pp.
- Pohl, R. W. 1994. *Cathestecum*. *En: G. Davidse, M. Sousa y A. Chater (eds). Flora Mesoamericana*. Vol. 6. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. Pp. 296.
- Reeder, J. R. 1969. Las gramíneas dioicas de México. *Bol. Soc. Bot. México*. 30:121-126.
- Reeder, J. R. & C. G. Reeder. 1963. Notes on Mexican grasses. II. *Cyclostachya* a new dioecious genus. *Bull. Torrey Bot. Club*. 90:193-201.
- Reeder, J. R. & C. G. Reeder. 1966. Notes on Mexican grasses. IV. Dioecy in *Bouteloua chondrosoides*. *Brittonia* 18:188-191.
- Reeder, J. R. & C. G. Reeder & J. Rzedowski. 1965. Notes on Mexican grasses. III. *Buchlominus*: another dioecious genus. *Brittonia* 17:26-33.
- Rzedowski, J. 1975. An ecological and phytogeographical analysis of the grasslands of Mexico. *Taxon* 24:67-80.
- Systematics Association Committee for Descriptive Biological Terminology. 1962. *Taxon* 11: 145-156.
- Snow, N. 1996. The phylogenetic utility of lemmatal micromorphology in *Leptochloa* s. l. and related genera in subtribe Eleusininae (Poaceae, Chloridoideae, Eragrostideae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 83: 504-529.

- Swallen, J. R. 1937. The grass genus *Cathestecum*. J. Wash. Acad. Sci. 27: 495-501.
- Terrell, E. E. & W. P. Wergin. 1981. Epidermal features and silica deposition in lemmas and awns of *Zizania* (Gramineae). Amer. J. Bot. 68: 697-707.
- Terrell, E. E., W. P. Wergin & S. A. Renvoize. 1983. Epidermal features of spikelets in *Leersia* (Poaceae). Bull. Torrey Bot. Club 110: 423-434.
- Vasey, G. 1884. A new species of grass. Bull. Torrey Bot. Club. 11: 37-38.
- Valdes-Reyna, J. & S. L. Hatch. 1991. Lemma micromorphology in the Eragrostideae (Poaceae). Sida 14(4): 531-549.
- Valdes-Reyna, J. y P. Dávila-Aranda. 1995. Clasificación de los géneros de gramíneas (Poaceae) mexicanas. Acta Bot. Mex. 33: 37-50.
- Watson, L. & M. J. Dallwitz. 1992. The grass genera of the world. Center for Agriculture and Biosciences. Wallingford, U.K. 1038 pp.
- Zuloaga, F. O. & T. Sendulsky. 1988. A revision of *Panicum* subgenus *Phanophyrum* section *Stolonifera* (Poaceae: Paniceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 75: 420-455.

Anexo 1. Lista de especímenes utilizados en las observaciones micromorfológicas de la lema (abreviaturas según Holmgren *et al.*, 1990)

Bouteloua eludens Griffiths

México: Sonora: Carretera Imuris-Cananea, km 109, al NW de Cananea, Rancho El Jumate, 31° 00' lat. N, 110° 30' Long. W, 1200 m.s.n.m., *Pacheco y Zambrano 2560* (HERZU, IZTA, MEXU); carretera Cananea-Agua Prieta, aprox. 27 km al NE de Cananea, 31° 05' lat. N, 110° 03' long. W, 1400 m.s.n.m., *Pacheco y Zambrano 2561* (HERZU, IZTA, MEXU); ca. 41 km S of the International border at Nogales along Mexican Hwy 15, 1036 m.s.n.m, *Reeder & Felger 8127* (CHAPA).

Buchloë dactyloides (Nutt.) Engelm.

México: Guanajuato: Rancho La Mojada, 2 km de la comunidad de San José de Jofre, 2000 m.s.n.m, *González, s/n* (XAL). México: Mpio. Zempoala, Tepeyahualco, 2400 m.s.n.m, *Hernández 3267*. San Luis Potosí: Carretera RíoVerde-Cd. Valles, 6 km al NE de Río Verde, 21° 54' lat. N, 99° 55' long. W, 950 m.s.n.m., *Pacheco y Zambrano 2551* (HERZU, IZTA, MEXU).

Cathestecum brevifolium Swallen

var. *brevifolium* D. Pacheco ex G.J. Pierce

México: Guanajuato: Carretera Irapuato-Silao, 19 km al N de Irapuato, 20° 51' lat. N, 101°18.336' long. W, 1790 m.s.n.m., *Pacheco y Zambrano 2527, 2528* (HERZU, ITZA, MEXU). San Luis Potosí: Carretera San Luis Potosí-Río Verde (Méx. 70), 45 km al W de Río Verde, 1 km a la entrada de San Juan Canoa, 22° 01.090' lat. N, 100° 21' long. W, 1160 m.s.n.m. , *Pacheco y Zambrano 2550* (HERZU, IZTA, MEXU). Zacatecas: Carretera Guadalajara-Zacatecas (Méx. 54), km 81, al S de Moyagua, poblado El Limón, 1400 m.s.n.m., 21° 06' lat. N, 103° 09' long. W, *Pacheco y Zambrano 2573* (HERZU, IZTA, MEXU).

var. *hirsutum* D. Pacheco ex G. J. Pierce

El Salvador: Mpio. El Carmen, Depto. de La Unión, 15-18 km al E de San Miguel, carretera San Miguel-La Unión, *Linares y Herrera 4592* (HERZU). México: Oaxaca: Carretera Oaxaca- Tehuantepec (Méx. 190), 81 km de Oaxaca, vía Tehuantepec, 4.5 km de Totolapan, 16° 42' lat. N, 96° 19' long. W, 1000 m.s.n.m., *Pacheco y Zambrano 2591* (HERZU, IZTA, MEXU); carretera Tehuantepec-Oaxaca, km 204, 16° 24' lat. N, 95° 35' long. W, 100 m.s.n.m., *Pacheco y Zambrano 2592* (HERZU, IZTA, MEXU).

var. *ramosum* D. Pacheco ex G. J. Pierce

México: Michoacán: Carretera Apatzingan-Tepalcatepec, km 209, aprox. 6 km de Apatzingan, 1 km antes del Puente Las Majadas, 19° 07' lat. N, 102° 24' long. W, 360 m.s.n.m., *Pacheco y Zambrano 2523* (HERZU, IZTA, MEXU); carretera (terracería) Apatzingan-Acahuato, aprox. 2 km de Apatzingan, al pie de Cerro El Húngaro, 19° 07' lat. N, 102° 21' long. W, 540 m.s.n.m., *Pacheco y Zambrano 2525* (HERZU, IZTA, MEXU).

var. *sonorense* D. Pacheco ex G. J. Pierce

México: Sinaloa: Carretera Guaymas-Hermosillo, 7 km al N de Guaymas, km 155, 28° 11' lat. N, 110° 59' long. W, 100 m.s.n.m., *Pacheco y Zambrano 2563* (HERZU, IZTA, MEXU). Sonora: 400 km del desvío hacia Carbó, carretera hacia Santa Ana, km 69 desde Hermosillo (Méx 15), 29° 41' lat. N, 111° 02' long. W, 520 m.s.n.m. , *Pacheco y Zambrano 2554* (HERZU, IZTA, MEXU); carretera a la Bahía de San Carlos, 27° 58' lat. N, 110° 59' long. W, 20 m.s.n.m. , *Pacheco y Zambrano 2564* (HERZU, IZTA, MEXU).

Cathestecum erectum Vasey & Hack. .

Estados Unidos: Texas: Presidio, 15-20 mi S of Redford, Bofecillas Mts., *Correll & Johnston 24437* (TEX); Chisos Mt area, Brewster Co, *Warnock 1038* (TEX). México: Coahuila: 33.5 km S of Boquillas on the Muzquiz Hwy not far from the Santa Rosa turnoff, 28° 57' lat. N, 102° 48' long W, 960 m, *Chiang & Wendt 9237* (MEXU).

Cathestecum prostratum J. Presl

México: Guerrero: Carretera Puente Ixtla-Grutas, 4 km del entronque a Amacuzac o 4 km al N de Michapa, 18° 38' lat. N, 99° 23' long. W, 1040 m.s.n.m., *Pacheco y Zambrano 2531* (HERZU, IZTA, MEXU); carretera Iguala- Chilpancingo, entrada a Zacacoyuya, 18° 15' lat. N, 99° 31' long. W, 854 m.s.n.m., *Pacheco y Zambrano 2538* (HERZU, IZTA, MEXU); carretera hacia Xochipala, a 9.5 km del entronque carretera Chilpancingo-Iguala, 4 km de la estación de microondas de Xochipala (N de Xochipala), 17° 47' lat. N, 99° 36' long. W, 1100 m.s.n.m., *Pacheco y Zambrano 2540* (HERZU, IZTA, MEXU). Michoacán: Carretera Cuatro Caminos-La Huacana, a 300 m del Puente El Naranja, 13 km del entronque La Huacana-Nueva Italia, 18°54.731' lat. N, 102° 02' long. W, 300 m.s.n.m., *Pacheco y Zambrano 2526* (HERZU, IZTA, MEXU). Oaxaca: 5 km al S de Huajuapam de León, vía Oaxaca, 17° 46' lat. N, 97° 45' long. W, 1520 m.s.n.m., *Pacheco y Zambrano 2584* (HERZU, IZTA, MEXU).

Cathestecum tamaulipense D. Pacheco & O. Zambrano ex G. J. Pierce

México: Tamaulipas: Carretera Santander Jiménez- San Fernando, 15 km al N de Santander Jiménez, aprox. 200 m de la entrada al Ejido El Encinal, 24° 23' lat. N, 98° 23' long. W, 150 m.s.n.m., *Pacheco y Zambrano 2552* (HERZU, IZTA, MEXU); Santander Jiménez, Aldama cenotes, *Valdes 2402* (ANSM).

Cathestecum varium Swallen

México: Oaxaca: Carretera Huajuapam de León- Tehuacán, km 71, 1 km de Huapanapan, 18° 07' lat. N, 97° 40' long. W, 1620 m.s.n.m., *Pacheco y Zambrano 2585, 2586* (HERZU, IZTA, MEXU); Carretera Huajuapam de León- Tehuacán, km 65, SW de Tehuacán, 18° 10' lat. N, 97° 40' long. W, 1570 m.s.n.m., *Pacheco y Zambrano 2588* (HERZU, IZTA, MEXU). Puebla: 5 km al NW de Ajalpan, 1300 m.s.n.m., *Medrano 1445* (COCA).

Griffithsochloa multifida (Griffiths) G. J. Pierce

México: Chihuahua: Mpio. Bocoyna, San Juanito, *Estrada s/n* (ANSM). Guerrero: Carretera hacia Taxco, 20 km al NE de Taxco, entrada a Papala, 18° 36' lat. N, 99° 32'

long. W, 1520 m.s.n.m., *Pacheco y Zambrano 2533* (HERZU, IZTA, MEXU). Oaxaca: Autopista Nochixtlán-Oaxaca, aprox. 3 km del desvío a Nochixtlán, 17° 24' lat. N, 97° 09' long W, 1840 m.s.n.m., *Pacheco y Zambrano 2590* (HERZU, IZTA, MEXU).

Pentarraphis polymorpha (E. Fourn.) Griffiths

México: México: Cerro de la Cruz, 5 km al NW de Tepetzotlan, 2400 m.s.n.m., *Rzedowski 31963* (ENCB). Querétaro: Carretera Amealco-San Juan del Río, aprox. 5 km al SE de Amealco rumbo a San Juan del Río, 20° 13' lat. N, 100° 05' long. W, 2320 m.s.n.m., *Pacheco y Zambrano 2547* (HERZU, IZTA, MEXU).

Soderstromia mexicana C. V. Morton

México: Guerrero: Carretera Puerto Marqués- San Marcos (Méx. 200), a 13 km de San Marcos, dirección NW o 4 km del Puente La Estancia, 16° 46' lat. N, 99° 29' long. W, 90 m.s.n.m., *Pacheco y Zambrano 2541* (HERZU, IZTA, MEXU); carretera San Marcos-Cruz Grande, a 3 km al NW de Cruz Grande, entronque para Tierra Colorada, 16° 43' lat. N, 99° 08' long. W, 70 m.s.n.m., *Pacheco y Zambrano 2542* (HERZU, IZTA, MEXU)

Anexo 2. Formato utilizado para examinar y describir la epidermis de la lema en *Cathestecum* y taxa afines .

Células largas intercostales

- 1) Forma de las células: rectangulares (1); cuadradas (2)
- 2) Ondulaciones en las paredes: paredes lisas, no onduladas (1); ligeramente onduladas (2); moderadamente ondulada (3); fuertemente ondulada (4).

Papilas

- 3) Papilas: ausentes o no observadas (1); presentes (2)
- 4) Forma de las papilas: ausentes (1); circulares o redondeadas (2); otra forma (3)

- 5) Distribución de las papilas en zona intercostal: ausentes (1); mayor del 50%, con relación a células largas intercostales (2); menor del 50% (3); dorsales en las células largas (4).
- 6) No. de papilas por célula larga intercostal: ninguna (1); una papila (2); más de una (3).
- 7) Posición de papilas: ninguna (1); central (2); distal (3).
- 8) Arreglo de papilas: ninguna (1); en una hilera horizontal (2); en dos o mas hileras horizontales (3); irregular (4).

Aguijones

- 9) Agujones: ausentes o no observados (1); presentes (2)
- 10) Base del aguijón: ninguna (1); elíptica (2); redondeada (3)
- 11) No. de agujones por célula larga: ninguno (1); un aguijón por célula (2); más de un aguijón por célula (3); irregular, con zonas sin agujones (4).
- 12) Arreglo de agujones: ninguno (1); en una hilera simple (2); más de dos hileras (3); irregular (4).

Micropelos

- 13) Micropelos: ausentes o no observados (1); presentes (2).
- 14) No. de células en los micropelos: ninguna (1); bicelular (2)
- 15) Longitud de célula basal versus célula distal: ninguna (1); iguales (2); la basal más corta que la distal (3); la basal más larga que la distal (4).
- 16) Forma de célula basal versus célula distal: ninguna (1); ambas con la misma forma (2); la basal menos inflada que la distal (claviforme) (3); la basal mas inflada que la distal (4).
- 17) Forma de célula distal: ninguna (1); igual ancho y largo (2); largo menor que ancho (3); largo mayor que ancho (4).
- 18) Apice de célula distal: ninguna (1); redondeado (2); punteagudo (3).
- 19) Forma de la base: ninguna (1); estrecha (2); expandida (3).

20) Emergencia de la base: ninguna (1); formando ángulo con relación a la célula corta (2); en forma recta (3).

Macropelos

21) Macropelos: ausentes o no observados (1); presentes (2).

22) No. de células de los macropelos: ninguna (1); una (2); dos (3); mas de dos (4).

23) Flexibilidad de las paredes de los macropelos: gruesos (1); delgados (2).

24) Abundancia de macropelos: ninguna (1); abundante (mas de 10 macropelos visibles) (2); frecuente (entre 3-10) (3); escaso (entre 1-2) (4); irregular (partes sin macropelos) (5).

Células de corcho y sílice

25) Células de corcho: ausentes (1); presentes (2).

26) Cuerpos de sílice: ausentes (1); presentes (2).

27) Forma de las células de corcho: ausentes (1); más altas que largas (1); más largas que altas (2); igual de altas y largas (3).

28) Forma de las células de sílice: ausentes (1); con forma de silla de montar (2).

Anexo 3. Presencia (+) o ausencia (-) de características epidérmicas de la lema de *Cathestecum* y taxa afines. Abreviaturas: *C. brevifolium* (var. *brevifolium* = CBr-br; var. *hirsutum* = CBR-hi; var. *ramosum* = CBR-ra; var. *sonorense* = CBR-so); *C. erectum* = CER; *C. prostratum* = CPR; *C. tamaulipense* = CTA; *C. varium* = CVA; *Bouteloua eludens* = BOU; *Buchloë dactyloides* = BUC; *Griffithsochloa multifida* = GRIF; *Pentarraphis polymorpha* = PEN y *Soderstromia mexicana* = SOD.

Taxa	Carácter					
	papilas	agujones	macropelos	micropelos	células de corcho	células de sílice
CBr-br	-	-	+	+	-	-
CBr-hi	-	-	+	-	-	-
CBr-ra	-	-	+	-	-	-
CBr-so	+	+	-	-	-	-
CER	+	+	+	+	+	-
CPR	-	+	+	+	+	-
CTA	+	+	+	+	+	-
CVA	-	-	-	+	+	-
BOU	-	+	+	+	+	-
BUC	+	+	-	+	+	+
GRI	-	+	+	+	+	-
PEN	+	+	+	+	+	-
SOD	+	-	-	+	+	-

Capítulo 5

Números cromosómicos de *Cathestecum* y taxa afines de la subtribu Boutelouinae (Poaceae: Chloridoideae)

Resumen

Con el fin de contribuir al conocimiento citogenético de las especies que conforman el género *Cathestecum*, se procedió al recuento de los cromosomas presentes. Para tal fin, se aplicaron técnicas convencionales, EUAndo anteras y meristemas de raíces. Los resultados confirman el número cromosómico básico de $x = 10$, registrado para *Cathestecum*, así como también la existencia de altos niveles de ploidía para algunas variedades de *C. brevifolium*. De igual forma, se reportan números cromosómicos encontrados para algunos taxa afines al género, pertenecientes a la subtribu Boutelouinae.

Introducción

Los datos citogenéticos relacionados con el número, tamaño y forma de los cromosomas, se han considerado importantes para resolver dudas de carácter taxonómico entre las plantas. En la familia Poaceae, los números cromosómicos son conocidos solamente para la tercera parte del total de las especies, es decir, cerca de 3,500 (Hunziker & Stebbins, 1986). Los números básicos más probables para la familia son $x = 5, 6, 7, 9, 10$, aunque esto ha sido objeto de numerosas discusiones (Raven, 1975; Mehra & Sharma, 1977; Stebbins, 1985).

Asimismo, la proporción de especies poliploides encontradas en las gramíneas es alta, comparada con las de otras familias de angiospermas. Más de un 80 % de los miembros de este grupo, han sido poliploides en algún momento de su historia evolutiva (Hunziker & Stebbins, 1986).

La subfamilia Chloridoideae, a la cual pertenece *Cathestecum* y los taxa afines analizados, presenta números cromosómicos básicos de $x = 10$ y 9 , siendo este último, el menos común (De Wet, 1986). De igual manera, los géneros y las especies que conforman esta subfamilia, alcanzan niveles altos de ploidía. Ejemplos de esto, se encuentran en *Bouteloua* [$2n = 20, 40, 41, 42, 56, 60, 70, 98$] y *Buchloë* [$2n = 20, 40, 56, 60$] (Watson & Dallwitz, 1992).

Por su parte, para el género *Cathestecum*, ha sido registrado un número cromosómico básico de $x = 10$ (Gould, 1965; Reeder 1967, 1968, 1971, 1977; Pierce, 1979; Watson & Dallwitz, 1992). Sin embargo, también se reportan números poliploides para una de las especies del género [*C. brevifolium*] (Pierce, 1979).

Este capítulo tiene como finalidad, contribuir al conocimiento de los números cromosómicos de este género y de taxa afines de la subtribu Boutelouinae (*Bouteloua eludens*, *Buchloë dactyloides*, *Griffithsochloa multifida*, *Pentarraphis polymorpha* y *Soderstromia mexicana*). Asimismo, la información generada para *Cathestecum*, al igual que la que se conoce de trabajos previos, será incluida en el tratamiento taxonómico de las especies.

Materiales y métodos

Para este estudio se utilizaron anteras inmaduras, provenientes de espiguillas recolectadas y fijadas en el campo, así como también raíces de plántulas, obtenidas en un invernadero. En el último caso se utilizaron las instalaciones de Rancho Santa Ana Botanic Garden. Las cariopsis (frutos), fueron sembradas directamente en macetas plásticas, con una mezcla de arena y materia orgánica, en una proporción de 3: 1. Se mantuvieron en una cámara de crecimiento, con temperatura controlada. Las raíces fueron cortadas de plántulas de aproximadamente dos semanas de edad.

A continuación, se describen las generalidades de las técnicas utilizadas para la obtención de los números cromosómicos, tanto a partir de anteras, como de meristemos de raíces. El conteo de los cromosomas se hizo cuando fue posible, directamente en las preparaciones permanentes obtenidas. Igualmente, se utilizaron ampliaciones fotográficas que facilitaron el recuento de los mismos. En el anexo 1, se presentan fotografías de los cromosomas obtenidas para algunos taxa.

1) A partir de células madres del polen

- Recolección de botones florales en el campo
- Fijación en solución Farmer (alcohol absoluto - ácido acético 3: 1) por 48 h.
- Cambio a alcohol 70 %.
- Selección de anteras inmaduras. El tamaño de anteras entre 0.5 y 0.8 mm, fue el que arrojó mejores resultados.
- Aplastamiento a través de la técnica de squash.
- Tinción con acetocarmin al 1%.
- Observación en el microscopio óptico de las preparaciones frescas.
- Fijación de preparaciones utilizando la técnica de congelamiento de Conger & Faurchild (1953).
- Montaje con resina sintética.
- Selección de campos para fotografiar los cromosomas.

2) A partir de meristemos de raíces

Esta técnica fue enviada por el Dr. Eduardo Moscone, desde el Departamento de Botánica de la Universidad de Córdoba, Argentina, quien la utiliza para gramíneas.

- A las plántulas de aproximadamente 2 semanas de edad, se le cortaron las raíces en fragmentos de 1-2 cm de largo.
- Los fragmentos previamente lavados con agua destilada, se colocaron durante dos horas en una solución de Paradiclorobenceno. Esto debe hacerse en condiciones de

oscuridad y a temperatura ambiente (también los frascos pueden oscurecerse con papel de aluminio). La solución de paradiclorobenceno se prepara de la siguiente manera:

En un matraz de vidrio colocar 20-30 gr de paradicloro benceno (presentación granulada) en 500 ml de agua destilada. Hervir en baño de maría durante 15 min., a una temperatura entre 90-100 ° C. Dejar reposar a temperatura ambiente y almacenar. Cuando se necesite más solución, solo agregar agua destilada para remover el paradicloro del fondo del frasco.

- Fijar las raíces sacadas de la solución anterior EUAndo una mezcla 3:1 de etanol 96 %l - ácido acético glacial, por un mínimo de 12 h. Colocar inmediatamente el material fijado a 4° C.
- Si no se procesa este material en un lapso de 2 a 3 días, cambiar el fijador y almacenar a -20 ° C. Después de 15 días, reemplazar por una solución 3: 1 de alcohol 70% y ácido acético glacial.
- Teñir con la técnica convencional de Feulgen:
 - 1) Lavar el tejido fijado con agua destilada durante 5-10 min.
 - 2) Incubar en una solución de HCl 5N durante 30-45 min., a temperatura ambiente
 - 3) Lavar en agua destilada por 5 min.
 - 4) Sumergir en una solución de fucsina durante 1-2 h; mantener en oscuridad.
 - 5) Transferir a ácido acético 45 %
 - 6) Hacer el aplastamiento o squash con una gota de acetocarmin. Presionar suavemente el cubreobjetos con una punta de goma.
 - 7) Remover el cubreobjetos con una hoja afeitar antes de colocarlo en una placa enfriada con hielo seco, nitrógeno líquido o dióxido de carbono.
 - 8) Sumergir la preparación en una solución 3: 1 de etanol 96% - ácido acético glacial, por 1-3 min.
 - 9) Transferir a etanol 96% durante 1-3 min.
- Montar con resina sintética o Euparal.
- Seleccionar los campos para fotografiar los cromosomas.

Resultados y discusión

Los intentos para obtener números cromosómicos a partir de los meristemas de raíces, no fueron exitosos. Se hicieron algunas variantes a la técnica descrita, especialmente en los periodos de tiempo utilizados para la fijación de los ápices con el mitostático (paradichlorobenceno) y la incubación en ácido clorhídrico. Estos cambios no arrojaron resultados satisfactorios. Posiblemente, el empleo de otro mitostático, pueda mejorar la técnica para la obtención de cromosomas en este grupo.

En el Cuadro 1, se muestran los resultados obtenidos a partir de anteras inmaduras, para individuos pertenecientes a las especies de *Cathestecum* y taxa afines de la subtribu Boutelouinae. Igualmente, se citan para algunas de ellas, los reportes bibliográficos disponibles, de números cromosómicos obtenidos en trabajos previos (Cuadro 2). La forma y estructura de los cromosomas, no fue estudiada en este trabajo.

El número cromosómico básico para *Cathestecum* es $x = 10$, lo cual se ratifica en este estudio. Los cromosomas son pequeños y de afinidad Chloridoideae / Panicoideae (Pierce 1979).

Para las especies con ramas homomorfas [*C. erectum*, *C. prostratum* y *C. varium*], no se encontraron variaciones en el número cromosómico. El número resultante en estas especies, fue $2n = 20$. Igualmente, *C. tamaulipense*, que posee ramas heteromorfas, resultó una especie diploide.

En contraste, las variedades de *C. brevifolium*, con ramas y espiguillas marcadamente dímorfas, exhibieron números diploides y poliploides. Los reportes previos para estos taxa de $2n = 40$ y 60 (Pierce 1979; Cuadro 2), son consistentes con los generados en este trabajo. Sin embargo, la condición octoploide no fue observada aquí. La var. *hirsutum* es la única que presenta la condición diploide, mientras que en las var. *brevifolium*, *ramosum* y *sonorense*, se encontraron números cromosómicos tetraploides y hexaploides.

La existencia de especies diplodes y poliploides dentro del género, puede ser de importancia taxonómica considerable. Los números poliplodes encontrados y reportados para *C. brevifolium*, sugieren que existen series o grupos diferentes. Sin embargo, esta afirmación, debe ser estudiada con más detalle. Es preciso incluir un mayor número de poblaciones, así como también incorporar el estudio de la forma y estructura de los cromosomas, que permita inferir sobre el origen de estos poliploides.

Con respecto a los taxa afines examinados, no se reportan nuevos registros de números cromosómicos, para *Griffithsochloa multifida* ni para *Buchloë dactyloides*. Asimismo, se aporta información de números obtenidos para *Bouteloua eludens*, *Pentarraphis polymorpha* y *Soderstromia mexicana* (Cuadro 2). Las observaciones realizadas para *Cathestecum*, también son válidas para estos taxa, especialmente los que exhiben números poliploides.

Cuadro 1. Números cromosómicos obtenidos en este trabajo, para las especies de *Cathestecum* y taxa afines. Todas las colectas, excepto las de *C. erectum* y una de *C. tamaulipense*, son de Pacheco y Zambrano. Los herbarios donde se encuentran depositados estos ejemplares son HERZU, IZTA y MEXU. Las colecciones de JTC (Travis Columbus) son personales.

No. colecta	Origen	Taxa	No. cromosómico (n)
2568	Nayarit, Mx.	<i>C. brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	20
2572	Zacatecas, Mx. (1)	<i>C. brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	10, 20
2572	Zacatecas, Mx. (2)	<i>C. brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	10
2572	Zacatecas Mx. (3)	<i>C. brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	10, 20
2592	Oaxaca, Mx.	<i>C. brevifolium</i> var. <i>hirsutum</i>	10
2523	Michoacán, Mx.	<i>C. brevifolium</i> var. <i>ramosum</i>	10, 20
2525	Michoacán, Mx.	<i>C. brevifolium</i> var. <i>ramosum</i>	10, 20
2564	Sonora, Mx.	<i>C. brevifolium</i> var. <i>sonorensis</i>	10, 20
JTC 2130	Texas, EUA	<i>C. erectum</i>	10
JTC 3294	Texas, EUA	<i>C. erectum</i>	10
2526	Michoacán, Mx.	<i>C. prostratum</i>	10
2531	Guerrero, Mx.	<i>C. prostratum</i>	10
2552	Tamaulipas, Mx.	<i>C. tamaulipense</i>	10
JTC 2426	Tamaulipas, Mx.	<i>C. tamaulipense</i>	10
2588	Oaxaca, Mx.	<i>C. varium</i>	10
2561	Sonora, Mx.	<i>Bouteloua eludens</i>	20
2551	San Luis Potosí, Mx.	<i>Buchloë dactyloides</i>	10, 20
2533	Guerrero, Mx.	<i>Griffithsohloa multifida</i>	10
2547	Querétaro, Mx.	<i>Pentarraphis polymorpha</i>	10
2541	Guerrero, Mx.	<i>Soderstromia mexicana</i>	10, 20

Cuadro 2. Reportes de números cromosómicos obtenidos para algunas especies de *Cathestecum* y taxa afines.

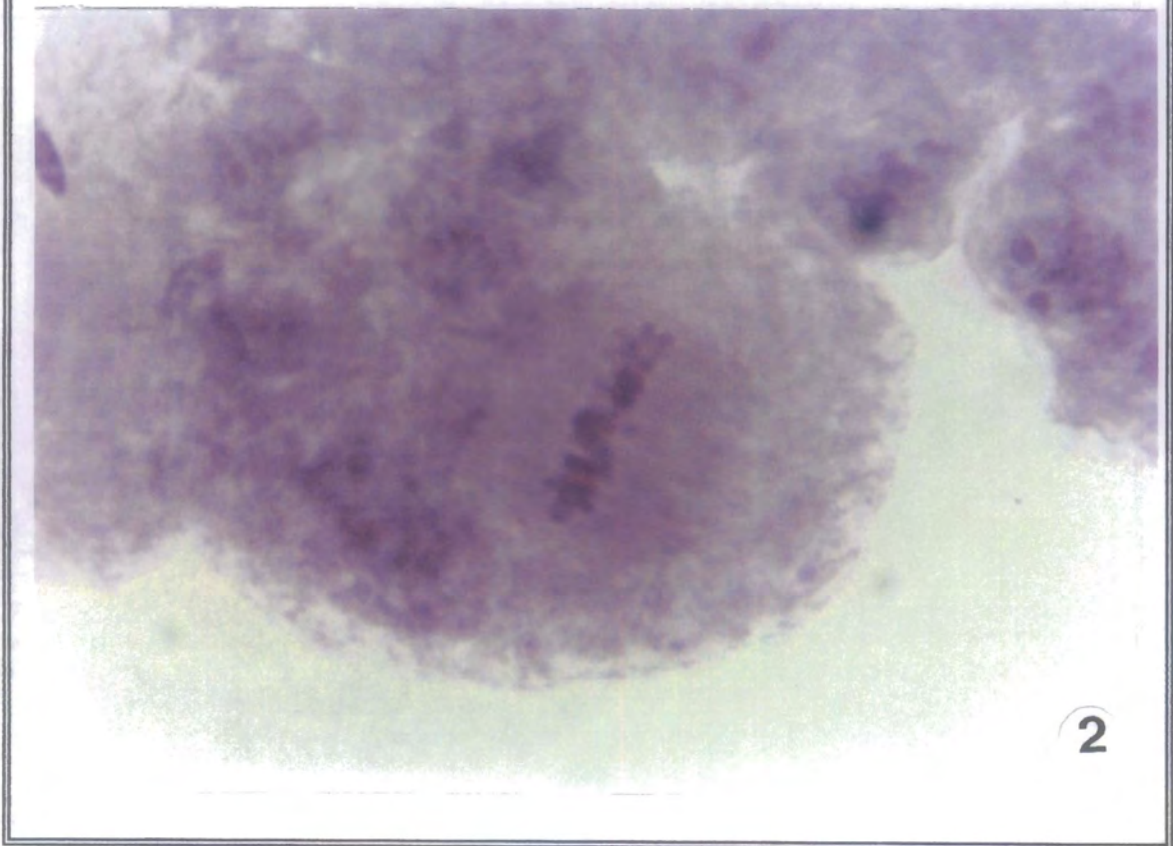
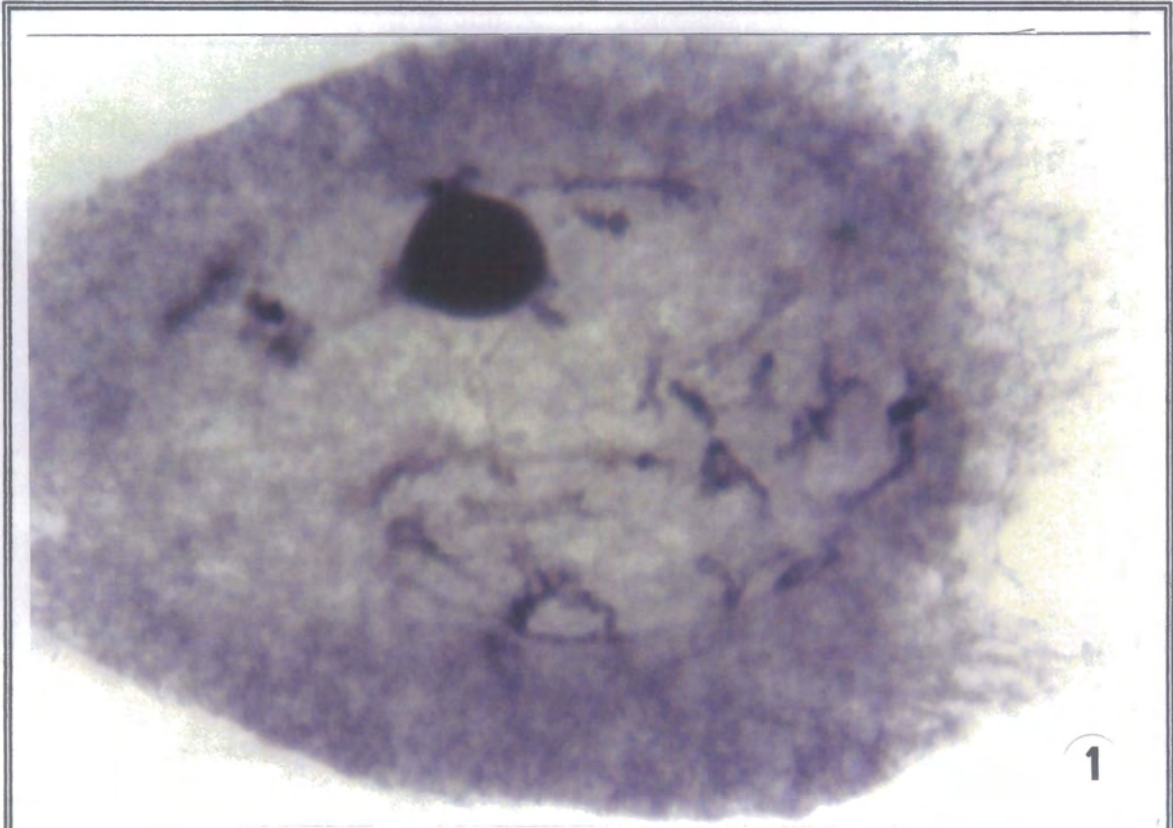
Taxa	No. cromosómico (2n)	Referencia bibliográfica
<i>C. brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	40, 60, 80	Pierce, 1979; Reeder 1967, 1968, 1971
<i>C. brevifolium</i> var. <i>hirsutum</i>	20	Pierce, 1979
<i>C. brevifolium</i> var. <i>sonorensis</i>	60	Pierce, 1979
<i>C. erectum</i>	20	Pierce, 1979
<i>C. prostratum</i>	20	Pierce, 1979
<i>C. varium</i>	20	Pierce, 1979
<i>Buchloë dactyloides</i>	20, 40, 56, 60	Watson & Dallwitz, 1992
<i>Griffithsochloa</i> <i>multifida</i>	20	Pierce, 1979; Watson & Dallwitz, 1992

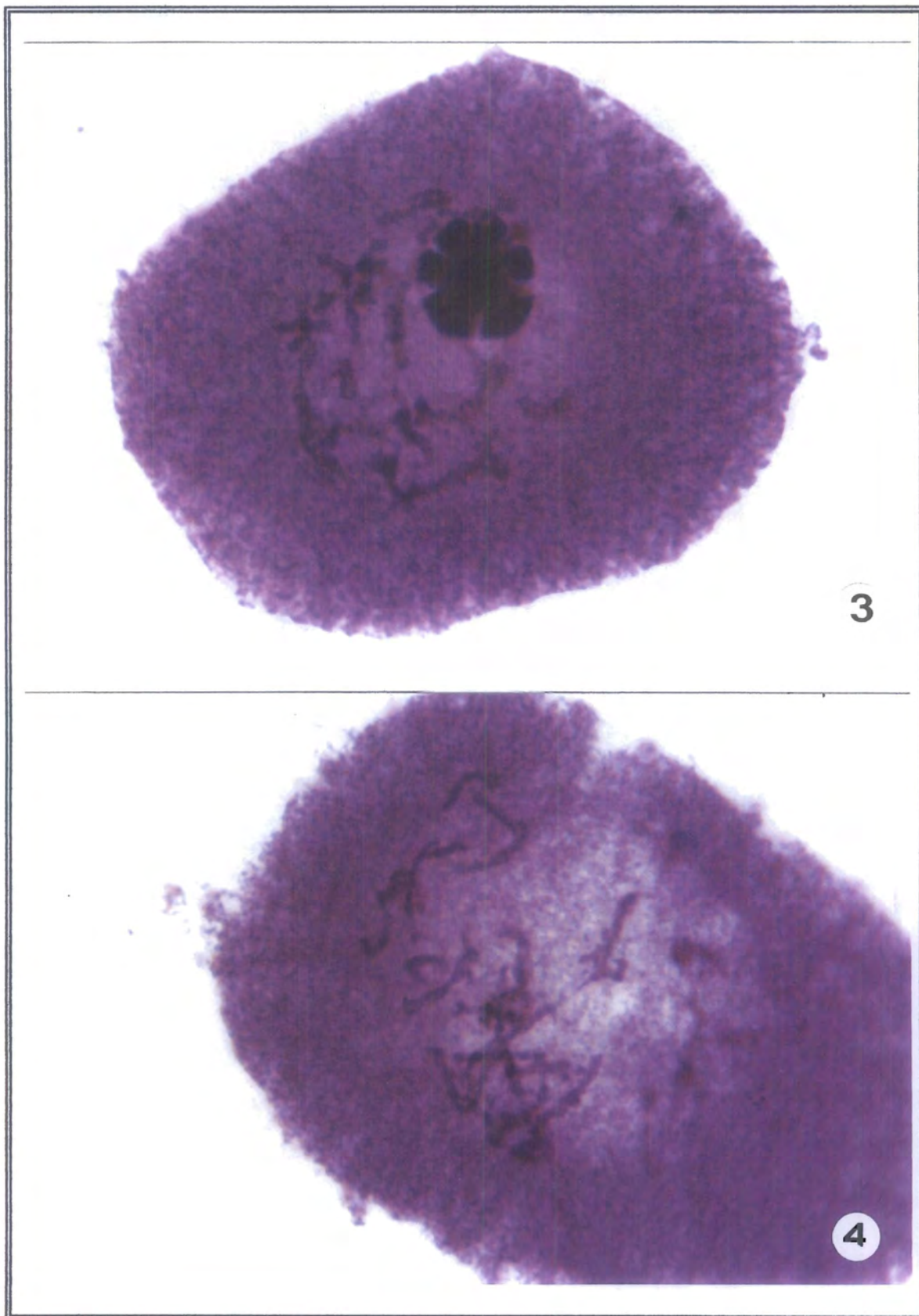
Literatura citada

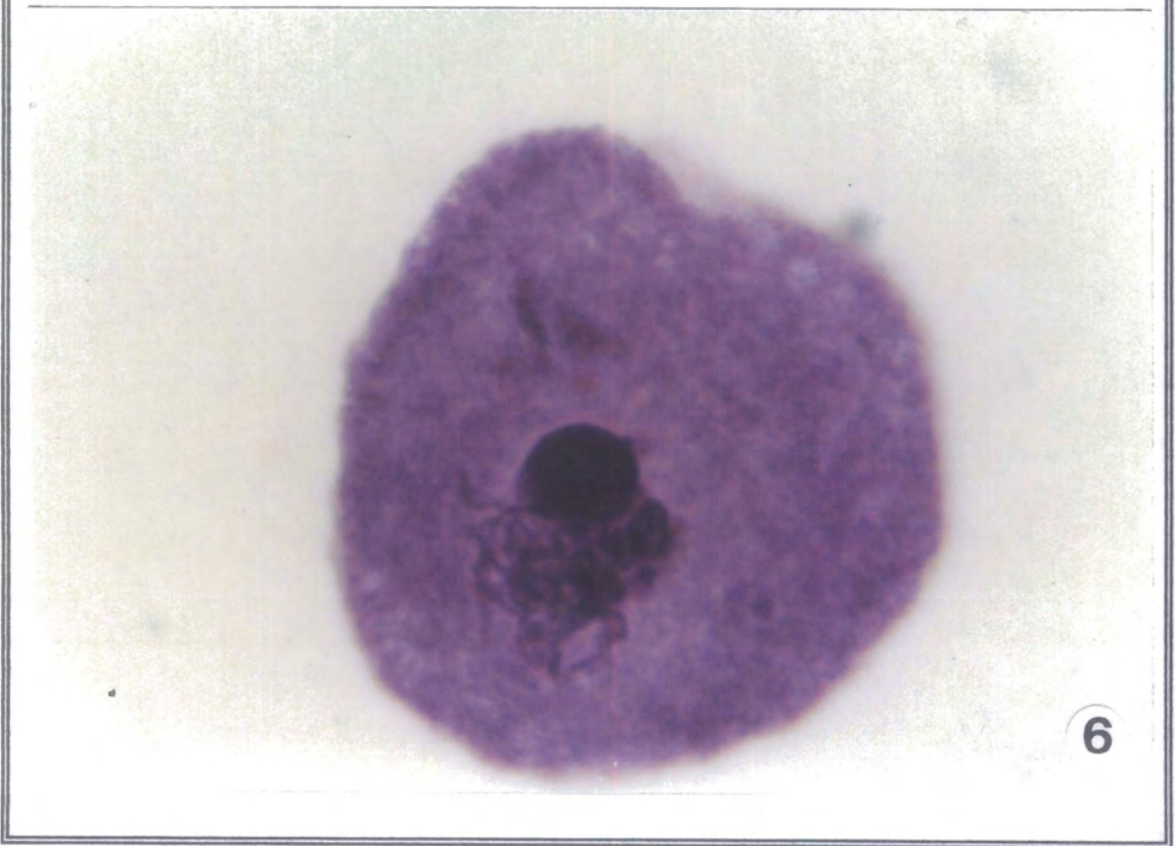
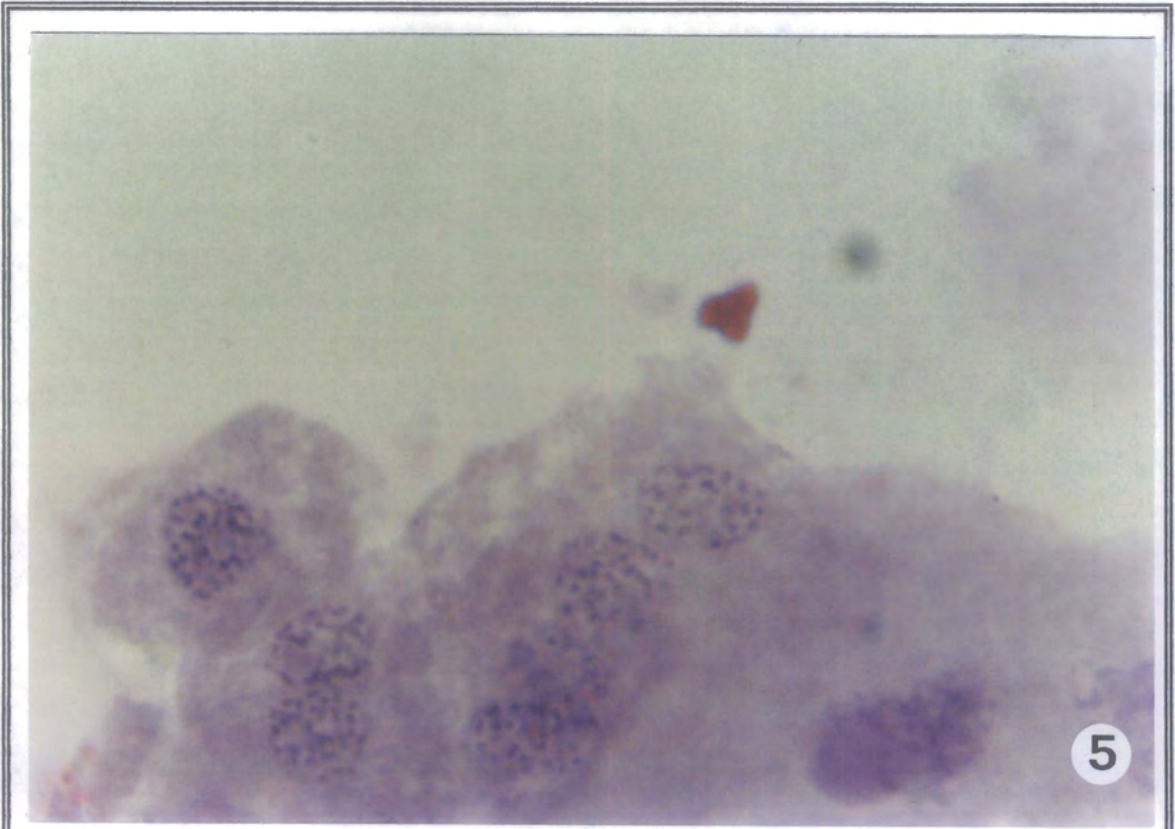
- Conger, A. D. & L. M. Fairchild. 1953. A quick-freeze method for making smear slides permanent. *Stain Technol.* 28: 281-283.
- De Wet, J. M. J. 1986. Hybridization and polyploidy in the Poaceae. *En:* T. R. Soderstrom, K. W. Hilu, C. S. Campbell & M. Barkworth (eds.). *Grass systematics and evolution*. Washington DC: Smithsonian Press. Pp. 188-194.
- Gould, F. W. 1965. Chromosome numbers in some Mexican grasses. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 29: 49-62.

- Hunziker, J. H. & Stebbins, G. L. 1986. Chromosomal evolution in the Gramineae. *En:* T.R. Soderstrom, K. W. Hilu, C. S. Campbell & M. Barkworth (eds.). *Grass systematics and evolution*. Washington DC: Smithsonian Press. Pp. 179-187.
- Mehra, P. N. & M. L. Sharma. 1977. Cytological studies in some grasses of Kashmir. *Cytologia* 42: 111-123.
- Pierce, G. J. 1979. A biosystematic study of *Cathestecum* and *Griffithsochloa* (Gramineae). Ph. D. Diss. University of Wyoming. Laramie, Wyo. 244 pp.
- Raven, P. H. 1975. The bases of angiospermas phylogeny: cytology. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62: 724-764.
- Reeder, J. R. 1967. Notes on Mexican Grasses. IV. Miscellaneous chromosome numbers. *Bull. Torrey Bot. Club.* 94:1-17.
- Reeder, J. R. 1968. Notes on Mexican Grasses. VIII. Miscellaneous chromosome numbers 2. *Bull. Torrey Bot. Club.* 95:69-86.
- Reeder, J. R. 1971. Notes on Mexican Grasses. IX. Miscellaneous chromosome numbers 3. *Brittonia* 23:105-117.
- Reeder, J. R. 1977. Chromosome numbers in western grasses. *Amer. J. Bot.* 64:102-110.
- Stebbins, G. L. 1985. Polyploidy, hibridization and the invasion of new habitats. *Ann. Missouri. Bot. Gard.* 72: 824-832.
- Watson, L. & M. J. Dallwitz. 1992. The grass genera of the world. Center for Agriculture and Biosciences. Wallinford, U.K. 1038 pp.

Anexo 1. Vista amplificada (100X) de cromosomas obtenidos a partir de células madres de polen para algunos taxa de *Cathestecum*: 1) *C. varium*; 2) *C. prostratum*; 3) *C. brevifolium* var. *ramosum*; 4) *C. brevifolium* var. *sonorense*; 5) y 6) *C. brevifolium* var. *brevifolium*. Los especímenes utilizados son de Pacheco y Zambrano y están depositados en los herbarios HERZU, IZTA y MEXU: 1) 2588; 2) 2531; 3) 2523; 4) 2564; 5) 2572 y 6) 2568.









Capítulo 6

Análisis fitoquímico: Flavonoides de *Cathestecum* y taxa afines de la subtribu Boutelouinae (Poaceae: Chloridoideae)

Resumen

A través de la técnica de Cromatografía Líquida de Alta Resolución (HPLC), fueron analizados por su contenido de flavonoides, especímenes representativos de las especies del género *Cathestecum* y taxa similares. Los flavonoides identificados corresponden principalmente a derivados glucosidados de quercetina, kaempferol y apigenina, y en menor proporción, a compuestos de luteolina, vicenina y lucenina. Las especies de *Cathestecum* presentaron una mayor cantidad de flavonoides (entre 8 y 15), comparados con los identificados para el resto de los taxa (entre 3 y 7). El análisis fenético de los caracteres químicos para *Cathestecum*, permitió visualizar la existencia de varios agrupamientos dentro del género.

Introducción

Los flavonoides son compuestos fenólicos que reaccionan con proteínas y pueden interactuar con enzimas y procesos biológicos en las células. Están presentes en todas las plantas vasculares como mezclas de diferentes tipos de flavonoides, por lo que es raro encontrar solo un componente en un tejido de plantas. Por otro lado, actúan como defensa en contra de enfermedades causadas por microorganismos y limitan el consumo por parte de animales herbívoros (Grayer 1989).

Los reportes de la literatura en los cuales los flavonoides han sido usados en estudios taxonómicos son numerosos. (Por ejemplo, Bierner *et al.*, 1977; Bohm & Stuessey, 1995;

Crawford, 1970, 1978; Glennie *et al.*, 1971; Harborne, 1971; Zech, 1999). Es indudable que esos componentes han aportado información de utilidad para resolver problemas a nivel genérico y específico principalmente. Con frecuencia, la distribución de los flavonoides es correlacionada con características morfológicas y datos sobre distribución geográfica, lo que da como resultado, un mejor entendimiento de las relaciones entre grupos de plantas. Igualmente, el estudio de dichos compuestos, es una herramienta importante en las investigaciones sobre hibridación interespecífica y taxa poliploides (Crawford, 1974; Smith & Levin, 1963, entre otros).

En las gramíneas, la incorporación en estudios taxonómicos y genéticos de datos basados en flavonoides ha ido en aumento. Destacan en este sentido los trabajos realizados por Crawford & Lankow (1972); Harborne & Hall (1964); Harborne & Willian (1976) y Saleh *et al.* (1971). Otros estudios como los de Herrera & Bain (1991); Herrera & Grant (1993) y Pierce (1978), han correlacionado caracteres morfológicos y flavonoides para delimitar especies en la subfamilia Chloridoideae.

Cathestecum J. Presl, es un género que pertenece a la subfamilia Chloridoideae y la subtribu Boutelouinae. Está conformado por cinco especies, una de las cuales, presenta cuatro variedades. La distribución de las especies es americana, con el principal centro de distribución en México, donde se encuentran todos los taxa.

Este grupo de plantas ha presentado dificultades para el reconocimiento de sus especies, por lo que se ha recurrido a herramientas de diferentes fuentes, entre éstas, los análisis fitoquímicos. Los objetivos de este estudio fueron: 1) registrar o documentar los flavonoides presentes en las especies de *Cathestecum* y taxa afines de la subtribu Boutelouinae (*Bouteloua eludens*, *Buchloë*

dactyloides, *Griffithsochloa multifida*, *Pentarraphis polymorpha* y *Soderstromia mexicana*) y 2)

Obtener información fitoquímica taxonómicamente diagnóstica que permita junto a otras fuentes, establecer los límites entre las especies de *Cathestecum*.

Materiales y métodos

Se realizó la detección e identificación de flavonoides en muestras pertenecientes a *Cathestecum* y taxa afines (*Bouteloua eludens*, *Buchloë dactyloides*, *Griffithsochloa multifida*, *Pentarraphis polymorpha* y *Soderstromia mexicana*). La técnica empleada fue la de Cromatografía Líquida de Alta Resolución (HPLC), usando sistema de fase reversa, con una columna C-18 Hypersil y una fase móvil de Acetonitrilo (ACN): Agua (20:80), a través de una rampa de flujo de 0.15-0.6 ml. La longitud de onda se fijó en 280 nm, registrando el intervalo entre 220-400 nm.

Los pasos previos al análisis de las muestras en el HPLC fueron los siguientes:

- Recolección en el campo de plantas completas, usando bolsas de papel y su posterior secado al aire libre.
- Selección de láminas de hojas y culmos sanos.
- Trituración o corte en trozos pequeños de láminas y culmos seleccionados.
- Pesaje de 1 g de tejido seco triturado o cortado.
- Extracción de los flavonoides con 20 ml de metanol al 100%.
- En la plancha de calentamiento, aproximadamente a 150 voltios, poner a hervir la mezcla durante 30 min, cuidando de que no se evapore todo el metanol, o dejar en reposo en la campana de extracción durante 48 h máximo.

- Filtración del extracto con papel filtro, 0.2 mm de ancho de poro.
- Inyección de 100 microlitros del extracto filtrado en la columna del cromatógrafo.

En cuanto al manejo de la información, se realizó un análisis de similitud total para el conjunto de datos obtenidos, usando el programa NTSYS, versión 2.0 (Rohlf, 1997). Se construyeron dos matrices básicas de datos de presencia / ausencia de 20 compuestos flavonoides identificados (Cuadro 4). En una de las matrices se incluyeron solo las especies del género *Cathestecum* como las OTU's (Cuadro 5) y en la otra, se incorporaron los taxa afines (Cuadro 6). Se utilizaron los coeficientes de asociación Simple Matching (SMC) y Jaccard (CAJ) y el método de agrupamiento Media Aritmética no Ponderada o UPGMA, por sus siglas en inglés.

Resultados y discusión

Se analizaron a través de la técnica de HPLC un total de 27 muestras de *Cathestecum* y 6 muestras de taxa afines (Cuadros 2 y 3). Los compuestos flavonoides fueron detectados a través de picos de absorbancia observados en los cromatogramas obtenidos (Anexo 3), e identificados cualitativamente con la ayuda de Cuadros de asignación de polifenoles (Grayer, 1989).

Se reconoció la presencia de 22 picos de absorbancia para la totalidad de las muestras analizadas (Cuadro 1). Los flavonoides identificados, los cuales se distribuyeron de manera diferencial en los distintos taxa, corresponden principalmente a derivados glucosidados de quercetina (10 compuestos), kaempferol (4 compuestos) y apigenina (4 compuestos). En menor proporción se encontraron dos compuestos de luteolina (solo en *Cathestecum tamaulipense*), uno de vicenina y uno de lucenina. (Cuadro 1). Estos resultados concuerdan parcialmente con los

obtenidos por Crawford & Lankow (1972), donde se reportan como flavonoides principales de *Cathestecum prostratum*, una serie de *O*-glucosidados de quercetina y kaempferol, los cuales son componentes que se presentan raramente en gramíneas. Mencionan asimismo la presencia de trazas de vicenina.

Es importante señalar que dichos autores reconocieron solo dos especies dentro de *Cathestecum* (*C. prostratum* y *C. multifida* = *Griffithsochloa multifida*), con base en esos flavonoides. Para la primera especie reportan 7 flavonoides, tres de los cuales son quercetina 3-*O*-glucosidados, dos son quercetina 3,7-*O*-glucosidados, uno es kaempferol 3-*O*-glucosidado y trazas de lo que parece ser vicenina. Para *C. multifida* observaron la presencia de flavonas glucosidadas. En los datos que se muestran aquí para *Cathestecum*, se registran mas compuestos derivados del flavonoide quercetina y se reportan otros nuevos como luteolina, apigenina y lucenina.

Los picos 1 y 3 identificados como kaempferol 3-7-*O*-glucósido y vicenina, se encontraron en todas las muestras analizadas (Cuadros 2 y 3). Las especies de *Cathestecum* presentaron de manera general una mayor cantidad de compuestos flavonoides (entre 8 y 15), comparados con los identificados en los taxa afines (entre 3-7). Por otra parte, los flavonoides que se distribuyeron en la mayor cantidad de los taxa analizados fueron: quercetina 3-*O*-rutinosido1 (en 11 taxa); kaempferol 3-*O*-glucósido (en 10 taxa) y lucenina (en 9 taxa).

Los resultados del análisis de agrupamiento basado en la presencia/ausencia de 20 compuestos flavonoides, son presentados en forma de fenogramas (Cuadro 4, Figuras 1 y 2). Las OTU's utilizadas para elaborar la matriz de datos fueron las especies, las cuales se seleccionaron de la

Cuadros 2 y 3, basado en el número máximo de picos de absorbancia (Cuadro 5). Los valores cofenéticos obtenidos fueron de 0.78 y 0.82 (Anexos 1 y 2).

El fenograma de la Figura 1 y sobre el cual se hace la mayor parte de la discusión, muestra de abajo hacia arriba, varios agrupamientos formados por los siguientes taxa: a) *C. tamaulipense*; b) *C. brevifolium* var. *sonorense* - *C. erectum*; c) *C. prostratum* - *C. varium*; d) *C. brevifolium* var. *brevifolium* - *C. brevifolium* var. *hirsutum* - *C. brevifolium* var. *ramosum*.

Con relación a estos resultados se pueden hacer las siguientes consideraciones:

C. tamaulipense fue la especie en la que se observó la principal diversidad de flavonoides (especialmente derivados de quercetina) y la mayor cantidad de picos de absorbancia (15 en total) (Cuadro 2). Asimismo, se identificaron dos compuestos de luteolina, los cuales no fueron registrados para el resto de las especies ni para los taxa afines (Cuadro 2). Desde el punto de vista macromorfológico, esta especie posee inflorescencias heteromorfas en la misma planta, lo que la distingue del resto de las especies de *Cathestecum* (Capítulos 1 y 9). Igualmente en la micromorfología de la lema se observaron características distintivas en la distribución de las papilas (Capítulo 4). Estos resultados permiten apoyar junto a otros fuentes, la propuesta de considerar a *C. tamaulipense* como una nueva especie dentro del género.

En *C. erectum* y *C. brevifolium* var. *sonorense* se visualizó la menor cantidad de flavonoides (entre 4 y 6) registrada para *Cathestecum*, al igual que la menor diversidad de los mismos. En ambas especies los compuestos mas abundantes en cuanto a su número, fueron los derivados de quercetina y kaempferol. No se identificaron flavonoides derivados de lucenina ni apigenina para *C. erectum*. Por otro lado, estos taxa constituyen el límite norte de la distribución del género en

México. La primera especie se distingue morfológicamente por tener inflorescencias homomorfas y la segunda, presenta inflorescencias heteromorfas. Comparten los estolones mas largos y curvados dentro del grupo (Capítulos 1 y 9).

C. prostratum y *C. varium* presentan mucha similitud en cuanto al número y tipos de flavonoides presentes (entre 9-12 compuestos). Sin embargo, en *C. prostratum* se observó una mayor variabilidad en la distribución de los compuestos identificados (Cuadro 2). En ambas especies, los flavonoides más abundantes corresponden a derivados de quercetina , seguidos por kaempferol en el caso de *C. prostratum* y apigenina para *C. varium*.

En las muestras analizadas de *C. brevifolium* se observó una gran variación en cuanto a los flavonoides identificados, registrándose cinco de los seis grandes grupos presentes en *Cathestecum* (kaempferol, vicenina, apigenina, lucenina y quercetina). Por otra parte, podemos ver la separación en varios grupos de acuerdo al número de picos de absorbancia y al tipo de flavonoide presente.

El primer grupo lo forman las variedades *ramosum* e *hirsutum*, con un máximo de nueve picos registrados e igual número de flavonoides. (Cuadros 1 y 2). Los compuestos derivados de kaempferol y quercetina resultaron los más representativos para este agrupamiento. A estos taxa se une la var. *brevifolium*, donde se identificaron un total de nueve flavonoides. Asimismo, al igual que el grupo anterior, los compuestos derivados de quercetina y kaempferol, fueron los más abundantes en cuanto al número presente. La var. *sonorensis* con el menor número de flavonoides dentro de *C. brevifolium*, se separa totalmente de las otras variedades y se agrupa con *C. erectum*, tal como fue mencionado anteriormente.

Esta variación señalada aquí para *C. brevifolium*, concuerda también con la gran variabilidad morfológica y de distribución encontrada para esta especie, lo cual se discute con detalle en los capítulos correspondientes a macromorfología, anatomía y tratamiento taxonómico.

Con relación a los resultados obtenidos para los taxa afines a *Cathestecum*, en términos generales, se observó una gran uniformidad en cuanto al número de grupos de flavonoides detectados y su identificación. Sin embargo, los compuestos flavonoides derivados se distribuyeron en una menor proporción de picos de absorbancia, comparado con lo observado para las especies de *Cathestecum* (Cuadros 2 y 3). Asimismo, no se reporta para estos taxa la presencia de flavonoides derivados de luteolina.

Se encontró que la mayor variación en cuanto al número de picos de absorbancia y a los compuestos identificados, la presentó *Buchloë dactyloides*, con un total de 7 flavonoides (Cuadro 3). En el otro extremo se situó *Bouteloua eludens* con solo tres picos registrados de absorbancia, correspondientes a compuestos derivados de kaempferol, apigenina y vicenina. De la misma manera, el flavonoide 8 (quercetina 3-*O*-rutinosido) se identificó solo para *Griffithsochloa multifida*, aunque su presencia es compartida con algunos taxa de *Cathestecum*.

Por otro lado, en la Figura 2, se observa el fenograma obtenido al utilizar todos los taxa, tanto de *Cathestecum* como de las especies afines. En el mismo puede verse, que las especies de *Cathestecum* muestran de manera general, patrones similares a los encontrados en la Figura 1. El grupo formado por las variedades *brevifolium* e *hirsutum*, al cual se unen *C. varium* y *C. prostratum* a una distancia de 0.75, se mantiene en la parte superior del fenograma (Figura 2). De

igual manera, *C. tamaulipense* se ubica en la base del mismo, y se considera por las razones expuestas en párrafos anteriores, como el taxón mas dísimil de los analizados.

Los cinco taxa diferentes a *Cathestecum* se distribuyen en dos grupos separados: *Buchloë dactyloides*, *Griffithsochloa multifida* y *Soderstromia mexicana* forman un agrupamiento junto a *C. brevifolium* var. *ramosum*. Este grupo presentó entre 6 y 7 flavonoides diferentes. Asimismo, los compuestos mas abundantes fueron apigenina para *S. mexicana* y *B. dactyloides* y quercetina para *G. multifida*. El otro conjunto lo forman *Bouteloua eludens* y *Pentarraphis polymorpha*, las cuales se agrupan con *C. erectum* y *C. brevifolium* var. *sonorense*. Desde el punto de vista fitoquímico, los taxa de este agrupamiento (excepto *P. polymorpha*), presentaron la menor diversidad y número de flavonoides reportados en el análisis.

Conclusiones

- Los flavonoides identificados para *Cathestecum* y taxa afines, consisten principalmente en derivados glucosidados de quercetina, kaempferol y apigenina. En menor proporción se registran compuestos de luteolina, vicenina y lucenina.

- Las especies de *Cathestecum* presentaron la más alta cantidad de picos de absorbancia y la mayor diversidad en flavonoides (entre 8 y 15), en comparación con los taxa relacionados (entre 3 y 7). Solo los flavonoides kaempferol 3-7-*O* glucósido y vicenina se encontraron en todos los taxa analizados. (Cuadros 2 y 3).

- En general, las especies de *Cathestecum* son relativamente homogéneas con relación a los flavonoides identificados. Sin embargo, la distribución de los mismos y el número de picos de absorbancia observados, permiten visualizar la existencia de varios agrupamientos (Figura 1).

- *C. tamaulipense* es la especie que más se aleja de los agrupamientos formados por los taxa de *Cathestecum* (Figura 1). Presentó como carácter exclusivo, la presencia de los dos compuestos derivados de luteolina identificados en el análisis.

- Dentro de *C. brevifolium* se apreciaron dos grupos de taxa, ubicados en diferentes posiciones dentro del fenograma obtenido (Figura 1). En la base del mismo, se observa a *C. brevifolium* var. *sonorensis*, que presentó junto a *C. erectum*, la menor diversidad de flavonoides encontrada dentro de *Cathestecum* (Cuadro 2). Estos taxa mencionados marcan el límite norte de la distribución del género en México. El otro grupo, ubicado en la parte superior de la figura 1, lo formaron las variedades *brevifolium*, *hirsutum* y *ramosum*, las cuales son muy similares en cuanto al número y distribución de los flavonoides encontrados (Cuadro 2). A su vez, las variedades *brevifolium* e *hirsutum* constituyen el límite sur de la distribución del género.

- *C. prostratum* y *C. varium* presentaron la mayor diversidad de compuestos derivados de quercetina (entre 4 y 5) identificados en el análisis. Resultaron más similares al grupo formado por las variedades *brevifolium*, *hirsutum* y *ramosum* que con el resto de los taxa de *Cathestecum*.

- En los taxa diferentes a *Cathestecum* se identificaron un máximo de siete flavonoides, correspondientes a los mismos grupos de compuestos señalados para *Cathestecum* (excepto derivados de luteolina). Sin embargo, al discriminar los flavonoides encontrados para cada uno de

estos taxa, se observaron algunas diferencias que permitieron la formación de grupos. Por ejemplo, en *Griffithsochloa multifida* no se encontraron compuestos derivados de apigenina, pero el flavonoide quercetina 3-O rutinosido², solo se reportó para esta especie. *Buchloë dactyloides* fue la especie que presentó la mayor cantidad y diversidad de flavonoides reportados para este grupo, contrariamente a *Bouteloua eludens*, donde se identificaron un total de tres flavonoides. Los compuestos derivados de lucenina no se observaron para *Pentarraphis polymorpha* ni para *B. eludens*.

- Con base en todo lo mencionado, se puede afirmar, que aunque los resultados obtenidos no resuelven claramente los límites taxonómicos del género, los estudios basados en la identificación de flavonoides, constituyen una herramienta útil para obtener caracteres taxonómicamente diagnósticos. A su vez, estos caracteres, pueden ayudar a esclarecer y entender, junto a otras fuentes de evidencia, las relaciones naturales entre las especies de este grupo.

Cuadro 1. Identificación de los flavonoides registrados en *Cathestecum* y taxa afines.

No. de pico	Absorbancia máxima (nm)	Absorbancia mínima (nm)	Nombre del compuesto
1	346	262	Kaempferol 3,7- <i>O</i> glucósido
2	342	262	Kaempferol 3- <i>O</i> glucósido
2'	348	272	Apigenina 8- <i>C</i> glucósido
3	346	272	Vicenina
4	350	272	Apigenina 7- <i>O</i> glucósido
4'	354	256	Quercetina 3- <i>O</i> monoglucósido
5	348	368	Lucenina
6	354	256	Quercetina 3- <i>O</i> rutinosido1
7	348	266	Apigenina glucósido1
7' *	358	256	Quercetina 3,7- <i>O</i> diglicosido
8	354	256	Quercetina 3- <i>O</i> rutinoso2
8' *	350	256	Quercetina 7- <i>O</i> glucósido
9	352	256	Kaempferol 3- <i>O</i> diglicosido1
10 *	354	256	Quercetina rutinosido3
10'	356	256	Quercetina 3- <i>O</i> rutinosido
11 *	346	256	Quercetina 3- <i>O</i> triglicosido
12 *	352	256	Kaempferol 3- <i>O</i> diglicosido
12'	254	256	Quercetina 3- <i>O</i> rutinosido5
13 *	340	252	Luteolina 3,7, 3', 4'
14 *	334	254	Luteolina 8- <i>C</i> glucósido
15	348	266	Apigenina glucósido2
16	256	254	Quercetina 3- <i>O</i> rutinosido6

*360 nm (se presenta un pequeño pico con este valor de absorbancia).

Cuadro 2. Distribución de los flavonoides en las especies de *Cathestecum*.

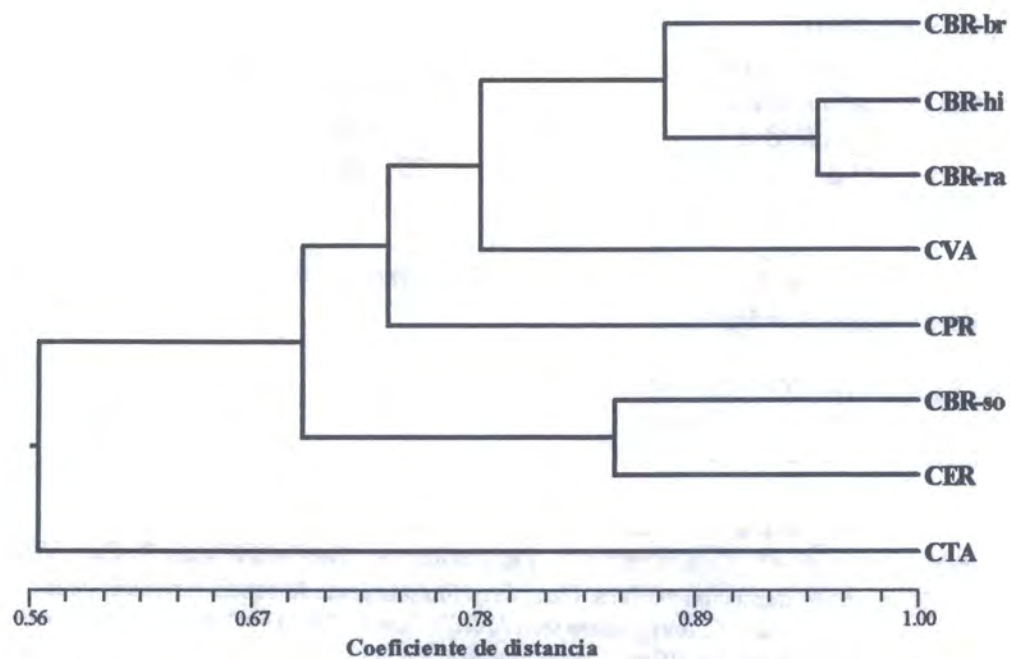
No. y Col.	Origen	Especie	Picos de absorbancia (presencia = X)																					
			1	2	2'	3	4	4'	5	6	7	7'	8	8'	9	10	10'	11	12	12'	13	14	15	16
P. y Z. 2529	Gto, Mx	<i>C. brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	X	X		X	X		X	X	X		X		X									
P. y Z. 2550	SLP, Mx	<i>C. brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	X	X		X	X		X	X	X		X		X									
P. y Z. 2572	Nay, Mx	<i>C. brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	X	X		X	X		X	X		X		X										
Lin. 4592	El Salv, CA	<i>C. brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	X	X		X	X		X	X	X	X		X										
P. y Z. 2591	Oax, Mx	<i>C. brevifolium</i> var. <i>hirsutum</i>	X	X		X	X		X	X	X	X		X										
P. y Z. 2592	Oax, Mx	<i>C. brevifolium</i> var. <i>hirsutum</i>	X	X			X		X	X	X	X		X										
P. y Z. 2523	Mich, Mx	<i>C. brevifolium</i> var. <i>ramosum</i>	X	X	X	X	X		X	X				X										
P. y Z. 2525	Mich, Mx	<i>C. brevifolium</i> var. <i>ramosum</i>	X	X		X			X	X	X			X										
P. y Z. 2576	Pueb, Mx	<i>C. brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	X	X		X	X		X	X	X		X		X								X	
P. y Z. 2555	Son, Mx	<i>C. brevifolium</i> var. <i>sonorensis</i>	X			X		X		X	X													
P. y Z. 2563	Son, Mx	<i>C. brevifolium</i> var. <i>sonorensis</i>	X	X		X		X		X	X													
P. y Z. 2554	Son, Mx	<i>C. brevifolium</i> var. <i>sonorensis</i>	X			X				X	X													
P. y Z. 2553	Son, Mx	<i>C. brevifolium</i> var. <i>sonorensis</i>	X			X				X	X													
Chia. 9237	Chih, Mx	<i>C. erectum</i> *	X	X		X				X			X											
War. 1081	Tx, EUA	<i>C. erectum</i> *	X	X						X			X											
P. y Z. 2526	Mich, Mx	<i>C. prostratum</i>	X	X		X	X		X	X	X		X		X			X		X				
P. y Z. 2574	Mor, Mx	<i>C. prostratum</i>	X	X		X	X		X	X	X		X		X			X		X				
P. y Z. 2542	Gue, Mx	<i>C. prostratum</i>		X		X	X		X	X	X		X		X								X	
P. y Z. 2531	Gue, Mx	<i>C. prostratum</i>	X	X		X			X	X	X		X		X				X		X			
P. y Z. 2580	Oax, Mx	<i>C. prostratum</i>	X	X		X	X		X	X	X			X				X					X	
P. y Z. 2583	Oax, Mx	<i>C. prostratum</i>	X	X		X	X		X	X		X		X				X						
P. y Z. 2586	Oax, Mx	<i>C. prostratum</i>	X	X		X	X		X	X		X		X								X		
P. y Z. 2552	Tamps, Mx	<i>C. tamaulipense</i>	X	X		X	X		X	X	X	X			X	X		X		X		X	X	X
JTC 2885	Tamps, Mx	<i>C. tamaulipense</i>	X			X	X		X		X	X			X			X		X		X	X	X
Val. 2402	Tamps, Mx	<i>C. tamaulipense</i>	X	X		X			X	X	X	X				X		X		X		X	X	X
P. y Z. 2588	Oax, Mx	<i>C. varium</i>	X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X										
JTC 2413	Oax, Mx	<i>C. varium</i> *	X	X	X	X			X	X	X	X	X											

* material herborizado. Colectores: Chia = F. Chiang; Lin = J. Linares; P. y Z. = D. Pacheco y O. Zambrano; JTC = T. Columbus; Val. = J. Valdés; War = T. Warnock. Origen: CA = Centroamérica; EUA = Estados Unidos de América; Mx = México; Chi = Chihuahua; El Salv = El Salvador; Gto = Guanajuato; Gue = Guerrero; Mich = Michoacán; Mor = Morelos; Nay = Nayarit; Oax = Oaxaca; Pue = Puebla; SLP = San Luis Potosí; Son = Sonora; Tamps = Tamaulipas; Tex = Texas.

Cuadro 3. Distribución de los flavonoides en taxa afines

No. y col.	Origen	Especie	Picos de absorbancia (presencia = x)								
			1	2	2'	3	4	5	6	7	8
P. y Z. 2590	Oax, Mx.	<i>Griffithsochloa multifida</i>	X	X		X		X	X		X
P. y Z. 2533	Gue, Mx.	<i>Griffithsochloa multifida</i>	X	X	X	X	X				X
P. y Z. 2551	SLP, Mx.	<i>Buchloë dactyloides</i>	X	X	X	X	X	X	X		
P. y Z. 2561	Son, Mx.	<i>Bouteloua eludens</i>	X		X	X					
P. y Z. 2541	Gue, Mx.	<i>Soderstromia mexicana</i>	X		X	X	X	X			X
P. y Z. 2547	Qro, Mx.	<i>Pentarraphis polymorpha</i>	X	X	X	X	X		X		

Colectores: P. y Z. = D. Pacheco y O. Zambrano. Origen: Mx = México; Gue = Guerrero; Oax = Oaxaca; Qro = Querétaro; SLP = San Luis Potosí; Son = Sonora.

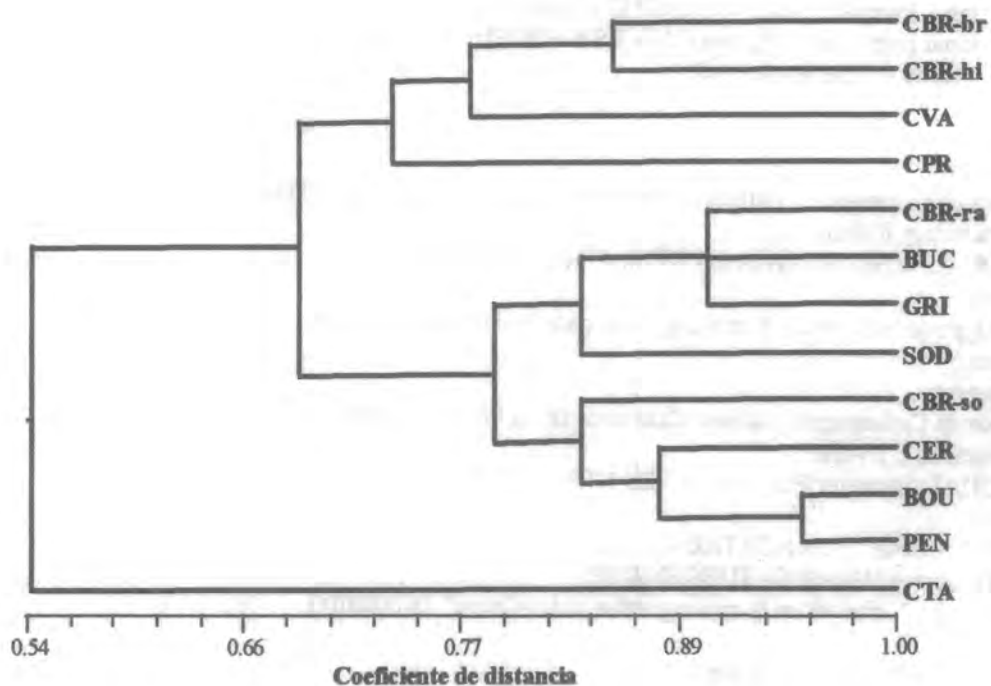


$$r = 0.78$$

Figura 1. Fenograma del análisis de conglomerados obtenido con base en 20 caracteres fitoquímicos (flavonoides) y 8 OTU's de *Cathestecum*.

CBR-br = *C. brevifolium* var. *brevifolium*; CBR-hi = *C. brevifolium* var. *hirsutum*; CBR-ra = *C. brevifolium* var. *ramosum*; CBR-so = *C. brevifolium* var. *sonorensis*; CER = *C. erectum*; CPR = *C. prostratum*; CTA = *C. tamaulipense*; CVA = *C. varium*.

	BOU	BUC	GRI	PEN	SOD
1	0.00	1.00	1.00	1.00	1.00
2	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
3	0.00	1.00	1.00	0.00	0.00
4	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
5	0.00	1.00	1.00	0.00	1.00
6	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00
7	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00
8	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
9	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
11	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
12	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
14	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
15	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
16	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
17	1.00	0.00	1.00	1.00	0.00
18	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
19	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
20	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00



$$r = 0.82$$

Figura 2. Fenograma del análisis de conglomerados obtenido con base en 20 caracteres fitoquímicos (flavonoides) y 13 OTU's de *Cathestecum* y taxa afines. CBr-br = *C. brevifolium* var. *brevifolium*; CBr-hi = *C. brevifolium* var. *hirsutum*; CBr-ra = *C. brevifolium* var. *ramosum*; CBr-so = *C. brevifolium* var. *sonorensis*; CER = *C. erectum*; CPR = *C. prostratum*; CTA = *C. tamaulipense*; CVA = *C. varium*; BOU = *Bouteloua eludens*; BUC = *Buchloë dactyloides*; GRI = *Griffithsochloa multifida*; PEN = *Pentarraphis polymorpha*; SOD = *Soderstromia mexicana*.

Anexo 1. Análisis fenético: coeficiente cofenético para taxa de *Cathestecum*.

MxComp: NTSYSpc 2.02i, (C) 1986-1998, Applied Biostatistics Inc.

Date & time: 23/01/2002 10:41:28 p.m.

Input parameters

Read X input from file: A:\Flavon CATHES.SMDIST

Read Y input from file: A:\Flavon CATHES.SMDOPH

Mantel statistic will be normalized.

X matrix:

Comments:

Análisis de *Cathestecum* y afines. Caracteres fitoquímicos: Ausencia/presencia de flavonoides.

20 caracteres y 8 taxa

SIMQUAL: input=A:\Flavon CATHES.NTS, coeff=SM

by Cols

Matrix type =3, size =8 by 8, missing value code ="none" (similarity)

Y matrix:

Comments:

Análisis de *Cathestecum* y afines. Caracteres fitoquímicos: Ausencia/presencia de flavonoides.

20 caracteres y 13 taxa

SIMQUAL: input=A:\Flavon CATHES.NTS, coeff=SM

by Cols

SAHN: input=A:\Flavon CATHES.SMDIST, method=UPGMA, tie=WARN

COPH: tree=A:\Flavon CATHES.SMDUP

Matrix type =3, size =8 by 8, missing value code ="none" (similarity)

N = 28

Mean X = 0.6893 SSx = 0.3968

Mean Y = 0.6893 SSy = 0.2413

Tests for association:

Matrix correlation: r = 0.77985

(= normalized Mantel statistic Z)

Approximate Mantel t-test: t = 2.5216

Prob. random Z < obs. Z: p = 0.9942

CBR-br CBR-hi CBR-ra CBR-so CER CPR CTA CVA

CBR-br | 1.0000

CBR-hi | 0.8500 1.0000

CBR-ra | 0.8500 0.7000 1.0000

CBR-so | 0.7500 0.8000 0.7000 1.0000

CER | 0.8000 0.7500 0.8500 0.8500 1.0000

CPR | 0.8500 0.7000 0.7000 0.6000 0.6500 1.0000

CTA | 0.6000 0.6500 0.5500 0.5500 0.5000 0.4500 1.0000

CVA | 0.8000 0.7500 0.7500 0.5500 0.6000 0.6500 0.5000 1.0000

Anexo 2. Análisis fenético: coeficiente cofenético para *Cathestecum* y taxa afines.

MxComp: NTSYSpc 2.02i, (C) 1986-1998, Applied Biostatistics Inc.
Date & time: 29/01/2002 05:44:29 p.m.

Input parameters

Read X input from file: A:\FLAVONOIDES-FENETICA.DSM
Read Y input from file: A:\FLAVONOIDES-FENETICA.SMDOP
Mantel statistic will be normalized.

X matrix:

Comments:

Análisis de *Cathestecum*. Caracteres fitoquímicos: Ausencia/presencia de flavonoides.
13 caracteres y 8 taxa

SIMQUAL: input=A:\FLAVONOIDES-FENETICA.NTS, coeff=SM
by Cols

Matrix type =3, size =13 by 13, missing value code ="none" (similarity)

Y matrix:

Comments:

Análisis de *Cathestecum*. Caracteres fitoquímicos: Ausencia/presencia de flavonoides.
13 caracteres y 8 taxa

SIMQUAL: input=A:\FLAVONOIDES-FENETICA.NTS, coeff=SM
by Cols

SAHN: input=A:\FLAVONOIDES-FENETICA.DSM, method=UPGMA, tie=WARN

COPH: tree=A:\FLAVONOIDES-FENETICA.SMDUP

Matrix type =3, size =13 by 13, missing value code ="none" (similarity)

N = 78

Mean X = 0.7179 SSx = 1.1749

Mean Y = 0.7179 SSy = 0.7935

Tests for association:

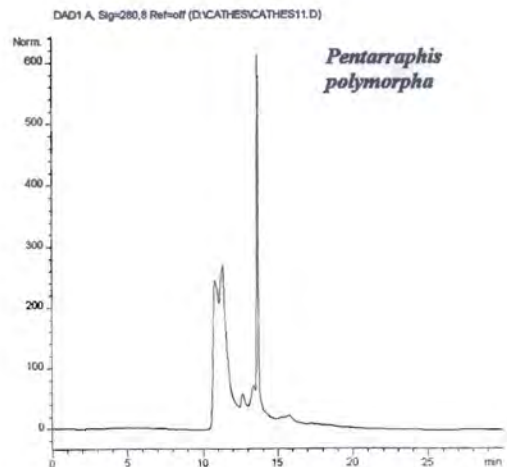
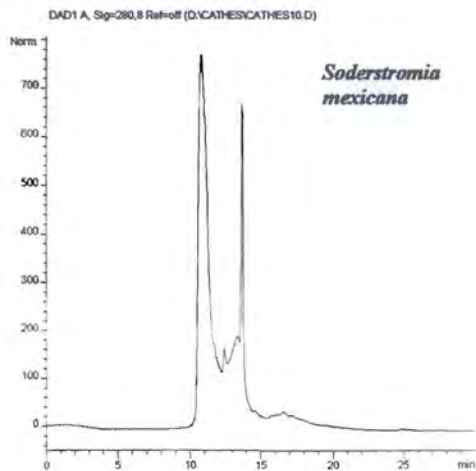
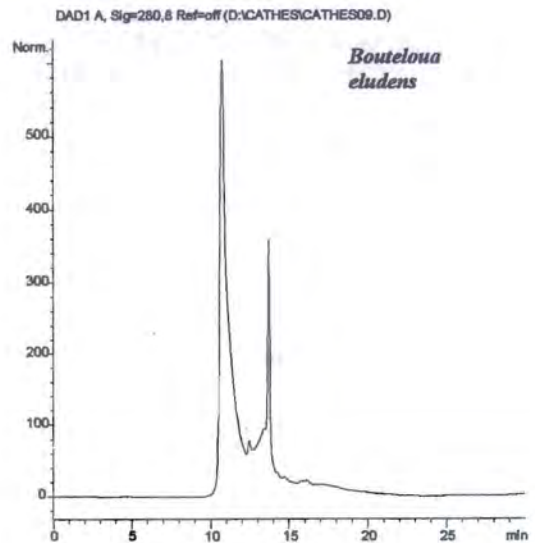
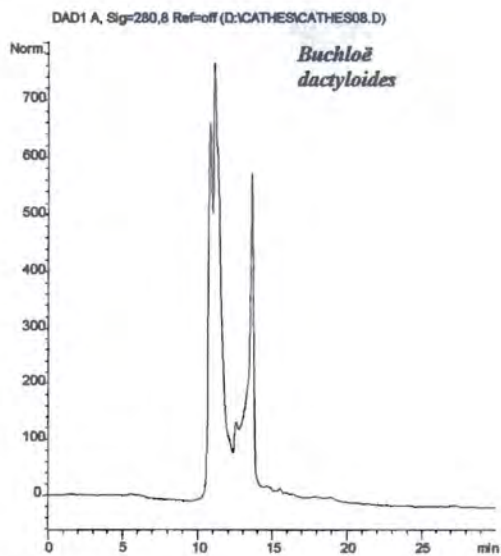
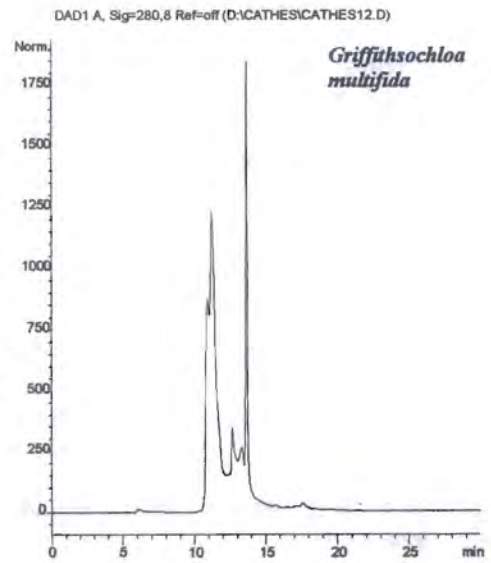
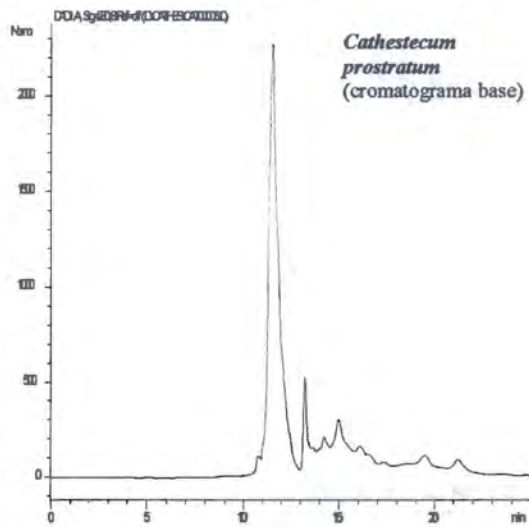
Matrix correlation: $r = 0.82183$

(= normalized Mantel statistic Z)

Approximate Mantel t-test: $t = 4.0388$

Prob. random Z < obs. Z: $p = 1.0000$

Anexo 3. Algunos de los cromatogramas obtenidos en el estudio de los flavonoides de *Cathestecum* y taxa afines



Literatura citada

- Bierner, M. W., W. M. Dennis and B. E. Wofford. 1977. Flavonoid chemistry, chromosome number and phylogenetic relationships of *Helenium chihuahuensis*. *Biochem. Syst. Ecol.* 5: 23-28.
- Bohm, B. and T. Stuessy. 1995. Flavonoid chemistry of Barnadesioideae (Asteraceae). *Syst. Bot.* 20 (1): 22-27.
- Crawford, D. J. 1970. Systematic studies on Mexican *Coreopsis* (Compositae). *Coreopsis mutica*: flavonoid chemistry, chromosome number, morphology, and hybridization. *Brittonia* 22: 93-111.
- Crawford, D. J. 1974. A morphological and chemical study of *Populus acuminata* Rydberg. *Brittonia* 26: 74-89.
- Crawford, D. J. 1978. Flavonoid chemistry and angiosperm evolution. *Bot. Rev.* 44: 431-456.
- Crawford, D. J. and D. L. Lankow. 1972. Flavonols from the leaves of *Cathestecum prostratum*. *Phytochemistry* 11: 2571-2572.
- Grayer, R. 1989. Flavanoids. *En: Methods in Plant Biochemistry*. Vol. 1. Dey, P. M. and J. B. Harborne (eds.). Pp. 284-323. Academic Press. London.
- Glennie, C. W., J. B. Harborne and G. D. Rowler. 1971. Correlation between flavonoid chemistry and plant geography in the *Senecio radicans* complex. *Phytochemistry* 10: 2413-2417.
- Harborne, J. B. 1971. Distribution and taxonomic significance of flavonoids in the leaves of the Cyperaceae. *Phytochemistry* 10: 1569-1574.
- Harborne, J. B. and E. Hall. 1964. Plant polyphenols-XII. The occurrence of tricetin and of glycoflavones in grasses. *Phytochemistry* 3: 421-428.

- Harborne, J. B. and C. A. Willians. 1976. Flavonoid patterns in leaves of the Gramineae. *Biochem. Syst. Ecol.* 4: 267-280.
- Herrera, Y. & J. Bain. 1991. Flavonoids of *Muhlenbergia montana* complex. *Biochem. Syst. Ecol.* 19 (8): 665-672.
- Herrera, Y. & W. F. Grant. 1993. Correlation between generated morphological character data and flavonoid content of species in the *Muhlenbergia montana* complex. *Can. J. Bot.* 71: 816-826.
- Pierce, G. J. 1978. *Griffithsochloa*, a new genus segregated from *Cathestecum* (Gramineae). *Bull. Torrey Bot. Club* 105: 134-138.
- Rohlf, F. J. 1997. NTSYS-pc. Numerical taxonomy and multivariate analysis system. Versión 2.0. Applied Biostatistics Inc., New York.
- Saleh, N. A. M., B. A. Bohm and J. R. Maze. 1971. Flavonoid of *Stipa lemmonii*. *Phytochemistry* 10: 490-491.
- Smith, D. M. and D. A. Levin. 1963. A chromatographic study of reticulate evolution in the Appalachian *Asplenium* complex. *Amer. J. Bot.* 50: 952-958.
- Zech, J. 1999. Flavonoid distribution of *Mulinum* (Apiaceae, Hydrocotyloideae, Mulineae). *Brittonia* 51: 415-421.

Capítulo 7

Análisis fenético del género *Cathestecum* (Poaceae: Chloridoideae: Boutelouinae)

Resumen

El género *Cathestecum* tiene su principal centro de distribución en México. Se caracteriza por incluir especies que habitan en lugares abiertos, secos a áridos y con un importante valor forrajero. Con el fin de establecer los límites entre las especies del género y observar el grado de similitud morfológica que presentan las mismas, se realizó un análisis fenético. El estudio se basó en una matriz formada por 45 OTU's y 115 caracteres derivados de fuentes macromorfológicas, anatómicas y fitoquímicas. Se utilizó el método de agrupamiento Media Aritmética no Ponderada (UPGMA) y el Análisis de Componentes Principales (PCA), del programa NTSYS 2.0. De acuerdo a los fenogramas y gráficos obtenidos, se forman dos grandes grupos de poblaciones dentro de *Cathestecum*, caracterizados principalmente por la presencia de ramas homorfás o dimorfás en sus inflorescencias. Se observó asimismo, que los taxa afines considerados (*Bouteloua eludens*, *Buchloë dactyloides*, *Griffithsochloa multifida*, *Pentarraphis polymorpha* y *Soderstromia mexicana*), formaron un agrupamiento separado, lo que permitió establecer relaciones de similitud y disimilitud con los taxa de *Cathestecum*. Se reconocen cinco especies y cuatro variedades dentro del género.

Introducción

La fenética ha sido propuesta como una teoría de clasificación basada en la semejanza global o total de los organismos, en función de los caracteres utilizados. Los principios operativos tienen su fundamento en una serie de técnicas numéricas que operan sobre un número de distancias y miden la similitud entre los grupos. Los caracteres analizados en un estudio fenético deben ser tomados de todas las partes del cuerpo de los organismos y deben tener la misma importancia o peso para la formación de los grupos (Crisci y López, 1983).

Sokal & Sneath (1963) igualmente definen este enfoque metodológico (también denominado taxonomía numérica), como la evaluación numérica de la similitud o afinidad entre las Unidades Taxonómicas Operacionales (OTU's por sus siglas en inglés). Los taxa u OTU's son agrupados con base en el estado de sus caracteres (Sneath & Sokal, 1973). Estas operaciones numéricas se llevan a cabo con el auxilio de programas computarizados, lo que permite el manejo y la comprobación de grandes cantidades de datos, razones por las cuales se han convertido en una herramienta indispensable en la biología.

Antecedentes de estudios fenéticos en las Poaceae

Se puede afirmar, que los estudios que se han realizado en esta familia basados en técnicas numéricas como la fenética, han sido considerables. Se han utilizado principalmente a nivel de grandes grupos como subfamilia, tribus y subtribus y en menor proporción en categorías a nivel de géneros y especies.

Un trabajo que destaca dentro las Poaceae es el realizado por Hilu & Wright (1982), en el cual aplican técnicas de conglomerados a 215 géneros de gramíneas y 85 caracteres morfológicos y microscópicos. Reconocen 8 agrupamientos y afirman que la clasificación de las gramíneas parece ser mas natural a nivel de subfamilia que a nivel tribal. Sin embargo, no incluyen el género *Cathestecum* dentro del estudio.

Otro estudio que aporta información mas directa sobre el grupo en el cual se trabaja en esta investigación, es el de Van der Borre & Watson (1997). Estos autores proponen una clasificación de las Chloridoideae usando una combinación de análisis fenéticos y cladísticos a nivel de tribus y subtribus. Sus resultados apoyan la existencia de ocho grupos a nivel de tribus y no de dos como en la clasificación tradicional. Según esto, los taxa incluidos en este estudio pertenecen a la tribu Zoysiae y subtribu Boutelouinae de las Chloridoideae. Asimismo, en los fenogramas que presentan se reconocen agrupamientos formados por los géneros *Bouteloua-Pentarraphis-Cathestecum-Griffithsochloa* y otro formado por *Buchloë-Soderstromia*.

A nivel de especies, aunque no relacionados directamente con *Cathestecum* y taxa afines, pero en la misma subfamilia Chloridoideae, se pueden mencionar algunas investigaciones que han encontrado en las técnicas fenéticas, una valiosa herramienta para delimitar grupos. Entre estos están los trabajos de Varadarajan & Gilmartin (1983), Herrera & Bain (1991) y Herrera & Grant (1993).

De acuerdo a la clasificación de Clayton & Renvoize (1986), el género *Cathestecum* J. Presl pertenece a las siguientes categorías taxonómicas: familia Poaceae, subfamilia

Chloridoideae, tribu Cynodonteae y subtribu Boutelouinae. Fue descrito por primera vez en 1830 basado en *C. prostratum* colectado en México. La distribución es americana (desde el sur de Texas en Estados Unidos hasta El Salvador en Centroamérica), con el principal centro de distribución en México.

En cuanto a su situación taxonómica, ha habido cambios importantes a nivel de tribus y subtribus (Hackel, 1887; Griffiths, 1912; Watson & Dallwitz, 1992), al igual que en la apreciación del número de especies presentes (Vasey, 1884; Griffiths, 1912; Swallen, 1937; Pierce, 1978, 1979), variando en este último caso desde cuatro hasta seis. Asimismo, el género *Cathestecum* ha sido asociado con otros géneros tales *Aegopogon* y *Bouteloua* (sección *Bouteloua*), y por implicación, se ha relacionado con otros géneros como *Buchloë*, *Cyclostachya*, *Pringleochloa*, *Buchlominus*, *Pentarraphis* y *Opizia* (Reeder, 1969; Reeder & Reeder, 1963, 1966; Reeder *et al.*, 1965; Rzedowski, 1975). Igualmente, es asociado con *Griffithsochloa*, género monotípico segregado de la especie *Cathestecum multifida* (Pierce, 1978).

Ante este panorama presentado, y considerando que los tratamientos taxonómicos realizados para el género están basados en características macromorfológicas y de distribución, los objetivos de este estudio fueron: 1) Definir el número de especies presentes en el género *Cathestecum*; 2) Establecer los límites entre las especies del género; 3) Observar el grado de similitud morfológica, anatómica y fitoquímica de las especies que conforman el género *Cathestecum*, así como establecer comparaciones con otros taxa de la subtribu Boutelouinae.

Materiales y métodos

Taxa y caracteres utilizados en los análisis

El número total de OTU's incluidos en el análisis fue de 45, correspondientes a poblaciones de *Cathestecum* y de otras especies de la subtribu Boutelouinae (*Griffithsochloa multifida*, *Pentarraphis polymorpha*, *Soderstromia mexicana*, *Buchloë dactyloides* y *Bouteloua eludens*). (Anexo 4). Estos taxa seleccionados provienen en su mayor parte de material de reciente colección (trabajo de campo), y en menor proporción de ejemplares de herbario, para aquellos taxa donde no se disponía del mismo. Por otra parte, en la decisión del número de taxa considerados en el estudio, se tomó en cuenta además de la variación morfológica y de distribución, el costo de los análisis fitoquímicos y microanatómicos. Todos los taxa del estudio contienen información completa de las fuentes de análisis usadas, lo que permitió integrar todos los datos en una sola matriz.

Los caracteres y estados de carácter evaluados, trataron en lo posible de abarcar la mayor parte de las estructuras u órganos de las plantas estudiadas. Los mismos engloban caracteres de tipo macromorfológicos, micromorfológicos (anatomía de lema y epidermis de lámina) y fitoquímicos (flavonoides). Para los datos de macromorfología y anatomía, se utilizaron en promedio 8 ejemplares por cada colección, corroborándose los datos en el primer caso, a través de la revisión de los ejemplares disponibles para cada especie. Para el estudio fitoquímico, la información se obtuvo de 2 ejemplares por especie. En el Cuadro 1 se detalla el número total de caracteres usados en cada fuente y su naturaleza. Asimismo, la lista de los caracteres y estados de carácter analizados se presenta en el Anexo 1.

Cuadro 1. Número de caracteres y tipo de datos utilizados para elaborar la matriz básica de datos.

Fuente	No. de caracteres	Tipo de datos
Macromorfología	61	24 cualitativos (13 binarios y 11 multiestados) 37 cuantitativos
Fitoquímica: flavonoides	20	Cualitativos binarios
Anatomía: lema	27	6 cualitativos binarios y 21 multiestados
Anatomía: epidermis de lámina	7	2 cualitativos binarios y 5 multiestados
Total de caracteres	115	

Métodos de análisis

Para este estudio se emplearon dos tipos de métodos fenéticos aplicados a través del programa Numerical Taxonomic System (NTSYS), versión 2.0 (Rohlf, 1997): El análisis de conglomerados o agrupamientos y las técnicas de ordenación (análisis de componentes principales = PCA). La primera de estas técnicas permite reconocer el arreglo jerárquico de las unidades de estudio con base en su similitud global y se pueden representar gráficamente a través de fenogramas. Por su parte, las técnicas de ordenación, determinan relaciones entre OTU's en un contexto de ubicación en un espacio multidimensional, representado por los caracteres estudiados.

Los pasos seguidos para la aplicación de estas técnicas fenéticas se resumen de la manera siguiente:

- La matriz básica de datos (Anexo 2) fue construida con los promedios de los intervalos de los valores obtenidos para los datos cuantitativos y con los valores asignados por su variación, en el caso de los datos cualitativos, determinados para cada OTU. La matriz básica obtenida fue de 115 hileras X 45 columnas, donde las hileras corresponden a los caracteres y las columnas a las OTU's.

- La matriz de datos se estandarizó por hileras (caracteres) utilizando el algoritmo de transformación lineal del programa NTSYS. Esto se hizo a fin de reducir la distorsión resultante por la utilización de diferentes escalas de medidas y permitir que los caracteres contribuyan de igual manera a la similitud o disimilitud entre los taxa.

- Una vez estandarizada la matriz de datos y de acuerdo al tipo de datos analizados, se calcularon los coeficientes de Distancia Taxonómica Promedio (Sokal, 1961) y de Correlación del Momento-Producto de Pearson (Michener & Sokal, 1957). Posteriormente, se realizó el análisis de conglomerados usando el método de agrupamiento Media Aritmética no Ponderada (UPGMA) (Sokal & Sneath, 1963). Asimismo, para conocer el grado de distorsión entre la matriz de similitud y el fenograma obtenido, se calculó el valor cofenético (r) usando la Prueba de Mantel.

- Para la aplicación del análisis de componentes principales (PCA, técnicas de ordenamiento), se calculó una matriz de correlación entre caracteres, la cual se utilizó para obtener los valores y vectores eigen. (Anexo 3). Estos valores permiten conocer cuales son los caracteres de mayor peso y en que proporción contribuyen a la formación de los agrupamientos resultantes. De igual manera, estos valores sirvieron para diferenciar la variabilidad acumulada en los tres primeros componentes y visualizar gráficamente la

distribución de las OTU's en los mismos. Los resultados del PCA se graficaron a partir de la matriz de vectores eigen, con el programa MXPLOT de NTSYS.

Resultados y discusión

Análisis de Conglomerados

La interpretación y el análisis del fenograma obtenido a través de esta técnica (Figura 1), se discute a través de los siguientes puntos:

- Las OTU's correspondientes al género *Cathestecum* se separan claramente del resto de los taxa considerados en el análisis, conformando varias agrupaciones internas. Este arreglo es importante en el sentido de que se aprecia una mayor similitud fenética entre las OTU's de *Cathestecum*, que con el resto de las especies pertenecientes a los otros géneros de la subtribu incluidos en el estudio.
- Considerando el agrupamiento que forman los taxa de *Cathestecum*, se pueden visualizar tres principales conglomerados de OTU's, los cuales se presentan como Grupo I, Grupo II y Grupo III.
- El **Grupo I** está representado por 16 OTU's (desde CAT1 hasta CAT43). En general, en este grupo se ubican todas las especies de *Cathestecum* que presentan ramas homomorfas en las inflorescencias (*C. erectum*, *C. prostratum* y *C. varium*). El Grupo I se subdivide a su vez en tres subgrupos (1, 2, y 3), los cuales pueden caracterizarse de la siguiente manera:

Subgrupo 1: Conformado por 11 OTU's (desde CAT1 hasta CAT24). Como característica principal, este subgrupo presenta en las inflorescencias espiguillas con un raquis extendido a manera de arista. Igualmente, otras características que destacan en este subgrupo son: el número de ramas por inflorescencia es menor a seis, la espiguilla central presenta el flósculo inferior (sésil) femenino o perfecto, las lemas de las espiguillas tienen una longitud de 5 mm o mas, a su vez, son divididas hasta la base y poseen abundantes cilios en las aristas. Además las plantas de este subgrupo poseen estolones rectos a medianamente curvados.

A nivel de micromorfología de la lema, destacan los macropelos frecuentes a abundantes y la ausencia de papilas. Con relación a los flavonoides, este subgrupo se caracterizó por presentar uno de los más altos números de flavonoides (12 en total) encontrados en *Cathestecum*, correspondientes a los grandes grupos de compuestos flavonoides identificados, es decir, derivados glucosidados de kaempferol, vicenina, apigenina, lucenina y quercetina (ver Cuadros 1-3, Capítulo 6).

Las OTU's de este subgrupo corresponden a individuos de distintas poblaciones de la especie *C. prostratum*.

Subgrupo 2: Formado por 3 OTU's (CAT37, CAT38 y CAT39). Este subgrupo se distingue por presentar las dos glumas desarrolladas en las espiguillas laterales, ya que en los demás agrupamientos solo una gluma está desarrollada y la otra se encuentra reducida. La característica mas resaltante en este subgrupo es la carencia de papilas y aguijones en la epidermis de la lema. Asimismo, a nivel de la epidermis de lámina, se identificaron dos

tipos de aguijones, lo cual difiere de lo encontrado en los demás grupos donde se observó un solo tipo.

En el estudio fitoquímico se identificaron un total de 11 flavonoides diferentes, siendo los derivados de quercetina, los compuestos mas abundantes (4 en total).

Este subgrupo está restringido a las partes altas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, en los estados de Puebla y Oaxaca. Las OTU's corresponden a individuos de distintas poblaciones de la especie *C. varium*.

Por otro lado, este subgrupo se asocia al subgrupo anterior, por presentar inflorescencias con ramas de un solo tipo (homomorfas), lemas muy divididas y ciliadas en la base de las aristas, y flósculo inferior de la espiguilla central femenino o perfecto. En el estudio fitoquímico, se pudo observar una similitud con respecto al subgrupo 1, en cuanto al número y tipos de flavonoides presentes. En ambos casos, los compuestos flavonoides más abundantes fueron los derivados de quercetina, seguidos por kaempferol para el subgrupo 1 y apigenina para el subgrupo 2.

Subgrupo 3: Constituido por las OTU's CAT42 y CAT43. En este subgrupo, destaca la ausencia del raquis extendido a manera de arista en la base de las espiguillas, al igual que las lemas con aristas totalmente glabras. Presenta asimismo, estolones de gran longitud y fuertemente curvados.

A nivel micromorfológico de la lema, este subgrupo presentó papilas redondeadas. Destaca como característica importante en la epidermis de la lámina, la ausencia de macropelos. En cuanto al análisis de flavonoides, fue el subgrupo donde se observó el menor número de compuestos reportados para *Cathestecum* (5 en total), pertenecientes a derivados glucosidados de kaempferol (2), quercetina (2) y vicenina (1).

Este subgrupo está distribuido en el desierto Chihuahuense, y por lo tanto, marca el límite norte de la distribución del género para México. Las OTU's corresponden a individuos de diversas poblaciones de la especie *C. erectum*.

Por otra parte, estableciendo algunas comparaciones con los subgrupos anteriores, se puede decir lo siguiente:

Al igual que el subgrupo 1, con el cual se relaciona a un nivel 0.92 de similitud, el subgrupo 3 presenta lemas de 5 mm o mas de largo y una espiguilla central con el flósculo inferior femenino o perfecto. Con el subgrupo 2, comparte la presencia de rizomas y el flósculo inferior femenino de la espiguilla central. Asimismo, se distingue del subgrupo 1 por la ausencia de un raquis extendido a manera de arista en la base de las espiguillas, por tener lemas con aristas totalmente glabras, poseer estolones de gran longitud y fuertemente curvados, así como por la presencia de rizomas.

- El **Grupo II** está representado por 16 OTU's (desde CAT8 hasta CAT45), en donde se incluyen las especies de *Cathestecum* que presentan ramas heteromorfas en las inflorescencias y una mayor variabilidad en el sexo de las espiguillas (*C. brevifolium* y *C.*

tamaulipense). A su vez, este grupo se separa en cuatro subgrupos (1, 2, 3 y 4), los cuales se pueden diagnosticar a través de las siguientes características:

Subgrupo 1. Integrado por 6 OTU's (desde CAT8 hasta CAT9). Se caracteriza por tener espiguillas de color púrpura intenso, al igual que los estolones. En la espiguilla, las glumas son glabras y las lemas pueden ser glabras o con pocos cilios esparcidos en la base de las aristas. Además son plantas perennes y pequeñas (menos de 20 cm de altura).

Destaca en la micromorfología de la lema, la presencia de micropelos claviformes y escasos. En el estudio fitoquímico se identificaron un total de 9 flavonoides, correspondientes a igual número de picos de absorbancia. Los flavonoides más abundantes fueron compuestos derivados de kaempferol, apigenina y quercetina.

Este subgrupo presenta asimismo la distribución más amplia del género, reportándose para 6 estados de la República Mexicana. De la misma manera, este subgrupo 1, representa para el género *Cathestecum*, el límite sur de su distribución, localizado en El Salvador, Centroamérica. Corresponden estas OTU's a individuos de distintas poblaciones de *C. brevifolium* var. *brevifolium*.

Subgrupo 2. Formado por 3 OTU's (CAT3, CAT11 y CAT10). En este subgrupo, los culmos y las hojas de estas plantas son los más delgados que se presentan dentro del género, lo que le confiere un aspecto delicado a las mismas. Las espiguillas tienen la gluma superior densamente ciliada, presentan flósculos con las lemas glabras o pocos cilios esparcidos y además el flósculo inferior de la espiguilla central es femenino. En lo referente

a las características de la anatomía de la lema y de la epidermis de la lámina, no se observaron caracteres exclusivos para este grupo. Desde el punto de vista fitoquímico, presentó un total de 7 flavonoides, donde los compuestos derivados de kaempferol y quercetina fueron los más abundantes.

La distribución geográfica de este grupo está limitada al estado de Michoacán. Las OTU's corresponden a *C. brevifolium* var. *ramosum*.

Subgrupo 3. Integrado por 4 OTU's (desde CAT13 hasta CAT20). Son las plantas de mayor altura dentro del grupo II (más de 30 cm de altura), con presencia de estolones largos y fuertemente curvados. En las espiguillas, las glumas y las lemas son completamente glabras y el flósculo inferior sésil en la espiguilla central es femenino.

A nivel micromorfológico, destaca la lema con papilas redondeadas y con aguijones distribuidos en hileras horizontales. En este subgrupo no fueron observados macropelos en la lema. En la epidermis de la lámina, el subgrupo 3, comparte la forma cuadrada de las células interestomáticas con uno de los taxa afines (*Soderstromia mexicana*), lo cual no se encontró para el resto de los taxa.

En lo que respecta al estudio fitoquímico, aquí se visualizó la menor cantidad de flavonoides (6 en total), encontrada dentro del grupo II. Al igual que los subgrupos anteriores, los flavonoides más abundantes pertenecen a derivados glucosidados de kaempferol y quercetina; sin embargo, no se encontraron derivados de lucenina, que sí se

reportan para el resto de los subgrupos. La característica de presentar un bajo número de flavonoides y ausencia de lucénina, es compartida con el subgrupo 3 del grupo I.

Por otra parte, este subgrupo marca el límite norte para los taxa del Grupo II en Magdalena de Kino, en el estado de Sonora. Además, junto a los OTU's que conforman el subgrupo 3 del Grupo I, habita en los lugares con las condiciones de sequía mas extremas encontradas para el género. Las OTU's de este subgrupo corresponden a individuos de distintas poblaciones de *C. brevifolium* var. *sonorensis*.

Subgrupo 4. Integrado por 3 OTU's (CAT18, CAT44 y CAT45), unidos a un nivel de 0.46 de similitud. Este subgrupo presenta espiguillas con glumas densamente ciliadas y lemas con abundantes cilios blancos e hirsutos. Además, el flósculo inferior sésil de la espiguilla central es neutro.

Como características de la lema resaltan la presencia de macropelos unicelulares y multicelulares, así como la ausencia de aguijones. En el análisis fitoquímico, se identificaron un total de 9 flavonoides, donde destacan los derivados de quercetina, kaempferol y apigenina, como los mas abundantes. Presentó junto al subgrupo 1, el mismo número de flavonoides; sin embargo, se diferencian en el tipo de compuesto mas representativo (kaempferol para el subgrupo 1 y quercetina para el subgrupo 4).

Este grupo marca el límite sur de la distribución del género en México, en los estados de Oaxaca y Chiapas. Las OTU's corresponden a individuos de distintas poblaciones de *C. brevifolium* var. *hirsutum*.

- El **Grupo III** esta integrado por 3 OTU's (CAT5, CAT6 y CAT7). Presenta inflorescencias dimorfas en la misma planta y además posee las espiguillas de menor tamaño encontradas dentro de *Cathestecum*. De manera relevante destacan como características micromorfológicas de la lema, las papilas distribuidas en forma irregular (con ausencia en algunas zonas) y los macropelos mas delgados comparados con el resto de los taxa de *Cathestecum*.

Con relación al estudio fitoquímico, fue el grupo que presentó la mas alta diversidad de flavonoides (15 en total), representados a su vez, por una mayor cantidad de picos de absorbancia. Los compuestos que mas destacaron por su representatividad fueron los derivados glucosidados de quercetina (5), kaempferol (3) y apigenina (3), seguidos por dos compuestos de luteolina, los cuales solo están presentes en este grupo.

Este grupo tiene una distribución restringida al estado de Tamaulipas. Las OTU's corresponden a individuos de poblaciones distintas de la especie *C. tamaulipense*.

Por otra parte, aunque este grupo III no forma un gran agrupamiento debido al número reducido de OTU's representados, se considera que está mas relacionado con los grupos I y II, que con los taxa que se encuentran en la base del fenograma. Constituye el grupo mas distinto de los formados en *Cathestecum*, uniéndose a ellos a un nivel de 1.46 de distancia (Figura 1).

Se asocia al Grupo II por tener ramas dimorfas en sus inflorescencias, pero con la diferencia de que generalmente están en una sola planta y no en varias como en el grupo II,

lo que resalta como la característica macromorfológica mas evidente. Estas ramas dimorfas se encuentran en inflorescencias separadas: una es exerta y con posición terminal, y la otra, no se observa a simple vista debido a que se encuentra entre la base de los culmos.

Asimismo, comparte con el mismo grupo la presencia de rizomas y el tamaño pequeño de sus espiguillas.

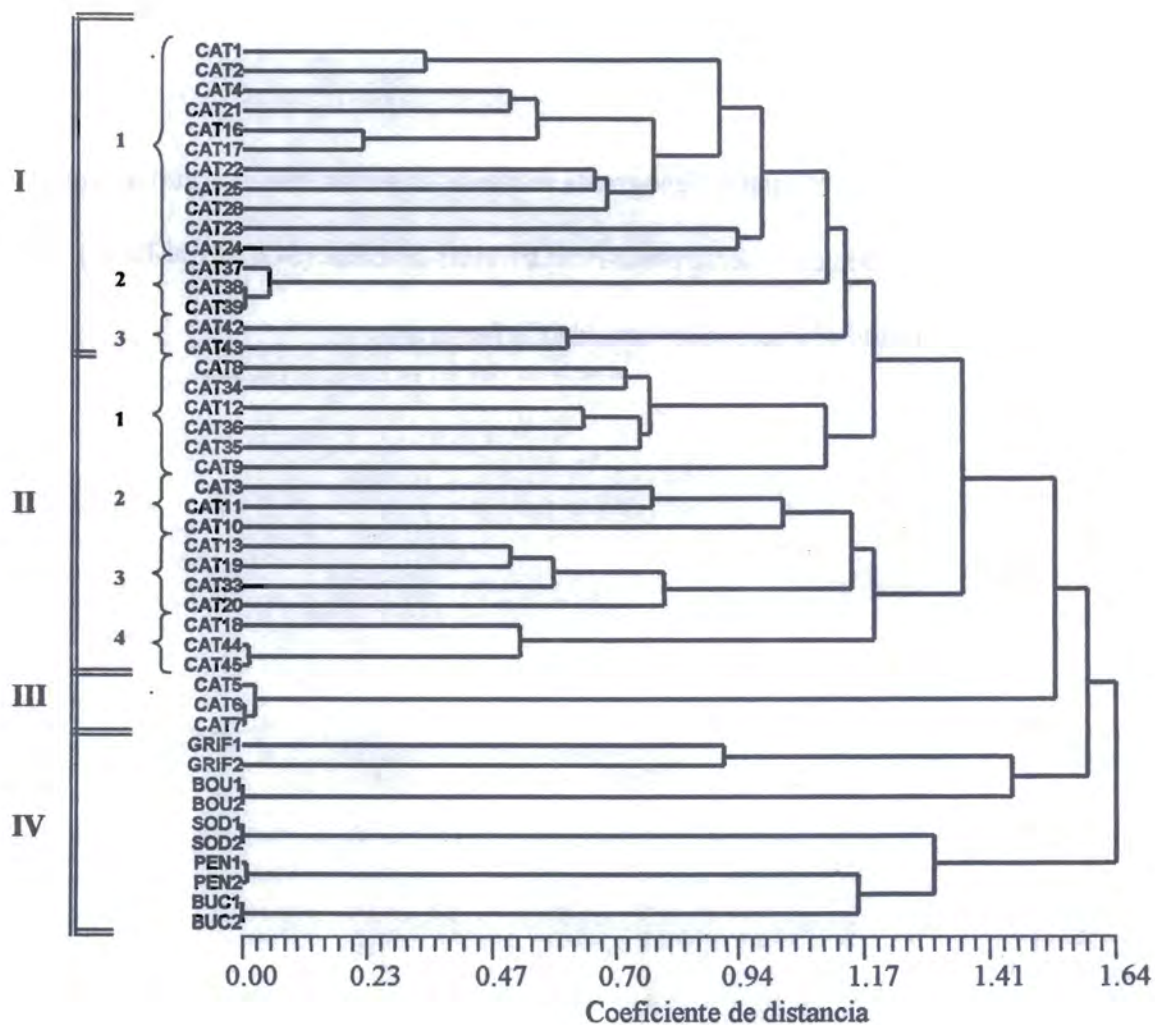
Se une a los subgrupos 1 y 3 del Grupo I por el sexo del flósculo inferior sésil en la espiguilla central, el cual es femenino o perfecto.

En lo que respecta a los taxa diferentes a *Cathestecum*, representados en este análisis por 5 especies (*Bouteloua eludens*, *Buchloë dactyloides*, *Griffithsochloa multifida*, *Pentarraphis polymorpha* y *Soderstromia mexicana*), estos se separan claramente de las OTU's que integran al género *Cathestecum*, tal como fue mencionado anteriormente. A su vez, esto es consistente con los límites genéricos y con las relaciones que actualmente se reconocen para dichos taxa en la subtribu Boutelouinae (Clayton & Renvoize, 1986). No obstante, se considera importante señalar algunos puntos interesantes que se mencionan en los párrafos subsecuentes.

Griffithsochloa multifida (antes *Cathestecum multifida*) fue segregada del género *Cathestecum* con base en 5 características distintivas (Pierce, 1978). El mismo autor menciona que las afinidades entre *Cathestecum* y *Griffithsochloa* están indicadas por el arreglo y estructura de las espiguillas. Sin embargo, los resultados mostrados en el fenograma de distancia (Figuras 1), indican que *Griffithsochloa multifida* (GRIF1 y GRIF2) guarda más similitud con las especies diferentes a *Cathestecum*, que con los taxa que

integran a éste último, lo cual no apoya lo afirmado por Pierce (1978). En este trabajo *Bouteloua eludens* (BOU1 y BOU2) resultó la especie más similar a *Griffithsochloa multifida*.

De igual forma, en el mismo fenograma se puede observar, que el agrupamiento formado por las especies *Soderstromia-Pentarraphis-Buchloë* (SOD-PEN-BUC), es el que guarda mas similitud global con los taxa de *Cathestecum*.



$$r = 0.91287$$

Figura 1. Fenograma del análisis de conglomerados obtenido con base en 115 caracteres macromorfológicos - anatómicos - fitoquímicos y 45 OTU's de *Cathestecum* y taxa afines. CAT = *Cathestecum*; BOU = *Bouteloua eludens*; BUC = *Buchloë dactyloides*; GRIF = *Griffithsochloa multifidum*; PEN = *Pentarraphis polymorpha*; SOD = *Soderstromia mexicana*. La identificación de todas las OTU's se muestra en el Anexo 4. Para explicación del fenograma ver resultados y discusión en el texto.

Análisis de Componentes Principales (PCA)

Como puede visualizarse en las gráficas encontradas por medio de la técnica de ordenación (Figuras 2-5), existe una separación entre las OTU's pertenecientes a *Cathestecum* y el resto de las especies consideradas en el análisis. De la misma forma, tanto en la representación espacial de las OTU's en los tres primeros componentes (Figura 2), como en las gráficas bidimensionales (Figuras 3-5), se observa la formación de varios grupos dentro de *Cathestecum*.

En la Figura 3, al utilizar los componentes 1 y 2 para la proyección de los taxa, es donde se identifican de forma mas clara los diferentes grupos encontrados para *Cathestecum*. Se pueden apreciar seis grandes grupos, los cuales se reúnen como sigue. Antes de mencionar estos grupos, es importante señalar, que no se hará la caracterización de los mismos, por cuanto corresponde a la presentada para los grupos formados en el análisis de conglomerados.

Grupo A: Conformado por 16 OTU's. Se ubica en el cuadrante superior derecho de la Figura 3. Corresponde al Grupo I en el análisis de conglomerados.

Grupo B: Conformado por 6 OTU's. Se ubica en el cuadrante inferior derecho de la Figura 3. Corresponde al Subgrupo 1 del Grupo II en el análisis de conglomerados.

Grupo C: Conformado por 3 OTU's. Se ubica en el cuadrante inferior izquierdo de la Figura 3. Corresponde al Subgrupo 2 del Grupo II en el análisis de conglomerados.

Grupo D: Conformado por 4 OTU's. Se ubica en el cuadrante inferior izquierdo de la Figura 3. Corresponde al Subgrupo 3 del Grupo II en el análisis de conglomerados.

Grupo E. Conformado por 3 OTU's. Se ubica en el cuadrante inferior derecho de la Figura 3. Corresponde al Subgrupo 4 del Grupo II en el análisis de conglomerados.

Grupo F. Conformado por 3 OTU's. Se ubica en el cuadrante superior izquierdo de la Figura 3. Corresponde al Grupo III en el análisis de conglomerados.

En todas las gráficas mostradas, el último grupo mencionado, representado por las OTU's CAT5, CAT6 y CAT7, fue el que mas se alejó del resto de los taxa de *Cathestecum*. De la misma forma, este grupo, aunque presentó la distribución espacial mas variable al confrontar los diferentes componentes del PCA, de manera general mostró más cercanía con los individuos del género, que con los taxa afines.

En el Cuadro 2 se muestran los porcentajes de variación explicada en los tres primeros componentes, así como se señalan los caracteres que tuvieron un mayor peso en la explicación de la variabilidad observada en los mismos. Los resultados indican que en los tres primeros componentes está representado el 44.24 % de la variación total de los caracteres. De la misma manera, los caracteres que contribuyeron con una mayor variabilidad en los componentes 1 y 2 fueron los relacionados con la micromorfología de la lema, seguidos por los macromorfológicos. Las características fitoquímicas estuvieron bien representadas en el tercer componente principal, contribuyendo sustancialmente a la

variación en ese componente (de los diez caracteres con mayor peso seleccionados, seis fueron flavonoides).

Ahora bien, si comparamos los resultados encontrados por medio de las técnicas de ordenación (PCA) y los de conglomerados (UPGMA), se puede afirmar que en general, son consistentes. En algunos casos, la separación de las OTU's de *Cathestecum* se apreció de mejor manera en las gráficas derivadas del PCA. La representación bidimensional donde se confrontan los componentes 1 y 2 (Figura 3), es la que mejor refleja la similitud con los patrones encontrados en el análisis de conglomerados.

Por otra parte, también se evidencian resultados concordantes con relación a lo observado para las OTU's CAT5, CAT6 y CAT7. En el análisis de conglomerados, estas OTU's se ubican entre el agrupamiento formado por los taxa de *Cathestecum* y las especies diferentes analizadas, mientras que en el PCA, este grupo se distribuye de manera diferencial en las figuras 3-5, con relación a los mencionados taxa. En el gráfico de la Figura 3 (componente 1 vs. componente 2), resultó mas evidente la cercanía de este grupo con *Griffithsochloa multifida* y *Soderstromia mexicana*, lo cual también se reflejó de igual manera en el análisis de conglomerados de distancia. Esto posiblemente se explica en el primer caso, es decir la cercanía con *G. multifida*, por la similitud que presentan estos taxa en cuanto al tamaño de las espiguillas y al hábito erecto. En el segundo caso (con *S. mexicana*) comparte la presencia de ramas heteromorfas en las inflorescencias.

De la misma manera, las similitudes encontradas en el análisis de conglomerados entre las especies diferentes a *Cathestecum*, se definieron con un grado similar de apreciación

en las gráficas obtenidas por medio del PCA. A este respecto, en las Figuras 3-5, se visualiza una distribución constante de los mismos en los cuadrantes superiores de las gráficas, con las especies *Bouteloua eludens* (BOU) y *Pentarraphis polymorpha* (PEN) como las más alejadas. Igualmente, en general, se aprecia una mayor cercanía entre el agrupamiento formado por *Soderstromia-Pentarraphis-Buchloë* (SOD-PEN-BUC) y los taxa de *Cathestecum*.

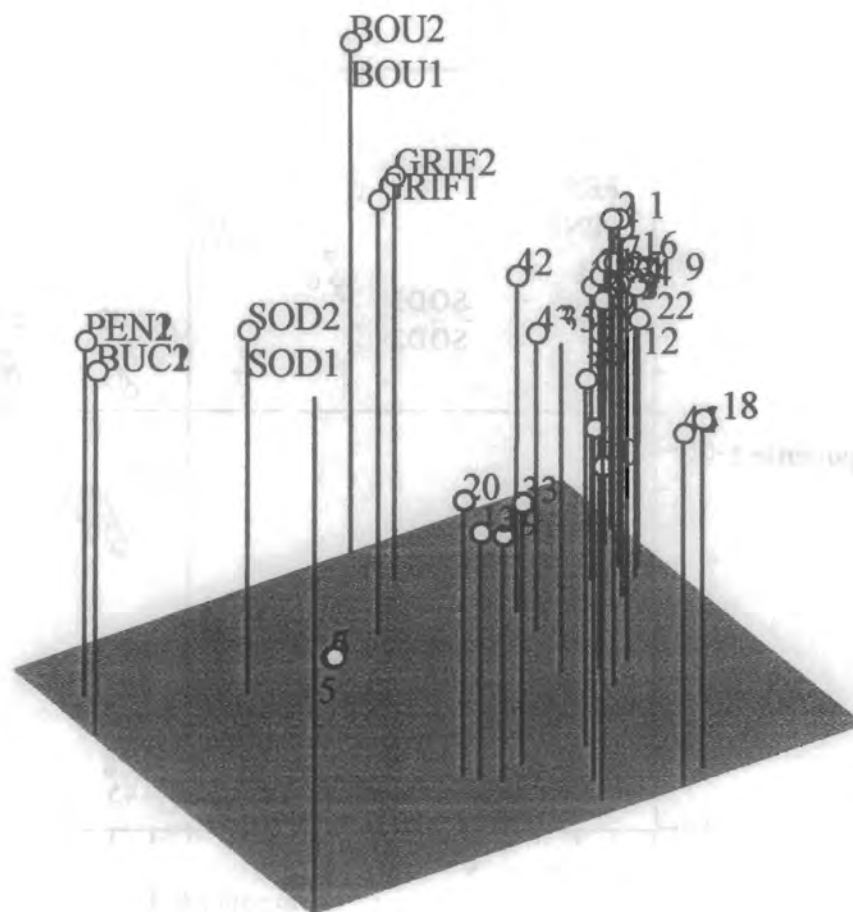


Figura 2. Análisis de componentes principales: representación espacial de las 45 OTU's en los tres primeros componentes. Las OTU's pertenecientes a *Cathestecum* están identificadas solo con números. Los códigos de las OTU's para los taxa afines son los mismos que se señalan en la Figura 1. Para una completa identificación de las OTU's ver el Anexo 4.

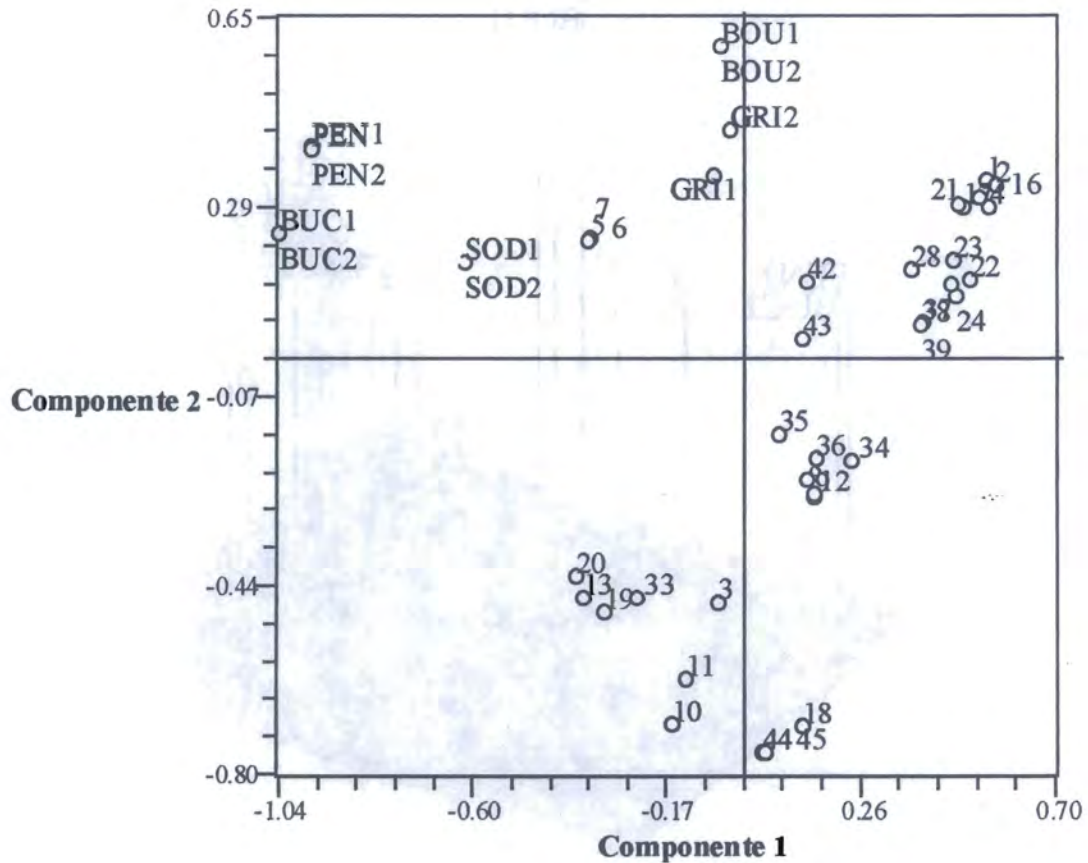


Figura 3. Análisis de componentes principales: distribución espacial de las 45 OTU's en los componentes 1 y 2. Las OTU's pertenecientes a *Cathestecum* están identificadas solo con números. Los códigos de las OTU's para los taxa afines son los mismos que se señalan en la figura 1. Para una completa identificación de las OTU's ver el Anexo 4.

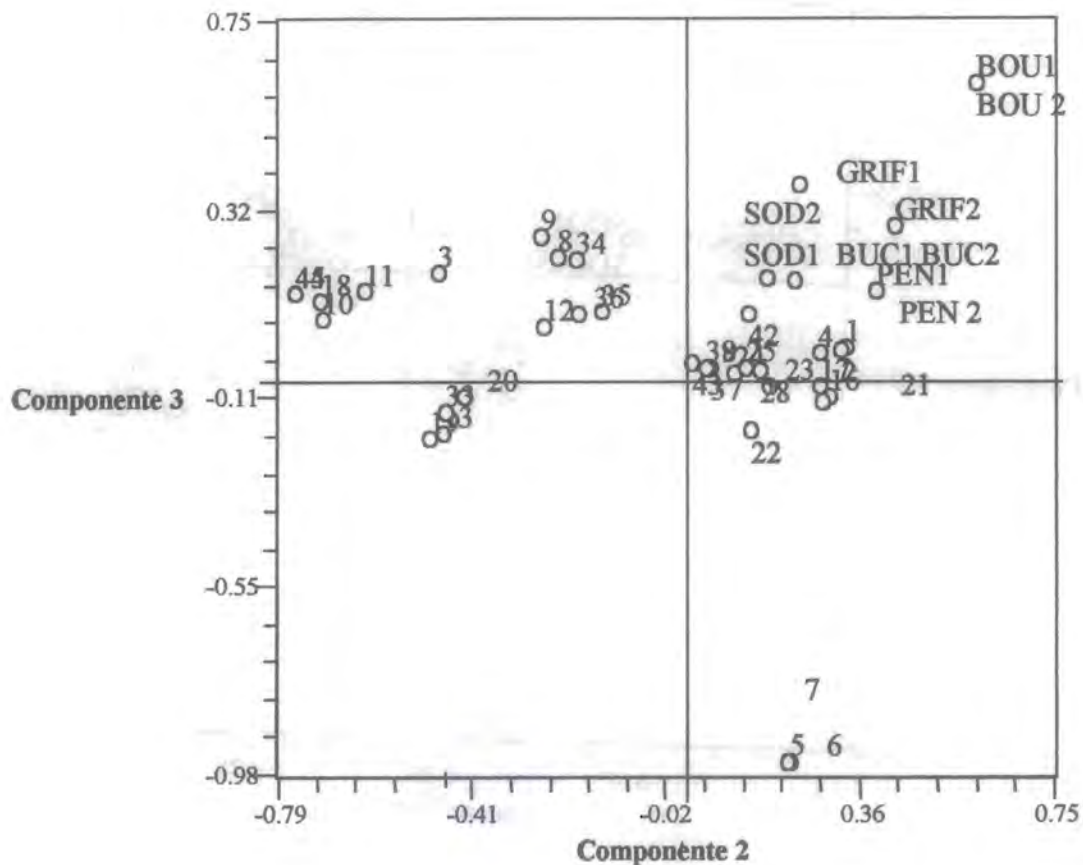


Figura 4. Análisis de componentes principales: distribución espacial de las 45 OTU's en los componentes 2 y 3. Las OTU's pertenecientes a *Cathestecum* están identificadas solo con números. Los códigos de las OTU's para los taxa afines son los mismos que se señalan en la Figura 1. Para una completa identificación de las OTU's ver el Anexo 4.

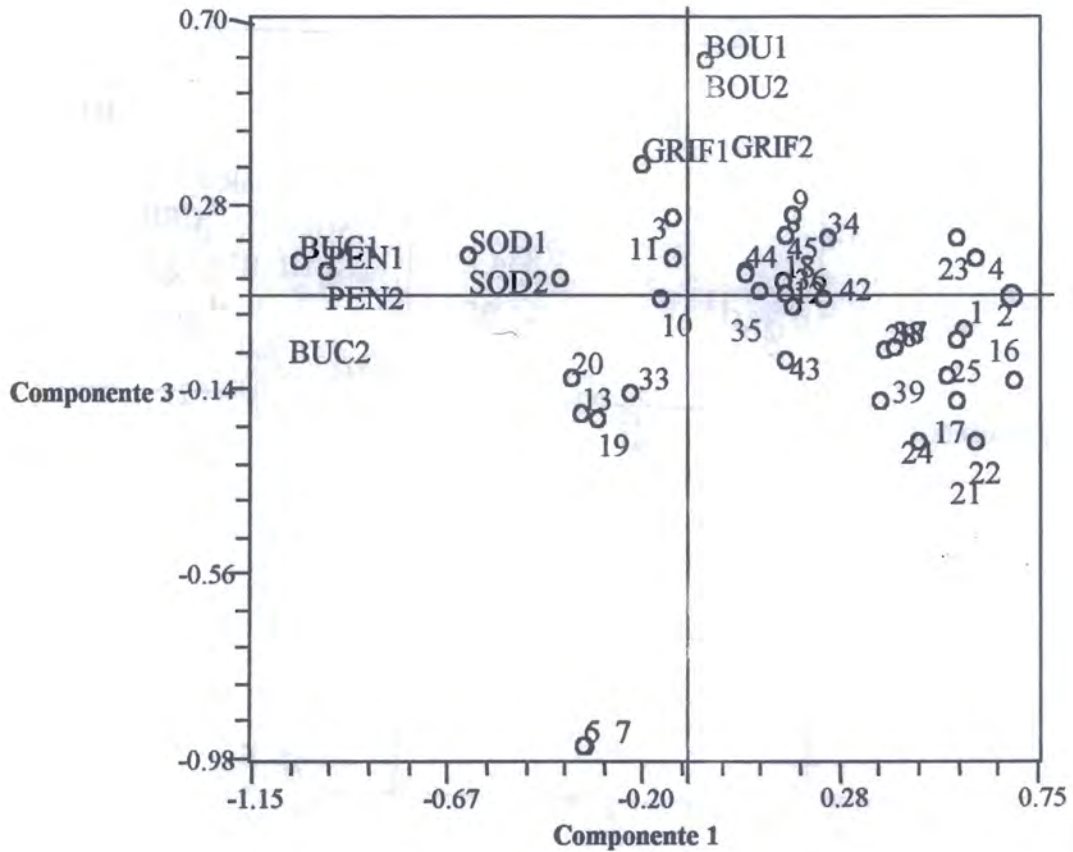


Figura 5. Análisis de componentes principales: distribución espacial de las 45 OTU's en los componentes 1 y 3. Las OTU's pertenecientes a *Cathestecum* están identificadas solo con números. Los códigos de las OTU's para los taxa afines son los mismos que se señalan en la Figura 1. Para una completa identificación de las OTU's ver el Anexo 4.

Cuadro 2. Resultados del análisis de componentes principales.

Componente principal	% de variación explicada	Caracteres de mayor peso
Primero	21.1983	<ol style="list-style-type: none"> 1. Lema: No. papilas/célula (86) 2. Lema: posición de papilas (87) 3. Lema: arreglo de papilas (88) 4. Lema: forma de papilas (84) 5. Largo lema F2, espiguilla central (24) 6. Epidermis lámina: paredes células largas (110) 7. Epidermis: forma células largas (109) 8. Largo lema F3, espiguilla central (31) 9. No. nervaduras lema F3, espiguilla central (32) 10. Sexo flósculo 2, espiguilla lateral (40)
Segundo	13.4068	<ol style="list-style-type: none"> 1. Lema: micropelos: ausencia-presencia (93) 2. Lema: micropelos: No. de células (94) 3. Lema: micropelos: longitud célula basal vs. apical (95) 4. Lema: micropelos: forma célula basal (96) 5. Lema: micropelo: forma de la base (99) 6. Lema: micropelo: emergencia de la base (100). 7. Sexo F3, esp. laterales (41) 8. Lema: células de corcho (105) 9. Cariopsis F2, espiguilla central (30) 10. Lema: micropelos: forma célula distal
Tercero	9.6367	<ol style="list-style-type: none"> 1. Flavonoide: quercetina rutinosido 3 (73) 2. Flavonoide: quercetina 3-<i>O</i>-triglicosido (75) 3. Flavonoide: kaempferol 3-<i>O</i>-diglicosido 2 (76) 4. Flavonoide: luteolina 3,7,3',4 (78) 5. Flavonoide: luteolina 8-<i>C</i>-glucósido (79) 6. Flavonoide: apigenina glucósido 2 (80) 7. Epidermis lámina: papilas (111) 8. Sexo F3, espiguilla central (15) 9. No. nervaduras gluma inferior espiguilla central (10) 10. Estambres F1, espiguilla central (21)
Total acumulado	44.2418	

Conclusiones

Como conclusión de este análisis, se puede decir que la agrupación fenética de las OTU's de *Cathestecum* está en función de un conjunto de caracteres referidos a la anatomía de la lema, morfología de las espiguillas y presencia de flavonoides principalmente. Esta combinación de caracteres permite a su vez, la separación de *Cathestecum* de los taxa mas cercanos dentro de la subtribu Boutelouinae.

Otros puntos importantes mostrados en el análisis fueron:

- La formación y el reconocimiento de dos grandes grupos basados en la separación de poblaciones que presentaron ramas homomorfas en sus inflorescencias vs. ramas heteromorfas o dimorfas (grupos I y II, respectivamente).

- La separación dentro de *Cathestecum* de un tercer grupo relacionado con poblaciones de ramas heteromorfas, dispuestas en diferentes inflorescencias de la misma planta (grupo III). A su vez, este grupo, resultó más cercano fenéticamente a algunos taxa diferentes a *Cathestecum*.

- El agrupamiento formado por las poblaciones de ramas heteromorfas (grupo II), muestra la existencia de varios subgrupos que se forman a diferentes niveles de correlación, indicando una alta variabilidad entre los mismos. Se propone el reconocimiento de cuatro variedades dentro de este grupo.

- Los taxa distintos a *Cathestecum* se separaron claramente, apoyando la delimitación taxonómica actual dentro de la subtribu Boutelouinae (Clayton & Renvoize, 1986).

Finalmente, estos resultados apoyan parcialmente la circunscripción del género propuesta por Swallen (1937), debido a que no se reconocen los subgrupos (variedades) dentro de los taxa con ramas heteromorfas, cuya existencia fue evidente en este análisis. Por su parte, Pierce (1979, trabajo inédito) propone la delimitación del género en 6 especies y 6 variedades, lo cual concuerda en parte, con lo encontrado en este análisis. Por lo tanto, con base en este estudio se concluye que el género *Cathestecum* está conformado por 5 especies y 4 variedades, las cuales se identifican como:

C. brevifolium Swallen var. *brevifolium* D. Pacheco ex G. J. Pierce

C. brevifolium Swallen var. *hirsutum* D. Pacheco ex G. J. Pierce

C. brevifolium Swallen var. *ramosum* D. Pacheco ex G. J. Pierce

C. brevifolium Swallen var. *sonorense* D. Pacheco ex G. J. Pierce

C. erectum Vasey & Hack.

C. prostratum J. Presl

C. tamaulipense D. Pacheco & O. Zambrano ex G. J. Pierce

C. varium Swallen

Literatura citada

- Clayton, W. D. & S. A. Renvoize. 1986. Genera Graminum: Grasses of the world. Kew Bull. Add. Ser. XII. Royal Botanic Gardens, Kew, England. 389 pp.
- Crisci J. V. y M. F. López. 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Organización de Estados Americanos. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Washington, D. C. 131 pp.
- Griffiths, D. 1912. The grama grasses. Contr. U. S. Nat. Herb. 14: 343-444.
- Hackel, E. 1887. Gramineae. Pp. 1-97. En: A. Engler & K. Prantl. Die Natürlichen Pflanzenfamilien. II Teil. 2. Abteilung. Verlag. Von Wilhem Engelmann, Leipzig. 130 p.
- Herrera, Y. & J. F. Bain. 1991. Flavonoids of the *Muhlenbergia montana* complex. Biochem. Syst. Ecol. 19 (8): 665-672.
- Herrera, Y. & W. F. Grant. 1993. Correlation between generated morphological character data and flavonoid contents of species in the *Muhlenbergia montana* complex. Can. J. Bot. 71: 816: 826.
- Hilu, K. W. & K. Wright. 1982. Systematics of Gramineae: A cluster analysis study. Taxon 31(1): 9-36.
- Michener, C. D. & R. R. Sokal. 1957. A quantitative approach to a problem in classification. Evolution 11: 130-162.
- Pierce, G. J. 1978. *Griffithsochloa*, a new genus segregated from *Cathestecum* (Gramineae). Bull. Torrey Bot. Club 105: 134-138.
- Pierce, G. J. 1979. A biosystematic study of *Cathestecum* and *Griffithsochloa* (Gramineae). Ph. D. Thesis. University of Wyoming. Laramie. E.U.A. 244 pp.

- Reeder, J. R. 1969. Las gramíneas dioicas de México. *Bol. Soc. Bot. México*. 30: 121-126.
- Reeder, J. R. & C. Reeder. 1963. Notes on Mexican grasses. II. *Cyclostachya* a new dioecious genus. *Bull. Torrey. Bot. Club* 90: 193-201.
- Reeder, J. R. & C. Reeder 1966. Notes on Mexican grasses. IV. Diocy in *Bouteloua chondrosoides*. *Brittonia* 18: 188-191.
- Reeder, J. R., C. Reeder & J. Rzedowski. 1965. Notes on Mexican grasses. II. *Buchlominus*: other dioecious genus. *Brittonia* 17: 26: 33.
- Rohlf, F. J. 1997. NTSYS-pc. Numerical taxonomy and multivariate analysis system. Versión 2.0. Applied Biostatistics Inc., New York.
- Rzedowski, J. 1975. An ecological and phytogeographical analysis of the grassland of Mexico. *Taxon*: 24: 67-80.
- Sokal, R. R. 1961. Distance as a measure of taxonomic similarity. *Syst. Zool.* 10: 1-70
- Sokal, R. R. & P. H. Sneath. 1963. Principles of numerical taxonomy. W. H. Freeman & Co. San Francisco. 359 pp.
- Sneath, P. H. & R. R. Sokal. 1973. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. W. H. Freeman & Co. San Francisco. 573 pp.
- Swallen, J. R. 1937. The grass genus *Cathestecum*. *J. Washington Acad. Sci.* 27: 496-521.
- Van der Borre, A. & L. Watson. 1997. On the classification of the Chloridoideae (Poaceae). *Austr. Syst. Bot.* 10: 491-531.

Varadarajan, J. S. & A. J. Gilmartin. 1983. Phenetic and cladistic analyses of North American *Chloris* (Poaceae). *Taxon* 32(3): 380-386.

Vasey, G. 1884. A new species of grass. *Bull. Torrey Bot. Club* 11: 37-38.

Watson, L. & M. J. Dallwitz. 1992. *The grass genera of the world*. Center for Agriculture and Biosciences. Wallingford, U. K. 1038 pp.

Anexo 1. Caracteres y estados de carácter de *Cathestecum* y taxa afines usados en el análisis fenético

Caracteres macromorfológicos

Planta

1) Duración: anual (1) Perenne (2)

Culmos

2) Altura (cm)

Estolones

3) Longitud del estolón mas corto (cm)

4) Longitud del estolón mas largo (cm)

Inflorescencia

5) No. ramas por inflorescencia

6) Largo de ramas (mm)

7) Extensión del raquis: no extendido, terminando en una espiguilla (1); extendido terminando en una arista (2)

Espiguilla central

Gluma inferior

8) Forma: lanceolada (1); elíptica(2); ovada(3); obovada(4); triangular(5); otra(6)

9) Forma del ápice: acuminado(1); agudo(2); truncado(3); aristado(4); otro(5)

10) No. de nervaduras

11) Largo (mm)

Flósculos espiguilla central

12) Número de flósculos

13) Sexo flósculo 1: neutro(1); femenino(2); masculino(3); hermafrodita(4); sin sexo(5)

14) Sexo flósculo 2: neutro(1); femenino(2); masculino(3); hermafrodita(4); sin sexo(5)

15) Sexo flósculo 3: neutro(1); femenino(2); masculino(3); hermafrodita(4); sin sexo(5)

16) Flósculo 4: ausente(1); presente(2)

Continuación anexo 1.....

Flósculos espiguilla central: lemas, estambres y cariopsis

- 17) Largo lema Flósculo 1 (mm)
- 18) No. de nervaduras F1
- 19) Largo de arista lema F1 (mm)
- 20) No. de aristas lema F1
- 21) Estambres F1: ausentes(1); presentes(2)
- 22) Largo de antera (mm)
- 23) Cariopsis F1: ausente(1); presente(2)
- 24) Largo lema flósculo 2 (mm)
- 25) No. de nervaduras F2
- 26) Largo de arista lema F2 (mm)
- 27) No. de aristas lema F2
- 28) Estambres F2: ausentes(1); presentes(2)
- 29) Largo de antera (mm)
- 30) Cariopsis F2: ausente(1); presente(2)
- 31) Largo lema flósculo 3 (mm)
- 32) No. de nervaduras F3
- 33) Largo de arista lema F3 (mm)
- 34) No. de aristas lema F3
- 35) Estambres F3: ausentes(1); presentes(2)
- 36) Largo de antera (mm)
- 37) Cariopsis F3: ausente(1); presente(2)

Flósculos espiguillas laterales

- 38) Número de flósculos
- 39) Sexo flósculo 1: neutro(1); femenino(2); masculino(3); hermafrodita(4); sin sexo(5)
- 40) Sexo flósculo 2: neutro(1); femenino(2); masculino(3); hermafrodita(4); sin sexo(5)
- 41) Sexo flósculo 3: neutro(1); femenino(2); masculino(3); hermafrodita(4); sin sexo(5)
- 42) Flósculo 4: ausente(1); presente(2)

Flósculos espiguilla lateral: lemas, estambres y cariopsis

- 43) Largo lema Flósculo 1 (mm)
- 44) No. de nervaduras F1
- 45) Largo de arista lema F1 (mm)
- 46) Estambres F1: ausentes(1); presentes(2)
- 47) Largo de antera (mm)
- 48) Cariopsis F1: ausente(1); presente(2)
- 49) Largo lema flósculo 2 (mm)
- 50) No. de nervaduras F2
- 51) Largo de arista lema F2 (mm)
- 52) No. de aristas lema F2

Continuación anexo 1.....

- 53) Estambres F2: ausentes(1); presentes(2)
- 54) Largo de antera (mm)
- 55) Cariopsis F2: ausente(1); presente(2)
- 56) Largo lema flósculo 3 (mm)
- 57) No. de nervaduras F3
- 58) Largo de arista lema F3 (mm)
- 59) No. de aristas lema F3
- 60) Estambres F3: ausentes(1); presentes(2)
- 61) Largo de antera (mm)

Caracteres fitoquímicos (flavonoides)

Ausencia (1)

Presencia (2)

62) Kaempferol 3-*O*-glucósido

63) Apigenina 8-*C*-glucósido

64) Apigenina 7-*O*-glucósido

65) Quercetina 3-*O*-monoglucósido

66) Lucenina

67) Quercetina 3-*O*-rutinosido 1

68) Apigenina glucósido 1

69) Quercetina 3,7-*O* -diglicosido

70) Quercetina 3-*O* -rutinosido 2

71) Quercetina 7-*O* -glucósido

72) Kaempferol 3-*O* -diglicosido 1

73) Quercetina rutinosido 3

74) Quercetina 3-*O* -rutinosido 4

75) Quercetina 3-*O* -triglicosido

76) Kaempferol 3-*O*-diglicosido 2

Continuación anexo 1.....

77) Quercetina 3-*O*-rutinosido 5

78) Luteolina 3,7,3',4'

79) Luteolina 8-*C*-glucósido

80) Apigenina glucósido 2

81) Quercetina 3-*O*-rutinosido 6

Características de epidermis de la lema

Células largas intercostales

82) Ondulaciones en las paredes: paredes lisas, no onduladas (1); ligeramente onduladas (2); moderadamente ondulada (3); fuertemente ondulada (4).

Papilas

83) Papilas: ausentes (1); presentes (2)

84) Forma: ninguna(1); circulares o redondeadas(2); oblicuas(3)

85) Papilas en zona intercostal: ninguna(1); mayor del 50%, con relación a células largas intercostales(2); menor del 50% (3); solo en los bordes de las células largas (4).

86) No. de papilas por célula: ninguna(1); una papila (2); más de una (3).

87) Posición de papilas: ninguna(1); central (2); distal (3); ambas (4).

88) Arreglo de papilas: ninguna (1); en una hilera horizontal(2); en dos o mas hileras horizontales(3); irregular(4).

Aguijones

89) Aguijones: ausentes(1); presentes(2)

90) Tipo de aguijón por su base: ninguna(1); prickles, base elíptica (2); hooks, base redondeada (3)

Continuación anexo 1.....

91) No. de agujones: ninguno(1); un agujón por célula(2); más de un agujón por célula(3); irregular(4).

92) Arreglo de agujones: ninguno(1); en una hilera simple(2); más de dos hileras(3); irregular (4).

Micropelos

93) Micropelos: ausentes (1); presentes(2).

94) No. de células: ninguna(1); unicelular(2); bicelular(3)

95) Longitud de célula basal versus. célula distal: ninguna(1); iguales(2); la basal más corta que la distal(3); la basal más larga que la distal (4).

96) Forma de célula basal versus célula distal: ninguna(1); ambas con la misma forma(2); la basal menos inflada que la distal (claviforme) (3); la basal mas inflada que la distal (4).

97) Forma de célula distal: ninguna (1); igual ancho y largo (2); largo menor que ancho (3); largo mayor que ancho (4).

98) Apice de célula distal: ninguna(1); redondeado(2); punteagudo(3).

99) Forma de la base (célula distal): ninguna (1); estrecha(2); expandida(3).

100) Emergencia de la base: ninguna(1); formando ángulo con relación a la célula corta(2); en forma recta(3).

Macropelos

101) Macropelos: ausentes(1); presentes(2).

102) No. de células: ninguna(1); una (2); dos (3); mas de dos (4).

103) Flexibilidad (paredes gruesas o delgadas): ninguna(1); gruesas (2); delgadas (3).

104) Frecuencia en la superficie: ninguna(1); abundante (mas de 10 macropelos visibles) (2); frecuente (entre 3-10) (3); escaso (entre 1-2) (4); irregular (partes sin macropelos) (5).

Células de corcho y sílice

• 105) Células de corcho: ausentes(1); presentes(2).

Continuación anexo 1....

- 106) Cuerpos de sílice: ausentes(1); presentes(2).
- 107) Posición de células de corcho y sílice: ninguna(1); las dos separadas por células cortas o largas (2); una célula de corcho asociada con dos células de sílice (3); en forma irregular (4).
- 108) Forma de las células de corcho y sílice: ninguna(1); las dos con la misma forma(2); célula de corcho larga y delgada (3); célula de sílice no larga y delgada (4); célula de corcho envolviendo al cuerpo de sílice (5); célula de corcho de forma irregular (6).

Caracteres de epidermis de la lámina

- 109) Forma de células largas intercostales: 1) largas y delgadas; 2) rectangulares; 3) cuadradas.
- 110) Paredes de células largas intercostales: 1) moderadamente onduladas; 2) fuertemente onduladas; 3) lisas.
- 111) Papilas: 1) ausentes; 2) presentes
- 112) Frecuencia de aguijones: 1) no frecuentes (1-2 aguijones); 2) frecuentes (3-10); abundantes (mas de 10).
- 113) Macropelos: 1) ausentes; 2) presentes.
- 114) Frecuencia de micropelos: no frecuentes (1-2 micropelos); 2) frecuentes (3-10); abundantes (mas de 10).
- 115) Forma de células subsidiarias en estomas: 1) redondeadas; 2) triangulares; 3) de domo bajo.
-

Anexo 2. Matriz básica de datos utilizada en el análisis fenético

Output: NTSYSpc 2.02i, (C) 1986-1998, Applied Biostatistics Inc.
Date & time: 13/11/2001 12:28:58 a.m.

Input parameters

Read input from file: C:\ANAFENmorf2\Fen5.nts

Format: width=7 decimals=2

Page width: 80

Field width: 7

Decimal places: 2

Page width: 80

Comments:

"Darisol Pacheco Rivera

"Análisis fenético de *Cathestecum* y géneros afines

"Hileras son caracteres y columnas son especies

1 115L 45L 0

MATRIZ CON DATOS MORFOLOGICOS (1-61), FITOQUIMICOS (62-81), LEMA (82-108) Y EPIDERMIS (109-115). Incluye todos los taxa.

Matrix type =1, size =115 by 45, missing value code ="none" (rectangular)

	CAT1	CAT2	CAT3	CAT4	CAT5	CAT6	CAT7	CAT8	CAT9	CAT10
1	1.00	1.00	2.00	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00
2	43.00	40.00	10.00	40.00	13.00	13.00	13.00	12.00	12.50	10.00
3	5.60	4.00	2.50	4.00	4.50	4.00	4.00	3.50	3.00	1.30
4	9.00	10.00	4.00	14.00	6.00	6.00	6.00	11.20	11.20	3.50
5	6.00	6.00	5.00	6.00	8.00	8.00	8.00	7.00	7.00	7.00
6	9.00	9.00	6.00	9.00	5.20	5.00	5.00	5.00	5.00	4.30
7	2.00	2.00	1.00	2.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
8	6.00	6.00	6.00	6.00	6.00	6.00	6.00	6.00	6.00	6.00
9	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
11	1.20	1.60	0.40	1.70	0.30	0.30	0.30	0.20	0.20	0.90
12	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	4.00	4.00	3.00
13	2.00	2.00	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00	3.00
14	1.00	1.00	1.00	1.00	3.00	3.00	3.00	1.00	1.00	1.00
15	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	3.00
16	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00	2.00	1.00
17	6.00	6.00	3.10	6.00	3.70	3.50	3.50	3.00	3.00	2.50
18	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
19	2.10	2.00	4.00	2.00	0.30	0.30	0.30	0.20	0.20	0.10
20	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
21	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00
22	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20
23	2.00	2.00	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00	1.00
24	5.60	5.20	4.50	6.40	2.30	2.20	2.20	3.00	3.00	2.30
25	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
26	4.20	4.20	2.50	4.20	0.30	0.30	0.30	0.20	0.20	0.10
27	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
28	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00	2.00

	CAT1	CAT2	CAT3	CAT4	CAT5	CAT6	CAT7	CAT8	CAT9	CAT10
29	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20	0.20	0.20	0.00	0.00	1.30
30	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
31	5.60	6.40	2.50	6.40	0.00	0.00	0.00	3.00	3.00	1.90
32	3.00	3.00	2.00	3.00	0.00	0.00	0.00	3.00	3.00	3.00
33	4.20	4.20	0.30	4.20	0.00	0.00	0.00	0.20	0.20	0.20
34	3.00	3.00	3.00	3.00	0.00	0.00	0.00	3.00	3.00	3.00
35	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00
36	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.20
37	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00
38	3.00	3.00	2.00	3.00	3.00	3.00	3.00	2.00	2.00	2.00
39	1.00	1.00	1.00	1.00	3.00	3.00	3.00	1.00	1.00	3.00
40	1.00	1.00	1.00	1.00	3.00	3.00	3.00	1.00	1.00	3.00
41	1.00	1.00	5.00	1.00	1.00	1.00	1.00	5.00	5.00	5.00
42	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
43	4.10	4.20	2.20	4.20	2.60	2.50	2.40	2.20	2.20	2.00
44	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
45	2.10	2.10	0.30	2.10	0.40	0.40	0.40	0.20	0.20	0.10
46	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00	2.00
47	0.00	0.00	0.00	0.00	1.20	1.20	1.20	0.00	0.00	2.10
48	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
49	4.20	4.30	2.50	5.30	2.40	2.40	2.40	2.20	2.20	2.10
50	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
51	0.60	2.50	0.30	2.50	0.50	0.50	0.50	0.20	0.20	0.10
52	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
53	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00	2.00
54	0.00	0.00	0.00	0.00	1.20	1.20	1.20	0.00	0.00	0.30
55	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
56	6.50	6.50	0.00	6.50	2.70	2.70	2.70	0.00	0.00	0.00
57	3.00	3.00	0.00	3.00	3.00	3.00	3.00	0.00	0.00	0.00
58	4.00	4.00	0.00	4.00	1.10	1.10	1.10	0.00	0.00	0.00
59	3.00	3.00	0.00	3.00	3.00	3.00	3.00	0.00	0.00	0.00
60	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00	1.00
61	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	0.00
62	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00
63	1.00	1.00	2.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00
64	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00	2.00
65	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00
66	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00
67	2.00	2.00	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00
68	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00	1.00
69	1.00	2.00	1.00	2.00	1.00	1.00	1.00	2.00	2.00	2.00
70	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
71	2.00	2.00	1.00	2.00	1.00	1.00	1.00	2.00	2.00	1.00
72	2.00	2.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
73	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00	1.00

CAT11 CAT12 CAT13 GRIF1 GRIF2 CAT16 CAT17 CAT18 CAT19 CAT20

	CAT11	CAT12	CAT13	GRIF1	GRIF2	CAT16	CAT17	CAT18	CAT19	CAT20
1	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00	2.00	2.00	2.00
2	16.00	15.00	22.00	20.00	20.00	40.00	35.00	13.00	19.10	24.00
3	3.80	7.50	5.50	0.00	0.00	4.50	4.30	4.00	10.50	4.50
4	5.50	11.00	11.50	0.00	0.00	13.20	14.50	7.00	11.30	4.50
5	7.00	7.00	6.00	15.00	11.00	6.00	6.00	6.00	7.00	6.00
6	4.80	7.50	6.00	4.50	5.50	8.50	6.00	9.00	5.00	5.70
7	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00	1.00
8	6.00	6.00	6.00	1.00	1.00	6.00	6.00	6.00	6.00	6.00
9	3.00	3.00	3.00	1.00	1.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
10	0.00	0.00	0.00	1.00	1.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00
11	1.30	0.40	0.80	0.70	2.10	1.50	1.40	1.00	0.80	0.80
12	3.00	3.00	2.00	2.00	2.00	3.00	3.00	3.00	3.00	2.00
13	3.00	1.00	3.00	1.00	1.00	2.00	2.00	4.00	3.00	1.00
14	1.00	3.00	1.00	3.00	3.00	3.00	3.00	4.00	3.00	3.00
15	1.00	3.00	5.00	0.00	0.00	1.00	1.00	3.00	1.00	5.00
16	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
17	2.60	4.00	2.50	0.00	0.00	6.20	6.00	3.60	2.70	3.80
18	3.00	3.00	3.00	5.00	5.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
19	0.60	0.30	1.00	1.50	1.60	2.00	2.00	1.10	1.10	1.40
20	3.00	3.00	3.00	5.00	5.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
21	2.00	1.00	2.00	1.00	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00	1.00
22	0.10	0.00	1.50	0.00	0.00	0.00	0.00	1.50	1.60	0.00
23	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00	1.00	2.00	1.00	1.00
24	4.50	4.00	2.70	2.30	2.70	6.20	6.00	4.80	2.70	3.70
25	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	2.00	3.00
26	3.50	0.20	1.80	0.30	0.70	4.20	4.00	1.70	0.90	1.90
27	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	2.00	3.00
28	1.00	2.00	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00
29	0.00	1.10	0.00	1.00	1.00	1.20	1.20	1.20	1.30	1.40
30	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00	1.00	1.00
31	0.00	3.90	0.00	0.00	0.00	6.00	6.00	5.70	1.50	0.00
32	0.00	3.00	0.00	0.00	0.00	3.00	3.00	3.00	2.00	0.00
33	0.00	0.80	0.00	0.00	0.00	4.00	4.00	3.00	0.80	0.00
34	0.00	3.00	0.00	0.00	0.00	3.00	3.00	3.00	2.00	0.00
35	1.00	2.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00	1.00	1.00
36	0.00	1.20	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.30	0.00	0.00
37	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
38	2.00	2.00	2.00	3.00	3.00	3.00	3.00	2.00	2.00	2.00
39	1.00	3.00	3.00	1.00	4.00	3.00	3.00	2.00	3.00	1.00
40	1.00	3.00	3.00	3.00	3.00	1.00	1.00	3.00	3.00	3.00
41	5.00	5.00	5.00	1.00	1.00	1.00	1.00	5.00	5.00	5.00
42	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
43	1.50	3.20	3.90	3.40	4.20	5.00	4.80	3.50	2.50	3.30
44	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
45	0.10	0.80	1.50	0.10	0.70	2.10	2.10	0.20	0.70	1.10
46	1.00	2.00	2.00	1.00	2.00	2.00	2.00	1.00	2.00	1.00
47	0.00	1.70	1.60	0.00	1.50	1.70	1.70	0.00	1.60	0.00

CAT11 CAT12 CAT13 GRIF1 GRIF2 CAT16 CAT17 CAT18 CAT19 CAT20

48	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00	1.00	1.00	2.00	1.00	1.00
49	1.50	3.20	4.00	3.80	4.50	6.00	6.00	4.50	2.50	3.30
50	2.00	3.00	3.00	7.00	7.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
51	0.10	1.20	2.00	1.20	2.20	4.20	4.00	2.00	1.90	1.70
52	3.00	3.00	3.00	7.00	7.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
53	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00	2.00	2.00	2.00
54	0.00	1.30	1.50	1.00	1.40	0.00	0.00	1.50	1.10	1.80
55	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
56	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	6.50	6.50	0.00	0.00	0.00
57	0.00	0.00	0.00	0.00	3.00	3.00	3.00	0.00	0.00	0.00
58	0.00	0.00	0.00	0.00	4.30	4.10	4.00	0.00	0.00	0.00
59	0.00	0.00	0.00	0.00	7.00	3.00	3.00	0.00	0.00	0.00
60	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
61	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
62	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	1.00
63	1.00	1.00	1.00	2.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
64	1.00	2.00	2.00	2.00	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00	1.00
65	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	1.00
66	2.00	2.00	2.00	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00
67	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00
68	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00	1.00	1.00
69	2.00	2.00	1.00	2.00	2.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
70	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00	1.00	1.00
71	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00	2.00	2.00	1.00	2.00	1.00
72	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
73	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
74	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
75	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
76	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
77	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00	2.00	1.00	1.00	1.00
78	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
79	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
80	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
81	1.00	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	1.00	2.00	2.00
82	1.00	1.00	3.00	2.00	2.00	1.00	1.00	3.00	3.00	3.00
83	2.00	1.00	2.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00	2.00
84	1.00	1.00	2.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00	2.00
85	1.00	1.00	4.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	4.00	4.00
86	1.00	1.00	2.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00	2.00
87	1.00	1.00	3.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	3.00	3.00
88	1.00	1.00	4.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	4.00	4.00
89	1.00	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	1.00	2.00	2.00
90	1.00	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	1.00	2.00	2.00
91	1.00	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	1.00	2.00	2.00
92	1.00	1.00	3.00	1.00	1.00	2.00	2.00	1.00	3.00	3.00
93	1.00	2.00	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00	1.00
94	1.00	3.00	1.00	3.00	3.00	3.00	3.00	1.00	1.00	1.00

CAT11 CAT12 CAT13 GRIF1 GRIF2 CAT16 CAT17 CAT18 CAT19 CAT20

95	1.00	4.00	1.00	4.00	4.00	4.00	4.00	1.00	1.00	1.00
96	1.00	3.00	1.00	3.00	3.00	3.00	3.00	1.00	1.00	1.00
97	1.00	4.00	1.00	4.00	4.00	3.00	3.00	1.00	1.00	1.00
98	1.00	2.00	1.00	2.00	2.00	3.00	3.00	1.00	1.00	1.00
99	1.00	2.00	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00	1.00
100	1.00	3.00	1.00	3.00	3.00	3.00	3.00	1.00	1.00	1.00
101	1.00	2.00	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00
102	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	4.00	2.00	2.00
103	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
104	1.00	4.00	1.00	3.00	3.00	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00
105	1.00	1.00	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00	1.00
106	1.00	1.00	1.00	2.00	2.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
107	1.00	1.00	1.00	2.00	2.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
108	1.00	1.00	1.00	6.00	6.00	3.00	3.00	1.00	1.00	1.00
109	1.00	1.00	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00	1.00	2.00	2.00
110	1.00	1.00	2.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00	2.00
111	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00
112	2.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	2.00	3.00	3.00
113	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00
114	1.00	1.00	2.00	1.00	1.00	1.00	1.00	3.00	2.00	2.00
115	1.00	1.00	1.00	3.00	3.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00

CAT21 CAT22 CAT23 CAT24 CAT25 SOD1 SOD2 CAT28 PEN1 PEN2

1	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
2	40.80	16.30	15.30	19.50	23.40	20.00	20.00	20.00	29.50	29.00
3	5.60	10.50	16.20	16.00	12.20	5.00	5.00	5.30	0.00	0.00
4	9.00	11.80	18.60	12.00	13.50	8.50	8.50	8.50	0.00	0.00
5	6.00	4.00	6.00	5.00	5.00	11.00	11.00	11.00	16.00	16.00
6	8.80	8.20	7.00	9.80	6.70	9.00	9.00	5.70	7.00	7.00
7	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
8	6.00	6.00	6.00	6.00	6.00	6.00	6.00	6.00	6.00	6.00
9	3.00	3.00	4.00	3.00	4.00	3.00	3.00	3.00	6.00	6.00
10	0.00	0.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.00	1.00	1.00
11	1.20	1.20	2.40	1.10	1.00	3.90	3.90	1.20	4.00	4.00
12	3.00	4.00	4.00	4.00	4.00	2.00	2.00	3.00	1.00	1.00
13	2.00	2.00	4.00	4.00	2.00	2.00	2.00	2.00	3.00	3.00
14	1.00	3.00	1.00	3.00	1.00	1.00	1.00	1.00	5.00	5.00
15	1.00	3.00	1.00	1.00	3.00	5.00	5.00	3.00	5.00	5.00
16	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00	2.00	1.00	1.00
17	5.60	5.20	5.10	6.00	4.90	4.20	4.20	4.10	6.00	6.00
18	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
19	1.90	2.50	7.90	2.80	2.20	1.70	1.70	2.50	4.10	4.10
20	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
21	1.00	1.00	2.00	2.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00	2.00
22	0.00	0.00	2.60	1.60	0.00	0.00	0.00	0.00	0.60	0.60
23	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00

CAT21 CAT22 CAT23 CAT24 CAT25 SOD1 SOD2 CAT28 PEN1 PEN2

24	5.00	6.00	5.50	7.50	5.10	0.00	0.00	6.00	0.00	0.00
25	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	0.00	0.00	3.00	0.00	0.00
26	4.40	4.90	3.40	5.80	3.70	0.00	0.00	5.00	0.00	0.00
27	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	0.00	0.00	3.00	0.00	0.00
28	1.00	2.00	1.00	2.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
29	0.00	1.60	0.00	2.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
30	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
31	5.50	6.00	4.40	7.00	5.50	0.00	0.00	6.00	0.00	0.00
32	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	0.00	0.00	3.00	0.00	0.00
33	4.00	4.30	3.20	5.60	4.00	0.00	0.00	4.30	0.00	0.00
34	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	0.00	0.00	3.00	0.00	0.00
35	1.00	2.00	1.00	1.00	2.00	1.00	1.00	2.00	1.00	1.00
36	0.00	1.10	0.00	0.00	1.40	0.00	0.00	1.10	0.00	0.00
37	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
38	3.00	3.00	3.00	2.00	3.00	2.00	2.00	3.00	1.00	1.00
39	3.00	3.00	1.00	3.00	1.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
40	3.00	3.00	3.00	1.00	3.00	3.00	3.00	3.00	5.00	5.00
41	1.00	1.00	1.00	5.00	1.00	5.00	5.00	1.00	5.00	5.00
42	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
43	4.20	4.10	4.00	4.50	3.80	3.50	3.50	4.50	8.60	8.50
44	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
45	2.40	3.10	1.70	2.20	1.40	0.10	0.10	3.00	1.20	1.20
46	2.00	2.00	1.00	2.00	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00
47	1.30	1.10	0.00	1.80	0.00	2.40	2.40	1.80	1.00	1.00
48	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
49	5.30	3.60	4.30	5.50	4.40	3.50	3.50	5.10	0.00	0.00
50	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	0.00	0.00
51	2.30	1.70	2.80	4.20	2.90	0.60	0.60	1.60	0.00	0.00
52	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	0.00	0.00
53	2.00	2.00	2.00	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00
54	1.70	1.50	1.60	0.00	1.50	1.50	1.50	1.50	0.00	0.00
55	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
56	6.50	2.00	3.50	0.00	2.00	0.00	0.00	2.00	0.00	0.00
57	3.00	2.00	3.00	0.00	2.00	0.00	0.00	3.00	0.00	0.00
58	4.00	1.40	2.40	0.00	1.40	0.00	0.00	1.40	0.00	0.00
59	3.00	2.00	3.00	0.00	2.00	0.00	0.00	2.00	0.00	0.00
60	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
61	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
62	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00	2.00	2.00	2.00
63	1.00	1.00	1.00	2.00	1.00	2.00	2.00	1.00	2.00	2.00
64	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00
65	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00

CAT21 CAT22 CAT23 CAT24 CAT25 SOD1 SOD2 CAT28 PEN1 PEN2

112	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	1.00	1.00	2.00	3.00	3.00
113	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00	2.00	1.00	1.00
114	2.00	1.00	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00	1.00	2.00	2.00
115	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	3.00	3.00	1.00	3.00	3.00

BUC1 BUC2 CAT33 CAT34 CAT35 CAT36 CAT37 CAT 8 CAT39 BOU1

1	1.00	1.00	2.00	2.00	2.00	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00
2	12.10	12.20	12.50	12.50	11.80	8.80	14.10	14.50	14.50	40.00
3	3.80	3.80	4.00	3.80	4.70	10.20	5.20	5.30	5.20	0.00
4	7.60	7.60	7.80	10.40	5.20	5.50	8.90	8.80	8.90	0.00
5	11.00	11.00	5.00	9.00	5.00	7.00	5.00	5.00	5.00	15.00
6	3.20	3.20	5.50	6.30	6.00	5.80	8.00	8.30	8.30	1.20
7	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
8	1.00	1.00	6.00	6.00	6.00	6.00	6.00	6.00	6.00	1.00
9	4.00	4.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	1.40
10	1.00	1.00	0.00	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00
11	1.00	1.00	0.70	0.80	0.80	0.80	0.80	0.80	0.80	5.60
12	1.00	1.00	3.00	3.00	3.00	3.00	4.00	4.00	4.00	3.00
13	3.00	3.00	1.00	3.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00
14	5.00	5.00	1.00	1.00	1.00	1.00	3.00	3.00	3.00	2.00
15	5.00	5.00	1.00	1.00	1.00	3.00	3.00	3.00	3.00	1.00
16	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00
17	2.90	2.90	3.70	3.60	3.10	3.70	5.20	5.20	5.20	5.60
18	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
19	0.20	0.20	1.40	1.60	1.20	1.50	2.80	2.80	2.80	1.00
20	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
21	2.00	2.00	1.00	2.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
22	2.40	2.40	0.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
23	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	1.00
24	0.00	0.00	3.30	5.30	2.60	4.00	6.00	6.00	6.00	5.10
25	0.00	0.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
26	0.00	0.00	1.00	4.30	1.20	2.10	4.00	4.00	4.00	0.60
27	0.00	0.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
28	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00	2.00	2.00	1.00
29	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.60	1.60	1.60	0.00
30	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
31	0.00	0.00	2.70	5.40	2.00	3.00	6.30	6.30	6.30	4.80
32	0.00	0.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
33	0.00	0.00	0.40	4.50	0.70	1.50	4.80	4.80	4.80	0.40
34	0.00	0.00	2.00	3.00	3.00	1.00	3.00	3.00	3.00	3.00
35	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00	1.00
36	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.90	1.50	1.50	1.50	0.00
37	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
38	0.00	0.00	2.00	2.00	2.00	2.00	3.00	3.00	3.00	3.00
39	5.00	5.00	3.00	1.00	1.00	1.00	4.00	4.00	4.00	2.00

BUC1 BUC2 CAT33 CAT34 CAT35 CAT36 CAT37 CAT8 CAT39 BOU1

87	3.00	3.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
88	4.00	4.00	4.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
89	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00
90	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00
91	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00
92	4.00	4.00	3.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	3.00
93	2.00	2.00	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00
94	3.00	3.00	1.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
95	4.00	4.00	1.00	4.00	4.00	4.00	4.00	4.00	4.00	4.00
96	3.00	3.00	1.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
97	4.00	4.00	1.00	4.00	4.00	4.00	4.00	4.00	4.00	4.00
98	2.00	2.00	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00
99	2.00	2.00	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00
100	3.00	3.00	1.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
101	1.00	1.00	1.00	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00	1.00	2.00
102	1.00	1.00	2.00	2.00	3.00	2.00	1.00	1.00	1.00	2.00
103	1.00	1.00	3.00	3.00	3.00	3.00	1.00	1.00	1.00	2.00
104	1.00	1.00	1.00	4.00	4.00	4.00	1.00	1.00	1.00	3.00
105	2.00	2.00	1.00	1.00	2.00	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00
106	2.00	2.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00
107	2.00	2.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	2.00
108	6.00	6.00	1.00	1.00	3.00	1.00	3.00	3.00	3.00	6.00
109	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
110	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
111	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00
112	1.00	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00	3.00	3.00	3.00	1.00
113	1.00	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00
114	1.00	1.00	2.00	1.00	1.00	1.00	3.00	3.00	3.00	3.00
115	3.00	3.00	1.00	1.00	2.00	1.00	2.00	2.00	2.00	3.00

BOU2 CAT42 CAT43 CAT44 CAT45

1	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00
2	40.00	18.40	23.20	9.10	9.00
3	0.00	5.00	7.00	4.00	4.00
4	0.00	8.00	8.30	12.00	12.50
5	15.00	7.00	6.00	6.00	6.00
6	1.20	7.10	6.90	6.50	6.50
7	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
8	1.00	6.00	6.00	6.00	6.00
9	1.40	3.00	3.00	3.00	3.00
10	1.00	0.00	0.00	1.00	1.00
11	5.60	1.10	1.20	1.00	1.00
12	3.00	4.00	4.00	3.00	3.00
13	2.00	2.00	2.00	4.00	4.00
14	2.00	1.00	3.00	4.00	4.00
15	1.00	3.00	3.00	3.00	3.00

BOU2 CAT42 CAT43 CAT44 CAT45

16	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00
17	5.60	4.60	4.20	3.60	3.60
18	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
19	1.00	1.70	1.50	1.20	1.20
20	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
21	1.00	1.00	1.00	2.00	2.00
22	0.00	0.00	0.00	1.50	1.50
23	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00
24	5.10	5.00	4.30	3.00	3.00
25	3.00	3.00	2.00	3.00	3.00
26	0.60	2.00	1.80	1.00	1.00
27	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
28	1.00	1.00	2.00	2.00	2.00
29	0.00	0.00	1.70	1.20	1.20
30	1.00	1.00	1.00	2.00	2.00
31	4.80	4.80	3.40	3.10	3.10
32	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
33	0.40	3.40	1.90	1.00	1.00
34	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
35	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00
36	0.00	1.40	1.50	1.90	1.90
37	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
38	3.00	3.00	3.00	2.00	2.00
39	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00
40	2.00	1.00	3.00	3.00	3.00
41	1.00	1.00	1.00	5.00	5.00
42	2.00	1.00	1.00	1.00	1.00
43	5.40	4.20	3.40	3.00	3.00
44	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
45	1.00	2.00	1.30	1.00	1.00
46	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
47	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
48	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00
49	5.00	4.40	3.30	2.90	2.90
50	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
51	1.00	1.70	1.50	1.10	1.10
52	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
53	1.00	1.00	2.00	2.00	2.00
54	0.00	0.00	1.20	1.60	1.60
55	2.00	1.00	1.00	1.00	1.00
56	5.50	0.00	0.00	0.00	0.00
57	3.00	0.00	0.00	0.00	0.00
58	1.40	0.00	0.00	0.00	0.00
59	3.00	0.00	0.00	0.00	0.00
60	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
61	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
62	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00

BOU2 CAT42 CAT43 CAT44 CAT45

63	2.00	1.00	1.00	1.00	1.00
64	1.00	2.00	1.00	2.00	2.00
65	2.00	1.00	1.00	2.00	2.00
66	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00
67	1.00	1.00	1.00	2.00	2.00
68	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
69	1.00	2.00	2.00	2.00	2.00
70	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
71	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
72	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
73	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
74	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
75	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
76	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
77	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
78	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
79	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
80	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
81	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00
82	2.00	2.00	2.00	3.00	3.00
83	1.00	2.00	2.00	1.00	1.00
84	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
85	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
86	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
87	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
88	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
89	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00
90	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00
91	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00
92	3.00	3.00	3.00	1.00	1.00
93	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00
94	3.00	3.00	3.00	1.00	1.00
95	4.00	4.00	4.00	1.00	1.00
96	3.00	3.00	3.00	1.00	1.00
97	4.00	3.00	3.00	1.00	1.00
98	2.00	3.00	3.00	1.00	1.00
99	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00
100	3.00	3.00	3.00	1.00	1.00
101	2.00	2.00	2.00	2.00	2.00
102	2.00	2.00	2.00	4.00	4.00
103	2.00	3.00	3.00	3.00	3.00
104	3.00	2.00	2.00	2.00	2.00
105	2.00	2.00	2.00	1.00	1.00
106	2.00	2.00	1.00	1.00	1.00
107	2.00	2.00	1.00	1.00	1.00
108	6.00	3.00	3.00	1.00	1.00
109	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00

BOU2 CAT42 CAT43 CAT44 CAT45

	BOU2	CAT42	CAT43	CAT44	CAT45
110	1.00	2.00	2.00	1.00	1.00
111	2.00	1.00	1.00	2.00	2.00
112	1.00	3.00	3.00	2.00	2.00
113	2.00	1.00	1.00	2.00	2.00
114	3.00	3.00	3.00	3.00	3.00
115	3.00	1.00	1.00	1.00	1.00

Anexo 3. Resultados completos del análisis de componentes principales

Output: NTSYSpc 2.02i, (C) 1986-1998, Applied Biostatistics Inc.

Date & time: 13/11/2001 01:14:02 a.m.

Input parameters

Read input from file: C:\ANAFENmorf2\Fen5.REVE

Format: width=9 decimals=4

Page width: 80

Field width: 9

Decimal places: 4

Page width: 80

Comments:

"Darisol Pacheco Rivera

"Análisis fenético de *Cathestecum* y géneros afines

"Hileras son caracteres y columnas son especies

1 115L 46L 0

MATRIZ CON DATOS MORFOLOGICOS (1-61),FITOQUIMICOS (62-81),LEMA (82-108)Y EPIDERMIS (109-115). Incluye todos los taxa.

STAND: input=C:\ANAFENmorf2\Fen5.nts, divide=STD, subts=YBAR, direction=Row

SIMINT: input=C:\ANAFENmorf2\Fen5.STD, coeff=CORR, direction=Rows

DCENTER: input=C:\ANAFENmorf2\Fen5.RCORR type was = 3

EIGEN: input=C:\ANAFENmorf2\Fen5.RDCE, k=3 vectors, length=SQRT(LAMBDA)

Matrix type =1, size =115 by 3, missing value code ="none" (rectangular)

	1	2	3
1	0.0366	0.5585	0.2260
2	-0.0966	-0.5589	-0.1630
3	-0.3336	0.2501	-0.0689
4	-0.4682	0.3147	-0.1108
5	0.7301	-0.3896	-0.2177
6	-0.3400	0.1584	-0.2051
7	-0.4471	-0.3201	-0.0400
8	-0.3121	0.5748	0.0700
9	0.4336	0.2366	-0.3375
10	0.4761	-0.0948	-0.4972
11	0.3894	-0.4545	-0.4433
12	-0.7445	0.1861	0.1353
13	0.1646	0.4364	-0.4325
14	0.5611	0.1792	-0.2066
15	0.5926	0.3007	-0.5063
16	-0.3228	-0.1920	-0.1980
17	-0.2168	-0.2870	-0.2815
18	0.1400	-0.1439	0.0695
19	-0.1199	-0.1238	-0.3832
20	0.1400	-0.1439	0.0695
21	0.2859	0.4640	-0.4724
22	0.3450	0.4024	-0.4414

23	-0.3418	0.0605	0.1502
24	-0.8244	-0.0457	-0.0675
25	-0.7258	0.2695	0.3197
26	-0.6799	-0.0577	-0.1551
27	-0.7329	0.2682	0.3221
28	-0.0832	0.4378	0.2437
29	-0.2322	0.4028	-0.1565
30	-0.0385	0.6403	-0.3112
31	-0.7676	-0.1271	-0.2961
32	-0.7581	0.1021	-0.3198
33	-0.6719	-0.1203	-0.2215
34	-0.7508	0.0845	-0.3243
35	-0.3061	0.4311	-0.2568
36	-0.2953	0.4234	-0.2836
37	0.0706	0.3513	-0.0711
38	-0.5949	-0.1989	0.4047
39	0.5037	0.0501	-0.0692
40	0.7581	0.2183	-0.1993
41	0.4469	0.6997	-0.4728
42	0.1147	-0.3495	-0.1698
43	-0.0014	-0.3059	-0.3366
44	-0.4337	0.2012	0.1510
45	-0.4956	-0.2039	-0.1687
46	0.2306	0.1262	0.1946
47	0.1704	0.1225	0.0859
48	-0.1168	-0.1062	-0.2110
49	-0.6759	-0.1957	-0.0300
50	-0.3839	0.0357	0.2805
51	-0.5665	-0.0405	-0.1563
52	-0.3887	0.0555	0.2846
53	0.0219	0.5341	0.2258
54	-0.0063	0.4870	0.1420
55	0.1259	-0.3856	-0.0887
56	-0.3919	-0.4305	0.1040
57	-0.3077	-0.4411	0.3543
58	-0.4221	-0.4256	0.1141
59	-0.2404	-0.4391	0.3414
60	-0.0184	0.1213	-0.0292
61	-0.0184	0.1213	-0.0292
62	-0.2091	0.3692	0.0892
63	0.5131	-0.1870	-0.4435
64	0.1364	0.3212	-0.0736
65	-0.2699	0.1359	0.1424
66	-0.1959	0.5235	0.0671
67	-0.4325	0.5327	0.1964
68	-0.0910	0.2052	0.3059
69	-0.1867	0.2110	-0.0651
70	-0.2664	0.1994	-0.2130
71	-0.4021	0.1010	-0.0461
72	-0.1793	-0.1472	-0.0243
73	0.3257	0.1514	0.8369

74		-0.1793	-0.1472	-0.0243
75		0.3257	0.1514	0.8369
76		0.3257	0.1514	0.8369
77		-0.4706	-0.2191	-0.0788
78		0.3257	0.1514	0.8369
79		0.3257	0.1514	0.8369
80		0.3257	0.1514	0.8369
81		-0.1107	-0.3039	0.2808
82		0.4285	0.5093	-0.1418
83		0.8065	0.3723	0.1473
84		0.8615	0.1831	0.0882
85		0.7044	0.3919	0.4070
86		0.9361	0.1723	0.0168
87		0.9380	0.1518	0.0792
88		0.8977	0.2741	0.1968
89		0.2549	-0.3628	0.1824
90		0.2549	-0.3628	0.1824
91		0.2549	-0.3628	0.1824
92		0.6600	-0.1362	0.0293
93		0.0249	-0.7241	0.0960
94		0.0249	-0.7241	0.0960
95		0.0249	-0.7241	0.0960
96		0.0105	-0.7186	0.0979
97		0.2393	-0.6284	0.1139
98		-0.3157	-0.6264	0.0206
99		0.0249	-0.7241	0.0960
100		0.0249	-0.7241	0.0960
101		-0.2691	-0.2554	0.1318
102		-0.1641	0.4334	-0.1032
103		-0.3561	0.3200	0.2922
104		-0.2097	-0.1574	0.0371
105		0.1604	-0.6824	0.0840
106		0.7329	-0.4232	-0.3523
107		0.7329	-0.4232	-0.3523
108		0.6553	-0.5775	0.1584
109		0.7676	0.0976	-0.3066
110		0.8035	0.1888	0.0549
111		-0.0535	-0.1109	-0.6227
112		-0.4088	0.1126	-0.0202
113		-0.6795	0.2574	-0.2692
114		-0.1426	0.1651	-0.4277
115		0.6990	-0.4083	-0.3802

Anexo 4. Identificación de las OTU's utilizadas en el análisis fenético, origen y su ubicación en el análisis de conglomerados de la figura 1.

OTU	CLAVE	IDENTIFICACIÓN	ORIGEN	UBICACIÓN
1	CAT1	<i>Cathestecum prostratum</i>	Guerrero, Mx.	I-1
2	CAT2	<i>Cathestecum prostratum</i>	Guerrero, Mx.	I-1
3	CAT3	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>ramosum</i>	Michoacán, Mx.	II-2
4	CAT4	<i>Cathestecum prostratum</i>	Michoacán, Mx.	I-1
5	CAT5	<i>Cathestecum tamaulipense</i>	Tamaulipas, Mx.	III
6	CAT6	<i>Cathestecum tamaulipense</i>	Tamaulipas, Mx.	III
7	CAT7	<i>Cathestecum tamaulipense</i>	Tamaulipas, Mx.	III
8	CAT8	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	Guanajuato, Mx.	II-1
9	CAT9	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	Nayarit, Mx	II-1
10	CAT10	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>ramosum</i>	Michoacán, Mx.	II-2
11	CAT11	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>ramosum</i>	Michoacán, Mx.	II-2
12	CAT12	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	San Luis Potosí, Mx.	II-1
13	CAT13	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>sonorensis</i>	Sonora, Mx.	II-3
14	GRIF1	<i>Griffithsochloa multifida</i>	Guerrero, Mx.	IV
15	GRIF2	<i>Griffithsochloa multifida</i>	Oaxaca, Mx.	IV
16	CAT16	<i>Cathestecum prostratum</i>	Morelos, Mx	I-1
17	CAT17	<i>Cathestecum prostratum</i>	Puebla, Mx.	I-1
18	CAT18	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>hirsutum</i>	Oaxaca, Mx.	II-4
19	CAT19	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>sonorensis</i>	Sonora, Mx.	II-3
20	CAT20	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>sonorensis</i>	Sonora, Mx.	II-3
21	CAT21	<i>Cathestecum prostratum</i>	Morelos, Mx.	I-1
22	CAT22	<i>Cathestecum prostratum</i>	Oaxaca, Mx.	I-1
23	CAT23	<i>Cathestecum prostratum</i>	Guerrero, Mx.	I-1
24	CAT24	<i>Cathestecum prostratum</i>	Guerrero, Mx.	I-1
25	CAT25	<i>Cathestecum prostratum</i>	Oaxaca, Mx.	I-1
26	SOD1	<i>Soderstromia mexicana</i>	Guerrero, Mx.	IV
27	SOD2	<i>Soderstromia mexicana</i>	Guerrero, Mx.	IV
28	CAT28	<i>Cathestecum prostratum</i>	Guerrero, Mx.	I-1

OTU	CLAVE	IDENTIFICACIÓN	ORIGEN	UBICACIÓN
29	PEN1	<i>Pentarraphis polymorpha</i>	Querétaro, Mx.	IV
30	PEN2	<i>Pentarraphis polymorpha</i>	Edo. de México, Mx.	IV
31	BUC1	<i>Buchloë dactyloides</i>	San Luis Potosí, Mx.	IV
32	BUC2	<i>Buchloë dactyloides</i>	Zacatecas, Mx.	IV
33	CAT33	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>sonorense</i>	Sonora, Mx.	II-3
34	CAT34	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	Zacatecas, Mx.	II-1
35	CAT35	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	El Salvador, C.A.	II-1
36	CAT36	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	Morelos, Mx.	II-1
37	CAT37	<i>Cathestecum varium</i>	Oaxaca, Mx.	I-2
38	CAT38	<i>Cathestecum varium</i>	Puebla, Mx.	I-2
39	CAT39	<i>Cathestecum varium</i>	Oaxaca, Mx.	I-2
40	BOU1	<i>Bouteloua eludens</i>	Sonora, Mx.	IV
41	BOU2	<i>Bouteloua eludens</i>	Sonora, Mx.	IV
42	CAT42	<i>Cathestecum erectum</i>	Chihuahua, Mx.	I-3
43	CAT43	<i>Cathestecum erectum</i>	Texas, E.U.A.	I-3
44	CAT44	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>hirsutum</i>	Guatemala, C.A.	II-4
45	CAT45	<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>hirsutum</i>	Oaxaca, Mx.	II-4

1000

1000

1000

1000

1000

1000

Capítulo 8

Análisis cladístico del género *Cathestecum* (Poaceae: Chloridoideae: Boutelouinae)

Introducción

En 1830 Jan S. Presl describió el género *Cathestecum* basado en *C. prostratum*, colectado en México. Recientemente, Clayton & Renvoize (1986), lo incluyen dentro de la subfamilia Chloridoideae, tribu Cynodonteae y la subtribu Boutelouinae de las Poaceae.

La subfamilia Chloridoideae se caracteriza por su anatomía kranz bien desarrollada, la presencia de distintivos micropelos y glumas con 1-3 nervios, así como también por su distribución en las regiones cálido-secas del mundo (Clayton & Renvoize, 1986). Por su parte, las Boutelouinae se definen en general por sus inflorescencias parecidas a racimos, unilaterales, frecuentemente deciduas, con espiguillas uniflosculadas y lemas aristado-lobadas. La distribución de esta subtribu es exclusivamente americana, excepto por el género *Melanocenchris*.

La posición taxonómica de *Cathestecum* a nivel tribal y subtribal ha variado de acuerdo a diferentes apreciaciones, entre las cuales destacan las propuestas de Bentham y Hooker (1883), Hackel (1887) y Griffiths (1912). Estos autores ubican a este género en las tribus Zoysieae, Festuceae y Chlorideae, respectivamente. Las clasificaciones más recientes (Watson & Dallwitz, 1992), lo colocan en las Chlorideae *seno lato*, mientras que Clayton & Renvoize (1989), Pohl (1994) y Valdés y Dávila (1995), lo circunscriben a la tribu Cynodonteae y a la subtribu Boutelouinae.

En cuanto al número total de especies reconocidas para este género, también ha habido diferencias importantes. Griffiths (1912) reconoció cuatro especies. Swallen (1937) publicó

tres nuevas especies, conservando las de Griffiths (1912). El más reciente tratamiento taxonómico está basado en el trabajo inédito de Pierce (1979), en el cual identifica seis especies y reconoce cinco variedades. Una comparación de los taxa reconocidos por estos autores, se muestra en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Taxa de *Cathestecum* reconocidos por diferentes autores.

<i>C. prostratum</i> J. Presl	Griffiths (1912)
<i>C. multifida</i> Griffiths	4 especies
<i>C. erectum</i> Vasey & Hack.	
<i>C. stoloniferum</i> Fourn.	
<i>C. annuum</i> Swallen	Swallen (1937)
<i>C. brevifolium</i> Swallen	6 especies
<i>C. erectum</i> Vasey & Hack.	
<i>C. multifida</i> Griffiths	
<i>C. prostratum</i> J. Presl	
<i>C. varium</i> Swallen	
<i>C. brevifolium</i> Swallen vars. <i>brevifolium</i> , <i>fonsecamum</i> , <i>hirsutum</i> , <i>ramosum</i> y <i>sonorensis</i>	Pierce (1979) 6 especies y 5 variedades
<i>C. erectum</i> Vasey & Hack.	
<i>C. prostratum</i> J. Presl	
<i>C. sarmentosum</i> Pierce	
<i>C. tamaulipense</i> Pierce	
<i>C. varium</i> Swallen	

Esta divergencia en cuanto al número de especies propuestas, se fundamenta principalmente, en la alta variabilidad morfológica y sexual observada en sus espiguillas, lo que ha conducido a muchas confusiones y ponderaciones taxonómicas distintas. Swallen (1937), considera a este taxón taxonomicamente complicado, por el hecho de presentar

especies que tienen dimorfismo en sus espigas (*C. erectum* y *C. brevifolium*), a pesar de encontrarse en la misma planta y estar unidas por estolones. Pierce (1979) reporta cinco especies monoicas, diploides, con espiguillas homomorfas (*C. prostratum*, *C. tamaulipense*, *C. sarmentosum*, *C. erectum* y *C. varium*) y una especie dioica, con número cromosómico variable y con espiguillas heteromorfas (*C. brevifolium*).

Asimismo, *Cathestecum* ha sido asociado principalmente con *Aegopogon* y *Bouteloua* (sección *Bouteloua*) y, por implicación, relacionado con otros géneros como *Buchloë*, *Cyclostachya*, *Pringleochola*, *Buchlomimus*, *Pentarrhaphis* y *Opizia* (Reeder, 1969; Reeder & Reeder, 1963, 1966; Reeder *et al.* 1965; Rzedowski, 1975). También se ha asociado con *Griffithsochloa*, un género monotípico segregado de la especie *Cathestecum multifidum* (Pierce, 1978). Las características que principalmente se han utilizado para separar a *Cathestecum* de estos géneros afines son la presencia de tres espiguillas en cada rama, la reducción de la gluma inferior en una o todas las espiguillas y la presencia de tres aristas en la lema del flósculo superior (Griffiths, 1912). Según Pierce (1979), *Cathestecum* puede ser diferenciado de *Aegopogon* por sus glumas enteras; de *Griffithsochloa* por su lema 3-aristada y de *Bouteloua*, por presentar siempre 3 espiguillas. El carácter distintivo más importante señalado por este último autor, se refiere a la reducción de la gluma inferior, lo cual no se presenta o es raro encontrarlo en los géneros relacionados.

Columbus *et al.* (1998), estimaron la filogenia de *Bouteloua* y géneros relacionados, tomando como referencia la clasificación realizada por Clayton & Renvoize (1986) para las *Boutelouinae*. El método escogido para su investigación fue el análisis cladístico, usando secuencias moleculares de la región ITS. En el mencionado estudio, *Cathestecum* estuvo representado por las especies *C. brevifolium* y *C. varium*, las que formaron un clado pobremente resuelto con *Bouteloua eludens*, *Buchloë*, *Griffithsochloa*, *Pentarrhaphis* y *Soderstromia*. En el mismo marco de esta investigación, Columbus (1999), propuso ampliar la circunscripción del género *Bouteloua* e incluir a especies consideradas por él como grupos satélites. En esta ampliación se incorporarían los taxa del clado mencionado anteriormente.

Otros trabajos importantes realizados dentro de las Chloridoideae y sobre la base de diversas fuentes de información, han sido llevados a cabo por otros investigadores. Destacan los de Van den Borre & Watson (1997), quienes usaron caracteres estructurales, y los de Hilu *et al.* (1999) e Hilu & Alice (2001), con estudios moleculares. En el primer caso, los diferentes análisis fenéticos y cladísticos realizados, fueron conducidos sobre 166 descripciones genéricas, incluyendo a *Cathestecum* y a los otros taxa considerados en este estudio. La clasificación producida por los mencionados autores, difiere un poco de la de Clayton & Renvoize (1986), principalmente en cuanto al número de tribus y subtribus propuestas. Sin embargo, en cuanto a la posición de *Cathestecum* y los géneros afines *Bouteloua*, *Buchloë*, *Griffithsochloa*, *Pentarraphis* y *Soderstromia*, dentro de la subtribu Boutelouinae, sí se observó consistencia en ambos casos. En las otras investigaciones mencionadas, se consideraron 56 géneros de Chloridoideae, donde solo *Bouteloua* y *Buchloë*, fueron seleccionadas para representar a la subtribu Boutelouinae.

Por otra parte, con relación a la distribución geográfica de las especies de *Cathestecum*, estas se encuentran localizadas desde el sur de Texas en Estados Unidos, hasta Guatemala y El Salvador, en Centroamérica. El principal centro de diversidad está en México, por lo que algunos autores consideran al género como endémico a este país (Swallen, 1937). Estas especies crecen preferentemente en hábitats secos a áridos, con suelos pedregrosos. Algunas forman extensas áreas de pastizales a la orilla de caminos y carreteras, soportando una alta presión al pastoreo y pisoteo.

Aunque los trabajos realizados para el género *Cathestecum* han resuelto en gran medida los conflictos inherentes, se considera que es necesario definir los límites taxonómicos de sus especies, así como establecer las relaciones con otros géneros afines de la subtribu Boutelouinae. Para llevar a cabo estos objetivos, en este estudio se plantea la utilización de análisis cladísticos, utilizando diferentes fuentes de información derivadas de datos morfológicos, anatómicos, fitoquímicos y moleculares. Se produjeron tres análisis cladísticos en forma separada. En el primero, se analizaron los datos moleculares usando secuencias nucleótidas de ADN ribosomal nuclear (Internal Transcriber Spacer, ITS); en el

segundo, los correspondientes a morfología, anatomía y fitoquímica. Finalmente, se combinó en un solo análisis, toda la información disponible.

I. Análisis con datos moleculares (secuencias de la región ITS)

Materiales y métodos

Taxa y colecciones

Un total de 32 muestras representativas del género *Cathestecum* fueron colectadas de poblaciones nativas o de material vivo obtenido en una cámara de crecimiento, con ambiente controlado en las instalaciones de Rancho Santa Ana Botanic Garden, adscrito a la Universidad de Claremont, California, EUA (Cuadro 2). En el primer caso, se seleccionaron en el campo láminas de hojas sanas y desarrolladas; se secaron a temperatura ambiente utilizando silica gel en bolsas plásticas herméticas de cierre mágico (Chase & Hills, 1991). Posteriormente, se pasaron a sobres de papel manila y se mantuvieron en un ambiente seco.

El material fresco se obtuvo de plantas de aproximadamente dos meses de edad, provenientes de semillas (cariopsis). Las láminas de las hojas fueron cosechadas y almacenadas en sobres de manila en una congeladora a -80°C . Adicionalmente, 6 colectas de *Bouteloua eludens*, *Griffithsochloa multifida*, *Buchloë dactyloides*, *Pentarraphis polymorpha* y *Soderstromia mexicana* fueron incluidas en el análisis.

Cuadro 2. Taxa y colecciones con su número, colector, lugar de origen y condición del material, utilizadas en el análisis cladístico de las secuencias ITS. Abreviaturas para los colectores: DP = Darisol Pacheco; GP = Gary Pierce; JTC = Travis Columbus; LIN = José Linares; STE = Julian Steyermark.

TAXA	Col. y No.	Origen	Material seco/fresco	
<i>C. brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	DP2527	México: Guanajuato	Seco	
	DP2550	México: San Luis Potosí	Seco	
	JTC3711	México: Jalisco	Seco	
	JTC 2302	México: Sonora		
<i>C. brevifolium</i> var. <i>hirsutum</i>	DP2591	México: Oaxaca	Seco	
	DP2592	México: Oaxaca	Seco	
	STE 29042	Centroamérica: Guatemala	Seco	
	LIN 4592	Centroamérica: El Salvador	Seco	
<i>C. brevifolium</i> var. <i>ramosum</i>	DP2525	México: Michoacán	Seco	
	DP2523	México: Michoacán	Seco	
	JTC3011	México: Michoacán	Fresco	
<i>C. brevifolium</i> var. <i>sonorense</i>	DP2563	México: Sonora	Seco	
	DP2554	México: Sonora	Seco	
	JTC 2520	Arizona: U.S.A.	Fresco	
	JTC2130	Texas: U.S.A.	Fresco	
<i>C. erectum</i>	JTC3294	Texas: U.S.A.	Seco	
	JTC2402	México: Oaxaca	Fresco	
<i>C. prostratum</i>	JTC2407	México: Morelos	Fresco	
	JTC3759	México: Oaxaca	Fresco	
	DP2538	México: Guerrero	Fresco	
<i>C. prostratum</i>	DP2574	México: Morelos	Fresco	
	PIE 2209	México: Oaxaca	Seco (posible híbrido)	
	PIE 2221	México: Puebla	Seco (posible híbrido)	
	DP2584	México: Oaxaca	Seco	
	DP2576	México: Morelos	Seco/fresco	
	DP2531	México: Oaxaca	Seco	
	DP2580	México: Oaxaca	Seco	
	JTC3761	México: Oaxaca	Fresco (simpátrica con 3759)	
	<i>C. tamaulipense</i>	DP25	México: Tamaulipas	Seco
		JTC2885	México Tamaulipas	Seco

TAXA	Col. y No.	Origen	Material seco/fresco
<i>C. varium</i>	DP2588	México: Oaxaca	Fresco
	JTC 2413	México: Puebla	Fresco
<i>Bouteloua eludens</i>	DP2560	México: Chihuahua	Fresco
<i>Buchloë dactyloides</i>	DP2551	Texas: U.S.A.	Fresco
<i>Griffithsochloa multifida</i>	DP2590	México: Guerrero	Fresco
<i>Pentarraphis polymorpha</i>	DP2547	México: Querétaro	Fresco
<i>Pentarraphis scabra</i>	JTC 2424	Oaxaca, Mx	Fresco
<i>Soderstromia mexicana</i>	DP2541	México: Guerrero	Fresco

Extracción de ADN

Aproximadamente 1 g de muestra fresca fue pulverizado en un mortero con nitrógeno líquido. Del tejido pulverizado se extrajo el ADN total usando una solución Buffer 2X CTAB (Protocolo de Doyle & Doyle, 1987). Las siguientes modificaciones a este protocolo fueron realizadas: 1) después de la adición del isopropanol, las muestras se guardaron a -20° C durante toda la noche para aumentar la precipitación; 2) se centrifugaron al día siguiente y la pastilla (pellet) resultante fue lavada por 10 min con 5 ml de etanol 76% conteniendo 10 mM de acetato de amonio; 3) seguidamente, el pellet se secó en un horno centrífuga y se resuspendió en 0.2-1.0 ml de Tris-HCL 10 mM y EDTA pH 8.0.

Para las muestras secadas con sílica gel o tomadas de ejemplares herborizados, se pesó entre 0.5-1.0 mg de hojas. Para la extracción se siguió el protocolo de Cullings (1992) (Anexo 1). El pellet resultante se resuspendió con agua desionizada.

Amplificación y secuenciación

La Región ITS [ITS1 + 5.8S + ITS2] (Anexo 2b) fue amplificada, usando la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR). Se utilizaron reacciones de 100 microlitros donde se

incluyeron entre 4-40 ng de ADN y los primers ITS4-ITS5 (White *et al.* 1990) en igual proporción. Este procedimiento se realizó en un Robocycler 96 (Stratagene) bajo las siguientes condiciones:

- 1) Una desnaturalización inicial de 1 min a 97° C y 40 ciclos, 1 min a 48° C, 2 min a 72° C;
- 2) Una extensión final de 7 min a 72° C.

El producto final del PCR fue inyectado en un gel de agarosa 0.8 % y colocado en una cámara de electroforesis para confirmar su amplificación (Anexo 2a). Posteriormente, este mismo producto se purificó usando el protocolo de precipitación con Glicol Polietileno (Morgan & Soltis, 1993), (Anexo 1), y se resuspendió en agua desionizada estéril.

El ADN aislado se llevó a un ciclosecuenciador usando el kit PRISM DyeDeoxy Terminator. El producto de la ciclosecuencia fue purificado con etanol y posteriormente llevado a un secuenciador Applied Biosystems 373 automated DNA, usando un gel de poliacrilamida Sequagel-6 (National Diagnostic). Los primers usados para la secuenciación fueron ITS2, ITS3, ITS4, ITS4i, ITS5, ITS5i (White *et al.* 1990; Porter, 1997).

Se obtuvieron 4 secuencias por muestra, las cuales fueron ensambladas y editadas usando el programa Sequencher versión 3.0 (Gene Codes Corporation). Los límites de las secuencias se determinaron a través de comparaciones con secuencias obtenidas por Columbus *et al.* (1998).

Análisis cladístico

Las secuencias obtenidas para cada muestra fueron alineadas manualmente con el programa SEAL y analizadas en PAUP 4.0b5 (Phylogenetic Analysis Using Parsimony) (Swofford, 1998). A los caracteres (nucleótidos) se les asignó igual peso, fueron tratados como no ordenados y optimizados a través de una transformación acelerada. Los taxa que presentaban varios nucleótidos en un sitio (multiestados) se interpretaron como polimorfismos.

El método heurístico fue utilizado para la búsqueda de todos los árboles más parsimoniosos o de menor longitud, con las siguientes opciones: 100 réplicas random,

algoritmo branch-swapping (TBR), opción Multrees in effect y steepest descent off. El mismo programa PAUP se empleó para obtener el árbol de consenso estricto y los índices de consistencia (IC), retención (IR) y homoplasia (IH). La robustez de los árboles fue evaluada con un análisis bootstrap de 1000 réplicas, TBR y Multrees off.

Resultados

De un total de 617 caracteres (pares de bases), 417 resultaron constantes (67.6 %), 111 fueron no informativos o variables (18%) y 89 (14.4 %) surgieron como filogenéticamente informativos. La búsqueda heurística retuvo 96 árboles igualmente parsimoniosos, con una longitud (L) de 329 pasos, IC = 0.784, IR = 0.865 y un IH = 0.271. Uno de estos cladogramas se presenta en la Fig. 1. Resultados obtenidos por arriba del 50 % en el bootstrap se muestran en el árbol de consenso estricto (Fig. 2).

Las especies de *Cathestecum* conformaron tres clados principales, identificados en las Figs. 1 y 2 con los números I, II y III. El clado I, constituido por *C. brevifolium*, *C. erectum* y *C. tamaulipense*, está fuertemente apoyado por el bootstrap (91 %), uno de los valores más altos obtenido entre los clados principales evaluados. En este grupo también se observa, que el clado integrado por *C. erectum* posee el valor más alto de bootstrap (97 %), seguido por el de *C. brevifolium* (96 %). Los clados II y III obtuvieron poco apoyo en el bootstrap, con proporciones del 56 % y 57 %, respectivamente. Internamente, en el clado II, se observó el valor más alto de bootstrap (100 %), representado por la especie *C. varium*.

En los cladogramas más cortos obtenidos en este análisis, se apreció una mayor resolución para los taxa, comparada con la del árbol de consenso estricto (Fig. 2). En éste último, 13 nodos son apoyados por valores de bootstrap superiores a 50 %. Se observan muchas politomías, tanto en el grupo interno como en el externo, lo cual da como resultado un árbol pobremente resuelto o con poca información.

El cladograma de la Fig. 1 muestra a *Cathestecum* como un grupo monofilético, sustentado por un total de 11 pasos (longitud de la rama) y 94 % de bootstrap (soporte de

rama). Se observan tres grandes clados, con 3 pasos de longitud, los cuales presentan las siguientes características:

Clado I, con longitud de rama = 8 y 91 % de bootstrap. Está constituido por *C. brevifolium* con 96% bootstrap y 6 pasos de longitud, *C. erectum* con 97% bootstrap y 8 pasos de longitud y *C. tamaulipense* con 3 pasos de longitud. Las ramas internas que conforman el clado donde se ubica *C. brevifolium*, son las que están más pobremente sustentadas, colapsándose al incrementar la longitud de los árboles en uno o dos pasos.

Clado II, con longitud de rama = 5 y 56 % de bootstrap. Está integrado a su vez por dos grupos o clados. El primero, formado por muestras de *C. brevifolium*, fuertemente apoyado por el bootstrap (93 %) y 7 pasos de longitud. Al igual que en el clado I, las ramas internas están pobremente sustentadas, lo cual es concordante con la politomía que se observa en el cladograma de consenso estricto (Fig. 2). El segundo grupo, constituido por muestras de *C. varium*, está fuertemente sustentado con un 100 % de bootstrap y 8 pasos de longitud, correspondiendo al valor más alto obtenido en el análisis.

Clado III, con longitud de rama entre 6- 8 y 93 % de bootstrap. Está conformado por 11 accesiones de *C. prostratum*. Inicialmente, también se ubicaron en este clado, materiales que se consideraban posibles híbridos entre *C. prostratum* y *C. sarmentosum*, lo cual fue descartado en este análisis.

Por otra parte, el clado constituido por las especies consideradas como grupo externo (*Bouteloua eludens*, *Buchloë dactyloides*, *Griffithsochloa multifida*, *Pentarraphis polymorpha*, *P. scabra* y *Soderstromia mexicana*) tuvo una mejor resolución en el árbol de la Fig. 1, comparado con la obtenida en el cladograma de consenso (Fig. 2). Este grupo también es monofilético, sustentado por 5 pasos de longitud de rama y 94 % de bootstrap.

Discusión

En este análisis realizado, usando las secuencias del marcador molecular ITS, se comprueba la monofilia del género *Cathestecum*. Estos resultados apoyan y complementan los obtenidos por Columbus *et al.* (1998), al usar secuencias de la región ITS, para estimar la filogenia de 18 géneros, 56 especies y 10 variedades de *Bouteloua* y taxa relacionados dentro de la subtribu Boutelouinae. En el mencionado estudio, *Cathestecum* estuvo representado por solo dos especies (*C. brevifolium* y *C. varium*) y formaba un clado fuertemente sustentado, pero pobremente resuelto en relación con *Bouteloua eludens*, *Buchloë dactyloides*, *Griffithsochloa multifida*, *Pentarraphis polymorpha*, *P. scabra* y *Soderstromia mexicana*.

Clayton & Renvoize (1986), con base en caracteres morfológicos, anatómicos y de distribución principalmente, consideran que los géneros mencionados arriba, están relacionados a *Aegopogon*, *Hilaria* y *Melanocenchris*. Sin embargo, con relación a éstos últimos, Columbus *et al.* (1998), demostraron que tales relaciones no son sustentadas por el estudio de la filogenia de la región ITS. Por su parte, Van den Borre & Watson (1997), reconocieron cinco grupos dentro de las Chloridoideae, los cuales fueron consistentes en todos los análisis producidos. *Cathestecum* se ubicó en un clado junto a *Bouteloua*, *Cyclostachya*, *Pentarraphis* y *Griffithsochloa*. En contraste, *Buchloë* y *Soderstromia* se separaron en otro clado. En general, el grupo Zoysia (Boutelouinae + Zoysiinae), mantuvo el mismo agrupamiento propuesto por Clayton & Renvoize (1986).

El presente estudio identificó tres grupos de especies en *Cathestecum*, cuya monofilia está sugerida por porcentajes bootstrap altos y/o moderados (Clados I, II y III en las Figs. 1 y 2). Sin embargo, la resolución de las relaciones entre esos tres grupos y la de algunas de sus ramas internas y superiores, especialmente en el clado II, está débilmente apoyada.

El clado III, integrado por muestras de la especie *C. prostratum*, se resuelve como monofilético. Está sustentado por un alto valor bootstrap (93 %) y entre 6 y 8 pasos de longitud de rama. *C. tamaulipense* y *C. erectum* forman parte de un grupo monofilético con 91 % bootstrap y 8 pasos de longitud (clado I). Incluye también este grupo, algunas

variedades de *C. brevifolium*. Por otra parte, *C. varium* se ubica en la base del clado II, como especie hermana del grupo integrado por *C. brevifolium*, lo cual no concuerda con las relaciones sugeridas por Pierce (1979). Este clado, aunque se comporta como monofilético, tiene una resolución baja, con un bootstrap de 56 %.

Con respecto a *C. brevifolium*, las accesiones o muestras utilizadas en este análisis corresponden a las variedades establecidas por Pierce (1979), algunas de las cuales son aceptadas en este trabajo. Por lo anteriormente citado, la situación taxonómica de esta especie no se resuelve en el estudio molecular realizado. De igual forma, las relaciones con el resto de los miembros de *Cahestecum* tampoco quedaron esclarecidas. En los cladogramas obtenidos (Figs. 1 y 2), *C. brevifolium* se ubicó en dos grupos diferentes (clados I y II), por lo que su monofilia queda descartada, al menos con el uso de la filogenia de la región ITS. Los niveles de variabilidad para la región examinada con el uso de este marcador molecular fueron bajos, traduciéndose igualmente, en una baja resolución de los clados obtenidos. Esto puede tener razones que incluyen desde la producción de copias múltiples de DNA al momento de la amplificación (especialmente en poliploides como es el caso), hasta la existencia de una hibridización introgresiva o bien, una posible contaminación de las muestras, por lo cual será necesario recurrir a otros marcadores moleculares mas apropiados, y a la vez, combinar la información con datos provenientes de otras fuentes, especialmente las morfológicas, para obtener una mayor robustez en los resultados.

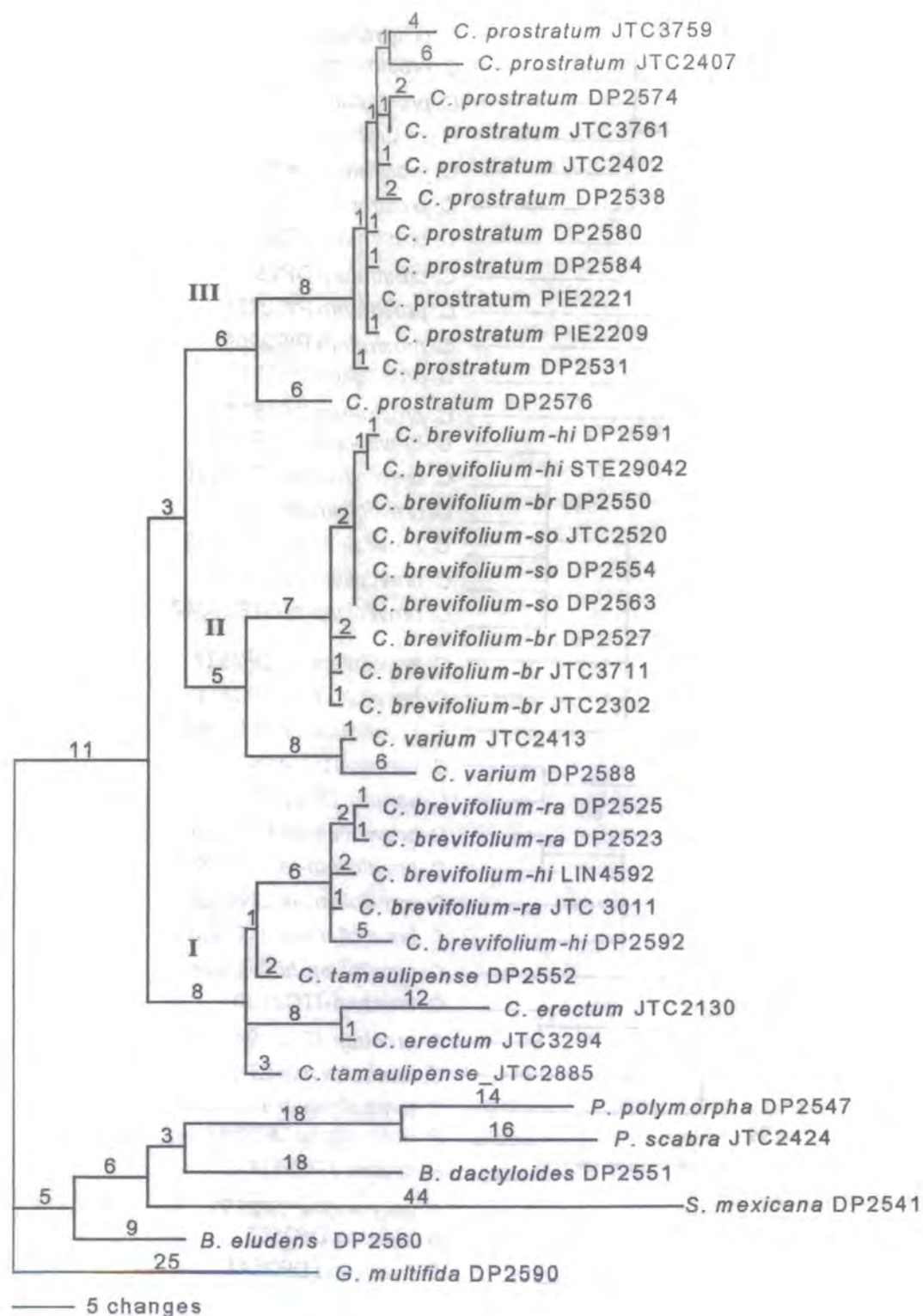


Fig. 1. Uno de los 96 cladogramas más parsimoniosos producidos por la búsqueda heurística en PAUP, usando secuencias de la región ITS de *Cathastecum* y taxa relacionados. Los números sobre las ramas indican su longitud. L = 329, IC = 0.784, IR = 0.865, IH = 0.271.

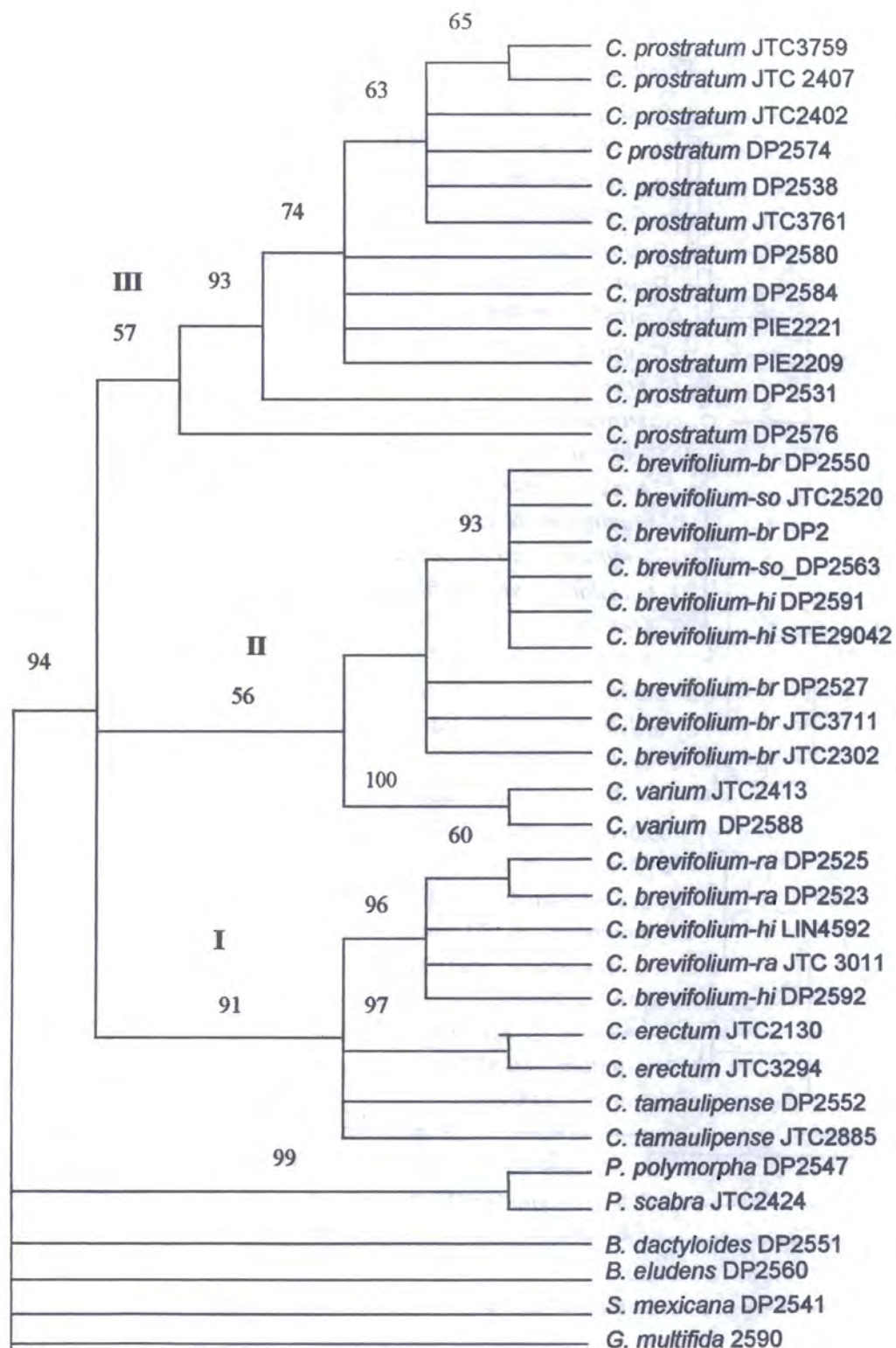


Fig. 2. Arbol de consenso estricto de los 96 cladogramas más parsimoniosos producidos por la búsqueda heurística en PAUP, usando secuencias de la región ITS de *Cathestecum* y taxa relacionados. Los números sobre las ramas indican el porcentaje bootstrap para los clados correspondientes. L = 329, IC = 0.784, IR = 0.865, IH = 0.271.

II. Análisis con datos morfológicos, anatómicos y fitoquímicos

Materiales y métodos

Selección de taxa y caracteres

Los taxa terminales incorporados en este análisis, fueron las cinco especies reconocidas en el presente tratamiento taxonómico del género *Cathestecum*. Se incluyeron además cinco miembros de la subtribu Boutelouinae (*Bouteloua eludens*, *Buchloë dactyloides*, *Griffithsochloa multifida*, *Pentarraphis polymorpha* y *Soderstromia mexicana*), propuestos por Columbus *et al.* (1998) como taxa cercanamente relacionados. *C. brevifolium* estuvo representada por cuatro variedades identificadas como *brevifolium*, *hirsutum*, *ramosum* y *sonorense*. El Cuadro 3 presenta la lista de los taxa estudiados, con su clave y su origen. Para la selección del grupo externo, se tomaron en consideración las relaciones sugeridas por Columbus *et al.* (1998). Como estas relaciones no están claramente definidas, todos los taxa diferentes a *Cathestecum* fueron utilizados para enraizar los cladogramas. Finalmente, con base en la consistencia de los resultados obtenidos con cada uno de ellos, se propone el posible grupo hermano de *Cathestecum*.

Cuadro 3. Taxa incluidos en el análisis cladístico con datos morfológicos, anatómicos y fitoquímicos. Se indica el origen de los mismos y la clave usada en los cladogramas.

Taxa	Clave	Origen
<i>Cathestecum brevifolium</i> var. <i>brevifolium</i>	<i>C. brevifolium-br</i>	México y Texas
<i>C. brevifolium</i> var. <i>hirsutum</i>	<i>C. brevifolium-hi</i>	Guatemala y México,
<i>C. brevifolium</i> var. <i>ramosum</i>	<i>C. brevifolium-ra</i>	México
<i>C. brevifolium</i> var. <i>sonorense</i>	<i>C. brevifolium-so</i>	México
<i>C. erectum</i>	<i>C. erectum</i>	México y Texas
<i>C. prostratum</i>	<i>C. prostratum</i>	México
<i>C. tamaulipense</i>	<i>C. tamaulipense</i>	México
<i>C. varium</i>	<i>C. varium</i>	México
<i>Bouteloua eludens</i>	<i>B. eludens</i>	México
<i>Buchloë dactyloides</i>	<i>B. dactyloides</i>	México
<i>Griffithsochloa multifida</i>	<i>G. multifida</i>	México
<i>Pentarraphis polymorpha</i>	<i>P. polymorpha</i>	México
<i>Soderstromia mexicana</i>	<i>S. mexicana</i>	México

Un total de treinta y dos caracteres provenientes de fuentes macromorfológicas, anatómicas y fitoquímicas fueron examinados para los taxa mencionados (Cuadro 4). Se obtuvieron de las mismas fuentes indicadas en la metodología del análisis fenético, usando el criterio de que estos caracteres pudieran ser codificados como dos o mas estados discretos en todos los taxa del estudio, y además, que fueran observados en individuos reconocidos como parte de dichos taxa.

Los caracteres fueron codificados como binarios y multiestados. Asimismo, se trataron como no ordenados y se les otorgó el mismo peso a todos los caracteres.

Cuadro 4. Lista de los caracteres con sus estados de carácter usados en el análisis cladístico. Incluye datos morfológicos, anatómicos y fitoquímicos.

Carácter	Estado de carácter
1. Estolones	ausentes (0); presentes (1)
2. Número de ramas por inflorescencia	5-7 (1); 8-10 (2); 11 o más (0)
3. Forma de las espiguillas en las ramas de la inflorescencia	monomórficas (0); dimórficas (1)
4. Forma del ápice de la gluma inferior en espiguilla central	acuminado o agudo (0); truncado (1)
5. Número de nervaduras en gluma inferior de la espiguilla central	una (0); ninguna (1)
6. Flósculo rudimentario en espiguilla central	ausente (0); presente (1)
7. Células de corcho en epidermis de lema	ausente (0); presente (1)
8. Flavonoide apigenina 8-C-glucósido	ausente (0); presente (1)
9. Flavonoide vicenina	ausente (0); presente (1)
10. Flavonoide apigenina 7-O-glucósido	ausente (0); presente (1)
11. Flavonoide lucenina	ausente (0); presente (1)
12. Flavonoide quercetina 3-O-rutinosido 1	ausente (0); presente (1)
13. Flavonoide apigenina glucosido 1	ausente (0); presente (1)
14. Flavonoide quercetina 3, 7-O-diglicosido	ausente (0); presente (1)
15. Flavonoide quercetina 3-O-rutinosido 2	ausente (0); presente (1)
16. Flavonoide quercetina 7-O-glucósido	ausente (0); presente (1)
17. flavonoide kaemherol 3-O-diglicosido 1	ausente (0); presente (1)
18. Flavonoide quercetina 3-O-rutinosido 4	ausente (0); presente (1)
19. Flavonoide kaempferol 3-O-diglicosido	ausente (0); presente (1)
20. Flavonoide apigenina glucósido 2	ausente (0); presente (1)
21. Flavonoide quercetina 3-O-rutinosido 6	ausente (0); presente (1)
22. Papilas en la epidermis de la lámina	ausente (0); presente (1)

Carácter	Estado de carácter
23. Papilas solo redondeadas en la epidermis de la lámina	ausente (0); presente (1)
24. Papilas alargadas y redondeadas en la epidermis de la lámina	ausente (0); presente (1)
25. Arreglo de las papilas en la epidermis de la lámina	irregular (0); en hileras (1); sin arreglo (2)
26. Micropelos en la epidermis de la lámina	ausente (0); presente (1)
27. Aguijones y ganchos en epidermis de lámina	ausente (0); presente (1)
28. Células de corcho en epidermis de lámina	ausente (0); presente (1)
29. Forma de las células guardas de los estomas en epidermis de lámina	triangulares o de domo bajo (0); redondeadas (1)
30. Engrosamiento en el margen de la lámina	ausente (0); presente (1)
31. Macropelos en epidermis de lámina	ausente (0); presente (1)
32. Esclerénquima adaxial y abaxial asociado a los haces vasculares de 1er. orden	ausente o no bien desarrollado (0); desarrollado y masivo (1)

A continuación se describen brevemente los caracteres analizados y sus estados. El número entre paréntesis corresponde al que se indica en el Cuadro 4. Asimismo, la matriz de datos empleada en el análisis se presenta en el Cuadro 5. Esta matriz se construyó usando el programa MacClade 3.01 (Maddison & Maddison, 1992).

Estolones (1): Es una modificación en la base del culmo o tallo. Está presente en todas las especies de *Cathestecum*, en donde se pueden encontrar variaciones en su longitud, forma y coloración. *Soderstromia mexicana* y *Buchloë dactyloides* también poseen estas estructuras.

Número de ramas por inflorescencia (2): En *Cathestecum* las espiguillas están dispuestas en ramas o racimos contraídos, lo que es considerado por algunos autores como una falsa espiga (Watson & Dallwitz, 1992). El número de ramas en la inflorescencia es variable, encontrándose entre 5 y 10 en las especies del género. Los taxa diferentes a *Cathestecum* presentan más de 11 ramas por inflorescencia.

Forma de las espiguillas en las ramas de la inflorescencia (3): Las ramas en las inflorescencias de *Cathestecum* pueden ser monomórficas (una sola forma; también llamadas homomórficas), o dimórficas (dos formas distintas). Esta condición puede

presentarse en inflorescencias de plantas diferentes o dentro de la misma planta.

Soderstromia y *Buchloë* exhiben ramas dimorfas en plantas separadas, mientras que en el resto de los taxa, son homomorfas.

Forma del ápice de la gluma inferior en espiguilla central (4): Las glumas son las brácteas más externas en las espiguillas. En todas las especies de *Cathestecum*, el ápice de la gluma inferior de la espiguilla central siempre es truncado. En las otras especies, este ápice puede ser acuminado o agudo.

Número de nervaduras en gluma inferior de la espiguilla central (5): Por lo general, las glumas son uninervadas cuando están presentes. La gluma inferior de la espiguilla central en las especies de *Cathestecum* es diminuta, con ápice truncado y sin nervaduras. En todos los taxa afines, esta bráctea está más desarrollada y es uninervada.

Flósculo rudimentario en espiguilla central (6): Los rudimentos o flósculos reducidos pueden acompañar o no a las espiguillas desarrolladas. *C. erectum*, *C. prostratum* y *C. varium* presentan estos rudimentos. En el resto de los taxa considerados no se reportan estos rudimentos.

Células de corcho en la epidermis de lema (7): Estas estructuras micromorfológicas, constituyen células cortas que aparecen en forma solitaria o en pares, cuya presencia o ausencia es considerada para propósitos diagnósticos. Se observaron células de corcho en cuatro especies de *Cathestecum*, excepto para *C. brevifolium*. Asimismo, no se reportan para los taxa relacionados.

Flavonoide apigenina 8-C-glucósido (8): En las gramíneas, es común encontrar la presencia de flavonoides. En *Cathestecum*, la mayor parte de estos compuestos secundarios identificados, corresponden principalmente a derivados glucosidados de quercetina, kaempferol y apigenina. En menor proporción, se encuentran compuestos de luteolina, vicenina y lucenina. Para este análisis se consideró la presencia/ausencia de los mismos.

Específicamente, este flavonoide se encontró en *C. varium* y en todos los taxa diferentes a *Cathestecum*.

Flavonoide vicenina (9): Se detectó su presencia en todos los taxa analizados, excepto en *C. erectum*.

Flavonoide apigenina 7-O-glucósido (10): Este compuesto, al igual que el anterior, no se identificó para *C. erectum*.

Flavonoide lucenina (11): Fue detectado en todos los taxa de *Cathestecum*, excepto en *C. erectum*. Se registró asimismo en *Soderstromia mexicana* y *Buchloë dactyloides*.

Flavonoide quercetina 3-O-rutinosido 1 (12): Es común encontrarlo en todas las especies de *Cathestecum*. Entre los taxa relacionados, solo se registró para *Buchloë dactyloides* y *Pentarraphis polymorpha*.

Flavonoide apigenina glusósido 1 (13): Este compuesto se identificó para todos los taxa de *Cathestecum*, excepto para *C. erectum*. De las especies relacionadas, solo se reportó su presencia en *Soderstromia mexicana*.

Flavonoide quercetina 3, 7-O-diglicosido (14): Destaca este compuesto por su ausencia en todos los taxa diferentes a *Cathestecum*. Se registró para *C. brevifolium* var. *hirsutum*, *C. tamaulipense* y *C. varium*.

Flavonoide quercetina 3-O-rutinosido 2 (15): Se presenta en tres taxa de *Cathestecum* (*C. brevifolium* var. *brevifolium*, *C. brevifolium* var. *ramosum* y *C. erectum*). De las especies afines, solo se reportó para *Griffithsochloa multifida*.

Flavonoide quercetina 7-O-glucósido (16): Se registró la presencia de este compuesto en *C. brevifolium* var. *hirsutum* y *C. varium*. Para el resto de los taxa estudiados, este flavonoide no fue identificado.

Flavonoide kaempferol 3-O-diglicosido 1 (17): Se identificó para cuatro taxa de *Cathestecum* (*C. brevifolium* var. *brevifolium*, *C. brevifolium* var. *ramosum*, *C. brevifolium* var. *sonorense* y *C. prostratum*). No se encontró en el grupo externo.

Flavonoide quercetina 3-O-rutinosido 4 (18): De todos los taxa analizados, su presencia solo fué detectada para *C. tamaulipense*.

Flavonoide kaempferol 3-O-diglicosido (19): De todos los taxa analizados, su presencia solo fué detectada para *C. tamaulipense*.

Flavonoide apigenina glucósido 2 (20): De todos los taxa analizados, su presencia solo fué detectada para *C. tamaulipense*.

Flavonoide quercetina 3-O-rutinosido 6 (21): De todos los taxa analizados, su presencia solo fué detectada para *C. tamaulipense*.

Papilas en epidermis de lámina (22): La superficie de las células epidérmicas de la lámina de la hoja puede ser aplanada o presentar papilas en la pared externa. Estas estructuras son particularmente comunes y características de cierto grupos dentro de las Poaceae, tales como los bambues (Ellis, 1976). Pueden ser fuertemente cutinizadas en gramíneas de hábitats secos o salinizados. Estas proyecciones fueron evidentes en la mayoría de los taxa analizados, con excepción de *C. tamaulipense* y *C. erectum*.

Papilas solo redondeadas en epidermis de lámina (23): La forma redondeada de las papilas, fué la predominante en los taxa que presentaron dichas estructuras.

Papilas alargadas y redondeadas en la epidermis de la lámina (24): Esta característica de encontrar simultáneamente dos formas de papilas, se observó solo en *Pentarraphis polymorpha*. Para el resto de los taxa, se reporta la forma redondeada.

Arreglo de papilas en la epidermis de la lámina (25): Los taxa de *Cathestecum* presentaron papilas distribuidas de manera irregular o en hileras. Asimismo, en todas las especies afines consideradas, estas estructuras tuvieron un arreglo irregular.

Micropelos en la epidermis de la lámina (26): En las gramíneas, la presencia y forma de los micropelos, se consideran caracteres de considerable significado taxonómico (Reeder *et al.* 1965). Estas estructuras están formadas usualmente por dos células (una basal y otra apical o distal), lo que hace que comúnmente sean llamados pelos bicelulares. Su función está relacionada con la secreción de algunas sustancias no determinadas, por lo que fácilmente la célula distal es destruida al descargarse el contenido (Metcalf, 1960). La presencia o ausencia de los micropelos, así como la forma, es muy consistente a nivel genérico y grupos superiores (Ellis, 1979). Con relación a *Cathestecum*, estas estructuras no fueron evidentes en *C. erectum* y *C. tamulipense*. Asimismo, en *S. mexicana*, *P. polymorpha* y *B. dactyloides* tampoco fueron observadas, probablemente debido al exceso de cera cuticular.

Aguijones y ganchos en la epidermis de la lámina (27): Se caracterizan por ser estructuras rígidas y cortas, con bases redondeadas y paredes lignificadas. Forman parte integral de la epidermis de la lámina, y en muchos casos, son los responsables de la textura escabrosa en las hojas de las gramíneas. Los agujones son usualmente más largos que los ganchos. Ambos pueden presentarse en la hoja de manera simultánea, de forma separada o estar ausentes. Entre los taxa examinados, *C. varium*, resalta por presentar agujones y ganchos de manera simultánea en la epidermis de la lámina.

Células de corcho en epidermis de lámina (28): Se describieron en el carácter 7. Estas células fueron identificadas en todas las especies de *Cathestecum*. Contrariamente, no se evidenció su existencia en los taxa afines.

Forma de las células guardas de los estomas (29): El complejo estomático en las gramíneas puede ser clasificado de acuerdo a la forma de las células guardas. Para fines descriptivos se reconocen diferentes formas, como las redondeadas, ovoides o de domo

bajo, rectangulares o triangulares. La forma encontrada en *Cathestecum* fué la redondeada, mientras que en el resto de los taxa predominaron las células guardas triangulares o de domo bajo.

Engrosamiento en el margen de la lámina (39): Este carácter se observó en el corte transversal de la lámina. En las especies de *Cathestecum* no está presente este carácter. Por el contrario, en el resto de los taxa, sí se visualizó este ensanchamiento.

Macropelos en la epidermis de la lámina (31): Estas estructuras están asociadas a una o varias células epidérmicas, pero difieren de las típicas células largas de la epidermis. Son por lo general unicelulares y se consideran homólogos a los agujones (Metcalf, 1960). Se observaron en la mayoría de las especies de *Cathestecum*, excepto para *C. prostratum*. Destacaron los macropelos de *C. tamaulipense*, por ser evidentemente más delgados. No se reporta la presencia de los mismos en los taxa diferentes a *Cathestecum*.

Esclerénquima adaxial y abaxial asociado a los haces vasculares de 1er. orden (32): Estos haces vasculares presentaron esclerénquima poco desarrollado en las especies de *Cathestecum*. En el resto de los taxa, este tejido se caracterizó por ser desarrollado y masivo.

Cuadro 5. Matriz de datos morfológicos, anatómicos y fitoquímicos utilizada en el análisis cladístico de *Cathestecum* y taxa relacionados. Abreviaturas: *C. brevifolium* vars. *brevifolium*, *hirsutum*, *ramosum* y *sonorense* (*Cbrev-br*, *Cbrev-hi*, *Cbrev-ra* y *Cbrev-so*); *C. erectum* (*Cere*); *C. prostratum* (*Cpro*); *C. tamaulipense* (*Ctam*); *C. varium* (*Cvar*); *Bouteloua eludens* (*Bou*); *Buchloë dactyloides* (*Buc*); *Griffithsochloa multifida* (*Grif*); *Pentarraphis polymorpha* (*Pen*); *Soderstromia mexicana* (*Sod*).

Caracteres																
Taxa	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Cbrev-br</i>	1	2	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0
<i>Cbrev-hi</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1
<i>Cbrev-ra</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0
<i>Cbrev-so</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Cere</i>	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>Cpro</i>	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Ctam</i>	1	2	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>Cvar</i>	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
<i>Bou</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Buc</i>	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0
<i>Grif</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0
<i>Pen</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0
<i>Sod</i>	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0

Caracteres																
Taxa	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32
<i>Cbrev-br</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0
<i>Cbrev-hi</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0
<i>Cbrev-ra</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0
<i>Cbrev-so</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0
<i>Cere</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	1	0	1	0
<i>Cpro</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0
<i>Ctam</i>	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Cvar</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Bou</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1
<i>Buc</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Grif</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1
<i>Pen</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Sod</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1

Construcción de cladogramas

Los cladogramas se obtuvieron por medio del programa PAUP 4.0 b4a (Swofford, 1998), usando métodos heurísticos y dándole a todos los caracteres el mismo peso. Las siguientes opciones fueron usadas: 1000 réplicas random, salvar los mejores árboles, algoritmo branch-swapping (TBR), opción Multrees in effect y Steepest descent off. El soporte para el agrupamiento en los árboles fue evaluado usando los análisis bootstrap y jackknife con 1000 réplicas, TBR y Multrees off. Los índices de consistencia (IC), retención (IR) y homoplasia (IH) se calcularon incluyendo y excluyendo las autapomorfias.

Resultados

La primera búsqueda heurística produjo 12 cladogramas parsimoniosos. Una segunda búsqueda generó 10 árboles igualmente parsimoniosos, con una longitud (L) de 53 pasos, índice de consistencia (IC) de 0.642, índice de retención (IR) de 0.759 e índice de homoplasia (IH) de 0.358. Uno de estos cladogramas se presenta en la Fig. 3. El árbol de consenso estricto se muestra en la Fig. 4, donde igualmente se indican los porcentajes bootstrap y jackknife obtenidos para cada rama. De los 32 caracteres evaluados, 25 (78 %) resultaron filogenéticamente informativos.

Otro análisis fué realizado excluyendo las autapomorfias. Se produjeron 11 cladogramas igualmente parsimoniosos, con una L = 46, IC = 0.587, IR = 0.759 e IH = 0.413. La topología de uno de los árboles seleccionados, al igual que la del árbol de consenso estricto, no varió significativamente en relación a la obtenida cuando se consideraron las autapomorfias. Por esta razón, se utilizan los mismos cladogramas de las Figs. 3 y 4 como base para la discusión de los resultados. Los índices bootstrap y jackknife por arriba de 50 % se indican en ambas figuras.

Las especies de *Cathestecum* conforman un género monofilético, definido por siete sinapomorfias (Fig. 3). Este clado monofilético está apoyado fuertemente por proporciones bootstrap y jackknife de 98 % (Figs. 3 y 4). A su vez, se observan tres clados principales identificados en las mismas figuras, como I, II y III : clado I, integrado por las especies C.

prostratum y *C. varium*; clado II, constituido por las variedades de *C. brevifolium* y el clado III conformado por *C. erectum* y *C. tamaulipense*.

El clado I está apoyado débilmente por valores bootstrap y jackknife de 57 % y 2 pasos de longitud de rama. Asimismo, no presenta ninguna sinapomorfia. En este clado se presentan dos cambios homoplásticos, dados por los caracteres 6 (flósculo rudimentario en espiguilla central) y 8 (flavonoide apigenina 8-*C* glucósido), así como una reversión en el carácter 3 (forma de las espiguillas en las ramas de la inflorescencia).

En el clado II se forman dos subgrupos. El primero está integrado por las variedades *brevifolium*, *ramosum* y *sonorensis*, apoyado por una proporción bootstrap de 82 %, 70 % de jackknife y 2 pasos de longitud de rama. Sustenta a este subclado, una sinapomorfia (carácter 25 = arreglo de papilas en epidermis de lema). Una homoplasia se presenta para el carácter 17 (flavonoide kaempferol 3-*O* diglicosido 1). La var. *hirsutum*, conforma el segundo subgrupo, y no está definida por ninguna autapomorfia. Este taxón se comporta como hermano del subclado anterior.

El clado III está débilmente apoyado, con un valor bootstrap de 51 % y una longitud de rama de 3 pasos. Este grupo está explicado por una autapomorfia en el carácter 22 (papilas en epidermis de lámina). El carácter 23 (papilas redondeadas en epidermis de lámina) se comportó como un carácter homoplástico. De igual manera, el carácter 26 (micropelos en la epidermis de la lámina), se presentó como una reversión.

Por otra parte, *Soderstromia mexicana*, resultó ser la especie hermana del clado integrado por los miembros de *Cathestecum*, aunque débilmente apoyado por un valor bootstrap de 54 %. Con relación a esto, se debe explicar, que en vista de que no se conocen con certeza cuáles son las relaciones de los taxa considerados como grupo externo y *Cathestecum*, se realizó el siguiente procedimiento:

Los cladogramas fueron enraizados con cada uno de los cinco taxa propuestos como el grupo externo. Posteriormente, se compararon las topologías obtenidas con cada una de

ellos y se seleccionó la que presentaba una mejor resolución. Como resultado de esto, se observó que, cuatro de las cinco topologías obtenidas conservaron a *Soderstromia mexicana* como el grupo hermano del clado constituido por las especies de *Cathestecum*. Adicionalmente, el enraizamiento de los cladogramas con la especie *Buchloë dactyloides*, fué el que produjo los árboles con una mayor resolución y robustez, tanto para el grupo interno como para el externo.

Griffithsochloa multifida y *Bouteloua eludens* forman un clado sustentado por 77 % de bootstrap y un valor jackknife de 69 %. A este clado se une *Pentarraphis polymorpha*, moderadamente apoyado por 74 % y 72 % de proporciones bootstrap y jackknife, respectivamente. Todo este gran clado está definido por una sinapomorfia (carácter 1 = estolones y presenta un cambio homoplásico en el carácter 3 (forma de las espiguillas en las ramas de la inflorescencia).

Discusión

Los resultados logrados en este análisis, basados en datos morfológicos, anatómicos y fitoquímicos, sugieren la monofilia del grupo en estudio. El género está definido por siete sinapomorfias en total, de las cuales tres, corresponden a caracteres macromorfológicos [número de ramas/inflorescencia (2); forma del ápice de la gluma inferior en la espiguilla central (4) y número de nervaduras en la gluma inferior de la espiguilla central (5)]. Las cuatro sinapomorfias restantes, pertenecen a caracteres anatómicos [células de corcho en epidermis de lámina (28); forma de las células guardas en estomas de la epidermis de lámina (29); engrosamiento en el margen de la lámina de la hoja (30) y esclerénquima adaxial y abaxial asociado a los haces vasculares de 1er. orden (32)].

De igual forma, se observó una adecuada resolución en la topología de los árboles más parsimoniosos obtenidos en el análisis, apoyados a la vez, por porcentajes confiables de bootstrap y jackknife (98/98 %, respectivamente). Por otro lado, trece de los 32 caracteres utilizados (40.6 % del total), presentaron cambios que fueron interpretados como homoplásicos.

Se identificaron tres grupos de especies en *Cathestecum* (Figs. 3 y 4):

1) *Cathestecum prostratum* y *C. varium* se ubican en una posición basal dentro del cladograma de la Fig. 3, constituyendo el grupo hermano del clado que reúne al resto de las especies de *Cathestecum*. Ambas especies son diploides (Pacheco, en este trabajo; Pierce, 1979). La primera es fácilmente reconocible por tener en la espiguilla un raquis extendido a manera de arista, el cual está ausente en las otras especies. También, aunque la distribución de *C. varium* es más restringida (Valle de Tehuacán, en los estados de Oaxaca y Puebla), en ocasiones, a estas dos especies, se les encuentra creciendo juntas. Sin embargo, hasta el momento, no se ha demostrado que exista hibridización entre ellas. Asimismo, *C. varium* está apoyada por una autapomorfia, dada por la presencia simultánea de agujijones y ganchos en la epidermis de la lema (carácter 27).

2) *Cathestecum erectum* y *C. tamaulipense* son similares en términos del tamaño de las ramas en la inflorescencia y en la longitud de las aristas de las espiguillas. Su posición en el cladograma de la Fig. 3, parece indicar que son especies recientemente derivadas, en comparación con el grupo anterior mencionado. *C. erectum*, también diploide (Pacheco, en este trabajo; Pierce, 1979), fué considerada por Griffiths (1912) y Swallen (1937) como una especie con ramas dimorfas en sus inflorescencias y con una distribución geográfica amplia. Posteriormente, Pierce (1979), la trató como un taxón con ramas monomórficas, con distribución restringida a la región Big Bend en el sur de Texas, Estados Unidos y en los límites con México. En este estudio, se confirma lo señalado por Pierce (1979) en cuanto a la presencia de ramas monomórficas en sus inflorescencias. No obstante, la distribución en el estado de Texas es más amplia a la señalada por Pierce, encontrándose también reportes en el norte de dicho estado. Por su parte, *C. tamaulipense* presentó en este análisis, la mayor cantidad de autapomorfias entre todos los taxa incluidos (cuatro en total), correspondientes a caracteres fitoquímicos. Asimismo, esta especie es diploide (Pacheco, en este trabajo) y posee una de las más pequeñas áreas de distribución conocidas dentro del género (región central del estado de Tamaulipas, México).

3) Las variedades de *C. brevifolium* resultaron ser monofiléticas en este estudio. El clado que reúne a las vars. *brevifolium*, *ramosum* y *sonorensis* está definido por una sinapomorfia en el carácter 25 (arreglo de las papilas en la epidermis de la lámina). Con relación a esta característica, en los tres casos, las papilas se encuentran distribuidas en hileras. En la base del clado mencionado, como taxón hermano, se ubica a la var. *hirsutum*. Presenta dos cambios homoplásticos en caracteres fitoquímicos (flavonoides). Además, a diferencia de las otras variedades, la distribución de las papilas es irregular. Por otro lado, Pierce (1979), reporta para estas taxa una alta variabilidad en el número cromosómico, registrando conteos diploides, tetraploides, hexaploides y octoploides. Otra información de interés con respecto a estas variedades, se refiere a su centro de diversidad. La var. *brevifolium* se distribuye desde Texas, en el sur de Estados Unidos, hasta Guatemala y El Salvador, en Centroamérica. Su principal centro de diversidad se encuentra en México. Las vars. *ramosum* y *sonorensis* se encuentran solo en México, en los estados de Michoacán, Sonora, Sinaloa y Chihuahua. La var. *hirsutum* tiene su principal centro de diversidad en los estados de Chiapas y Oaxaca en México, pero también se distribuye en Guatemala, Honduras y El Salvador, en Centroamérica.

Con respecto al conjunto de taxa considerados en este estudio como relacionados a *Cathestecum*, y de acuerdo a los resultados obtenidos (Fig. 3), se propone a *Soderstromia mexicana* como el grupo hermano del género. Esta especie no había sido postulada anteriormente como cercana a algún miembro de *Cathestecum*. Sin embargo, Clayton & Richardson (1973), mencionaron que *Aegopogon*, *Cathestecum* y *Soderstromia*, están claramente relacionados con *Pentarraphis* y *Melanocenchris*. La presencia de estolones resalta como una característica compartida entre *S. mexicana* y los taxa de *Cathestecum*. También, algunos miembros de *Cathestecum* (*C. brevifolium* y *C. tamaulipense*) y *S. mexicana*, tienen ramas dimorfas en las inflorescencias.

El clado constituido por *Griffithsochloa multifida*, *Bouteloua ehudens* y *Pentarraphis polymorpha*, se resolvió como monofilético. Está definido por una sinapomorfia morfológica (carácter 1 = estolones) y presenta un cambio homoplástico en el carácter 3 (sexualidad en la inflorescencia). El último carácter mencionado, fué considerado también

como homoplasico por Columbus *et al.* (1998). Por otro lado, estos tres taxa no poseen estolones, sus inflorescencias son homomorfas y tienen por lo general espiguillas perfectas. *P. polymorpha*, se ubicó en la parte basal del clado y es el único que presenta papilas alargadas y redondeadas en la epidermis de la lámina de la hoja (carácter 24).

Otras relaciones entre los taxa involucrados en este estudio han sido sugeridas o propuestas. *Griffithsochloa*, *Cathestecum* y otros géneros no contemplados aquí (*Hilaria*, *Aegopogon* y *Pleuraphis*), fueron considerados por Clayton & Renvoize (1986), como un grupo relacionado. Pierce (1978), segregó el género monotípico *Griffithsochloa* de *Cathestecum*, pero no estableció ninguna hipótesis de relación. Por su parte, *Buchloë dactyloides*, empleada para enraizar los cladogramas de este análisis, ha sido comparada solamente con *Soderstromia mexicana*, porque ambas poseen flores unisexuales (Reeder & Reeder, 1963; Reeder *et al.* 1965). Sin embargo, *B. dactyloides*, por la morfología de sus inflorescencias (llamada tipo *Chondrosium*), difiere marcadamente del resto de los taxa de este clado (Columbus *et al.* 1998).

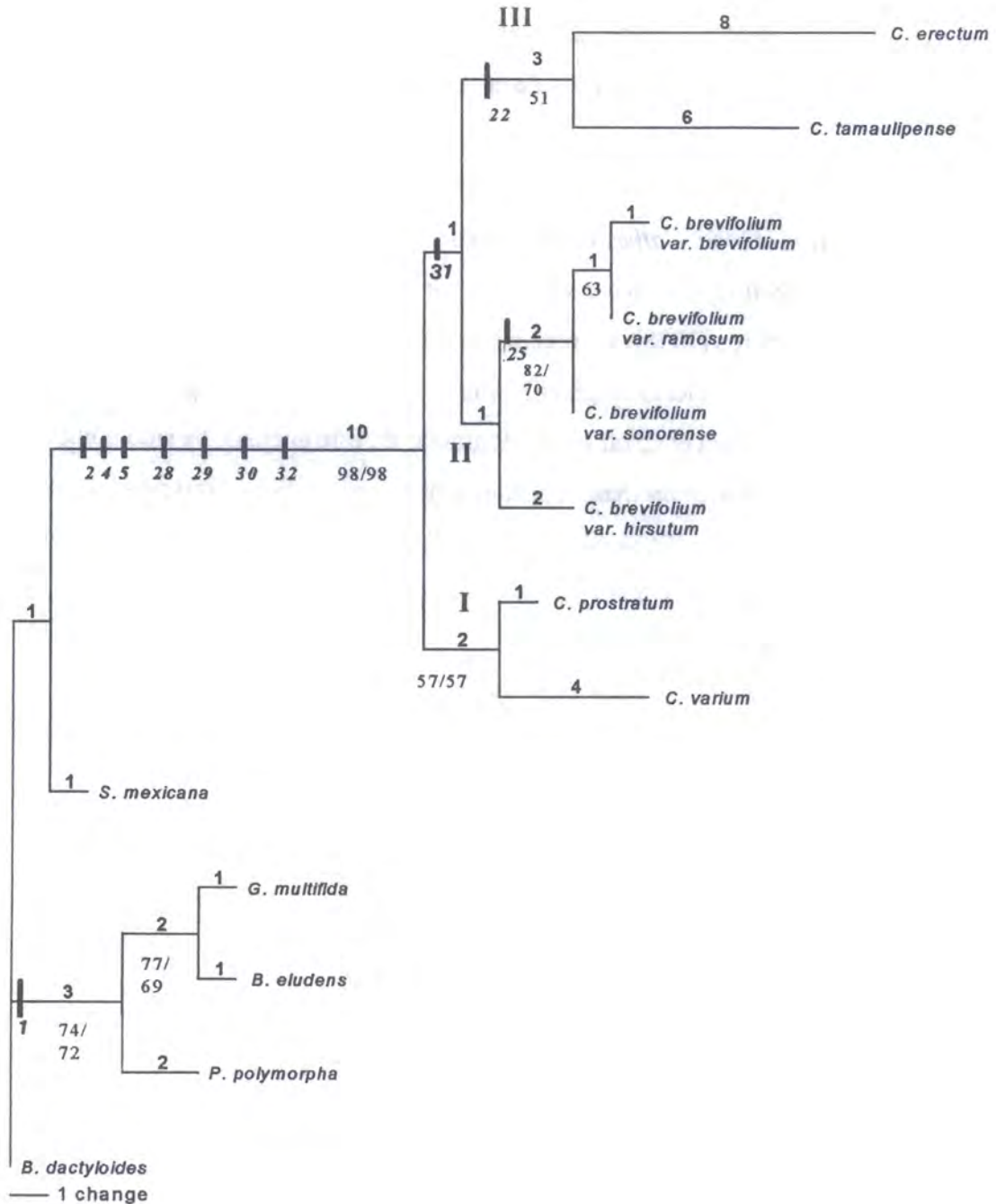


Fig. 3. Uno de los 12 cladogramas más parsimoniosos producidos por la búsqueda heurística en PAUP, usando datos morfológicos, anatómicos y fitoquímicos de *Cathestecum* y taxa relacionados. Las barras negras indican las sinapomorfias y los números en cursiva por debajo de ellas, los caracteres. Los números sobre las ramas indican su longitud. Los números por debajo de las ramas señalan porcentajes bootstrap y jackknife separados por diagonal. L = 53, IC = 0.642, IR = 0.759, IH = 0.358.

Strict

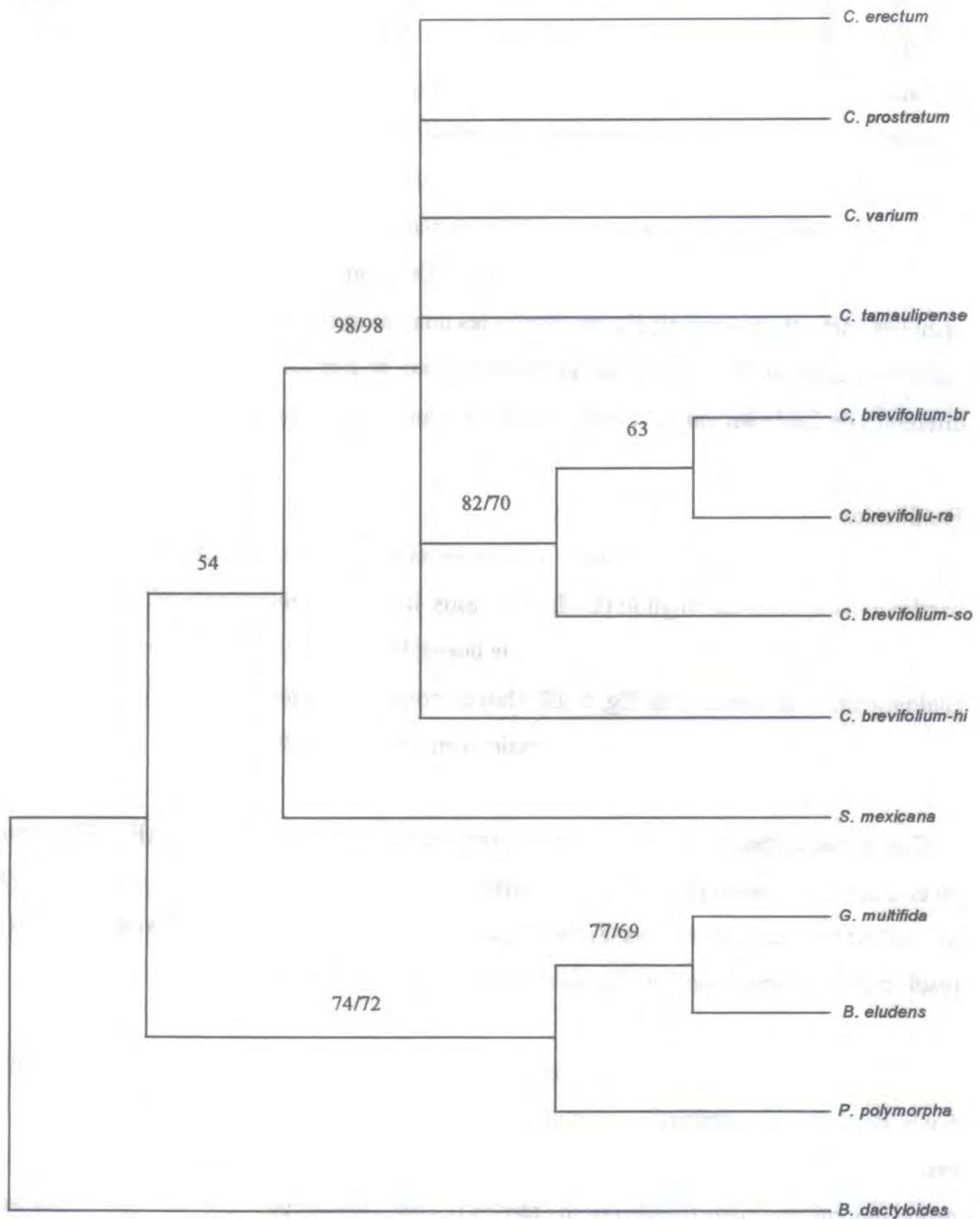


Fig. 4. Arbol de consenso estricto de los 10 cladogramas más parsimoniosos producidos por la búsqueda heurística en PAUP, usando datos morfológicos, anatómicos y fitoquímicos de *Cathestecum* y taxa relacionados. Los números sobre las ramas indican valores de bootstrap y jacknife para los clados correspondientes. L = 53, IC = 0.642, IR = 0.759, IH = 0.358.

III. Análisis combinado

Materiales y métodos

Para este estudio combinado, se utilizaron los mismos taxa del análisis morfológico (Cuadro 2). La matriz de datos empleada fué construida con el programa MacClade 3.01 (Maddison & Maddison). Se usó como base, la matriz de datos moleculares sobre la cual fueron adicionados los 32 caracteres morfológicos-anatómicos-fitoquímicos, obteniéndose al final una matriz con un total de 649 caracteres. De igual forma, las especificaciones u opciones para este análisis cladístico, fueron las mismas indicadas para el estudio con los datos morfológicos. Para conformar el grupo externo, se consideraron los cinco taxa diferentes de *Cathestecum*, tal como se hizo en el análisis con datos moleculares.

Resultados

A través de la búsqueda heurística, se obtuvieron 6 cladogramas igualmente parsimoniosos, con una longitud (L) de 300 pasos, índice de consistencia (IC) de 0.747, índice de retención (IR) de 0.656 e índice de homoplasia (IH) de 0.253. Uno de estos cladogramas se presenta en la Fig. 5. El árbol de consenso estricto se muestra en la Fig. 6. Los índices de bootstrap y jackknife se indican en ambos cladogramas.

Como puede observarse, tanto en el cladograma más corto seleccionado (Fig. 5), como en el árbol de consenso (Fig. 6), las relaciones entre los clados que conforman las especies de *Cathestecum*, están resueltas. Sin embargo, no ocurre así para el grupo externo, donde la resolución se observó solo en el cladogramas de la Fig. 5.

Los taxa de *Cathestecum* conformaron tres clados principales, identificados en las Figs. 5 y 6 (de abajo hacia arriba), con los números I, II y III. El clado I, constituido por *C. prostratum* y *C. varium* se sitúa en una posición basal, constituyendo el grupo hermano del grupo monofilético constituido por los clados II y III. Este grupo, en los análisis bootstrap y jackknife, no tuvo resolución, y formó una politomía con los clados II y III. Los agrupamientos de los clados II (tres variedades de *C. brevifolium*) y III (*C. erectum* + *C. tamaulipense* + una var. de *C. brevifolium*), obtuvieron las proporciones más altas de

bootstrap y jackknife. Estos índices variaron desde 96/99 para el clado II, hasta 82/89 para el clado III. Sin embargo, internamente, estos grupos mostraron de moderados a bajos valores de estos índices (61/64 y 62/55, respectivamente).

Con relación al grupo externo, estos conformaron dos grupos o clados principales (Fig. 5). El primer grupo está constituido por las especies *Buchloë dactyloides* y *Soderstromia mexicana*. El segundo, lo integran las especies *Bouteloua eludens* y *Pentarraphis polymorpha*, al cual se une *Griffithsochloa multifida*, como la especie hermana de este clado.

Discusión

Tanto el árbol de consenso estricto, como los cladogramas más parsimoniosos producidos en este análisis cladístico, definen a *Cathestecum* como un grupo monofilético, fuertemente apoyado por el bootstrap y jackknife (proporción del 100 % en ambos). Las topologías obtenidas para las especies de *Cathestecum*, fueron las mismas en los dos casos. En el clado más basal, se encuentra *C. varium* y *C. prostratum*. Un clado intermedio lo integran las var. *brevifolium*, *sonorensis* e *hirsutum*. Esta última variedad, se comporta como el taxón hermano de las vars. *sonorensis* y *brevifolium*. En el clado más terminal, se encuentran *C. erectum* y *C. tamaulipense*, al cual se une como grupo hermano, la var. *ramosum*.

De manera general se puede decir, que los patrones filogenéticos obtenidos a partir de la matriz de datos morfológicos, anatómicos y fitoquímicos, así como los derivados por la combinación de estos con caracteres moleculares, son muy consistentes, aunque con algunas variantes. El clado más basal, que reúne a *C. prostratum* y *C. varium*, se mantiene en los dos análisis. Igualmente, los valores de bootstrap y jackknife para este grupo, aumentaron considerablemente cuando se combinaron los caracteres (57/57 con datos morfológicos y 82/70 con datos combinados). Por otro lado, las variedades *brevifolium*, *sonorensis* e *hirsutum*, presentaron la misma topología en los dos estudios. Obtuvieron asimismo, en ambos casos, las proporciones más altas en los análisis de bootstrap y jackknife realizados (82/70 con datos morfológicos y 96/99 con datos combinados).

Con relación al clado terminal, conformado en este estudio por *C. erectum* y *C. tamaulipense*, al cual se une como taxón hermano la var. *ramosum*, si hubo ciertas diferencias, comparadas con la topología obtenida con solo datos morfológicos. Las dos primeras especies se mantienen en un solo clado en los dos análisis (Figs 3 y 5), aumentando la robustez de las ramas cuando se usan los datos combinados.

Con los caracteres morfológicos, se observa la formación de un gran clado, integrado por las variedades de *C. brevifolium* (Fig. 3). Las vars. *ramosum* y *brevifolium* constituyen un subclado moderadamente sustentado por el bootstrap (63 %). Presenta asimismo este subclado, un cambio homoplásico en el carácter 15. En el análisis combinado (Fig. 5), la posición de la var. *ramosum* junto al clado conformado por *C. erectum*-*C. tamaulipense*, puede explicarse a través de algunas características morfológicas: Los tres taxa poseen las espiguillas de menor tamaño observadas dentro del género y además, las plantas presentan un aspecto delicado, dado por culmos y hojas delgadas. Además, con relación a la distribución, estos taxones abarcan las áreas geográficas más pequeñas dentro de México, reportadas para *Cathestecum*. *C. erectum* se conoce del norte de Chihuahua; *C. tamaulipense* se encuentra en la parte central de Tamaulipas y *C. brevifolium* var. *ramosum* crece en Michoacán.

El clado conformado por las especies diferentes a *Cathestecum*, considerado como el grupo externo en el análisis combinado, se diversificó en dos subclados (Fig. 5). El más basal está integrado por *Soderstromia mexicana* y *Buchloë dactyloides*. Estas especies, tienen como características morfológicas distintivas dentro de este grupo, el presentar plantas con estolones, ramas dimorfas en sus inflorescencias y espiguillas unisexuales. El otro subclado, constituido por *Bouteloua eludens*, *Pentarraphis polymorpha* y *Griffithsochloa multifida*, se caracteriza por la ausencia de estolones, ramas homomorfas en sus inflorescencias y espiguillas por lo general hermafroditas.

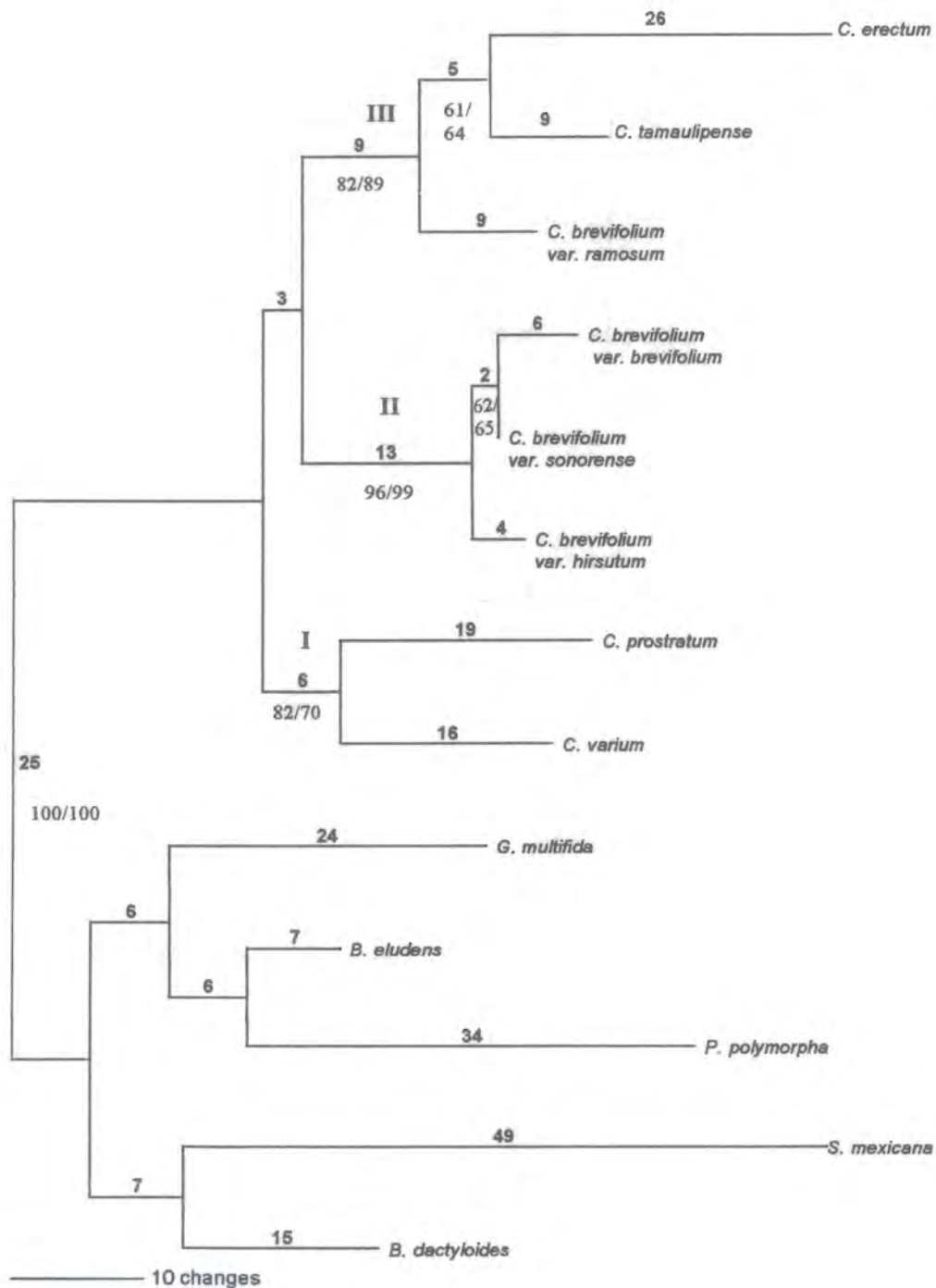


Fig. 5. Uno de los 6 cladogramas más parsimoniosos producidos por la búsqueda heurística en PAUP, usando una matriz de datos combinados (moleculares + morfológicos + anatómicos + fitoquímicos) de *Cathestecum* y taxa relacionados. Los números sobre las ramas indican su longitud. Los números por debajo de las ramas señalan porcentajes bootstrap y jackknife separados por diagonal. L = 300, IC = 0.784, IR = 0.865, IH = 0.271.

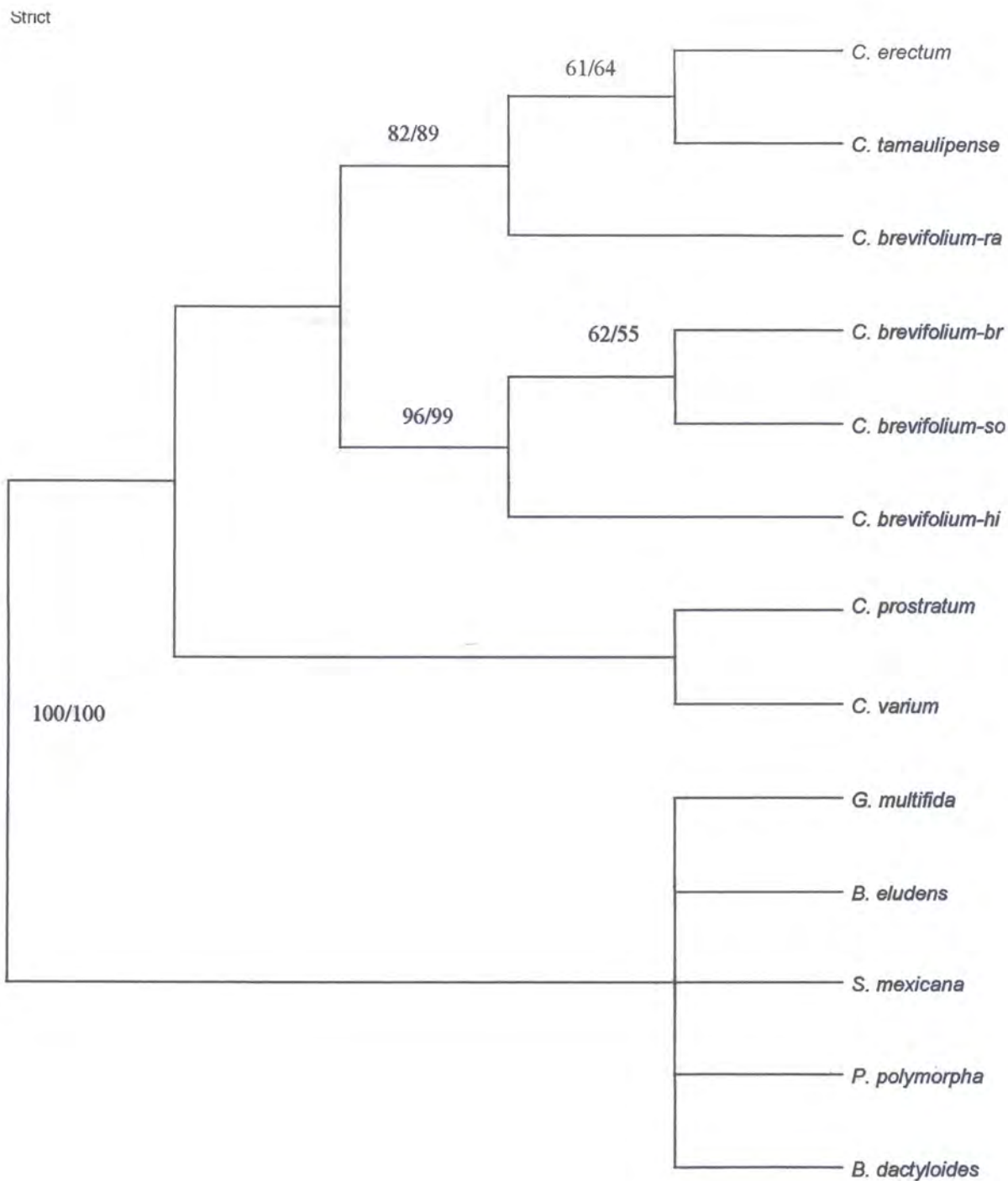


Fig. 6. Arbol de consenso de los 6 cladogramas más parsimoniosos producidos por la búsqueda heurística en PAUP, usando una matriz de datos combinados (moleculares + morfológicos + anatómicos + fitoquímicos) de *Cathestecum* y taxa relacionados. Los números señalan porcentajes bootstrap y jackknife respectivamente. $L = 300$, $IC = 0.784$, $IR = 0.865$, $IH = 0.271$.

Conclusiones generales

Los análisis cladísticos realizados en forma separada con datos moleculares y datos morfológico-anatómico-fitoquímicos, así como el análisis combinado de los mismos, apoyan la monofilia del género *Cathestecum*. A pesar de la diversidad de los caracteres involucrados, se puede decir, que hay similitudes topológicas importantes que permiten proponer hipótesis de relaciones entre los miembros de este grupo. Asimismo, los resultados de estos estudios, resuelven algunos agrupamientos principales en común.

En todos los resultados obtenidos, aunque más claramente en el análisis de datos morfológico-anatómico-fitoquímicos y en el combinado, se identificaron tres grupos de especies en *Cathestecum*: a) *C. prostratum* - *C. varium*; b) *C. erectum* - *C. tamaulipense* y c) variedades de *C. brevifolium*. Por supuesto, también se observaron algunas incongruencias que se mencionan más adelante.

En los tres análisis, *C. prostratum* y *C. varium* se mantuvieron en un solo clado, aunque la posición del mismo varió con los datos moleculares. El valor de soporte más alto (bootstrap) para las ramas de este clado, se obtuvo en el análisis molecular (93 %), seguido por el análisis combinado (82 %). El grupo formado por *C. erectum* y *C. tamaulipense* también se mantuvo consistente en los diferentes casos, aunque el soporte de sus ramas estuvo sustentado por bajos a moderados valores de bootstrap y jackknife (51 % en el análisis morfológico; 61/64 % en el análisis combinado). En el cladograma de consenso estricto usando datos moleculares, estas taxa se relacionaron con algunas variedades de *C. brevifolium*, pero no hubo resolución debido a la formación de politomías.

Las variedades de *C. brevifolium* conformaron un clado intermedio en todos los análisis, pero se observaron similitudes y diferencias importantes de señalar. El árbol de consenso calculado a partir de los datos moleculares, no resolvió las relaciones entre estas taxa, tal como fue señalado en la discusión correspondiente. El cladograma seleccionado entre los más parsimoniosos, mostró a *C. brevifolium* como un grupo parafilético, donde las variedades reconocidas se ubicaron en diferentes clados. Este comportamiento, como se indicó de la misma forma en la discusión, puede deberse principalmente a la formación de

copias múltiples de ADN al momento de la amplificación, a la existencia de una hibridación introgresiva o a una posible contaminación de muestras. La solución a estas posibles causas, podría buscarse a través de la utilización de otro marcador molecular y técnicas de clonación a nivel de poblaciones. En el análisis morfológico, en los cladogramas más cortos, todas las variedades se mantuvieron en un solo clado, con soportes moderados bootstrap y jackknife de 82 y 70 %, respectivamente. Por su parte, en el análisis con datos combinados, una de las variedades (*ramosum*), se agrupa con el clado constituido por *C. erectum* y *C. tamaulipense* (Fig. 5). Esta relación puede corresponder, a las similitudes morfológicas exhibidas en el hábito de estas plantas, al igual que en el tamaño de sus espiguillas, tal como se explicó en la discusión.

Con respecto a los taxa diferentes a *Cathestecum*, los cuales fueron empleados como grupo externo en el análisis molecular y en el combinado, se observó una buena resolución en los cladogramas obtenidos. Con la utilización de datos combinados, se resolvieron claramente dos clados monofiléticos (Fig. 5): el primero está integrado por *Soderstromia mexicana* y *Buchloë dactyloides*. Este grupo se caracteriza por presentar plantas con estolones, inflorescencias dimorfas y espiguillas unisexuales. El segundo clado, conformado por *Griffithsochloa multifida*, *Bouteloua eludens* y *Pentarraphis polymorpha*, se diferencia del anterior, porque las plantas no poseen estolones, las inflorescencias son de un solo tipo (homomorfas) y las espiguillas son perfectas. Las relaciones obtenidas en estos análisis, son congruentes con las presentadas por Columbus *et al.* (1998), las cuales están basadas en la filogenia de la región ITS. Clayton & Renvoize (1986), usando evidencias morfológicas, consideraron que estos taxa (excepto *B. eludens*), junto a *Cathestecum*, constituían un grupo de géneros relacionados. *B. eludens* fue postulado por primera vez como miembro de este clado, por Columbus *et al.* (1998).

Del grupo de taxa relacionados a *Cathestecum*, era necesario hipotetizar cuál de ellos podría ser el taxón hermano. Se consideró realizarlo con los datos morfológicos para facilitar la discusión sobre los caracteres involucrados. En el caso del análisis molecular, todos los taxa fueron incluidos como grupo externo. Los resultados mostraron, al enraizar los cladogramas con *Buchloë dactyloides*, que *Soderstromia mexicana* es la especie

hermana del clado que reúne a los miembros de *Cathestecum*. Hasta ahora, no se había postulado esta relación. *Soderstromia* es un género monoespecífico, endémico de la región conocida como la Costa Chica, en el estado de Guerrero, México. Las plantas de esta especie se caracterizan por su hábito estolonífero, lo cual es compartido con todas las taxa de *Cathestecum*. Además, las inflorescencias tienen dos formas diferentes (dimorfas) y las espiguillas son unisexuales. Estas últimas características se encuentran en *C. brevifolium* y usualmente en *C. tamaulipense*.

Recientemente, Columbus (1999), quien ha trabajado con la subtribu Boutelouinae (Columbus, 1996; Columbus *et al.* 1998), amplió la circunscripción del género *Bouteloua*, para incluir especies previamente tratadas en géneros satélites, tales como, *Buchloë*, *Cathestecum*, *Opizia*, *Pentarraphis* y *Soderstromia*. Esta decisión fue tomada, luego de demostrar, que *Bouteloua* no es un grupo monofilético, ya que algunas de las especies estaban más relacionadas con otros géneros de la subtribu que con *Bouteloua* (por ej. *B. eludens*). Según este autor, las soluciones taxonómicas que permiten mantener a estos grupos satélites, involucraban cambios en la circunscripción de *Bouteloua*, como por ejemplo, la disminución del tamaño del género y la remoción de especies. Esto, sin embargo, no garantiza la monofilia del grupo. Una solución alterna, justificado en la prioridad del nombre de *Bouteloua* sobre los otros nombres genéricos, fué expandir la circunscripción de este género, incluyendo a los otros taxa mencionados. Columbus (1998), considera que esta expansión permite definir la monofilia de *Bouteloua* y presenta una ventaja práctica sobre la actual clasificación, ya que las especies pueden ser más fácilmente identificadas por una persona no experta en el grupo.

En un tratamiento taxonómico filogenético, es fundamental, conocer la delimitación del grupo en estudio, partiendo de la evidencia de monofilia como principio primario de clasificación (Hennig, 1966; Wiley, 1981, Forey, 1992). A su vez, este principio primario puede ser complementado con otros secundarios, tales como, maximizar el apoyo de la monofilia y de la información filogenética (disminuir la redundancia de taxa), maximizar la estabilidad nomenclatural y maximizar la facilidad de identificación (Backlund & Bremer, 1998). En este sentido, la propuesta de Columbus descrita arriba, es muy válida

porque cumple los principios mencionados y apoya la tendencia actual, especialmente en sistemática molecular, de no atomizar grupos. Considero asimismo, que estos postulados han sido también la base para el estudio taxonómico del género *Cathestecum*. Esto ha permitido, a través de las hipótesis generadas al usar diversas fuentes de datos, entender y proponer relaciones filogenéticas entre los miembros de este grupo en el contexto de la subtribu Boutelouinae.

Los resultados de los distintos análisis cladísticos realizados, han exhibido la diversidad morfológica de las especies de *Cathestecum*. Las mismas, comparada con la actual propuesta de clasificación (Pierce, 1979), requiere de pocos cambios en la nomenclatura y en la circunscripción de las especies. Esto es congruente con lo señalado en los principios de clasificación mencionados anteriormente. Los agrupamientos reconocidos dentro del género resultaron monofiléticos, apoyados por los datos disponibles (principio primario). Todas pueden distinguirse por características fácilmente observables (principio secundario) y varias de ellas tienen nombres válidos, lo que evita la redundancia.

Por otra parte, al comparar los resultados de los análisis cladístico y fenético, se observa que en términos generales, son similares en lo referente al agrupamiento de los taxa que integran al género. Esto sugiere, que los caracteres usados en el análisis fenético resultaron buenos indicadores de las relaciones de parentesco que existen entre los miembros de *Cathestecum*. Asimismo, se podría decir, que los caracteres morfológicos, anatómicos, fitoquímicos y moleculares considerados en este trabajo, también constituyeron parámetros útiles para entender e interpretar las relaciones filogenéticas del grupo estudiado.

Con todo esto como plataforma, se propone de manera preliminar, que el género *Cathestecum* está integrado por cinco especies. *C. brevifolium* es la especie de mas amplia distribución. Se reconocen dentro esta especie cuatro variedades (*brevifolium*, *hirsutum*, *ramosum* y *sonorensis*), con base en la combinación de caracteres morfológicos, fitoquímicos, geográficos y citogenéticos. *C. erectum* marca el límite norte del género en Texas, Estados Unidos. *C. prostratum* se encuentra en los estados de Guerrero, Michoacán, Morelos, Puebla y Oaxaca. *C. tamaulipense*, es endémica de la región central de

Tamaulipas y *C. varium* tiene su centro de diversidad en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, en los estados de Oaxaca y Puebla.

Literatura citada

- Baeklund, A. & K. Bremer. 1998. To be or no to be, principles of classification and monotypic plant families. *Taxon* 47: 391-400.
- Bentham, G. & J. D. Hooker. 1883. Gramineae. Pp. 1074-1215. *En: Genera Plantarum* Vol. 3, parte 2. L. Reeve & Co., London.
- Chase, M. & H. Hillis. 1991. Silica gel: An ideal material for field preservation of leaf samples for DNA studies. *Taxon* 40:216-230.
- Clayton, W. D. & F. R. Richardson. 1973. The tribe Zoysieae Miq. Studies in the gramineae: XXXII. *Kew Bull.* 28: 37-48
- Clayton, W. D. & S. A. Renvoize. 1986. Genera graminum: grasses of the world. *Kew Bull. Addit. Ser.* XIII. Royal Botanical Gardens, Kew, England. 389 pp.
- Columbus, J. T. 1996. Lemma micromorphology, leaf blade anatomy, and phylogenetics of *Bouteloua*, *Hilaria*, and relatives (Gramineae: Chloridoideae: Boutelouinae). Ph. D. diss. University of California, Berkeley. 258 pp.
- Columbus, J. T. 1999. An expanded circumscription of *Bouteloua* (Gramineae: Chloridoideae). *Aliso* 18(1): 61-65.
- Columbus, J. T., M. S. Kinney, R. Pant & M. E. Siqueiros. 1998. Cladistics parsimony analysis of internal transcriber spacer region (nrDNA) sequences of *Bouteloua* and relatives (Gramineae: Chloridoideae). *Aliso* 17(2): 99-130.

- Cullings, K. W. 1992. Design and testing of a plant-specific PCR primer for ecological and evolutionary studies. *Molecular Ecology* 1: 233-240.
- Doyle, J. J. & J. L. Doyle. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochem Bull. Bot. Soc. Amer.* 19: 11-15.
- Ellis, R. P. 1976. A procedure for standarizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. I. The leaf blade as viewed in the transverse section. *Bothalia* 12(1): 65-109.
- Ellis, R. P. 1979. A procedure for standarizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. II. The epidermis as seen in surface view. *Bothalia* 12 (4): 641-671.
- Forey, P. L. 1992. Formal classification. Pp. 160-169. *En: P. L. Forey, C. J. Humphries, I. L. Kitching, R. W. Scotland, D. J. Siebert & D. M. Williams. Cladistics: a practical course in systematics.* The Systematics Association publication No. 10. Oxford. 191 pp.
- Griffiths, D. 1912. The grama grasses. *Contr. U. S. Natl. Herb.* 14: 343-444.
- Hackel, E. 1887. Gramineae. Pp. 1-97. *En: A. Engler & K. Prantl. Die Natürlichen Pflanzenfamilien. II. Teil. 2. Abteilung.* Verlag. Von Wilhelm Engelmann, Leipzig. 130 pp.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetics Systematics.* University of Illinois Press. 239 pp.
- Hilu, K.W., L. A. Alice & H. Liang. 1999. Phylogeny of Poaceae inferred from *matK* sequences. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 86: 835-851.
- Hilu, K.W. & L. A. Alice. 2001. A phylogeny of Chloridoideae (Poaceae) based on *matK* sequences. *Syst. Bot.* 26 (2): 386-405.

- Maddison, W. P. & D. R. Maddison. 1992. MacClade, version 3.01. Sunderland, Mass: Sinauer Associates.
- Metcalf, C. R. 1960. Anatomy of the Monocotyledons I. Gramineae. Clarendon Press, Oxford. 731 pp.
- Morgan, D. R. & D. E. Soltis. 1993. Phylogenetics relationships among members of saxifragaceae *sensu lato* based on *rbcL* sequence data. Ann. Missouri Bot. Gard. 80: 631-660.
- Pierce, G. J. 1978. *Griffithsochloa*, a new genus segregated from *Cathestecum* (Gramineae). Bull. Torrey Bot. Club 105:134-138.
- Pierce, G. J. 1979. A biosystematic study of *Cathestecum* and *Griffithsochloa* (Gramineae). Ph. D. diss. University of Wyoming. Laramie, Wyo. 244 pp.
- Pohl, R. W. 1994. *Cathestecum*. Pp. 296. En: Davidse, G., M. Sousa y A. Chater (eds). 1994. *Flora Mesoamericana*. Vol. 6. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 543 pp.
- Porter, J. M. 1997. Phylogeny of Polemoniaceae based of nuclear ribosomal internal transcriber spacer DNA sequences. Aliso 15: 57-77.
- Reeder, J. R. 1969. Las gramíneas dioicas de México. Bol. Soc. Bot. México. 30:121-126.
- Reeder, J. R. & C. Reeder. 1963. Notes on Mexican grasses. II. *Cyclostachya* a new dioecious genus. Bull. Torrey Bot. Club. 90:193-201.
- Reeder, J. R. & C. Reeder. 1966. Notes on Mexican grasses. IV. Dioecy in *Bouteloua chondrosoides*. Brittonia 18:188-191.

- Reeder, J. R., C. Reeder & J. Rzedowski. 1965. Notes on Mexican grasses. III. *Buchloimus*: another dioecious genus. *Brittonia* 17:26-33.
- Rzedowski, J. 1975. An ecological and phytogeographical analysis of the grassland of Mexico. *Taxon* 24:67-80.
- Swofford, D. L. 1998. PAUP*: Phylogenetics Analysis using Parsimony, 4.0b4a. Sinauer, Smithsonian Institution.
- Swallen, J. R. 1937. The grass genus *Cathestecum*. *J. Wash. Acad. Sci.* 27:496-521.
- Valdés Reyna, J. y P. Dávila Aranda. 1995. Clasificación de los géneros de gramíneas (Poaceae) mexicanas. *Acta Bot. Mex.* 33: 1-36.
- Van den Borre, A. & L. Watson. 1997. On the classification of the Chloridoideae (Poaceae). *Aust. Syst. Bot.* 10: 491-531.
- Watson, L. & M. J. Dallwitz. 1992. The grass genera of the world. Center for Agriculture and Biosciences. Wallingford, U.K. 1038 pp.
- White, T. J., T. Bruns, S. Lee & J. Taylor. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. Pp. 315-322. *En*: M. A. innis, D. H. Gelfand, J. J. Sninsky & T. J. White (eds.). *PCR protocols: a guide to methods and applications*. Academic Press, San Diego.
- Wiley, E. O. 1981. *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetics systematics*. John Wiley & Sons. New York. 439 pp.

Anexo 1. Protocolos empleados en el laboratorio de Biología Molecular de Rancho Santa Ana Botanic Garden, para obtener las secuencias de la región ITS.

E.H. Roalson
May 17, 1999

MOLECULAR

(1.0)

DNA Extraction (Large Prep.)

Graminoid Monocot Protocol

1. Set water bath at 65°C. Place 2x CTAB extraction buffer in bath (located in cabinet; add 1 ml of β -mercaptoethanol per 100 of CTAB).
2. For each sample, cut ca. 1 g leaf tissue into small pieces over mortar & pestle and grind in liquid nitrogen. Pipet 7 ml of CTAB into the mortar and grind more, then pour the slurry into a 15-ml polypropylene tube.
3. Cap the tubes loosely and incubate at 65°C for 1 to 2 hours.
4. Add 5 ml chloroform-isoamyl alcohol (24:1) to each tube, cap tightly, invert several times to mix, burp, and recap tightly. Invert tubes several more times, burping occasionally to release any pressure build-up. Pour contents of tube into a labeled 15-ml corex tube; balance the tubes using CTAB or chloroform, and spin at 8000 rpm at room temp for 10 minutes.
5. Using a wide-bore pipet, transfer supernatant to a second 15-ml polypropylene tube. Repeat step 4.
6. Using a wide-bore pipet, transfer the supernatant to a clean, labeled 30-ml corex tube, and add 5 ml cold isopropanol. Cover tube with parafilm and swirl gently until DNA precipitates. Place in freezer to at least an hour.
7. Balance the tubes and spin at 8000 rpm at 4° C for 30 minutes to pellet the DNA. Pour off the supernatant and dry in the vacuum oven for 10 minutes.
8. Resuspend pellet in 0.2 ml TE at 37° C and transfer to a 1.5-ml microfuge tube.
9. If necessary, further purify samples using Elu-Quik® DNA purification kit.

NOTE: For each sample, you will need 2 15-ml polypropylene tubes, 2 15-ml corex tubes, 1 30-ml corex tubes, and 1 1.5-ml microfuge tube.

**MICRO-PREP PROTOCOL FOR DNA ISOLATION
FROM DRIED LEAVES OR HERBARIUM SPECIMENS**
(after Doyle & Doyle, 1987; and K. W. Cullings, 1992; Molecular Ecology)

PREPARATION:

- a. 2x CTAB + 2% w/v PVP = 100 mL CTAB buffer + 2 g PVP + 500 μ L β -mercap
Scale this for number of micro-preps ... use $\frac{1}{2}$ per prep plus a little extra.
- b. RNase A = 10 mg RNase/1 mL water (optional)
- c. 100% Chloroform
- d. 7.5 M cold ammonium acetate = 57.8 g AmAc/mL water
- e. 100% cold Isopropanol
- f. 70% cold Ethanol
- g. 1x TE Buffer
- h. 65°C H₂O bath

A. PREPARING THE SAMPLE

1. **Weigh out ≤ 10 mg of dried material, then place in 1.5 ml Eppendorf tube.**
2. **Grind into a powder with a sterile glass grinder.** (You may have to grind dry, then add half of the volume of CTAB suggested below, then grind some more. Alternatively, you can grind material in a sterile spot plate, add CTAB to spot plate, and then transfer mixture to Eppendorf tube with a wide bore 1 ml pipette).

B. TISSUE LYSIS, RNA DEGRADATION, AND CHLOROFORM EXTRACTION

3. **Add 500 μ L CTAB buffer to sample.**
4. **Incubate at 65°C for at least 1 (3 – 4) hr (overnight is ok).**
5. **OPTIONAL:** Add 5 μ L RNase A (10 mg/mL). Incubate at 65°C, 1 hr.
6. **Spin in cold (4°C) microfuge for 1 minute at maximum speed (- 14000rpm).**
7. **Add 500 μ L chloroform. Vortex lightly until two phases obtain a milky appearance throughout.**
8. **Spin for 5 minutes at maximum speed.**

9. **Transfer top (aqueous) phase to a new tube.**
10. **Repeat steps 7-9. Measure volume** of aqueous phase when transferring to a new tube.

MICRO-PREP PROTOCOL FOR DNA ISOLATION (CONTINUED)

C. DNA PRECIPITATION AND RESUSPENSION

11. **Add 7.5 M ammonium acetate. Mix by flicking with finger.** Amount to add = $x \mu\text{L AmAc} = (x \mu\text{L of aq-phase}) (0.8)$ [see attached tables].
12. **Add Isopropanol. Mix by flicking with finger.**
Amount to add = $x \mu\text{L Isoprop} = (x \mu\text{L aq-phase} + \text{AmAc}) (0.54)$
[see attached tables].
13. **Place in -20°C for at least 1 hour** (or overnight, or in -80°C for 20 minutes).
14. **Spin for 3 min at maximum speed.**
15. **Invert and drain** (optional: use Kimwipe to dry).
16. **Wash pellet with 1 mL 70% EtOH**, inverting the tube 2-3 times to wash the internal surface of the tube.
17. **Spin for 3 min at maximum speed.**
18. **Remove fluid with pipettor** being careful not to lose the pellet (if visible).
19. **Dry in vacuum oven or spin vac** (20 min- 1 hr).
20. **Resuspend pellet in 50 μL 1x TE.** Break up the pellet by gently pumping the pipettor. (For freshly dried or silica dried material, you may find enough DNA to resuspend in 100 μL TE).
21. **Incubate at 65°C for 15-30 min** to assure full resuspension (this step is optional).
22. **Run a test gel** (use 5 μL DNA) and/or fluorometer readings to quantify yield.

CTAB Extraction Volumes		
Vol. Aqueous Phase (μ l)	Vol. 7.5M amm. Acetate (μ l)	Vol. 100% Isoprop. (μ l)
50	4	29.2
55	4.4	32.1
60	4.8	35.0
65	5.2	37.9
70	5.6	40.8
75	6	43.7
80	6.4	46.7
85	6.8	49.6
90	7.2	52.5
95	7.6	55.4
100	8	58.3
105	8.4	61.2
110	8.8	64.2
115	9.2	67.1
120	9.6	70.0
125	10	72.9
130	10.4	75.8
135	10.8	78.7
140	11.2	81.6
145	11.6	84.6
150	12	87.5
155	12.4	90.4
160	12.8	93.3
165	13.2	96.2
170	13.6	99.1
175	14	102.1
180	14.4	105.0
185	14.8	107.9
190	15.2	110.8
195	15.6	113.7
200	16	116.6
205	16.4	119.6
210	16.8	122.5
215	17.2	125.4
220	17.6	128.3
225	18	131.2
230	18.4	134.1
235	18.8	137.1
240	19.2	140.0
245	19.6	142.9
250	20	145.8
255	20.4	148.7
260	20.8	151.6
265	21.2	154.5
270	21.6	157.5
275	22	160.4

Vol. Aqueous Phase (μ l)	CTAB Extraction Volumes	
	Vol. 7.5M amm. Acetate (μ l)	Vol. 100% Isoprop. (μ l)
280	22.4	163.3
285	22.8	166.2
290	23.2	169.1
295	23.6	172.0
300	24	175.0
305	24.4	177.9
310	24.8	180.8
315	25.2	183.7
320	25.6	186.6
325	26	189.5
330	26.4	192.5
335	26.8	195.4
340	27.2	198.3
345	27.6	201.2
350	28	204.1
355	28.4	207.0
360	28.8	210.0
365	29.2	212.9
370	29.6	215.8
375	30	218.7
380	30.4	221.6
385	30.8	224.5
390	31.2	227.4
395	31.6	230.4
400	32	233.3
405	32.4	236.2
410	32.8	239.1
415	33.2	242.0
420	33.6	244.9
425	34	247.9
430	34.4	250.8
435	34.8	253.7
440	35.2	256.6
445	35.6	259.5
450	36	262.4
455	36.4	265.4
460	36.8	268.3
465	37.2	271.2
470	37.6	274.1
475	38	277.0
480	38.4	279.9
485	38.8	282.9
490	39.2	285.8
495	39.6	288.7
500	40	291.6

E.H.Roalson
August 3, 1998
MOLECULAR

(A.1)

Running Gels

General Protocol

01. Chose the rig size depending on what you are running and how many samples you have. The mini-gel is preferred for making sure you have amplification product.
02. Prepare tray by leveling surface and taping off ends. Place combs in tray using the tape spacers so the combs do not touch the bottom (**NOTE: The tape spacers are only needed for the mini-gel tray, not the big rigs**).
03. For 1.5% gels, weigh out 3 g of agarose. Pour into agarose flask with stir bar. Measure 200 ml of 0.5x TBE and pour into flask. For 0.8% gels, use 1.6 g of agarose with 200 ml of 0.5x TBE. Use the correct flask for the percentage you use !!!
04. Microwave flask with paper towel in mouth of flask for 3-4 minutes. Make sure the agarose is completely melted and comes to a complete boil.
05. Place flask in bucket with a little ice on stir plate (set on about 6). Place thermometer in flask.
06. When solution reaches 60-70°C, pour gel. Let set up for 20 minutes or until solid.
07. Pipette 5 ul of DNA into each well for amplification product, or entire reaction for RAPSS. Leave an empty well on each and for the ladder. Top off each DNA well with dH₂O and fill any empty wells. **In the leftmost well of each comb, place 5 ul of ladder instead of DNA (Ladder can be placed in both the left and right lanes if preferred)**. Top off with dH₂O.
08. Use scoop to remove buffer in gel rig until it is lower than the platform which the gel tray sits on. Place tray in rig so the DNA will run towards the positive (+) end (red). Fill rig with buffer to the top of the gel.
09. Connect electrodes and turn power source on (two switches). Set voltage between 100 and 200. Do not allow the amps to go over 100. Run for about 5 minutes or until the blue dye is out of the wells, turn power switch to "STANDBY" (be sure the voltage and amps go to 0), open the top, and the flood the gel. Turn power back to "DC ON" (double check the amps), and then let it run until the ladder is near the end of the gel.

NOTE: For running out amplification product, running the gel at up to 200 V is not a problem, but RAPD reactions get smeary if they are run over about 100 V.

10. When it is done turn the power off, remove the tray, and take it to the darkroom. Slide the gel out of the tray into a pan and add dH₂O so gel is submerged.
11. Add one drop of ethidium bromide to dH₂O and place on shaker table for 15 minutes.
12. Pour solution out and rinse with dH₂O. Fill tray back up with dH₂O and place back on shaker table for 20 minutes, or until the gel is destained.

13. Put on eye protection (**NOTE: Do not touch the goggles while wearing gloves that have touched any contaminated surface. Do not touch the visor without wearing gloves – it is contaminated!**). Pour solution out. Place gel on ultraviolet box. Turn box on. Place camera rig over gel and take picture (expose for 2 seconds). Let develop for ca. 45 seconds.
14. Throw gel in hazardous waste bag and wipe off counter and uv box. Take goggles off before taking off goggles or you will get ethidium bromide on something you put on your face!

E.H.Roalson
October 13, 1997

MOLECULAR

(2.1)

Template Amplification for Sequencing

01. Prepare data sheet for sample survey; calculate the amount of reactants needed for the number of individuals in the survey plus 2 extra reactions. A list of the standard ingredients for a 25 μ l reaction and their concentrations follows:

Sterile H ₂ O	16.95 μ l or qs
10X Seq. Buffer (glycerol & Mg vol. Incl.)	2.50 μ l
2.5 mM dNTP's	2.50 μ l
Primer 1	1.00 μ l @ 10 pmoles/ μ l)
Primer 2	1.00 μ l @ 10 pmoles/ μ l)
<i>Taq</i>	0.05 μ l
DNA	1.00 μ l @ 10 ng/ μ l)

02. Place mineral oil in the wells of the thermocycler to be used. Place all ingredients, DNA, and reaction tubes on ice. Leave *Taq* in freezer until ready to use.
03. Set up the reaction tubes. Select and label the appropriate number of 0.5 ml tubes (enough for the sample DNA's plus one tube for a negative control).
04. Mix reaction cocktail in a 1.5 ml tube; all ingredients except the sample DNA are added to a single tube.
05. Gently vortex the cocktail to mix thoroughly. Pipette 24 μ l into each of the labeled tubes.
06. Add 1 μ l of DNA to each reaction tube, changing tips between samples and, in general, maintaining sterile technique (do not allow the tips to touch the work surface, your body, reagent bottles, etc.).
07. Overlay the surface of the reaction tube with one drop of mineral oil. Place tubes in micro-centrifuge and spin at high speed for a moment.
08. Preheat the thermocycler to 95°C (program # 17) and then place the reaction tubes in the wells and proceed with appropriate program. If doing a hotstart, use program # 16. When

the block cycles from 95°C to 73°C, open the tubes and add the *Taq*. When all of the tubes are finished and closed, press cancel and then run appropriate program.

09. After the PCR program is completed, run 5 µl of each sample on a 1.5% or 0.8% agarose gel to determine: (1) if the amplifications worked; (2) if the reactions were contaminated; or (3) if the yields were sufficient to proceed. If the reactions do not work, try a hot start. If the reactions still will not work or yields are low, try lowering the DNA concentration. Gene cleaning (or Elu-Quicking) the DNA will also improve results (especially when working with Amplitaq).

E.H.Roalson
May 19, 1999

MOLECULAR

(3.0)

DNA purification using PEG Precipitation

General Protocol

[Based on protocols used at the Smithsonian Institution's Laboratory of Molecular Systematics]

Needed: ice cold 80% (75%) and 95% EtOH; 20% w/v PEG 8000 in 2.5 M NaCl; 37°C water bath; 1.5 ml Eppendorf tubes.

Note: Volumes are for 100 µl reactions. Adjust for smaller volumes. A similar protocol is used in the soltis lab at Washington State University that varies by the following:

- a. Step 2, 60 µl PEG is added instead of 95 µl.
- b. Step 4, tubes are placed in ice for 1 hour or overnight.
- c. Step 7, 1 ml 70% EtOH is used for the first wash instead of 200 µl of 80% EtOH.

01. Remove 5 µl PCR product to run on agarose gel.
02. In a new, labeled 1.5 ml Eppendorf tube, place an equal volume (95 µl) of 20% PEG 8000 in 2.5 M NaCl.
03. Separate remaining PCR product from oil (95 µl) and add to PEG. Close tube and finger vortex.
04. Place tubes in 37°C water bath for 15 minutes to precipitate DNA.
05. Microcentrifuge for 15 minutes @ maximum rpm (14000 rpm) @ 4°C.
06. Carefully pipette off supernatant being careful not to touch the bottom of the tube where the pellet is located (You may not be able to see it). Discard supernatant.
07. Add 200 µl cold 80% (75%) EtOH to each tube and lightly finger vortex.
08. Microcentrifuge chilled for 7 minutes @ maximum rpm (14000 rpm) @ 4°C.
09. Carefully remove supernatant and discard.
10. Add 200 µl cold 95% EtOH to each tube and lightly finger vortex.

11. Microcentrifuge chilled for 7 minutes @ maximum rpm (14000 rpm) @ 4°C.
12. Carefully remove supernatant and discard.
13. Dry samples in vacuum centrifuge with no heat for 10-30 minutes.
14. When dry, resuspend DNA in sterile water (water volume depends on the band brightness in step 1) (medium brightness resuspended in about 10 µl).
15. Run 1 µl of resuspended DNA on agarose gel to check concentration.

E.H. Roalson
August 3, 1998

MOLECULAR

(4.0)

Cycle Sequencing Protocol

Note: All reagents and reaction tubes should be kept on ice at all times. Avoid exposing the terminator mix to light.

01. Remove terminator mix, cycle sequencing primers, and purified PCR product from the -20°C freezer and allow to thaw.
02. While waiting for reagents to thaw, prepare data sheet and number tubes.
03. Prepare reactions:

Full reaction

8 ul FS terminator mix
2 ul primer @ 1.6 pmol/ul
3 ul DNA (vary as needed)
7 ul dH₂O (adjust according to DNA volume)

Half reaction

4 ul FS terminator mix
1 ul primer @ 1.6 pmol/ul
1.5 ul DNA (very as needed)
3.5 ul dH₂O (adjust according to DNA volume)

Half recipes work great and are routinely used at a number of institutions. For the 373 sequencer, add 3.5 ul of the loading dye to reactions and run all of it when loading gel.

04. Overlay the reaction mixture with one or two drops of mineral oil and microfuge briefly.
05. Place tubes in wells, and run program # 15 (PRISM) or one of the modified PRISM programs.

E.H. Roalson
August 3, 1998

MOLECULAR

(4.1)

Ethanol Purification of Cycle Sequencing Product

01. For each cycle sequencing product, label a 1.5 ml tube with the appropriate marking. To each tube add:

1 μ l of 3 M sodium acetate, pH 4.6
25 μ l of 95% EtOH

NOTE: when sequencing full reactions, purify using 2 μ l of 3 M sodium acetate, pH 4.6 and 50 μ l of 95% EtOH.

02. Pipette the entire contents of the cycle sequencing reaction (10 μ l or 20 μ l) into the appropriate tube.
03. Finger-flick briefly. Place tubes in ice (or in the -20°C freezer) and allow DNA to precipitate for 30 minutes (Precipitation can be left overnight, if desired).
04. Spin the tubes in the Beckman microcentrifuge @ 14000 rpm @ 4°C for 30 minutes.
05. Using a beveled pipette tip (the 100 μ l tips), gently remove the supernatant. **NOTE:** It is especially important to remove as much of this supernatant as possible. Sodium acetate left over from this step can cause problems, with the sequence run! Rinse the pellet carefully adding 75 μ l (or 150 μ l for full rxn) of 70% EtOH. Finger vortex gently.
06. Spin the tubes in the Beckman microcentrifuge @ 14000 rpm @ 4°C for 10 minutes.
07. Using a beveled pipette tip (the 100 μ l tips), gently remove the supernatant. Dry the samples in the vacuum centrifuge for approx. 30 minutes, or until dry.
08. Store in the -20°C freezer until ready to use.

E.H. Roalson
August 3, 1998

MOLECULAR

(4.2)

Automated DNA Sequencing Protocol

Note: wear gloves for entire protocol.

I. Set up the Sample Sheet (This can be done whenever you have time)

01. Turn on the sequencer, printer, and then the computer.
02. Double click on "373 Data Collection".
03. Open the "Settings ..." selection in the "Edit" pull-down menu. Rename the gel file. Make sure the printing option is off.
04. Set up a new sample sheet. Save as "Results. Today's date.ss". print out sample sheet of you would like.

II. Washing the Gel Plates

01. Put rubber lining in the sink.
02. Cut two pieces of diaper cloth (from roll under sequencer), one to separate the eplates on in the front lab, and one to pour the gel on in the back lab.
03. Separate plates and use a Kimwipe to remove the old acrylamide.
04. Wearing gloves, wash both plates with soap and water. **BE SURE TO RINSE WITH PURIFIED WATER!**
05. Lean plates against the shelf while standing on diaper cloth. Orient the outer surface towards the outside to keep dust from falling on the inner surface & water beads on the outer surface and sheaths on the inner surface).
06. Wash the comb, spacers and buffer chambers.
07. Let plates dry for 15-20 minutes.

III. Pouring the Gel

01. Set up 2 styrofoam lids on the bench on diaper cloth. Cover with two large Kimwipes.
02. Weigh out 100 mg APS and place in a 1.5 ml tube.
03. Get out the Ultrapure Sequagel-6 (glass cabinet) and Sequagel Complete (glass cabinet).

NOTE: The Sequagel-6 is unpolymerized acrylamide. This is EXTREMELY TOXIC.

04. Lay the plate without the notch on the Styrofoam lids with the inner surface facing up.

05. Place spacers along the plate edges and lay the second plate (notched plate) on top of the spacers and first plate. Make sure you place this plate with the inner face down.
06. Clamp the two plates together using three clamps per side, equally spaced.
07. Pour 14 ml of the Sequagel Complete into a 25 ml graduated cylinder. Pour 56 ml of Sequagel-6 into a 100 ml graduated cylinder.
08. Pour both solutions into a 100 ml beaker and mix gently.
09. Hydrate the APS with 1 ml dH₂O and vortex until all crystals are in solution.
10. Add 560 μ l APS to gel mixture and mix gently.
11. Load the syringe and inject the solution between the plates using steady pressure. Squirt excess solution in the notch area and insert the spacer comb.

NOTE: (a) not much pressure is required.

(b) a glass rod can be placed underneath Styrofoam lids at the end you are injecting the solution to help the flow (not necessary).

(c) a piece of plastic can be used to remove any bubble from the end of the gel if necessary.

12. Use the three remaining clamps to clamp the spacer comb, making sure they are on the glass where the spacer is inserted.
13. Wash out syringe.
14. Let gel in beaker polymerize and then dump.
15. Allow gel to polymerize for 1.5 to 2 hours.
16. **Clean up work area.**

IV. Preparing the Sequencer and Plates

01. Turn on the hot plate and set @ 90°C (near setting 4). This takes about 20 minutes to heat up.
02. Take the clamps off of the gel plate.
03. Remove the spacer comb and remove any encrusted acrylamide from the notch area.
04. Rinse off plates and remove any encrusted acrylamide.
05. Stand up plates upside down and rinse again, wiping off the surface with Kimwipes.

NOTE: Generally, the less wiping of the plates you do, the easier it will be to get flat lines during the plate check.

V. Loading the Gel Plates

01. Open the door of the sequencer.
02. Place lower buffer reservoir in the chamber.
03. Release the beam bar and pull out.
04. Set gel plate in chamber with the notched side to the back of the chamber and lock beam bar in place.
05. Click on "scan" in the "373 Data Collection" toolbar to get scan window.
06. Close door and start plate check (press MAIN MENU, START PRE-RUN, PLATE CHECK, FULL SCAN).
07. If there are any substantial peaks, open the door and clean the scan frame on the plates with wet and then dry Kimwipes. Repeat Steps 6-7 until the lines are flat.

08. *Check the calibration of the sequencer by pressing CALIBRATION, CONFIGURE, and then scanning the windows with the MORE button. Make changes as necessary. Press MAIN MENU, MONITOR RUN.
09. Check baseline by pointing the mouse arrow at the bottommost line (in the middle of the screen). Adjust PMT only if outside of the range of 800-1000 on the Y-axis.
10. Use a Kimwipe to clean off the heat shield with water. Dry thoroughly.
11. Pull out beam bar and put the heat shield in place. Wipe off the inside of the beam bar with a Kimwipe.
12. Recheck the PLATE CHECK (see step 6), and clean the plates as necessary.
13. Check the hotplate. It should be between 90 and 95°C.

* See the note on Calibration Settings at the end of this protocol.

VI. Preparing the Sequence Buffer and Sharktooth Comb

01. Rinse out the 2000 ml graduated cylinder.
02. Pour 150 ml of filter sterilized 10X TBE buffer (glass front refrigerator) into the cylinder. Fill to 1500 ml with distilled water. Set on the stir plate and allow to mix for a while.
03. Open the door to the sequencer. Place the upper buffer reservoir on top of the plate assembly. Place the plastic bar in front of the comb area. Tighten in place evenly with the thumbscrews until it is snug.
04. Open the lid of the upper buffer reservoir and add buffer up to the bottom of the black line. Pour enough buffer into the lower buffer reservoir to cover the electrode.
05. Using the plastic syringe, wash out the groove where the comb will be inserted. Using a piece of plastic, fish out any loose pieces of gel where the comb will be inserted. Wash the groove again to make sure pieces of gel are gone.
06. Insert the sharktooth comb so that the black line of the comb is lined up with the notch in the middle of the glass plate. Push the comb down far enough to indent the gel (1-2 mm into the gel at most). Do not mistake the layer of urea for the top of the gel. Do not adjust the comb after it has been inserted!
07. Attach the three cables to their respective outlets. Close the sequencer door.

VII. Preparing the DNA Samples

01. Place DNA samples and Blue Dextran loading buffer on ice.
02. Pipette 3.5 μ l of loading buffer into each DNA sample tube, vortex gently, and briefly centrifuge.
03. Separate samples into odd numbers and even numbers.
04. Place odd numbers in the hot plate and leave for 2 minutes. After heating place directly on ice immediately. Repeat for even numbers.
05. (Optinal) Restart computer. Restart "373 Data Collection" software and open the correct sample sheet.

VIII. Loading the DNA Samples

01. Press START PRE-RUN, PRE-RUN GEL, START SCAN (pre-run for only 5 minutes). To stop scan, press STOP SCAN. The "Collect Data" button on the computer should not be hit yet.
02. Open the sequencer door and flush out each well with the small plastic syringe filled with buffer.
03. Pipette 3.5 μ l Blue Dextran loading buffer into wells on each end of the wells to be loaded with samples (i.e., the unnumbered well on the left of lane 1 and the unnumbered well on the right of lane 36, assuming you are running 36 lanes). Pipette entire contents of odd-numbered DNA samples into appropriate wells.
04. Press CHOSE RUN, SEQUENCE RUN, FULL SCAN. Run for 5 minutes then press INTERRUPT RUN.
05. Open sequencer door, flush out all of the wells and then load the even-numbered DNA samples.
06. Press RESUME RUN. Hit "Collect Data" button on computer.
07. Turn the screen brightness all of the way down.
08. **Clean up work area.**

LOADING BUFFER RECIPE

deionized formamide: 25 mM EDTA (pH 8.0) containing 50 mg/ml Blue Dextran (5:1).

OR

deionized formamide: 50 mM EDTA (pH 8.0) containing 50 mg/ml Blue Dextran (5:1).

CALIBRATION SETTINGS:

When scanning through the calibration settings, be sure that each window is set properly for your run. Use the MORE button to move from window to window.

Press CALIBRATION, CONFIGURE.

Window 1 correct settings:
SCANNER WILL NOT STOP ON DATACOM ERRORS

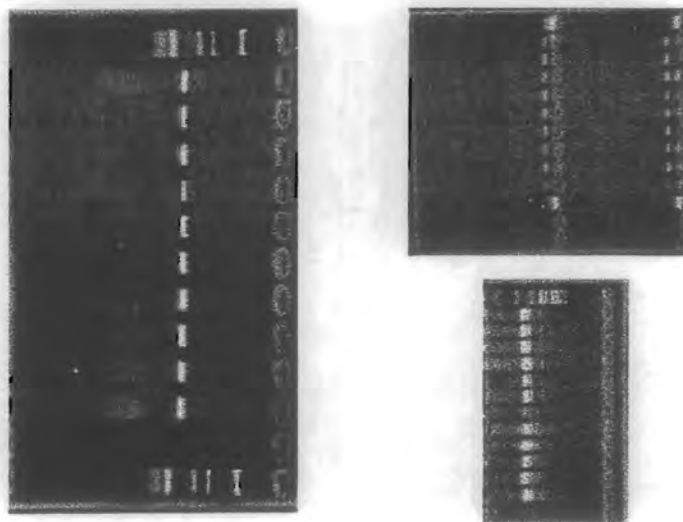
Window 2 correct settings:
FILTER SEQUENCE = 531 560 580 610 SER A
This has to be set on SET A for the run to work. SET b works for different chemistry.

Window 3 correct settings:
LASER POWER IS SET TO 40 MILLIWATTS.
CYONICS.

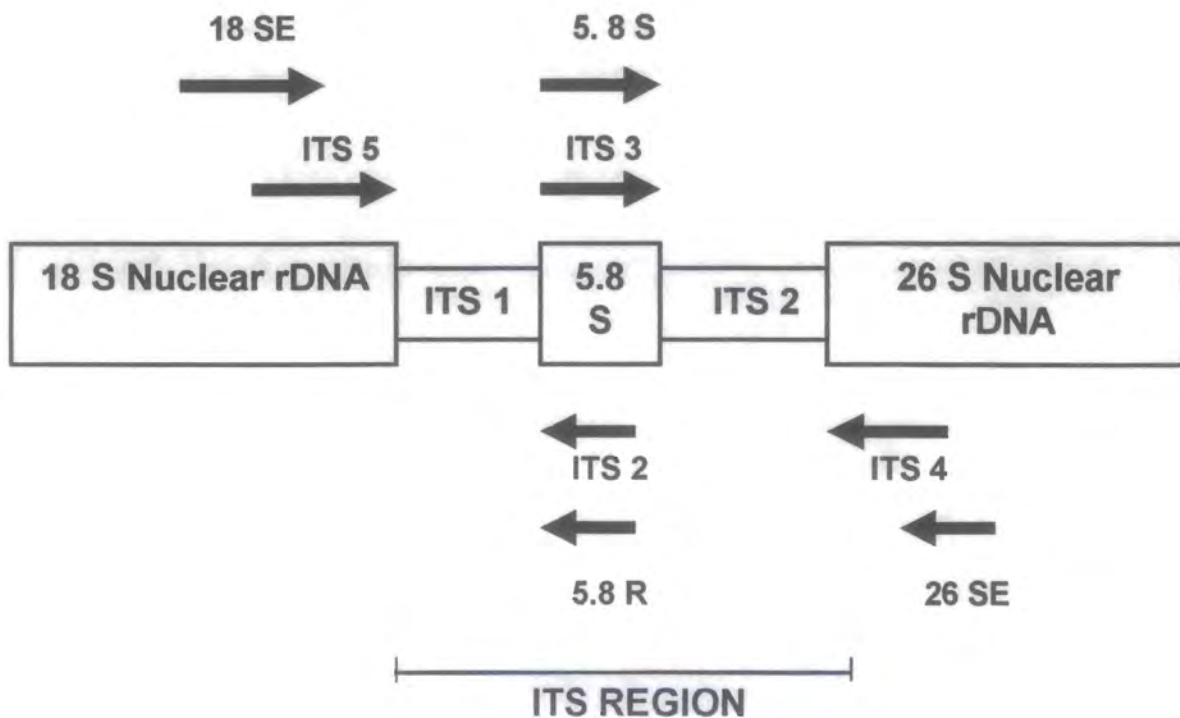
Window 4 correct settings:

PMT VOLTAGE IS ### VOLTS.
This should read about 640 volts.
Press MAIN MENU when done.

Anexo 2a. Geles de agarosa con bandas de DNA amplificadas (muestras de *Cathestecum*)



Anexo 2b. Región amplificada en el DNA ribosomal y posición de los primers (White *et al*, 1990).





1911

1911

Capítulo 9

Tratamiento taxonómico del género *Cathestecum* (Poaceae: Chloridoideae: Boutelouinae)

Resumen

Se presenta el tratamiento taxonómico del género *Cathestecum* J. Presl (Poaceae: Chloridoideae: Boutelouinae). Dicho género está conformado por cinco especies: *C. brevifolium*, *C. erectum*, *C. prostratum*, *C. tamaulipense* y *C. varium*. Para la primera, se reconocen las variedades *brevifolium*, *hirsutum*, *ramosum* y *sonorense*.

Introducción

De manera general se puede afirmar, que las descripciones genéricas disponibles sobre *Cathestecum* han sido realizadas con bastante precisión. La ilustración realizada por J. Presl en 1830 para describir al género, basada en una colecta de T. Haenke en Guerrero, Mexico, permitió su ubicación en la subtribu Chlorideae, junto con los géneros *Eleusine*, *Dactyloctenium*, *Leptochloa*, *Chloris*, *Cynodon*, *Opizia* y *Polyschistis* = *Pentarraphis*. Por varios años, y debido quizás, a la poca disponibilidad de material colectado, *Cathestecum* permaneció en este sistema de clasificación.

Kunth (1833), mencionó las posibles relaciones de *Cathestecum* con *Aegopogon* y *Pappophorum* dentro de las Pappophoreae, idea que fue seguida por diversos autores posteriormente. Bentham (1881), en su tratamiento para *Genera Plantarum* (Bentham & Hooker, 1883), ubicó por primera vez a *Cathestecum* en la tribu Zoysaeae de las

Chloridoideae basado en el carácter de las espiguillas caedizas, aunque nunca había visto algún ejemplar perteneciente a este género.

Una segunda especie dentro del género (la primera fue *C. prostratum* = especie tipo), fue publicada como *C. erectum* por Vasey (1884). El material provino de Texas, EUA, y límites con México en el estado de Sonora. Este autor admitió las afinidades de *Cathestecum* con las tribus Zoysaeae y Pappophoreae.

Después del reconocimiento de esta segunda especie, no se realizaron más trabajos taxonómicos significativos que incluyeran a *Cathestecum*. Griffiths (1912), lo retomó en su tratamiento sobre *Bouteloua* y géneros relacionados. Este autor, notó la similitud de *Cathestecum* con *Bouteloua* y no estuvo de acuerdo en ubicar al género dentro de las Zoysaeae. Asimismo, describió dos nuevas especies, *C. multifidum* y *C. stoloniferum*. La primera fue la base para el nuevo género *Griffithsochloa* (Pierce, 1978) y la segunda fue invalidada mas adelante por Swallen (1937).

Posteriormente, Swallen (1937), como parte del trabajo sobre la flora de Norteamérica, publicó una revisión detallada de *Cathestecum*. Agregó tres nuevas especies a las ya descritas, *C. annum*, *C. varium* y *C. brevifolium*, dando un total de seis especies. Indicó asimismo, que el género era complicado por el hecho de que dos de sus especies, poseían espiguillas dimorfas. Con relación a esto, el aspecto referido a la sexualidad de las espiguillas todavía no quedaba claro. La más reciente revisión del género es la de Pierce (1979), donde reconoce seis especies. Asimismo, describe el nuevo género *Griffithsochloa*, basado en *C. multifidum* Griffiths, el cual es monotípico.

Se presenta este trabajo siguiendo la clasificación de Clayton & Renvoize (1986), para *Cathestecum* y géneros relacionados de la subtribu Boutelouinae de las Chloridoideae. Adicionalmente a los caracteres morfológicos usados hasta ahora, y con el fin principal de esclarecer las relaciones entre las especies de este grupo, se agregan otras líneas de evidencia sustentadas en datos moleculares (secuencias de ITS), fitoquímicos (flavonoides)

y anatómicos (cortes transversales de la lámina, epidermis de la lámina y epidermis de la lema).

Materiales y métodos

Para conocer los antecedentes del grupo en estudio y su historia taxonómica, se realizó inicialmente una búsqueda bibliográfica completa, basada principalmente en literatura especializada. La consulta vía internet y CD's de los índices Kew y Gray, facilitó conocer información sobre las descripciones originales de algunas especies de *Cathestecum* y otros taxa relacionados, así como para determinar la ubicación de las colecciones tipos y de especímenes herborizados.

Entre 1999 y 2000 (junio a diciembre), se llevó a cabo el trabajo de campo que permitió recolectar el material vegetal necesario para los diferentes análisis realizados. Se cubrió con esta fase, casi la totalidad del área de distribución de las especies en México (15 estados visitados en total). Asimismo, se contó con material de reciente colección facilitado por el Dr. J. T. Columbus y el M. en C. J. Linares, para cubrir el área del suroeste de Texas y El Salvador, respectivamente. También se hicieron observaciones sobre datos ecológicos, de distribución y usos, que complementaron las descripciones de los taxa.

El material colectado incluyó: 1) muestras fijadas en FAA (Formalina-ácido acético-alcohol absoluto) para los estudios anatómicos; 2) fragmentos de hojas desecadas con sílica gel para el trabajo molecular; 3) inflorescencias jóvenes fijadas en Farmer (alcohol absoluto-ácido acético) para conteos cromosómicos; 4) plantas completas secadas naturalmente para la detección de los flavonoides. Las diferentes técnicas realizadas y los resultados obtenidos, se describen en los capítulos correspondientes a este trabajo.

Adicionalmente, se recolectaron un promedio de 5 duplicados por población, siguiendo las técnicas convencionales de herborización. El primer juego de ejemplares será depositado en el herbario IZTA, de la FES Iztacala, UNAM. Otro juego será enviado al

herbario RSA, y los restantes, a los herbarios de los estados donde fue recolectado el material.

Igualmente, por medio de préstamos institucionales o visitas personales, se revisaron los especímenes depositados en herbarios de México (ANSM, CHAPA, COCA, ENCB, FCME, MEXU y XAL) y Estados Unidos (F, GH, MICH, MO, NY, RSA, RM, TEX, UC, US). Además, fueron estudiadas en Rancho Santa Ana Botanic Garden, las colectas personales del Dr. Travis Columbus, especialista en Chloridoideae. Es de hacer notar, que los tipos nomenclaturales correspondientes a las variedades de *C. brevifolium*, descritas por Pierce (1979), nunca fueron depositados en el herbario MEXU, lo cual no corresponde con lo señalado en su trabajo, y por tanto, no pudieron ser consultados.

Las especies y las variedades de *Cathestecum* se definieron de acuerdo a los resultados derivados de los análisis fenético y cladístico, presentados en los capítulos anteriores. Con base en las características morfológicas, se elaboró una clave dicotómica artificial para facilitar la identificación de los taxa. Para la descripción genérica se siguió el formato empleado por Watson & Dallwitz (1992), donde se incluye además, información relevante sobre anatomía, fitoquímica y números cromosómicos, así como también se ofrecen aspectos generales de distribución y hábitat. Las descripciones de las especies y las variedades siguen los aspectos formales de nomenclatura, complementadas con datos sobre distribución, hábitat, fenología, usos y comentarios taxonómicos adicionales. Se agrega igualmente, al final de las descripciones, la lista de los ejemplares examinados para cada especie.

De la misma forma, cada taxón descrito, va acompañado de su respectiva ilustración, así como de mapas que muestran la distribución del mismo en la República Mexicana.

Resultados y discusión

Cathestecum J. Presl (Poaceae)

Cathestecum J. Presl, Rel. Haenk. 1: 294, pl. 42. 1830.

Especie tipo: *Cathestecum prostratum* J. Presl

Hábito, morfología vegetativa: Plantas anuales, en ocasiones bianuales o perennes, estoloníferas; estolones rectos o curvos, con tonalidades púrpura, intensamente púrpura o sin pigmentación. Culmos de aspecto delicado o no, erectos, decumbentes, geniculados o semiprostrados, cespitosos, rizomatosos o macollosos, ramificados o no. Hojas basales o distribuidas a lo largo de todo el culmo; vainas más largas o más cortas que los entrenudos, glabras o ciliadas, en algunos casos con tonalidades púrpura discontinuas; nudos visibles a simple vista o no; lígula presente, ciliada. Láminas lineares, erectas y firmes o flácidas, aplanadas, ciliadas, hirsutas o glabras en la superficie adaxial y abaxial o en los márgenes.

Inflorescencia: Una panícula espigada (falsa espiga), terminal o basal, inserta o exerta. Ramas contraídas, homomorfas o heteromorfas, fácilmente desprendibles del eje central, de color púrpura, con tonalidades rosas o púrpura discontinuas o sin pigmentación; ramas dimorfas dispuestas en inflorescencias de la misma planta o en inflorescencias de plantas separadas, con dos tipos de espiguillas: una con aristas largas y otra cortamente aristada o sin aristas.

Espiguillas y flósculos: Espiguillas 3, homomorfas o dimorfas (marcadamente o ligeramente dimorfas). Espiguilla central 1, pedicelada (generalmente la de mayor tamaño), con 2-4 flósculos desarrollados y en ocasiones con un cuarto flósculo reducido a una lema. Espiguillas laterales 2, sésiles o cortamente pediceladas, con 2-3 flósculos desarrollados, sin flósculo reducido. Raquis de las espiguillas prolongado a manera de una arista bífida o no ramificada o terminando en una espiguilla.

Espiguilla central: Glumas desiguales; gluma inferior pequeña o rudimentaria, truncada o flavelada, enervia; gluma superior desarrollada, 1-nervada, con ápice acuminado o cortamente aristado, usualmente ciliada. Flósculo basal femenino, perfecto o neutro; lema aristada y lobulada, 3-nervada, glabra o ciliada, púrpura intenso, con tonalidades púrpura discontinuas o sin pigmentación, aristas 3, antrorsas, más cortas que el cuerpo de la lema, glabras o ciliadas en la base; pálea acuminada o cortamente aristada, 2-nervada, glabra o ciliada; estambres 3; cariopsis obovoide. Flósculos terminales masculinos o neutros; lemas aristadas y lobuladas, divididas hasta la mitad o cerca de la base, 3-nervadas, glabras o ciliadas, con variadas tonalidades púrpuras o sin pigmentación, aristas 3, antrorsas, más cortas que el cuerpo de la lema, glabras o ciliada en la base; páleas con características similares a las del flósculo basal.

Espiguilla lateral: Glumas desiguales; gluma inferior bien desarrollada o rudimentaria, lanceolada o truncada, 1-nervada cuando está desarrollada o enervia cuando truncada; gluma superior desarrollada, 1-nervada, coloreada de púrpura o sin pigmentación, con ápice cortamente aristado o acuminado, glabra o ciliada. Flósculo basal masculino, neutro, femenino o perfecto; lema y pálea con características similares a las del flósculo basal de la espiguilla central. Flósculos terminales masculinos o neutros; lemas y páleas con características similares a las de la espiguilla central.

Fruto y lodículas: cariopsis obovoide; lodículas 2, truncadas y vascularizadas, más cortas que el ovario.

Epidermis de lámina: Estomas comunes, frecuentes a abundantes; células subsidiarias redondeadas o triangulares. Papilas presentes o no observadas, cuando presentes son globosas, infladas o no. Cuerpos de sílice con forma de silla de montar. Micropelos bicelulares, con ápice redondeado o puntiagudo. Aguijones mas largos o ligeramente mas largos que los estomas, de uno o dos tipos. Macropelos presentes o no observados, cuando presentes son unicelulares, con o sin conjunto de células epidérmicas especializadas asociadas a la base del macropelo

Sección transversal de la lámina de la hoja: Ruta fotosintética C₄. Láminas con márgenes no engrosados. Nervadura central fácilmente distinguible o no. Mesofilo dividido por células buliformes y células parenquimáticas incoloras. Haces vasculares acompañados siempre de esclerénquima. Papilas presentes, redondeadas, o no observadas. Aguijones presentes, con púa curvada o recta y base no bulbosa, o no observados. Macropelos presentes, con base superficial, o no observados.

Flavonoides: Derivados glucosidados de quercetina, kaempferol y apigenina. En menor proporción se presentan compuestos de luteolina, vicenina y lucenina.

Citología: número cromosómico básico $x = 10$

Número de especies, distribución y hábitat: El género está formado por cinco especies (*C. brevifolium*, *C. erectum*, *C. prostratum*, *C. tamaulipense* y *C. varium*). Se reconocen las variedades *brevifolium*, *hirsutum*, *ramosum* y *sonorense* para *C. brevifolium*. Se distribuyen desde el suroeste de Texas, en Estados Unidos de América, hasta El Salvador, en Centroamérica. El principal centro de diversidad está en México, donde se encuentran todos los taxa. Estas especies crecen en hábitats de climas áridos o semiáridos, con baja precipitación y asociadas con vegetación tipo matorral xerófilo, bosque tropical caducifolio y pastizales.

Importancia económica: Algunas especies tienen un uso forrajero, y son utilizadas en la alimentación de ganado caprino y bovino principalmente. Por su condición de plantas estoloníferas, protegen a los suelos contra los efectos de la erosión.

Referencias: Griffiths (1912); Swallen (1937); Pierce (1979). Las referencias anatómicas y fitoquímicas del género y sus especies, provienen de observaciones originales realizadas en esta tesis.

Clave para la determinación de las especies del género *Cathestecum*

1. Inflorescencia con dos tipos de ramas (heteromorfas) y espiguillas dimorfas
 2. Ramas heteromorfas localizadas en diferentes plantas; inflorescencias exertas, con posición terminal; espiguillas marcadamente dimorfas, una con aristas de hasta 2.0 mm largo, la otra acuminada o cortamente aristada, con aristas de hasta 0.4 mm largo. Plantas con amplia distribución en México
*C. brevifolium*
 2. Ramas heteromorfas localizadas en la misma planta; una inflorescencia exerta, con posición terminal, la otra inserta, en la base de los culmos; espiguillas ligeramente dimorfas, las de la inflorescencia terminal con aristas de hasta 1.2 mm largo, las de la inflorescencia basal acuminadas o cortamente aristadas con aristas de hasta 0.2 mm largo. Plantas de Tamaulipas
*C. tamaulipense*
1. Inflorescencia con un solo tipo de ramas (homomorfas) y espiguillas monomorfas
 3. Raquis extendido, presente a manera de una arista ramificada o bífida en la base de las espiguillas; arista densamente ciliada; plantas anuales o bianuales. Plantas de Guerrero, Morelos, Michoacán, Oaxaca y Puebla.
*C. prostratum*
 3. Raquis no extendido; plantas perennes
 4. Espiguilla lateral con gluma inferior bien desarrollada, de 1.5-2.8 mm largo, con ápice acuminado o cortamente aristado, uninervada, arista 0.8 mm largo; flósculo basal de la espiguilla lateral femenino o perfecto; glumas, lemas y páleas de la espiguilla lateral ciliadas; ramas de la inflorescencia usualmente con tonalidades púrpura discontinuas. Plantas del Valle de Tehuacán, Puebla y Oaxaca
*C. varium*
 4. Espiguilla lateral con gluma inferior diminuta, de 0.8 mm largo, con ápice truncado o flavelado, enervia; flósculo basal de la espiguilla lateral masculino o neutro; glumas, lemas y páleas de la espiguilla lateral glabras; ramas de la inflorescencia usualmente carentes de pigmentación. Plantas del norte de México (Chihuahua, Coahuila) y suroeste de EUA (Texas)
*C. erectum*

C. brevifolium Swallen, J. Wash. Acad. Sci. 27: 500. 1937. Tipo: MÉXICO: Jalisco:

Tequila, on thin gravelly soil, October 9, 1893, *C. G. Pringle 4559* (Holotipo: US!, Isotipo: UC!).

Plantas perennes, hasta 40.0 cm de altura. **Culmos** ramificados, erectos, geniculados o decumbentes, cespitosos o rizomatosos, estoloníferos; estolones desde cortos y rectos (5.0 cm largo o menos) hasta largos y curvos (hasta 10.0 cm largo), glabros, no coloreados o intensamente coloreados o con tonalidades púrpura; vainas más cortas o más largas que los entrenudos, glabras o ciliadas en la base, lisas, membranáceas, márgenes glabros o ciliados; lígula ciliada, 0.2-1.3 mm largo. **Hojas** distribuidas a lo largo de todos los culmos o solo en la base; láminas lineares, de 1.5 mm largo hasta 10-12 cm largo, firmes y erectas o flácidas, con ápice acuminado o agudo, planas o involutas, adaxialmente glabras o con cilios largos, abaxialmente glabras o ciliadas, márgenes escabrosos. **Inflorescencia** una panícula espigada, exerta y terminal, con 4-7(8) ramas. **Ramas** de longitud variable, entre 4.0-8.0 cm largo, de dos tipos o heteromorfas: 1) con espiguillas largamente aristadas y 2) con espiguillas acuminadas o cortamente aristadas; raquis en forma de zigzag, aplanado, no extendido. **Espiguillas** dimorfas, localizadas en ramas de diferentes plantas. 1) *Ramas con espiguillas aristadas*: **Espiguilla central** con 2-3 flósculos desarrollados y 1-2 flósculos rudimentarios; gluma inferior < 1.0 mm largo, ápice truncado o flavelado, enervia; gluma superior hasta 4.5 mm largo, lanceolada, 1-nervada, ápice acuminado o cortamente aristado, abaxialmente con pocos o abundantes cilios largos e hirsutos en toda la superficie o solo en las nervaduras. **Flósculo basal o inferior** sésil, neutro o femenino; lema hasta 5.2 mm largo, incluyendo aristas, lobulada, con ápice aristado, abaxialmente glabra o ciliada, aristas 3, hasta 2.0 mm largo, glabras o ciliadas, lóbulos 3-4, extendidos hasta las 2/3 partes o hasta la mitad de la longitud de la lema; pálea hasta 2.5 mm largo, ápice acuminado o cortamente aristado, glabra o con pocos cilios, aristas hasta 2.0 mm largo; cariopsis obovoide, hasta 2.5 mm largo. **Flósculos terminales o superiores** pedicelados, neutros o masculinos; lema hasta 5.6 mm largo, 3 aristada, 3 lobulada, aristas hasta 2.5 mm largo, lóbulos profundos; pálea con las mismas características del flósculo basal; estambres 3, anteras hasta 2.0 mm largo, amarillas. **Flósculos rudimentarios** reducidos a una lema dividida hasta la base. **Espiguillas laterales** con 2 flósculos desarrollados; glumas similares

a las de la espiguilla central. **Flósculos basales y terminales** neutros o masculinos; lemas hasta 3.8 mm largo, incluyendo aristas, con lóbulos generalmente profundos que llegan hasta cerca de la base, con ápice aristado, abaxialmente glabras o ciliadas en las márgenes, aristas 3, hasta 1.0 mm largo, glabras o ciliadas en la base; pálea con las mismas características de los flósculos de la espiguilla central; estambres 3, anteras hasta 2.0 mm largo, amarillas. 2) *Ramas con espiguillas acuminadas o cortamente aristadas*: **Espiguilla central** con 2-3 flósculos desarrollados, sin flósculos rudimentarios; gluma inferior < 1.5 mm largo, ápice truncado o flavelado, enervia; gluma superior hasta 3.5 mm largo, lanceolada, 1-nervada, ápice acuminado o cortamente aristado, abaxialmente con pocos o abundantes cilios largos e hirsutos en toda la superficie o solo en las nervaduras. **Flósculo basal o inferior** sésil, neutro o masculino; lema hasta 3.3 mm largo, incluyendo aristas, lobulada, con ápice cortamente aristado o acuminado, abaxialmente glabra o ciliada, aristas 3 cuando están presentes, 0.2-0.4 mm largo, glabras o ciliadas, lóbulos 3, poco profundos o extendidos hasta la mitad de la longitud de la lema; pálea hasta 2.5 mm largo, ápice acuminado o cortamente aristado, glabra o con pocos cilios, aristas 0.1 mm largo; estambres 3, 1.0-1.2 mm largo. **Flósculos terminales o superiores** pedicelados, neutros o masculinos; lema hasta 3.0 mm largo, 3 aristada, 3 lobulada, aristas hasta 0.2 mm largo, lóbulos poco profundos, con pocos cilios esparcidos en las márgenes; pálea 2.5 mm largo, con las mismas características que las del flósculo basal; estambres 3, anteras 1.2 mm largo, amarillas. **Espiguillas laterales** con 2 flósculos desarrollados; gluma inferior hasta 1.2 mm largo, ápice truncado o con una corta arista, enervia o 1-nervada; gluma superior 2.2-2.9 mm largo, con ápice aristado o acuminado, arista 0.1-0.2 mm largo, frecuentemente con tonalidades púrpura, abaxialmente glabra o con abundantes cilios. **Flósculos basales y terminales** neutros o masculinos; lemas hasta 3.1 mm largo, incluyendo aristas, con lóbulos poco profundos, ápice cortamente aristado, abaxialmente glabras a moderadamente o densamente ciliadas en toda la superficie o en las márgenes, aristas 3, hasta 0.2 mm largo; páleas ligeramente más cortas que las lemas, acuminadas, abaxialmente glabras o densamente ciliadas; estambres 3, anteras hasta 1.2-1.6 mm largo, amarillas. Número cromosómico $2n = 20, 40, 60$ y 80 .

Distribución: Esta especie es la que presenta el patrón de distribución más amplio dentro del género. Las variedades reconocidas tienen su centro de diversidad en México y Centroamérica. Para México se reportan las cuatro variedades (*brevifolium*, *hirsutum*, *ramosum* y *sonorense*), distribuidas alopátricamente desde Sonora hasta Chiapas. En Centroamérica se encuentran localizadas las variedades *brevifolium* e *hirsutum*, desde Guatemala hasta El Salvador.

Hábitat: Las variedades de esta especie son encontradas generalmente en regiones con vegetación perturbada, derivadas de bosques tropicales caducifolios y matorrales xerófilos, en niveles altitudinales entre 100 y 1200 msnm. Algunas de ellas forman extensos pastizales asociados con sabanas semixerofíticas, donde predominan los mezquites. En otros casos, forman grandes manchones a la orilla de las carreteras. Asimismo, los suelos donde crecen estas plantas se caracterizan por ser generalmente pedregosos o con grava fina y de colores rojizos.

Fenología: La floración y fructificación de las plantas de esta especie se produce entre agosto y diciembre. Los períodos de floración para las distintas variedades son fluctuantes, lo cual se discute en las descripciones presentadas para cada una de ellas.

Usos: Para algunas de las variedades se reporta un uso forrajero.

Comentarios: La característica más distintiva, que separa a esta especie de las demás pertenecientes al género, es la de presentar ramas heteromorfas dispuestas en inflorescencias separadas en distintas plantas. Asimismo, las ramas, exhiben espiguillas notoriamente dimorfas. Este carácter fué observado por primera vez por Griffiths (1912), en plantas provenientes de Sonora y de Guerrero, pero fueron ubicadas en su tratamiento como *C. erectum*. Posteriormente Swallen (1937), propuso a *C. brevifolium* como una nueva especie, con base en las observaciones hechas por Griffiths. Sin embargo, algunas plantas, incluyendo las primeras colectas realizadas en Centroamérica, las identificó como *C. erectum*. Swallen (1937), consideró que esta última especie poseía también ramas heteromorfas.

El reconocimiento de las variedades de *C. brevifolium* se atribuye a Pierce (1979), el cual con base en caracteres morfológicos, citológicos y geográficos, propone la existencia de cinco variedades. En el presente trabajo, apoyado en fuentes morfológicas, anatómicas, fitoquímicas, moleculares, así como en datos de distribución obtenidos del estudio sistemático de *Cathestecum*, se reconocen cuatro variedades para el género.

El Cuadro 1, reúne de manera comparativa, las características más importantes que permiten separar a las variedades. De la misma forma, se elaboró una clave dicotómica con caracteres macro morfológicos para facilitar la identificación de las mismas.

Cuadro 1. Comparación entre las variedades de *C. brevifolium* Swallen

Carácter	<i>brevifolium</i>	<i>hirsutum</i>	<i>ramosum</i>	<i>sonorense</i>
Altura de la planta (cm)	3.0-15.0	5.0-8.0	10.0-20.0	15.0-40.0
Longitud de los estolones más largos (cm)	6.0-8.0	3.0-5.0	9.0-13.0	15.0-16.0
Coloración de los estolones y las ramas de la inflorescencia	Púrpura intenso	Usualmente con tonalidades púrpura	Los estolones no coloreados; las ramas con tonalidades rosadas difusas	Usualmente sin pigmentación
No. de ramas en la inflorescencia	7	6-7	4-5	5-6
Largo de las ramas (mm)	5.0-6.0	4.0-6.0	4.0-5.0	6.0-8.0
Vainas	Más largas que los entrenudos	Más largas que los entrenudos	Más cortas que los entrenudos	Más cortas o más largas que los entrenudos
Pubescencia en la gluma superior de la espiguilla lateral	Moderadamente ciliada	Densamente ciliada	Moderadamente ciliada	Glabra
Largo de la lema del flósculo de la espiguilla central (mm)	4.0	2.1-2.5	2.7-3.2	4.0
No. cromosómico	2n = 40, 60, 80	2n = 20	2n = 40	2n = 40, 60

Clave para determinar las variedades de *Cathestecum brevifolium* Swallen

1. Plantas con aspecto delicado en apariencia, con culmos delgados o muy finos, decumbentes y geniculados, nudos conspicuos; láminas de las hojas delgadas (< 3.0 mm ancho), flácidas; inflorescencia con 4-5 ramas; ramas con tonalidades rosadas difusas..... *C. brevifolium* var. *ramosum*

1. Plantas con aspecto fuerte en apariencia, con culmos gruesos, erectos o poco decumbentes, nudos inconspicuos; láminas de las hojas > 5.0 mm ancho, firmes y erectas; inflorescencia con 5-7 ramas; ramas con tonalidades púrpura o sin pigmentación.
 2. Plantas de talla alta, hasta 40 cm de altura; estolones largos y curvados, hasta 16.0 cm de largo; estolones y ramas de la inflorescencia sin pigmentación; glumas y lemas glabras *C. brevifolium* var. *sonorense*

 2. Plantas de talla baja, hasta 15 cm de altura; estolones cortos y usualmente rectos, hasta 8.0 cm de largo; estolones y ramas de la inflorescencia intensamente coloreados de púrpura o con tonalidades púrpura discontinuas; glumas y lemas ciliadas
 3. Plantas hasta 15.0 cm de altura; estolones hasta 8.0 cm largo; ramas y espiguillas intensamente púrpura; lema del flósculo basal en la espiguilla central de 4.0 mm largo *C. brevifolium* var. *brevifolium*

 3. Plantas hasta 8.0 cm de altura; estolones hasta 5.0 cm de largo; ramas y espiguillas con tonalidades púrpura discontinuas; lema del flósculo basal en la espiguilla central de 2.1-2.5 mm largo *C. brevifolium* var. *hirsutum*

C. brevifolium Swallen var. *brevifolium* . (Figura 5).

Plantas 3-15 cm de altura. **Culmos** erectos o poco decumbentes, no delicados en apariencia; estolones púrpura, los más largos entre 6.0-8.0 cm largo, usualmente rectos; láminas de las hojas firmes y erectas, < 6.0 cm largo. **Ramas** de la inflorescencia 7, entre 5.0-6.0 mm largo, intensamente coloreadas de púrpura. **Espiguilla central**: gluma superior provista de cilios solo en la nervadura; cilios púrpura. Flósculo femenino con lema aristada, 4.0 mm largo, con cilios esparcidos o moderados en la superficie abaxial, cilios púrpura, aristas 1.0-1.5 mm largo, antrorsas. **Espiguillas laterales**: gluma superior densamente ciliada en toda la superficie. Flósculos masculinos o neutros con lemas cortamente aristadas o con el ápice acuminado, 2.0-3.0 mm largo, abaxialmente glabras, de color púrpura intenso, aristas 0.1 mm largo, antrorsas; páleas usualmente glabras.

Distribución (Figura 1): Presenta el intervalo de distribución más amplio. En México se reporta para los estados de Aguascalientes, Colima, Puebla, Guanajuato, Jalisco, Morelos, Nayarit, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora y Zacatecas. Probablemente se extienda hacia el sur de los Estados Unidos (Columbus, com. per.), pero esto no ha sido confirmado.

Hábitat: Esta variedad se localiza principalmente en áreas abiertas de matorrales, con predominio de un estrato arboreo formado por mezquites, cactáceas bajas y otras plantas espinosas. Destaca la abundancia observada en Comanjilla y Silao en Guanajuato, así como en Moyagua, Zacatecas, donde forma grandes pastizales naturales. En el valle de Río Verde, en San Luis Potosí, es la gramínea dominante, asociada a las sabanas semixerofíticas características de la región. En estas regiones mencionadas, estos pastizales naturales, localizados altitudinalmente entre 1160 y 1400 msnm, representan el principal sustento alimenticio de los rebaños de ganado caprino y bovino que pastorean allí. Por otra parte, las poblaciones encontradas en la costa de Sinaloa y Sonora, no fueron abundantes, y se localizaron en matorrales xerófilos más perturbados. Sin embargo, en la región de Álamos, Sonora, se localizaron algunos manchones dentro de una zona de transición entre el bosque tropical caducifolio y el matorral xerófilo. En Nayarit, en la región conocida como Ahuacatlán, se colectaron solo dos poblaciones aisladas de esta variedad, en una zona

de transición entre encinar y bosque tropical caducifolio. Estas poblaciones están asociadas a *Bouteloua chondrosoides* y *Pentarraphis polymorpha*.

Fenología: Floración y fructificación entre los meses de agosto a noviembre.

Usos: Se reporta un importante uso forrajero para animales bovinos y caprinos. Asimismo, por su condición de planta estolonífera, representa una cubierta vegetal importante contra la erosión de los suelos.

Comentarios: El número cromosómico más común encontrado para esta variedad es el $2n = 60$. Asimismo, también se encontraron dos poblaciones tetraploides proveniente de Zacatecas (Pacheco y Zambrano 2572, 2573). Por su parte, Pierce (1979), reporta un número octoploide. Entre estas poblaciones no se observaron diferencias morfológicas, ni tampoco un patrón particular de distribución geográfica.

Las plantas de esta variedad resaltan por el color púrpura que presentan sus estolones y las ramas en las inflorescencias. En Acatlán, Puebla, su distribución se traslapa con *C. prostratum*.

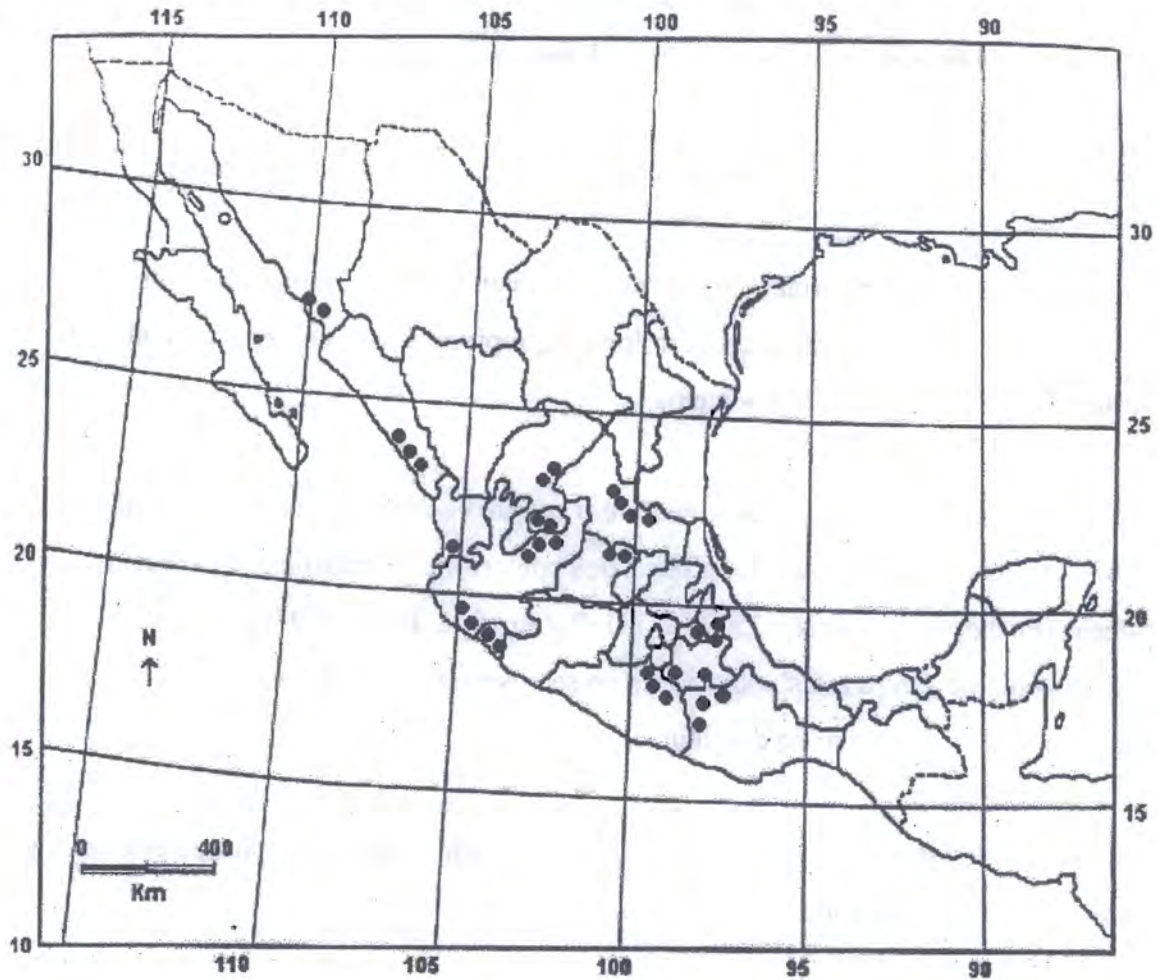


Figura 1. Distribución geográfica en México de *C. brevifolium* Swallen var. *brevifolium*

C. brevifolium Swallen var. *hirsutum* D. Pacheco ex G. J. Pierce, inédito. Tipo:

GUATEMALA: Dpto. Zacapa: 118 km E of Guatemala City on Hwy CA9 to Puerto barrios, oct. 9, 1975, G. J. Pierce 2331 (Isotipo: US!). (Figura 7).

Plantas 5.0-8.0 cm de altura. **Culmos** erectos, no delicados en apariencia; estolones con tonalidades púrpura discontinuas, los más largos entre 3.0-5.0 cm largo, rectos; láminas de hojas firmes y erectas, entre 1.5-4.0 cm largo. **Ramas** de la inflorescencia 6-7, entre 4.0-6.0 mm largo, usualmente con tonalidades púrpura variables o discontinuas. **Espiguilla central**: gluma superior densamente ciliada en toda la superficie abaxial; cilios

generalmente blancos. Flósculo femenino con lema largamente aristada, 2.1-2.5 mm largo, con esparcidos cilios en las nervaduras, aristas 0.8-1.0 mm largo, densamente ciliadas en la base, antrorsas. **Espiguillas laterales:** glumas superiores densamente ciliadas. Flósculos masculinos o neutros con lemas cortamente aristadas o con el ápice acuminado, 2.4-3.0 mm largo, con moderados a abundantes cilios en la superficie abaxial o en las márgenes, cilios blancos o con difusas tonalidades púrpura, aristas 0.1-0.2 mm largo, antrorsas; páleas ciliadas.

Distribución (Figura 2): Su centro de diversidad está en el estado de Oaxaca, a lo largo de la carretera hacia Tehuantepec. En Chiapas se reporta de Tuxtla Gutiérrez, aunque no es abundante. Esta variedad marca el límite sur para el género, localizado en El Salvador, Centroamérica.

Hábitat: En México y Guatemala se localiza en bosques tropicales caducifolios perturbados, a una altitud entre 100 y 1000 msnm. Es muy abundante a lo largo de la carretera Oaxaca – Tehuantepec, especialmente en las zonas de menor altitud, donde las plantas forman extensas áreas de pastizales, a manera de césped, en la orilla de la vía. Están asociadas con especies arbóreas de los géneros *Cercidium*, *Pachycereus* y *Prosopis*. En el Salvador se colectó en un tipo de vegetación sabanoide, con predominio de *Crescentia alata*.

Fenología: Florece y fructifica entre septiembre y diciembre.

Nombre común y usos: Se conoce en Oaxaca como "pasto bramina" y es consumido por el ganado caprino.

Comentarios: En las variedades *brevifolium* e *hirsutum* se encuentran las plantas de menor tamaño reportadas dentro de la especie. Resalta la abundante pubescencia observada en las glumas, lemas y páleas de las espiguillas de la var. *hirsutum*, así como sus cortas y firmes láminas. De igual manera, el número cromosómico resultó ser $2n = 20$, tanto para las poblaciones de México como para las de El Salvador.

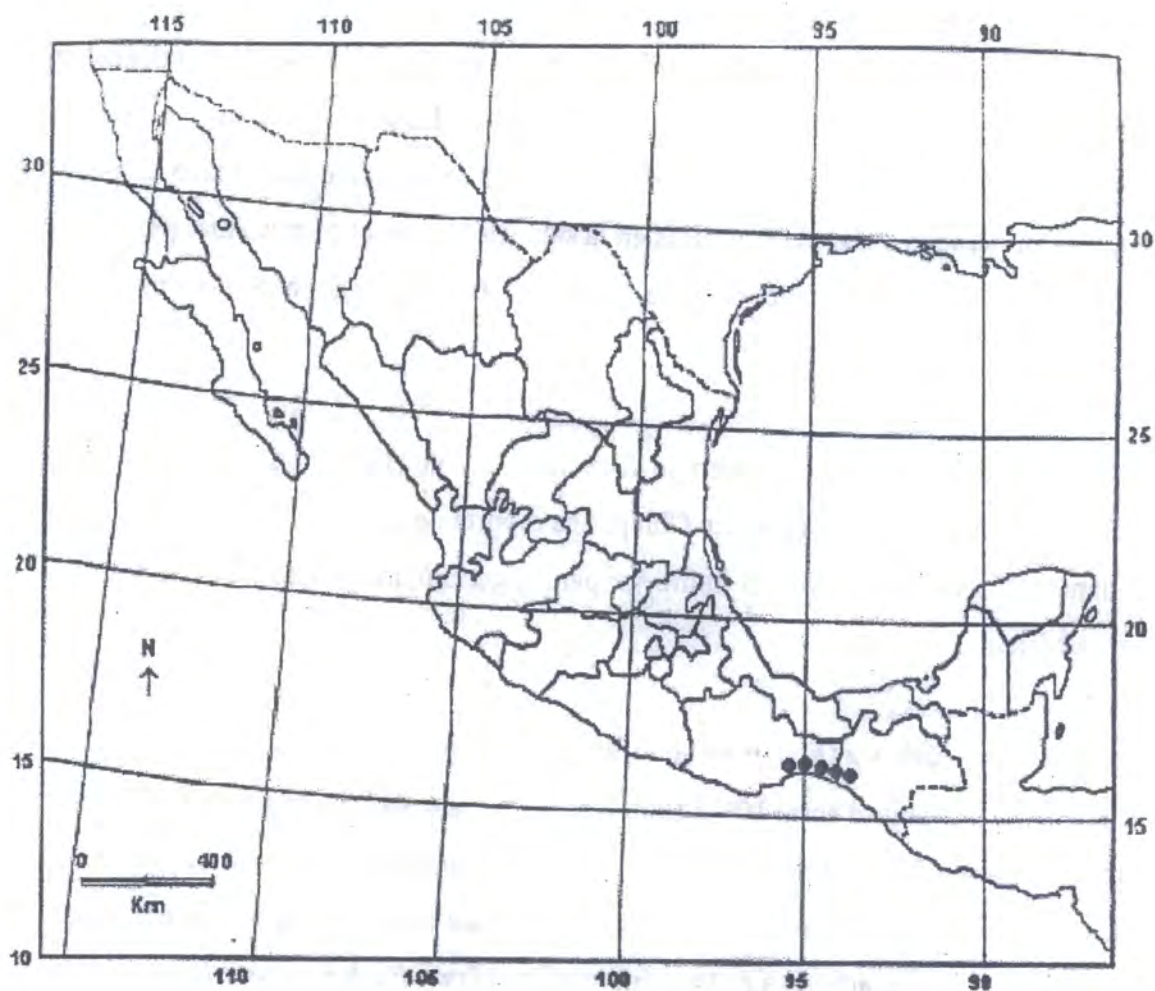


Figura 2. Distribución geográfica en México de *C. brevifolium* Swallen var. *hirsutum*

C. brevifolium var. *ramosum* D. Pacheco ex G. J. Pierce, inédita. Tipo: MÉXICO:

Michoacan: 1 mi S of Nueva Italia, G. J. Pierce 2326 (Holotipo: RM!; Isotipo: US!).

(Figura 6).

Plantas 10-20.0 cm de altura. **Culmos** de aspecto delicado en apariencia, muy delgados, decumbentes, geniculados, con nudos visibles a simple vista; estolones no coloreados, los más largos entre 9.0-13.0 cm largo, generalmente rectos; vainas usualmente más cortas que los entrenudos; láminas de las hojas delgadas, < 3.0 mm ancho, flácidas, entre 2.0-8.0 cm largo. **Ramas** de la inflorescencia 4-5, entre 4.0-5.0 mm largo, con tonalidades rosado

difusas. **Espiguilla central:** gluma superior densamente ciliada en toda la superficie abaxial. Flósculo femenino con lema aristada, 2.7-3.2 mm largo, con esparcidos cilios en las nervaduras, aristas 1.8-2.0 mm largo, antrorsas. **Espiguillas laterales:** gluma superior moderadamente ciliada. Flósculos masculinos o neutros con lemas cortamente aristadas o con el ápice acuminado en la mayoría de los casos, 2.0-2.4 mm largo, con moderados cilios en la superficie abaxial, aristas 0.1 mm largo, antrorsas; páleas generalmente glabras.

Distribución (Figura 3): Esta variedad hasta ahora, ha sido colectada en los alrededores de Apatzingán, Michoacán y en algunos puntos del trayecto comprendido entre la mencionada localidad y Tepacaltepec, en el mismo estado.

Hábitat: Las pocas colecciones halladas de esta variedad, se localizan en matorrales xerófilos y bosques tropicales caducifolios muy perturbados. Las plantas se encontraron creciendo en pequeños manchones, sobre afloramientos rocosos o laderas de origen volcánico, en altitudes que van desde 360 a 540 msnm.

Fenología: El período de floración más abundante se observó en el mes de agosto.

Usos: No se reporta ningún uso para esta planta.

Comentarios: Es posible, que las poblaciones de esta variedad, se hayan reducido considerablemente por efecto de la construcción de la autopista que va desde Nueva Italia a Uruapan, en Michoacán. La población tipo, reportada de Nueva Italia, no fue localizada. Se sugiere que posiblemente ya no exista.

Las plantas de este taxón se distinguen por su aspecto delicado, dado por sus culmos y hojas sumamente delgadas, por lo cual, los nudos a lo largo de los tallos o culmos, son conspicuos. Asimismo, las ramas presentan una coloración rosada difusa. Se reporta un número cromosómico $2n = 40$.

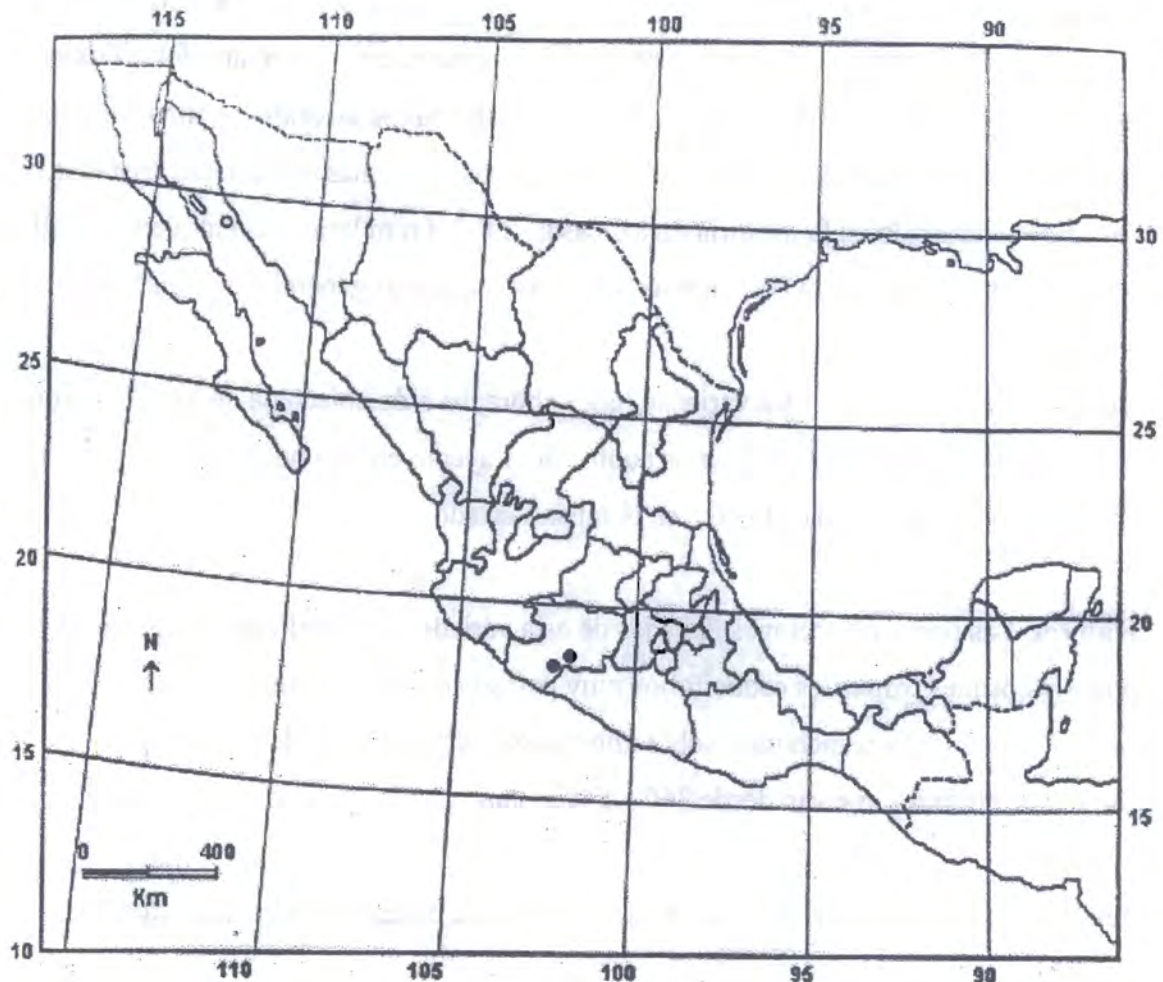


Figura 3. Distribución geográfica de *C. brevifolium* Swallen var. *ramosum*

C. brevifolium var. *sonorense* D. Pacheco ex G. J. Pierce, inédito. Tipo: MÉXICO: Sonora: 5-6 mi N of Guaymas on Hwy 15, in open scrub, sept. 15, 1973, G. J. Pierce 2050 (Isotipo: US!). (Figura 7).

Plantas 15-40 cm de altura. **Culmos** erectos o poco decumbentes, no delicados en apariencia; estolones no coloreados, los más largos hasta 15.0 cm largo, curvos; láminas de las hojas entre 5.0-12.0 cm largo, erectas. **Ramas** de la inflorescencia 5-6, entre 6.0-8.0 mm largo. **Espiguilla central**: gluma superior glabra o en pocos casos con esparcidos cilios en la nervadura. Flósculo femenino con lema largamente aristada, 4.0 mm largo, glabra, aristas

1.5-2.0 mm largo, antrorsas. **Espiguillas laterales:** glumas superiores glabras. Flósculos masculinos o neutros con lemas cortamente aristadas o con el ápice acuminado en la mayoría de los casos, 3.0-3.5, glabras, aristas 0.1 mm largo, antrorsas; páleas glabras.

Distribución (Figura 4): Esta variedad marca el límite norte del género para México, en Magdalena de Quino, Sonora. El límite sur de su distribución se encuentra en Sinaloa.

Hábitat: Es común encontrar esta variedad en los matorrales xerófilos de la costa de Sonora y Sinaloa, así como en el desierto sonorense, en niveles altitudinales que abarcan entre 20 y 700 msnm. El sustrato arbóreo de estos matorrales está constituido principalmente por especies de los géneros *Prosopis*, *Acacia* y *Mimosa*, así como por cactáceas de porte bajo. Las plantas de esta variedad junto a *C. erectum*, soportan las condiciones climáticas más extremas encontradas para el género.

Fenología: Florece y fructifica entre julio y octubre. El ciclo de vida es más corto en el desierto sonorense, donde la floración es abundante en el mes de septiembre.

Usos: En la región de Carbó, Sonora, se observó un bajo consumo de estas plantas por parte de ganado caprino.

Comentarios: Palmer y Beal en 1887, se encuentran entre los primeros colectores que observaron la naturaleza dimórfica de estas plantas. Posteriormente, Griffiths (1912) y Swallen (1937) reconocieron el carácter dimórfico de las inflorescencias, pero no establecieron las diferencias con *C. erectum*, que posee ramas de un solo tipo. Las plantas de esta variedad se distinguen por su talla alta (hasta 40 cm de altura), comparadas con el resto de las variedades. De igual manera, resaltan sus largos estolones curvados, así como sus espiguillas glabras y no coloreadas. Se encontraron al igual que la var. *brevifolium*, poblaciones con números cromosómicos $2n = 40$ y 60 .

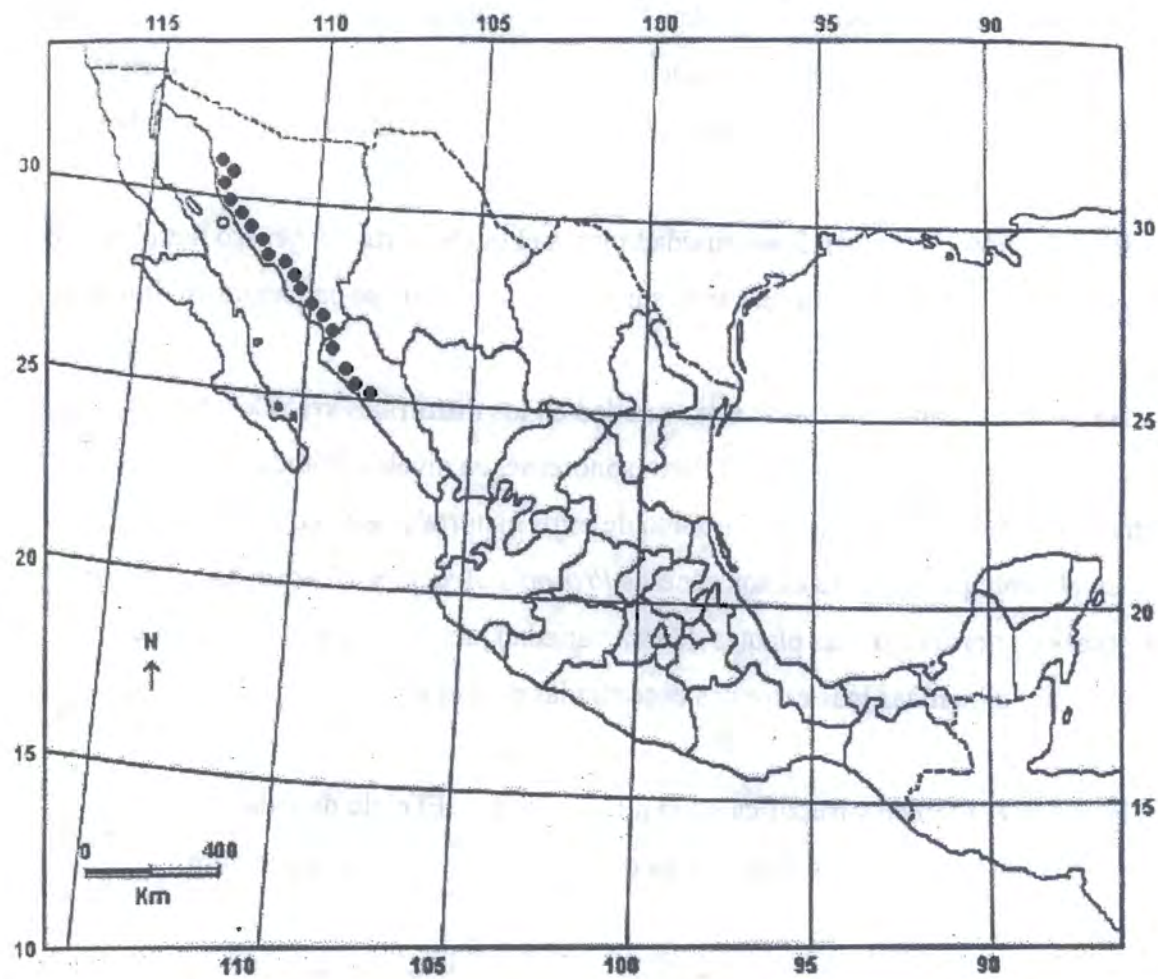


Figura 4. Distribución geográfica de *C. brevifolium* Swallen var. *sonorensis*

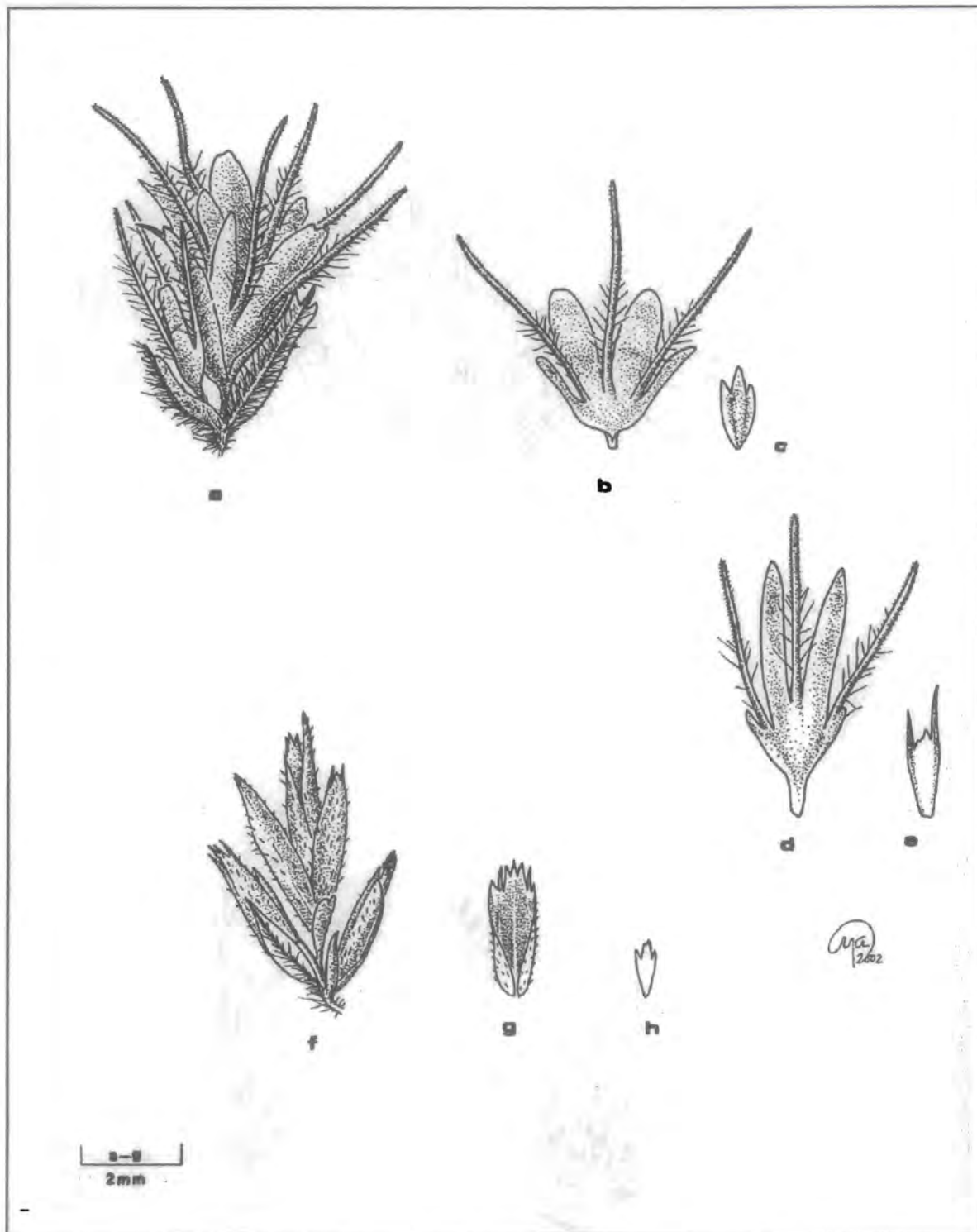


Figura 5. *C. brevifolium* var. *brevifolium*. a) rama con espiguillas de aristas largas; b) lema del flósculo basal de la espiguilla central); c) pálea del mismo flósculo; d y e) lema y pálea del flósculo basal de la espiguilla lateral; f) rama con espiguilla cortamente aristadas o acuminadas; g y h) lema y pálea del flósculo basal en la espiguilla central. Ejemplares de respaldo: Pacheco y Zambrano 2529 y 2572 (HERZU, IZTA, MEXU).

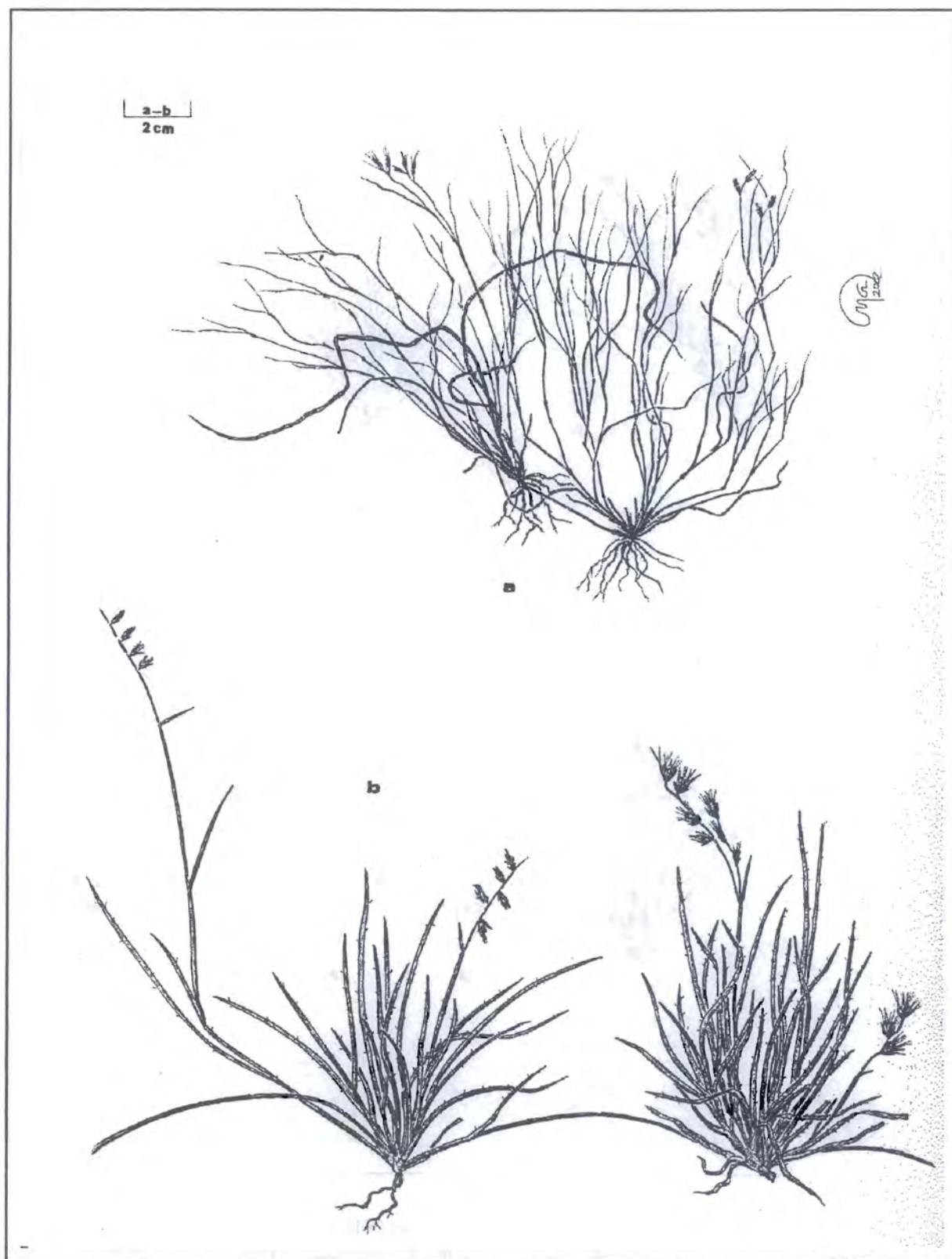


Figura 6. Hábito de las plantas: a) *C. brevifolium* var. *ramosum*; b) *C. brevifolium* var. *brevifolium*. Ejemplares de respaldo: a) Pacheco y Zambrano 2523 (HERZU, IZTA, MEXU); b) Pacheco y Zambrano 2529 (HERZU, IZTA, MEXU).

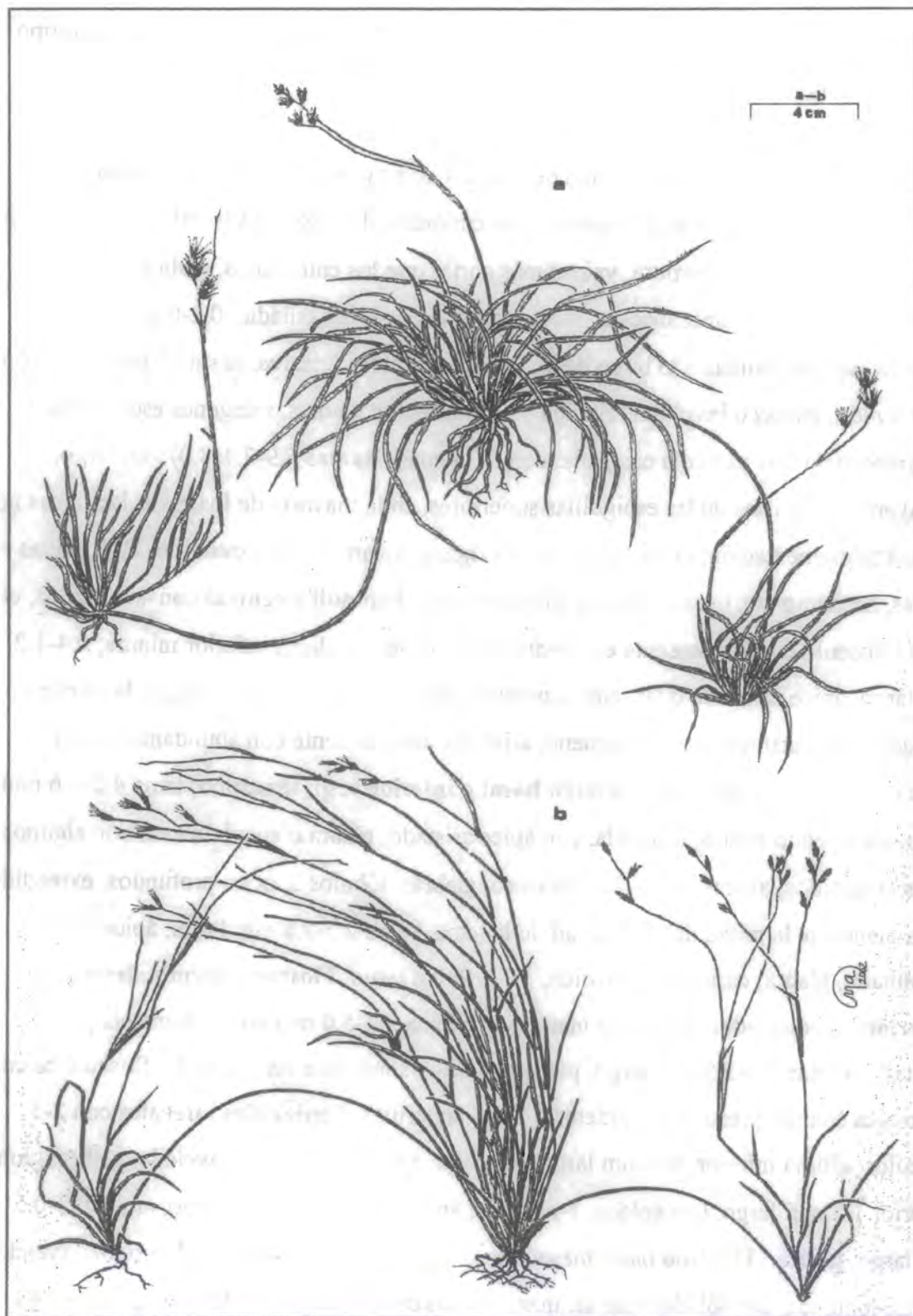


Figura 7. Hábito de las plantas: a) *C. brevifolium* var. *hirsutum*;
 b) *C. brevifolium* var. *sonorensis*. Ejemplares de respaldo: a) Pacheco
 y Zambrano 2591 (HERZU, IZTA, MEXU); b) Pacheco y Zambrano
 2564 (HERZU, IZTA, MEXU).

C. erectum Vasey & Hackel, Bull. Torrey Bot. Club 11: 37, *pl.* 45. 1884. Tipo: U. S. A.: Texas: Western Texas, between El Paso and Presidio, 1883, *V. Havard* 2, (Lectotipo US!). (Figura 9).

Plantas perennes, 20.0-40.0 cm de altura. **Culmos** ramificados, decumbentes o erectos, estoloníferos; estolones fuertemente curvados, de longitud variable (10.0-40.0 cm), glabros, sin coloración púrpura; vainas más cortas que los entrenudos, glabras, no sobrepuestas, lisas, membranáceas, márgenes glabras; lígula ciliada, 0.2-0.3 mm largo. **Hojas** distribuidas a lo largo de los culmos, láminas lineares, hasta 15 cm largo, con ápice agudo, planas o involutas, adaxial y abaxialmente glabras, márgenes escabrosas. **Inflorescencia** una panícula espigada, con 6-7 ramas. **Ramas** 5.9-7.1(8.0) mm largo, incluyendo las aristas de las espiguillas superiores, en la mayoría de los casos las ramas no presentan pigmentación; raquis en forma de zigzag, aplanado, no extendido. **Espiguillas** en tríadas, homomorfas, usualmente sin pigmentación. **Espiguilla central** con 4 flósculos, el cuarto flósculo cuando presente está reducido a una lema; gluma inferior minuta, 0.4-1.2 mm largo, ápice truncado o flavelado, enervia; gluma superior 3.0 mm largo, lanceolada, 1-nervada, ápice acuminado o cortamente aristado, adaxialmente con abundantes cilios hirsutos en toda la superficie. **Flósculo basal o inferior** sécil, femenino; lema 4.2-4.6 mm largo, incluyendo aristas, lobulada, con ápice aristado, glabra o abaxialmente con algunos cilios esparcidos, aristas 3, 1.5-2.1 mm largo, glabras, lóbulos 3, poco profundos, extendidos hasta menos de la mitad de la longitud de la lema; pálea 2.5-2.8 mm largo, ápice acuminado, glabra; cariopsis obovoide, 1.1-1.2 mm largo. **Flósculos terminales o superiores** pedicelados, neutros o masculinos; lema 3.4-5.0 mm largo, 3 aristada, 3 lobulada, aristas 2.0-3.5 mm largo; pálea con las mismas características del flósculo basal; estambres cuando presentes 3, anteras 1.2-1.7, amarillas. **Espiguillas laterales** con 2-3 flósculos; gluma inferior 0.8 mm largo, irregular, ápice truncado o flavelada, glabra; gluma superior 1.3 mm largo, lanceolada, 1-nervada, ápice acuminado o aristado, arista 0.3-0.5 mm largo, glabra. **Flósculo basal masculino o neutro**; lema 2.7-4.2 mm largo, incluyendo aristas, lobulada, con lóbulos que alcanzan menos de la mitad de su longitud, con ápice aristado, glabra, aristas 3, entre los lóbulos, 0.2-1.9 mm largo, glabra; pálea 2.0-3.0 mm largo, ápice acuminado, sin aristas, glabra; cariopsis obovoide, 1.1 mm largo. **Flósculos**

terminales masculinos o neutros; **lema** 3.1-3.3 mm largo, incluyendo aristas, profundamente lobulada, con ápice aristado, glabra, aristas 3, hasta 1.7. mm largo, terminales, lóbulos 3, profundos; pálea 2.5-3.0 mm largo, ápice acuminado, glabra; estambres 3 cuando presentes, anteras 1.2 mm largo, amarillas. Número cromosómico $2n = 20$.

Distribución (Figura 8): Para México se reporta de Ojinaga, Chihuahua, en los límites con Presidio en Estados Unidos. Su principal centro de diversidad se encuentra en el suroeste de Texas, en la región conocida como Big Bend. Una colecta fue realizada recientemente por el Dr. Columbus, hacia el centro del estado de Texas.

Hábitat: Las plantas de esta especie se localizan dentro del desierto Chihuahense, en niveles altitudinales entre 700 y 800 msnm. Aquí se les encuentra creciendo en manchones aislados, intercalados en el matorral xerófilo, con predominio de agaváceas, fouquieriáceas, euphorbiáceas y mimosáceas. Los suelos son gravosos, de color blanco o rojizos. En Texas se reporta para niveles altitudinales menores a 1000 m y asociado al tipo de vegetación llamada "mesquite-grassland" (Leopold, 1950).

Fenología: Florece y fructifica entre los meses de junio a septiembre. Sin embargo, aunque los dos estadios fenológicos abarcan períodos muy cortos, se encontró solo un ejemplar herborizado en buen estado con fecha 21 de octubre. Quizás, en el año que se realizó esta colecta, la temporada de lluvias fué más tardía que el registro promedio.

Comentarios: De todas las especies de *Cathestecum*, esta fué la única que no se colectó durante el trabajo de campo de este estudio. Se visitaron las localidades reportadas para México en Ojinaga, Chihuahua, pero las poblaciones de plantas ya estaban totalmente secas y no pudieron colectarse. Bjorkman (1976) señala que la sensibilidad a las heladas hace que la mayoría de las especies C4 desplacen su período de floración como una adaptación fisiológica. Esto podría aplicarse para *C. erectum* que soporta las condiciones climáticas más extremas reportadas para el grupo.

Por otra parte, la identificación de plantas pertenecientes a esta especie, especialmente las colectadas en territorio mexicano, ha sido objeto de múltiples interpretaciones y ambigüedades dentro de trabajos florísticos y tratamientos taxonómicos realizados. Especímenes de *Cathestecum* colectados por Palmer en 1869, en localidades de Sonora (Guaymas, riveras del río Yaqui, Alamos, Ymala), así como en Jalisco (Tequila) y Colima, fueron identificados por Griffiths (1912) como *C. erectum*. El mismo Griffiths en 1904, reporta colectas realizadas entre Imuris y Santa Ana, en el estado de Sonora, México. De igual manera, hace referencia a un espécimen de Hitchcock proveniente del río Balsas en Guerrero. Todas estas colecciones tienen en común la presencia de ramas dimorfas en la inflorescencia, lo cual había sido señalado por Griffiths como un carácter muy variable. Sin embargo, este dimorfismo en las ramas, no fué la base principal usada por Swallen en 1937 para proponer a *C. brevifolium* como una especie nueva dentro del género. De igual manera, las colectas que identificó como *C. erectum*, también tenían ramas dimorfas.

Posteriormente, Pierce (1979), establece diferencias entre *C. erectum* y *C. brevifolium*. La primera se caracteriza por ser una especie diploide, con largos estolones arqueados y ramas homomorfas, mientras que la segunda, es diploide-poliploide, con estolones variables y ramas dimorfas. Los resultados encontrados en el presente trabajo para estas especies, son consistentes con la propuesta de Pierce. Asimismo, como se mencionó anteriormente, la distribución de *C. erectum* está limitada al suroeste de Texas en Estados Unidos y áreas adyacentes en el límite con México, mientras que *C. brevifolium* presenta el patrón de distribución más amplio conocido dentro del género, encontrándose en 15 estados de la República Mexicana.

C. erectum se diferencia de las otras especies con ramas homomorfas, por sus largos y fuertemente curvados estolones. No presenta extensión del raquis en las ramas de la inflorescencia, carácter que es compartido con *C. varium* y *C. tamaulipense*. Puede diferenciarse de *C. prostratum* porque esta última sí posee un raquis extendido a manera de arista. Las glumas y lemas de *C. erectum* son glabras, lo que la separa de *C. varium* principalmente.

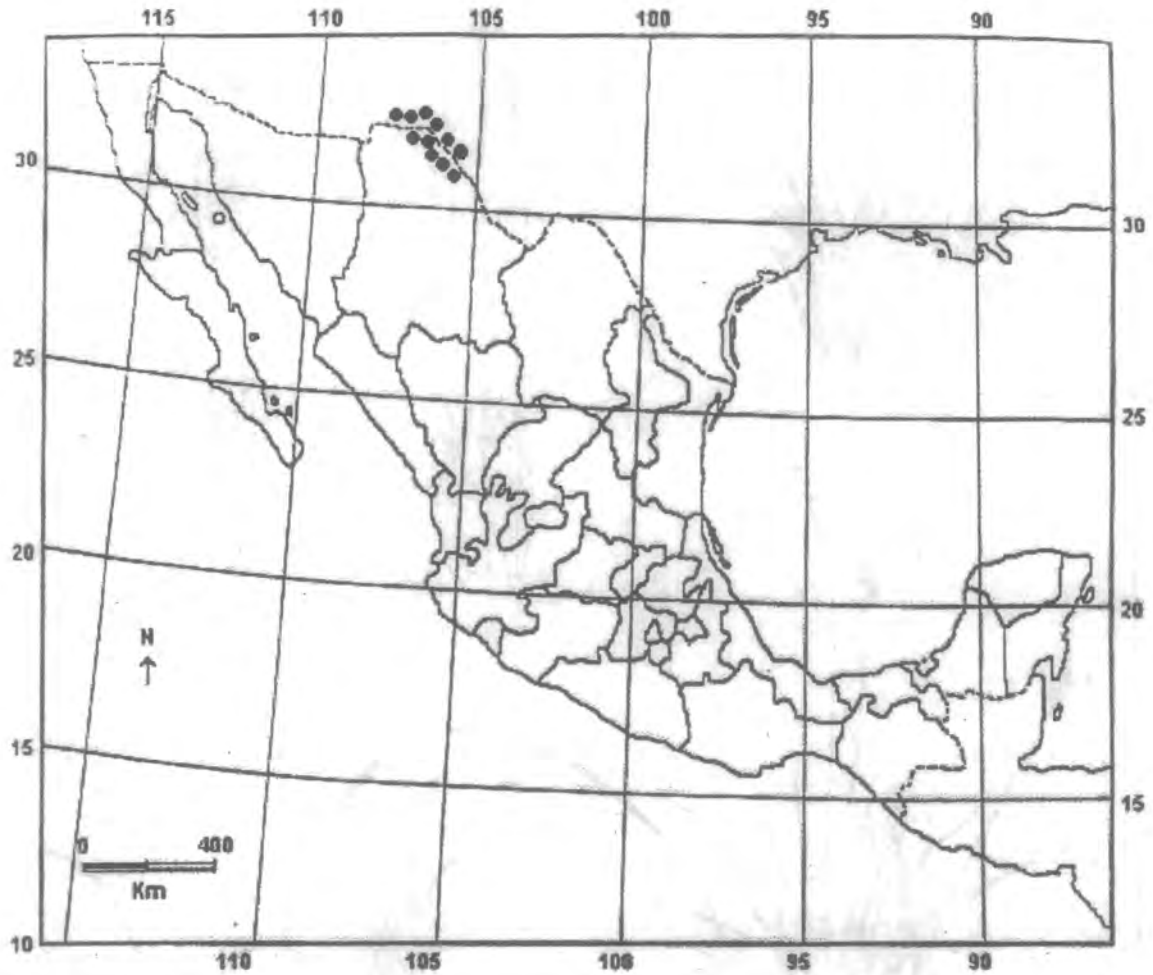


Figura 8. Distribución geográfica en México y límites con Texas, EUA, de *C. erectum*

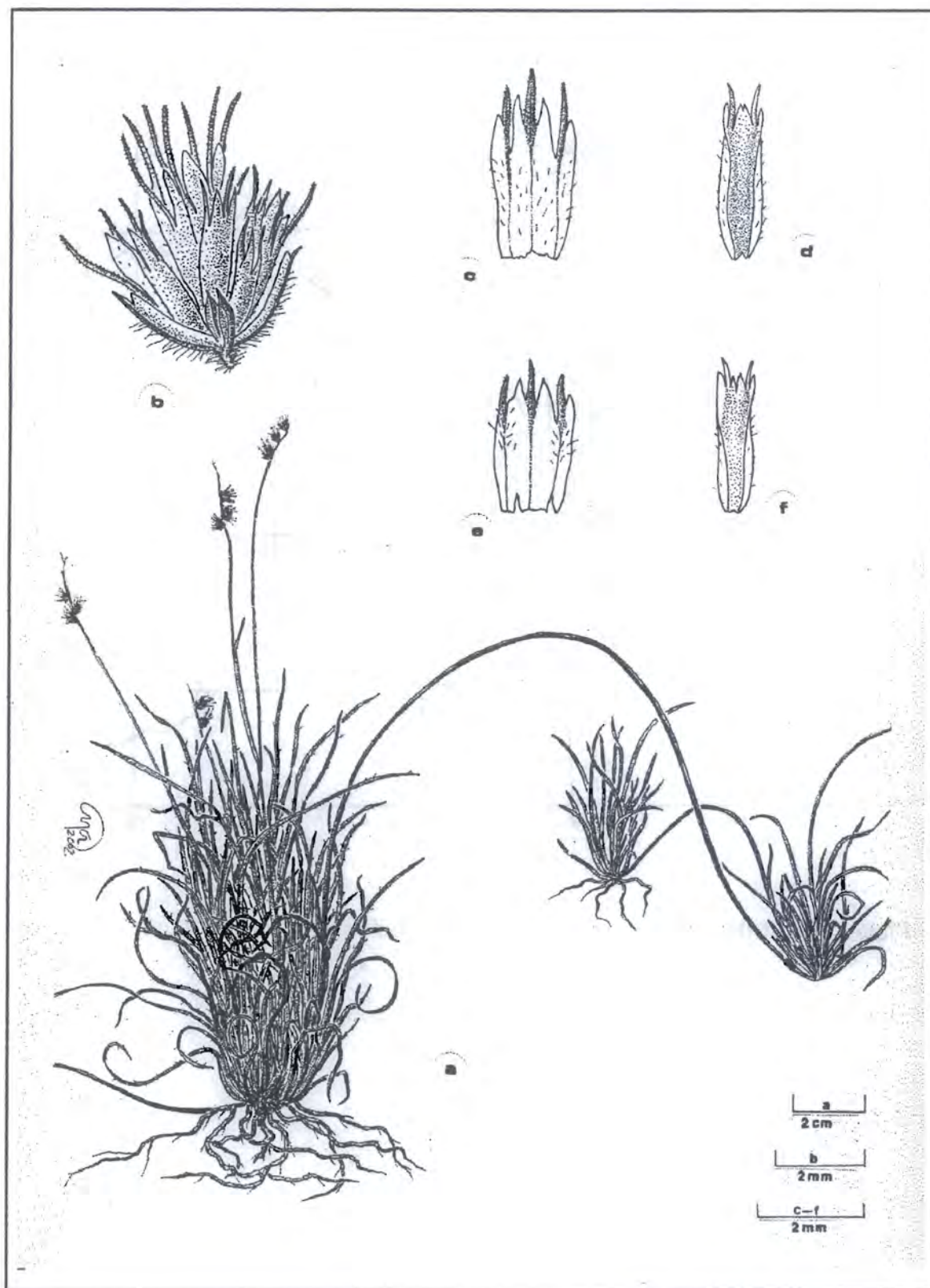


Figura 9. *C. erectum*. a) hábito de la planta; b) rama de la inflorescencia, vista general; c y d) lema y pálea del flósculo basal de la espiguilla central; e y f) lema y pálea del flósculo basal de la espiguilla lateral. Ejemplar de respaldo: Chiang & Wendt 9237 (MEXU).

Cathestecum prostratum J. Presl, Rel. Haenk. 1: 295. Pl. 42. 1830. Fragmento Tipo: MÉXICO: Sin localidad exacta, *T. Haenke s.n.* (US!). Holotipo no localizado.

Cathestecum annuum Swallen, J. Wash. Acad. Sci. 27: 497. 1937. Tipo: MÉXICO: Guerrero: Balsas, on open gravelly ground, altitude 1500 ft., september 9, 1910, *A. S. Hitchcock 6776* (Holotipo: US!; Isotipo: TEX!). (Figuras 11 y 12).

Plantas anuales, probablemente bianuales, 15-43 cm de altura. **Culmos** ramificados, postrados o decumbentes, en algunos casos erectos, geniculados en los nudos, estoloníferos; estolones rectos a ligeramente curvos, de longitud variable (4.3 hasta 18.0 cm de largo), glabros, en ocasiones con coloración púrpura; vainas más cortas que los entrenudos, no sobrepuestas, algunas veces las vainas superiores cubriendo ligeramente las ramas de los culmos, glabras, lisas, membranáceas, márgenes con pocos cilios esparcidos; lígula ciliada, 0.2-0.3 mm largo. **Hojas** distribuidas a lo largo de todo el culmo, más pequeñas en los culmos superiores; láminas lineares, 3-12 cm largo, ápice agudo, planas o involutas, adaxialmente glabras o esparcidamente hirsutas, abaxialmente glabras o hirsutas, márgenes escabrosas. **Inflorescencia** una panícula espigada, exerta y terminal, con hasta 11 ramas. **Ramas** 5.7-9.8 mm largo, incluyendo las aristas de las espiguillas superiores, de un solo tipo (homomorfas); raquis en forma de zigzag, aplanado, extendido en forma de una arista en la base de las espiguillas, arista no ramificada o bifida, que alcanza cerca de la mitad o 2/3 partes del largo de la rama, densamente ciliada, usualmente púrpura. **Espiguillas** en tríadas, homomorfas. **Espiguilla central** con 3-4 flósculos, el cuarto flósculo cuando presente está reducido a la lema; gluma inferior minuta, aproximadamente 0.3-1.2 mm largo, ápice truncado o flavelado, enervia; gluma superior desarrollada, 4.1-5.3 mm largo, lanceolada, 1-nervada, ápice acuminado o cortamente aristado, adaxialmente con abundantes cilios en las nervaduras o en toda la superficie. **Flósculo basal o inferior** sésil, femenino o perfecto; lema 4.1-4.8 mm largo, incluyendo aristas, lobulada, con ápice aristado, adaxialmente ciliada, aristas 2-3, 1.1-1.2 mm largo, con bases glabras o ciliadas, lóbulos 3-4, profundos, extendidos hasta las 2/3 partes de la longitud de la lema; pálea 3.2-3.8 mm largo, ápice cortamente aristado, glabra, aristas 2, < 1 mm largo; estambres 3, anteras 1.5-2.5 mm largo, amarillas; cariopsis obovoide, 1.3 mm largo. **Flósculos**

terminales o superiores pedicelados, masculinos; lema 5.3-5.6 mm largo, 3-aristada, 3-4-lobulada, aristas hasta 4.2 mm largo, púrpura; pálea con las mismas características del flósculo basal. **Espiguillas laterales** con 2 flósculos; gluma inferior 1.4-1.8 (2.0) mm largo, ápice acuminado o agudo, enervia; gluma superior 3.4-4.2 mm largo, lanceolada, 1-nervada, ápice acuminado o aristado, arista 0.7 mm largo, adaxialmente con abundantes cilios en toda la superficie. **Flósculos** masculinos o neutros, uno pedicelado, uno sésil; lemas 3.6-4.4 mm largo, incluyendo aristas, lobuladas, con ápice aristado, adaxialmente con abundantes cilios en toda la superficie, aristas 3, hasta 2.0 mm largo, terminales, con bases densamente ciliadas, lóbulos 3-4, profundos; pálea 2.5-3.6 mm largo, ápice acuminado, sin aristas, escasamente ciliada en las nervaduras; estambres 3, anteras 1-5-1.6 mm largo, amarillas. Número cromosómico $2n = 20$.

Distribución (Figura 10): Esta especie tiene su centro de diversidad en México, en los estados de Guerrero, Morelos, Michoacán, Oaxaca y Puebla. Es muy abundante en la cuenca del Río Balsas.

Hábitat: Se localiza en matorrales xerófilos y bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 1978), entre 300 y 1100 msnm. Las plantas de esta especie crecen en una variedad de suelos, que van desde sustratos superficiales rocosos, hasta suelos arenosos. En Puebla, en la región comprendida entre Izúcar de Matamoros y Acatlán forman extensas áreas abiertas de pastizales secundarios en el bosque tropical caducifolio, con predominancia de especies de *Bursera*. En el trayecto entre Iguala y Chilpancingo, también forman zonas de pastizales dentro del matorral xerófilo. Asimismo, están asociadas a laderas o colinas pedregosas bajas.

Fenología: Florece y fructifica entre los meses de agosto y noviembre. La floración más abundante se observa en el mes de septiembre.

Usos: El consumo de estas plantas por parte de bovinos y caprinos es común. En el estado de Michoacán, se encontraron poblaciones creciendo en áreas dedicadas a la

producción de miel. La floración de las mismas era abundante, por lo que se presume que están asociadas a la flora melífera de la región (Pacheco, obs. pers).

Comentarios: Dentro del género, *C. prostratum* es la única especie que presenta un raquis extendido a manera de una arista en las ramas de la inflorescencia. Pierce (1979) propuso a *C. sarmentosum* como una nueva especie, cercanamente relacionada a *C. prostratum*. Según este autor, ambas comparten la característica del raquis extendido, pero difieren en su hábito (duración) y la naturaleza de los estolones. En este trabajo, se considera que las plantas incluidas por Pierce como *C. sarmentosum*, pertenecen a *C. prostratum*.

De acuerdo a los resultados obtenidos en este trabajo, las características usadas por Pierce para separar estos taxa, resultan fenotípicamente plásticas. Cuando las plantas se encontraron creciendo en áreas más abiertas, sin presión de pisoteo y consumo por parte de animales, las plantas son más vigorosas y con una mayor cantidad de hojas. Los estolones son más largos y están coloreados de púrpura. Además las plantas pueden formar pequeñas macollas, por lo que su hábito se considera bianual o perenne. Lo contrario ocurre con las plantas que crecen en laderas o zonas más escarpadas, sometidas a presiones de pastoreo. Estas plantas tienen por lo general estolones más cortos, que pueden ser coloreados o no. El hábito es decumbente o semiprostrado, con proliferación de ramas en los culmos superiores. Asimismo, cuando crecen en suelos arenosos, el sistema radical es más superficial, considerándose su duración como anual.

Con relación a las características reproductivas, no hubo diferencias significativas en el material revisado. Todas las plantas presentaron ramas con espiguillas homomorfas, el flósculo basal en la espiguilla central es femenino o perfecto y frecuentemente se observa un cuarto flósculo reducido a una lema en la misma espiguilla. Por otra parte, en el trabajo molecular, se utilizaron dos muestras consideradas por Pierce como posibles híbridos entre *C. prostratum* y *C. sarmentosum*. Al analizar las secuencias obtenidas e incluirlas en el estudio cladístico, estas se ubicaron en un gran clado que reunía plantas identificadas como *C. prostratum*, lo que indicaba que se trataba de un solo taxón.

El trabajo de Pierce es inédito, por lo que no se puede aplicar el principio de sinonimia para *C. sarmentosum*.

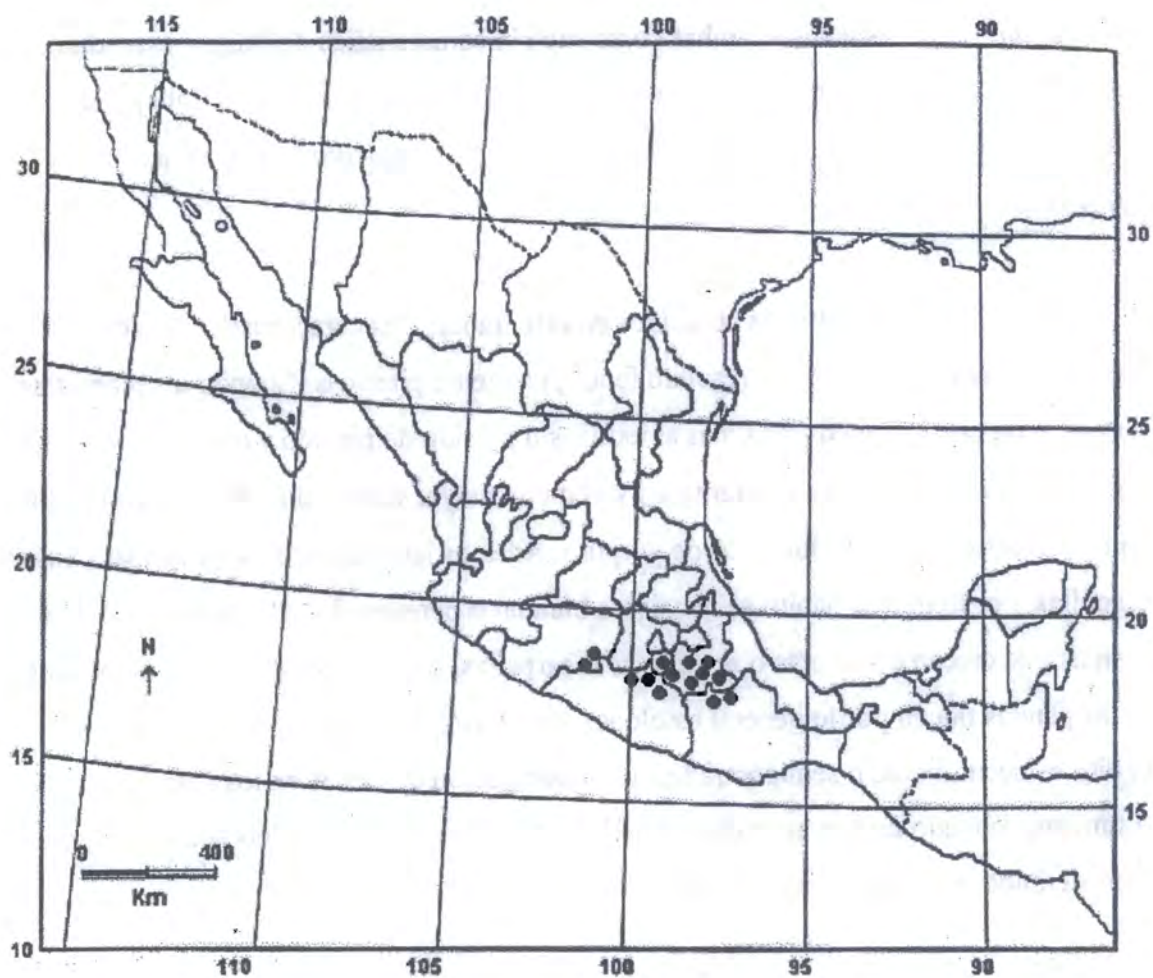


Figura 10. Distribución geográfica de *C. prostratum*

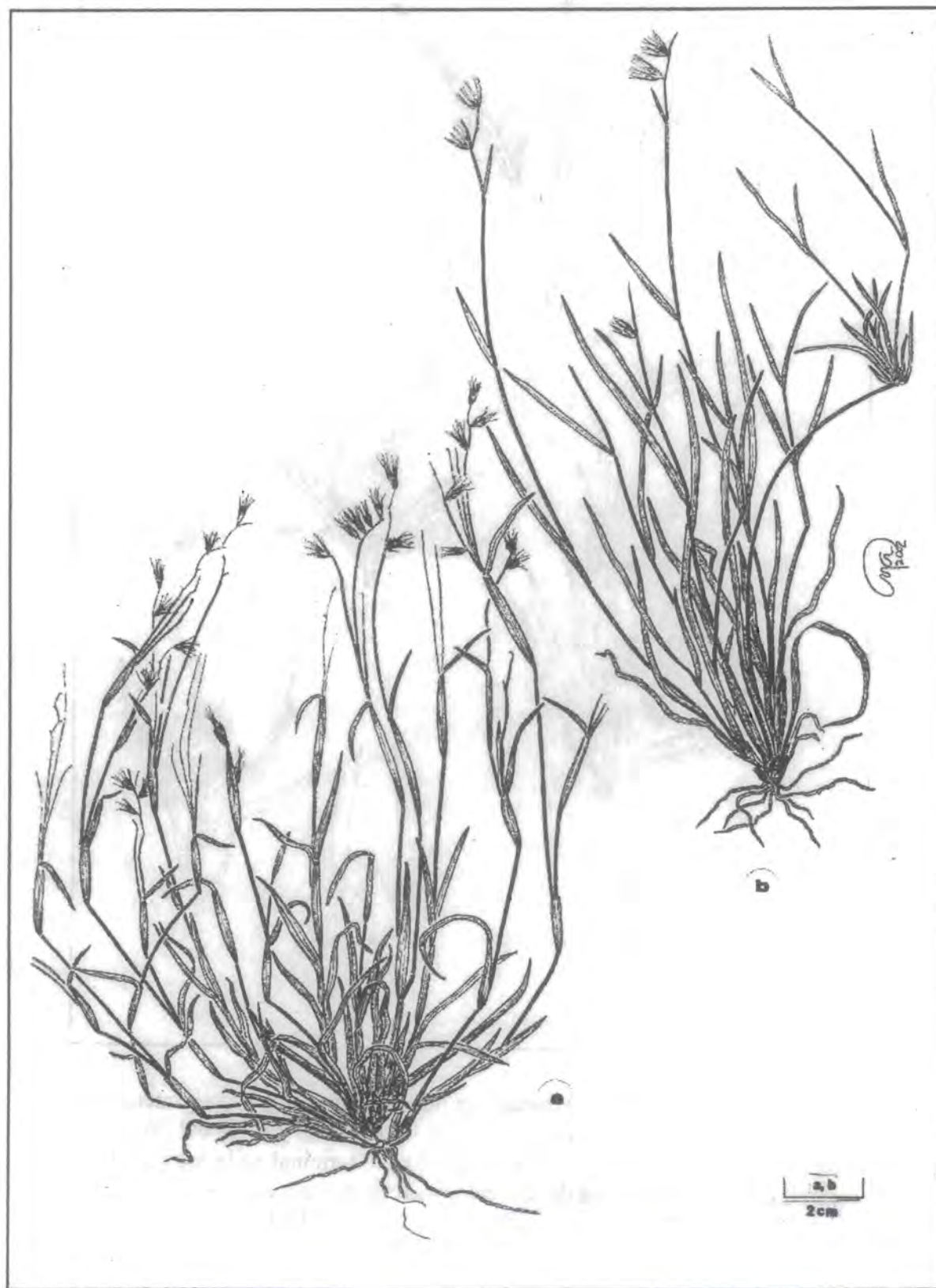


Figura 11. *C. prostratum*. a) planta con hábito decumbente o semiprostrado; b) planta con hábito erecto. Ejemplar de respaldo: Pacheco y Zambrano 2531 (HERZU, IZTA, MEXU).

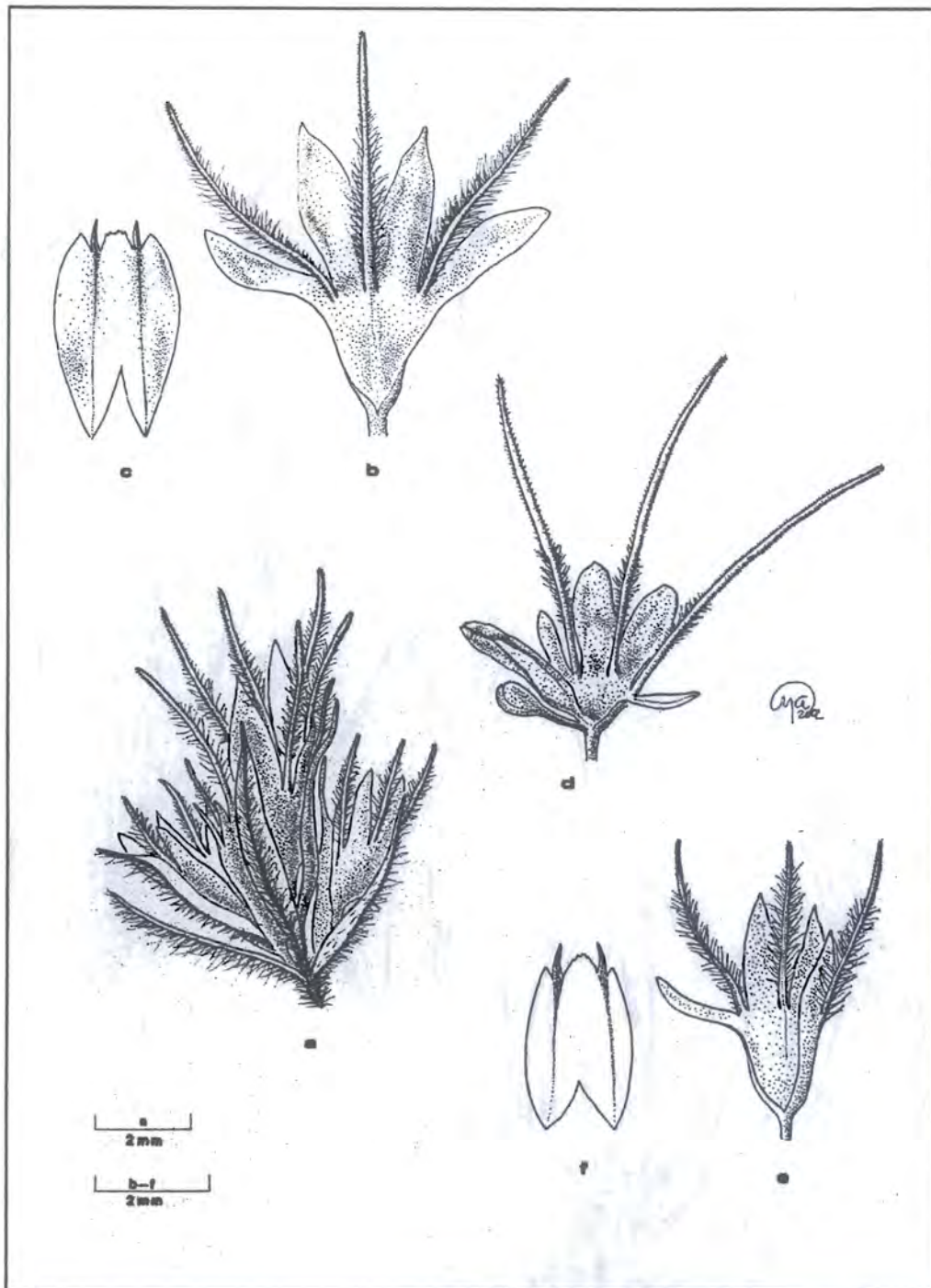


Figura 12. *C. prostratum*. a) rama de la inflorescencia con raquis extendido a manera de una arista densamente ciliada; b) y c) lema y pálea del flósculo basal en la espiguilla central; d) lema de flósculo terminal en la espiguilla central; e) y f) lema y pálea del flósculo basal en la espiguilla lateral. Ejemplar de respaldo: Pacheco y Zambrano 2531 (HERZU, IZTA, MEXU).

C. tamaulipense D. Pacheco & O. Zambrano ex G. J. Pierce, inédita. Tipo: MÉXICO:

Tamaulipas: 11 km N of Santander Jimenez, on low plateau about 100 ft. Above surrounding coastal plain, low scrub forest region, common along roadside, oct. 23, 1975, *G. J. Pierce 2420* (Isotipo: US!). (Figura 14).

Plantas perenne, 10-15 cm de altura. **Culmos** no ramificados, erectos, cespitosos, con cortos rizomas y estoloníferos; estolones rectos, cortos (menos de 8.0 cm largo), pubescentes en los nudos, en ocasiones con coloración púrpura; vainas más cortas o más largas que los entrenudos, ciliadas en la base, lisas, membranáceas, márgenes glabras; lígula ciliada, 0.4-1.5 mm largo. **Hojas** distribuidas en la base de los culmos; láminas lineares, hasta 10 cm largo, con ápice acuminado, planas o involutas, adaxialmente con cilios largos, abaxialmente glabras, márgenes escabrosas, con prominentes agijones en la parte superior de la lámina. **Inflorescencias** dos panículas espigadas: una terminal y exerta; la otra en la base de los culmos e inserta, ambas dispuestas en la misma planta y con 3-4 ramas. **Ramas** 5.0-5.2 mm largo, heteromorfas; raquis en forma de zigzag, aplanado, no extendido. **Espiguillas** ligeramente dimorfas, las de las ramas de la inflorescencia terminal con aristas ligeramente más largas, frecuentemente con tonalidades púrpura discontinuas. **Espiguilla central** con 3 flósculos; gluma inferior 0.8-0.9 mm largo, ápice truncado o flavelado, con variadas tonalidades púrpuras, enervia; gluma superior 2.5-3.1 mm largo, lanceolada, 1-nervada, ápice cortamente aristado, arista 0.3 mm largo, abaxialmente con abundantes cilios largos e hirsutos en toda la superficie. **Flósculo basal o inferior** sésil, perfecto, raramente solo femenino; lema 3.2-3.5 mm largo, incluyendo aristas, lobulada, con ápice aristado, abaxialmente con moderados cilios en las márgenes, aristas 3, 0.2 mm largo, glabras, lóbulos 3, extendidos hasta la mitad de la longitud de la lema; pálea 2.0-2.5 mm largo, ápice cortamente aristado, glabra, aristas 0.2 mm largo; cariopsis no observada, estambres 3, anteras 2.0 mm largo, amarillas. **Flósculos terminales o superiores** pedicelados, masculinos, raramente neutros; lema 3.0-3.6 mm largo, 3 aristada, 3 lobulada, aristas 0.3-1.0 mm largo, lóbulos apicales, no profundos; pálea ligeramente más corta que la lema, ápice cortamente aristado, glabra, aristas 1.0 mm largo; estambres 3, anteras 1.1-1.2, mm largo, amarillas. **Espiguillas laterales** con 2-3 flósculos; gluma inferior 0.8-1.0 mm largo, ápice truncado o flavelado; gluma superior 3.0-3.2 mm largo, lanceolada, 1-

nervada, ápice cortamente aristado, arista 0.3 mm largo, abaxialmente con abundantes cilios. **Flósculo** basal masculino; lema 2.9-3.2 mm largo, incluyendo aristas, lobulada, con lóbulos que alcanzan menos de la mitad de la longitud de la lema, con ápice aristado, abaxialmente con pocos cilios esparcidos en las márgenes, aristas 3, 0.3 mm largo, ciliadas en la base; pálea con las mismas características del flósculo basal; estambres 3, anteras 1.3-1.4 mm largo, amarillas. **Flósculos** terminales masculinos; lema, pálea y estambres con características similares a las observadas en la espiguilla central. Número cromosómico $2n = 20$.

Distribución (Figura 13): Esta especie se ha colectado solamente hacia el noreste de Ciudad Victoria, Tamaulipas, en la localidad de Santander Jiménez.

Hábitat: Las plantas de esta especie se localizan en una franja situada entre las Sierras de Tamaulipas y San Carlos, a una altitud entre 140 y 250 msnm. Crecen en zonas perturbadas derivadas de matorrales xerófilos, con predominancia de leguminosas arbóreas y cactáceas de porte bajo. Los suelos están fuertemente compactados y son pedregosos, de color blanco, muy calizos o salinos. Se debe destacar que estas zonas actualmente son ejidos, donde la actividad principal es la ganadería caprina y en menor proporción la bovina. Las poblaciones de estas plantas son muy escasas, distribuyéndose en forma de manchones pequeños.

Fenología: La floración y fructificación de las plantas de esta especie, se produce entre septiembre y diciembre. El pico de floración es en el mes de noviembre.

Usos: Se reporta un uso forrajero, especialmente por ganado caprino.

Comentarios: Esta especie fue propuesta por Pierce en 1979 como un nuevo taxón dentro del género, sin embargo, no fue publicada. Dicho autor encontró suficientes características morfológicas para proponer su separación, entre las cuales destacó el hábito cespitoso de las plantas, la presencia de ramas homomorfas en las inflorescencias y el menor tamaño de las espiguillas. En este estudio, se considera, que efectivamente se trata

de una especie con atributos particulares, que permiten proponerla como un nuevo integrante de *Cathestecum*. Entre estas características resaltan las siguientes: - hábito estrictamente cespitoso (lo que coincide con las observaciones de Pierce); - presenta un máximo de 4 ramas por inflorescencia, representando el menor número encontrado para el género; - las láminas de las hojas presentan prominentes aguijones en las márgenes superiores; - el sexo de las espiguillas terminales siempre es masculino; - las lemas y las páleas de los flósculos terminales, tanto de la espiguilla central como de la lateral, son muy similares.

Adicionalmente, las ramas de las inflorescencias son ligeramente dimorfas, dispuestas en inflorescencias separadas, pero en la misma planta. Esta última característica señalada no coincide totalmente con las observaciones de Pierce, quien consideró la presencia solo de ramas homomorfas ubicadas en una sola inflorescencia. Quizás, por el hecho de que la inflorescencia basal está oculta en los culmos inferiores, no fue observada por él. Asimismo, en el estudio fitoquímico, *C. tamaulipense* presentó el mayor número de compuestos flavonoides registrados entre todos los taxa analizados (15 en total), dos de los cuales resultaron exclusivos.

Por otro lado, *C. tamaulipense* y algunas variedades de *C. brevifolium*, pueden relacionarse superficialmente, por la talla de las plantas y el tamaño pequeño de las espiguillas. Sin embargo, aunque las dos especies, poseen ramas heteromorfas en sus inflorescencias, la posición de las mismas varía en cada caso. Como se mencionó anteriormente, *C. brevifolium* presenta las inflorescencias separadas en diferentes plantas, así como ramas con espiguillas marcadamente dimorfas. En contraste, las inflorescencias heteromorfas de *C. tamaulipense* se disponen en una misma planta, y las ramas, presentan espiguillas ligeramente diferentes en cuanto a su forma.

Asimismo, esta especie se diferencia de *C. prostratum* por la ausencia del raquis extendido en la espiguilla. De *C. varium* y *C. erectum*, se puede distinguir por el tamaño de sus culmos, la longitud de los estolones y el tamaño de las ramas en las inflorescencias.

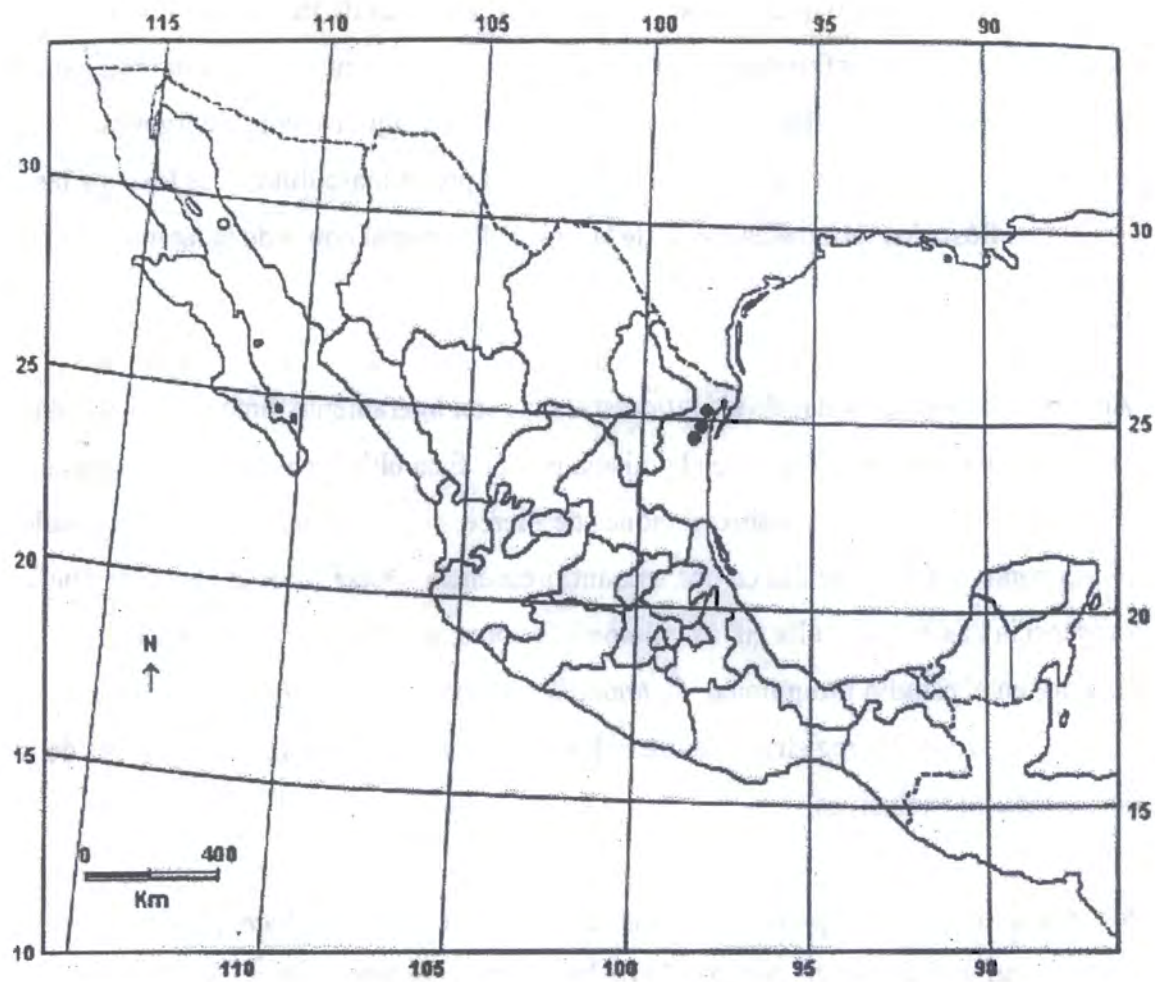


Figura 13. Distribución geográfica de *C. tamaulipense*

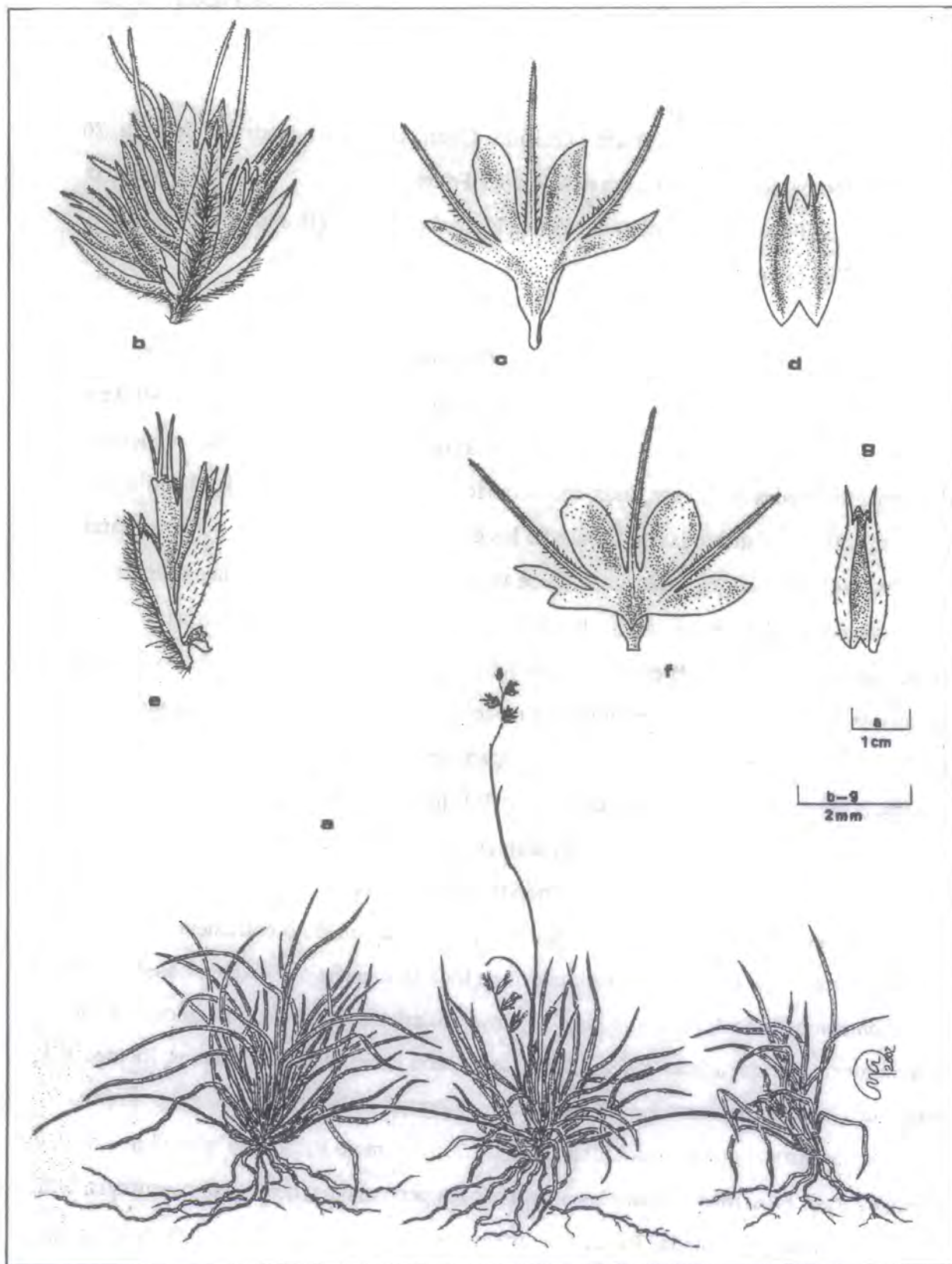


Figura 14. *C. tamaulipense*. a) hábito de las plantas; b) rama localizada en inflorescencia basal, con espiguillas aristadas; c y d) lema y pálea del flósculo basal en la espiguilla central; e) espiguilla lateral; lema y pálea del flósculo basal en la espiguilla lateral. Ejemplar de respaldo:

C. varium Swallen, J. Wash. Acad. Sci. 27: 498. 1937. Tipo: MÉXICO: Puebla: Tehuacán, august 9, 1910, A. S. Hitchcock 6072 (Holotipo US!; Isotipo TEX!).

Cathestecum stoloniferum (Fourn.) Griffiths, Contr. U. S. Natl. Herb. 14: 362, fig. 26. 1912. Tipo basado en *Atheropogon stolonifer* Fourn., Mex. Pl. 2: 140. 1881, México: Oaxaca [La Parada, Sierra de Oajaca], F. M. Liebmann 588 (Holotipo US!; Isotipo: TEX). (Figura 16).

Plantas perennes, 12-15.0 cm de altura. **Culmos** ramificados, erectos, formando pequeñas macollas, estoloníferos, los estolones curvos, de longitud variable (5.0-9.0 cm), glabros, sin coloración púrpura; vainas más cortas que los entrenudos, no sobrepuestas, densamente ciliadas en la base, lisas, membranáceas, márgenes glabras; lígula ciliada, 0.3 mm largo. **Hojas** distribuidas en la base de los culmos, enroscadas en su madurez; láminas lineares, 2-4(6) cm largo, rígidas, con ápice agudo, planas o involutas, adaxialmente hirsutas o esparcidamente ciliadas, abaxialmente glabras, márgenes escabrosas.

Inflorescencia una panícula espigada, con 5-6 ramas. **Ramas** 6.0-8.1 mm largo, incluyendo las aristas de las espiguillas superiores, de un solo tipo (homomorfas), con tonalidades púrpura discontinuas; raquis en forma de zigzag, aplanado, no extendido. **Espiguillas** en tríadas, homomorfas. **Espiguilla central** con 3-4 flósculos, el cuarto flósculo cuando presente está reducido a una lema profundamente partida o lobulada; gluma inferior 0.7-0.8 mm largo, ápice truncado o flavelado, enervia; gluma superior 4.0 mm largo, lanceolada, 1-nervada, en ocasiones con tonalidades púrpura, ápice acuminado o cortamente aristado, adaxialmente con abundantes cilios hirsutos en toda la superficie. **Flósculo basal o inferior** sésil, femenino; lema 4.5-5.2 mm largo, incluyendo aristas, lobulada, con ápice aristado, abaxialmente ciliada, aristas 3, 2.0-2.8 mm largo, con bases glabras o ciliadas, lóbulos 3-4, profundos, extendidos hasta las 2/3 partes de la longitud de la lema; pálea 3.2-3.8 mm largo, ápice cortamente aristado, glabra, aristas 2, 0.5 mm de largo; cariopsis obovoide, 0.7-1.6 mm largo. **Flósculos terminales o superiores** pedicelados, neutros o masculinos; lema 6.0-6.3 mm largo, 3 aristada, 3 lobulada, aristas hasta 4.8 mm largo, púrpuras; pálea con las mismas características del flósculo basal; estambres cuando presentes 3, anteras 1.5-1.6, amarillas. **Espiguillas laterales** con 2-3 flósculos; gluma inferior bien desarrollada, 1.5-2.8

mm largo, ápice acuminado o cortamente aristado, 1-nervada, arista cuando presente 0.8 mm largo, abaxialmente con cilios esparcidos en toda la superficie; gluma superior 3.4-4.2 mm largo, lanceolada, 1-nervada, ápice acuminado o aristado, arista 0.5-1.0 mm largo, adaxialmente hirsuta en toda la superficie. **Flósculo** basal femenino o perfecto; lema 4.4 mm largo, incluyendo aristas, lobulada, con lóbulos que alcanzan menos de la mitad de su longitud, con ápice aristado, adaxialmente con abundantes cilios en toda la superficie, aristas 3, entre los lóbulos, 2.7 mm largo, ciliadas en la mitad inferior; pálea 2.0-3.0 mm largo, ápice acuminado, sin aristas, escasamente ciliada en las nervaduras; estambres 3, anteras 1.7 mm largo, amarillas; cariopsis obovoide, 0.6-0.8 mm largo. **Flósculos** terminales masculinos o neutros; lema 3.1-6.2 mm largo, incluyendo aristas, profundamente lobulada, con ápice aristado, adaxialmente con abundantes cilios en toda la superficie, aristas 3, hasta 4.2 mm largo, terminales, con bases densamente ciliadas, lóbulos 3, profundos; pálea 2.5-3.6 mm largo, ápice acuminado o cortamente aristado, glabra; estambres 3 cuando presentes, anteras 1.3 mm largo, amarillas. Número cromosómico $2n = 20$.

Distribución (Figura 15): Esta especie se conoce solo del Valle de Tehuacán, entre los estados de Puebla y Oaxaca. Es más abundante hacia el suroeste de Tehuacán, tomando como referencia la carretera Huajuapán de León-Tehuacán.

Hábitat: Se localiza en matorrales xerófilos y selva baja caducifolia, en niveles altitudinales entre 1570 y 1650 msnm. Los suelos donde se desarrollan estas plantas son pedregosos, de color rojizo. Forman manchones extensos en laderas o colinas bajas. Asimismo, constituyen un sustrato herbáceo importante que acompaña a especies arbóreas características del matorral xerófilo de la zona, como *Ipomoea arborea*, *Pachycereus* spp., *Cephalocereus* spp., y otras cactáceas columnares. Se asocia también con mimosáceas, en especial con mezquites.

Fenología: Florece y fructifica entre los meses de agosto y diciembre. La floración más abundante se observa en el mes de octubre.

Usos: No se observó el consumo de estas plantas por parte de animales.

Comentarios: Esta especie fué descrita por primera vez por Swallen en 1937, con base en las observaciones realizadas por Griffiths en 1912. El nombre dado por el último autor (*C. stoloniferum*) no pudo ser aplicado, porque si bién la descripción correspondía a ejemplares de *C. varium*, estaba basada a su vez, en la descripción de *Atheropogon stolonifer*, erróneamente descrita de ejemplares femeninos pertenecientes a *Pringleochloa stolonifera*.

C. varium destaca por tener las dos glumas bién desarrolladas en las espiguillas laterales, lo cual no se encuentra en el resto de las especies de *Cathestecum*. Se diferencia de *C. prostratum* por la ausencia de un raquis extendido a manera de una arista y su hábito macoloso. Es común encontrar a estas dos especies creciendo en la misma área geográfica, por lo que podrían considerarse simpátricas. Sin embargo, no se observó hibridización entre ellas. Por otra parte, la distribución de *C. varium*, está más restringida al Valle de Tehuacán-Cuicatlán, mientras que *C. prostratum* es más abundante en la cuenca del río Balsas.

Con *C. erectum* comparte las ramas homomorfas en su inflorescencia. Sin embargo, se distingue de esta, por presentar espiguillas (especialmente las laterales) con glumas, lemas y páleas ciliadas. En contraste, en las espiguillas laterales de *C. erectum*, dichas brácteas son glabras. Otra característica distintiva de *C. varium* es la condición femenina o perfecta en el flósculo inferior de las espiguillas laterales. En las otras especies, este flósculo es masculino o neutro.

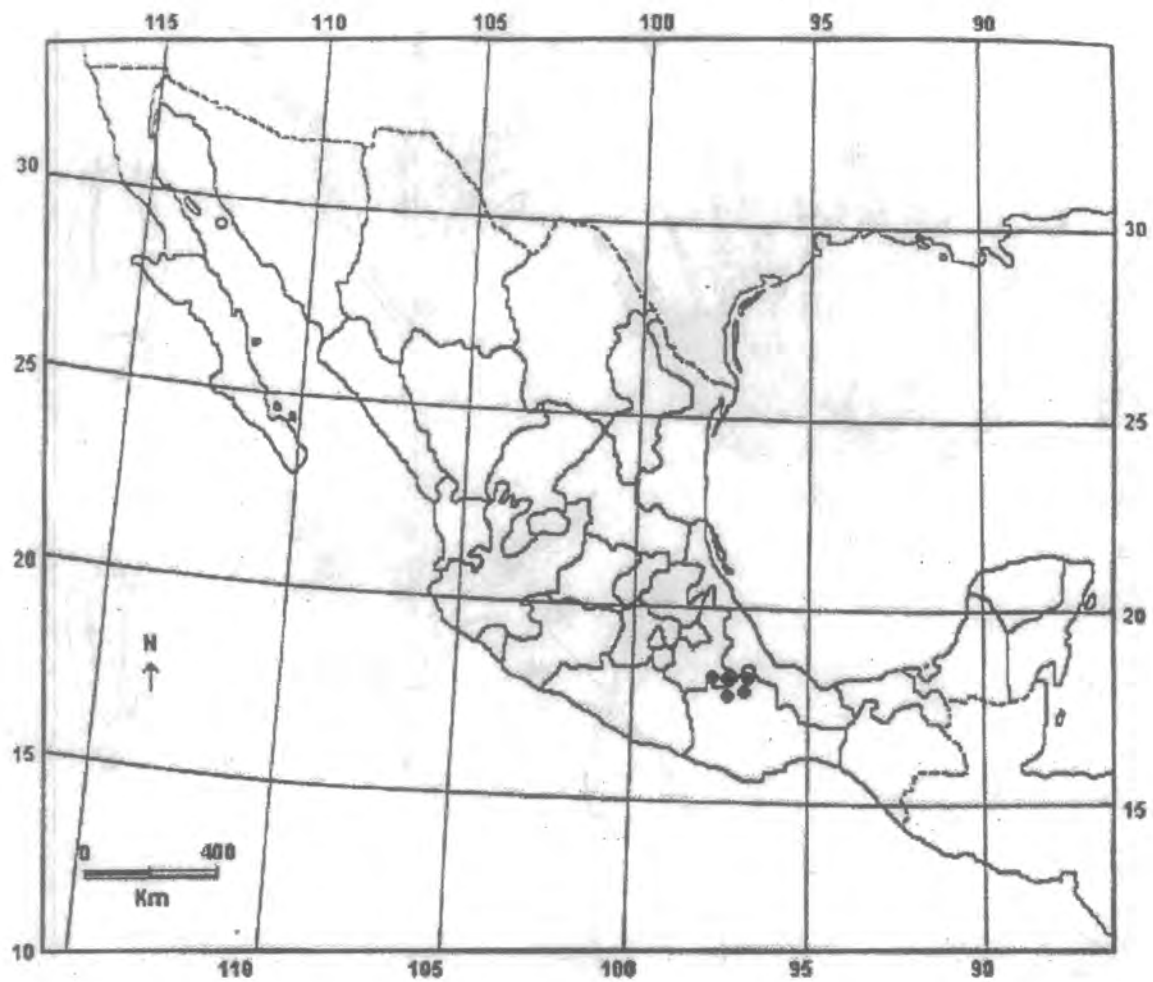


Figura 15. Distribución geográfica de *C. varium* Swallen

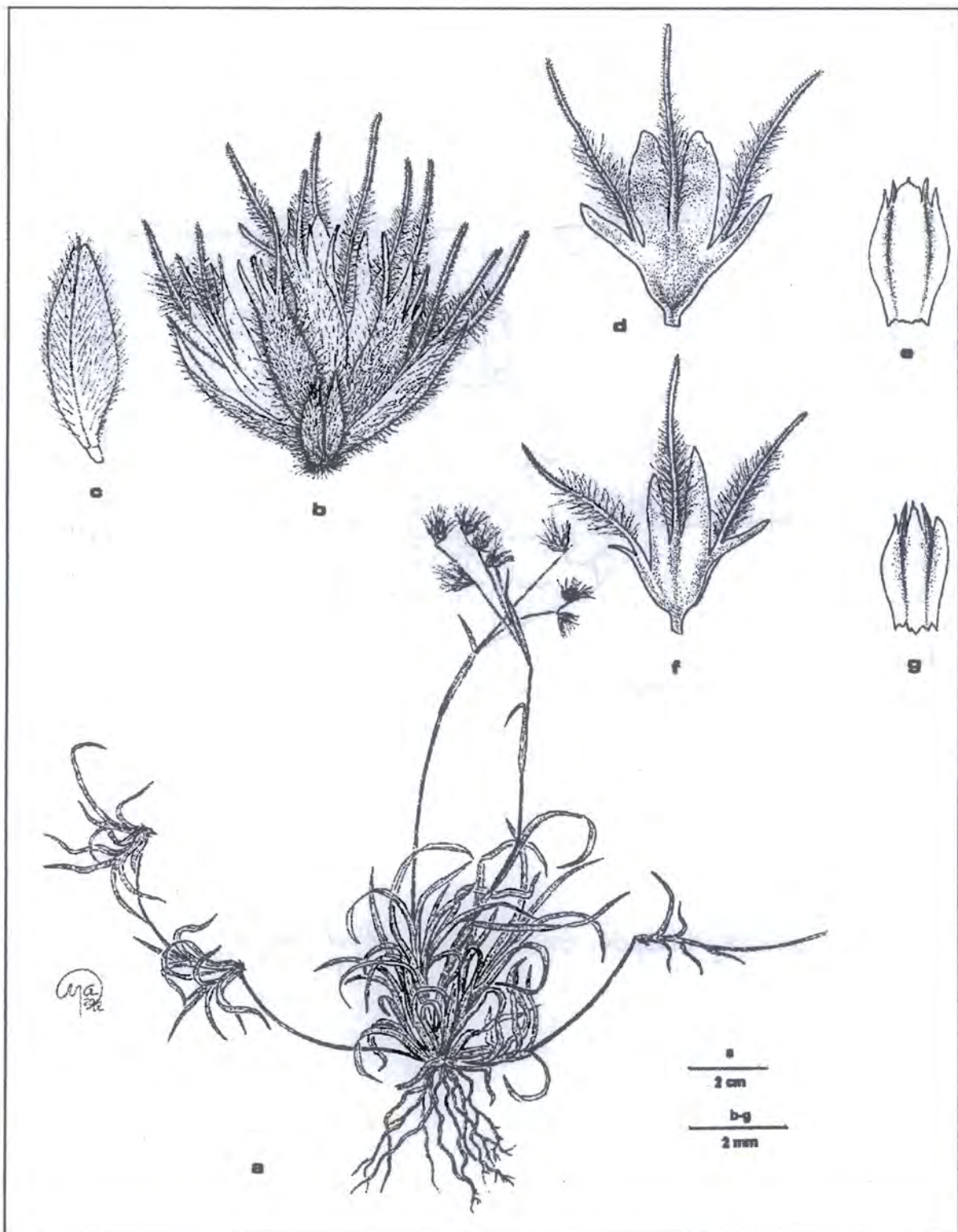


Figura 16. *C. varium*. a) hábito de la planta; b) rama de la inflorescencia; c) gluma superior de la espiguilla central; d y e) lema y pálea del flósculo basal en la espiguilla central; f y g) lema y pálea del flósculo basal en la espiguilla lateral. Ejemplar de respaldo: Pacheco y Zambrano 2588 (HERZU, IZTA, MEXU).

Ejemplares examinados

Cathestecum brevifolium Swallen

var. *brevifolium* D. Pacheco ex G. J. Pierce

EL SALVADOR: Depto. Morazán: San Miguel-San Francisco Gotera, km 153/154, *Rohweder 1952* (MO). Depto. San Miguel: La Union, *Hitchcock 8776* (MICH); San Miguel- La Unión, km 155, *Rohweder 2475* (MO). Depto. Valle: 2 km E of San Lorenzo, Fonseca Gulf, *Molina & Molina, 22729* (MO). HONDURAS: 3 km N Jicaro Galán along Hwy 1 to Tegucigalpa, 50 m, *Davidse & Pilz 31644* (MO). Depto. El Paraiso: sabanas y potreros del valle entre Oreolí y Oropolí, *Molina 13220* (NY). MÉXICO: **Aguascalientes**: road to Calvillo, W of Aguascalientes near km 40, *McVaugh 18293* (MICH); 4 mi N of Aguascalientes on Hwy 45, *Pratt 623* (TEX); 48 mi S of Aguascalientes on Hwy, *Pratt 635* (TEX); about 5 mi N of Aguascalientes, *Reeder & Reeder 1323* (ENCB); 15 km al NE de Aguascalientes, sobre la carretera a Loreto, *Rzedowski 25096* (MICH, TEX). **Colima**: 4 mi N of Colima, *Gould 9637* (MO); Camino a Juliótupa, *Guzmán 4597*; Colima, *Palmer 1261* (GH, NY, MO); about 3 mi S of Cd. Colima, *Reeder & Reeder 6330* (ENCB); six mi E of Cd. Colima, *Reeder & Reeder 6368* (RSA); Mpio. Colima: 6 km al S de Colima, brecha a Piscila, *Santana & Cervantes 616* (CHAPA); 8 km al SE de Colima, carr. 110 a Jiquilpan, *Santana & Cervantes 785* (CHAPA). **Guerrero**: Mpio. Martir de Cuilapan: Tutolzingtla, *González y Vergara* (COCA); Coyuca, Querendas, *Hinton 6477* (MO, NY, TEX, RSA). **Guanajuato**: 20 mi NW of Irapuato, *Barkeley 746* (TEX); 4 mi W of Spa Comanjillo, which is 10 mi N of Silao, *Johnston 5948a* (TEX); aprox. 15 mi S of León, *Emery 254, 255* (MICH, TEX); 8 mi NW of Silao, *Gould 10244* (UC); al E de Guanajuato, por el camino al Cubilete, cerca de la Valenciana, *Guzmán 4511* (COCA); carretera Irapuato-Silao, 19 km al N de Irapuato, *Pacheco y Zambrano 2527, 2528* (ITZA, HERZU, MEXU); 7 mi al N of Irapuato, *Reeder 2281* (ENCB, GH); 6 mi N of Irapuato, *Reeder & Reeder 3077* (ENCB); ca. 5 mi SE of Silao, *Reeder & Reeder 4749* (RSA); 1 km al W de Comanjilla, *Rzedowski 35167* (ANSM, COCA); 2 km al S de San José de Tránsito, cerca del aeropuerto, *Rzedowski 49837* (ANSM, COCA). **Jalisco**: 3 km al W de Copala, *De la Mora 041* (COCA); about 4.5 mi. from Zacoalco, *Dieterle 3466* (MICH, NY); Rancho Viejo, unos 20 km al NE de Huejuquilla Mpio. Huejuquilla, *Flores 1945* (CHAPA); 52 mi N of Ciudad Guzman (2 mi N of Santa Ana), *Gould 9648*; Guadalajara, *Harvey 8685* (MICH); San Martín Hidalgo, Sierra de Quila, 1 km al S de Jesús María, *Guerrero 808* (MICH); Valencia, *Hitchcock 7003* (MICH); Juchitlán, camino a Las Pilas, 8 km al sur de Los Guajes, *Navarro y Rodríguez 2067* (COCA); near Rio Grande de Santiago, 27 km E of Guadalajara, *Laevenworth 1867* (MO); Rio Blanco, *Palmer 270* (MO); 48 mi S of Aguascalientes on Hwy 45, *Pratt 635* (ENCB); Tequila, *Pringle 4559* (MO); 1 km al S de San Martín de Bolaños, *Rzedowski 26107* (ENCB, MICH, MO); Barranca of Río Verde, ca. 20 mi N of Tepatlán on road to Yahualica, *McVaugh 17377* (ENCB, TEX); near km 57, 7-8 mi S of Acatlán de Juárez, bordering Laguna de Atotonilco, *McVaugh 19452* (CHAPA, NY, TEX); límite entre Jalisco y Michoacán, Jilotitlán de los Dolores, *Ornelas, Flores & Alvarado 1102* (CHAPA, XAL); Rio Blanco, *Palmer 200* (GH); Guadalajara, *Palmer 270* (GH); 1 mi SW of San Juan de los Lagos on

Hwy 80, *Pratt 651* (ENCB, TEX); dry gravelly soil near Guadalajara, *Pringle 4046* (NY); one mi W of Cocula, *Reeder & Reeder 4442* (RSA); 7 mi N of Aqualulco, *Reeder & Reeder 4447* (ENCB); three mi SE of Jalostitlán on road to San Miguel del Alto, *Reeder & Reeder 6308* (RSA); about 2 mi N of La Barca in a level cultivated plain, *Reeder & Reeder 6318* (ENCB); Arroyos del Agua, 10 km al NW de Huejuquilla, *Rzedowski 17615* (ENCB, MICH, TEX); San Martín de Bolaños, cerca de la aeropista, *Rzedowski 26247* (ENECB, MICH); near Huejuquilla, *Rose 2582* (GH); 6 y 10 km al W de Ixtlahuacan del Río, por la carretera a Guadalajara, *Santana 2846* (ANSM, NY); 3 km delante de la Croix, por carr. a Cd. Guzmán, El Grullo V. Carranza, *Santana 2245* (ANSM, CHAPA); 9 km delante de San Cristóbal de la Barranca, por la carretera a Coatlán, *Santana, Ornelas y Cházaro 2563* (ENCB, IBUG, MO); La Tabaquera, 2.5 km al W de El Limón, por la carretera a El Grullo, *Santana, Zamudio, Guevara y Pérez de La Rosa 2267* (ANSM); Cerro del Cholo, *Villareal 5006* (IBUG, MICH); 16 mi S of yahuallica, along road to Tepatitlan, *Weintraub & Roller 137* (MICH). **México:** Pungarancho Temascaltepec, *Hinton et al. 4782* (NY, TEX, RSA). **Michoacán:** Near Arteaga, *Beetle & Harding M-6403* (COCA); summit of Cañón El Marqués, 5 mi N of Nueva Italia, *McVaugh 18027* (MICH, TEX). **Morelos:** Mpio. Tepalcingo, Zona Torre de microondas al O de Tepalcingo, *Castañeda s/n* (CHAPA); 1 km al S de Jonacatepec, *Rzedowski 21455* (ENCB, MICH). **Nayarit:** A 5 km de la desviación a Cacalután, en el límite de Jalisco-Nayarit, *Guzmán 4713* (COCA); carretera intern. Tepic – Guadalajara, *Rodríguez 012* (COCA). **Oaxaca:** Mpio. Chazumba: San Sebastian de la Frontera, *Carrasco s/n* (CHAPA, ANSM); 2 mi N junction of MEX 185 with MEX 190 at Tehuantepec, *Dwyer, Spellman, Vaughan & Wunderlin 819* (MO); 12 km N of the city of Tehuantepec, along the Pan-American Hwy (routes 185 & 190), *Merrill 402* (TEX); 2 km E of the village Zanatepec, along the Pan-American Hwy (Route 190), *Merrill 1917* (TEX). **Puebla:** 3 km al SE del Límite de estados de Morelos y Puebla, a orilla del arrollo, *Becerra NB-15-75* (CHAPA); Mpio. Zapotitlán Salinas, Valle de Zapotitlán Salinas, *Valiente & Díaz 730* (TEX). **Sinaloa:** Baromena, *Gentry 6114* (GH, MICH); La Noria, *Mexia 295* (UC); 13 mi NE of Rosario, *Reeder & Reeder 4555* (RSA); dique Los Cascabeles, *s/c 126* (COCA). **San Luis Potosí:** 26 mi W of Río Verde, road shoulder, Mex 70, *Harvey & Witherspoon 9235* (ENCB); carretera San Luis Potosí-Río Verde (Méx. 70), 45 km al W de Río Verde, 1 km a la entrada de San Juan Canoa, *Pacheco y Zambrano 2550* (HERZU, IZTA, MEXU). **Sonora:** San Bernardo & vicinity, Arroyo Gochico, *Gentry 19260* (TEX); 1 mi W of Alamos, *Gould 12094* (ENCB); ca. 12 km (by air) WNW of Alamos and 1 km N of Carrizal on the road to Microondas La Luna, *Steinmann, Gilberston, Piper, & Van Devender 94-1442* (NY, RSA). **Zacatecas:** Mpio. de Moyagua, carretera 54 km 102, *Balleza 1797* (CHAPA); La Higuera, *Beetle y Guzmán M-5689* (COCA); carretera Guadalajara-Zacatecas (Méx. 54), km 81, al S de Moyagua, poblado El Limón, *Pacheco y Zambrano 2573* (HERZU, IZTA, MEXU); Mpio. Jalpa: 5 mi SW of Jalpa, *McVaugh 18500* (CHAPA, MICH, TEX); La Guayabera, *Ramírez s/n* (ANSM, CHAPA). Mpio. Mezquitil del Oro, por la brecha Mezquitil del Oro-Moyagua, a 11 km del entronque con la carretera a Guadalajara, *Balleza 2451* (CHAPA); ca. 19 mi N of Jalpa, *Reeder & Reeder 4716* (ENCB); 8 km al SW de Jalpa, *Rzedowski 14207* (ENCB, MICH).

var. *hirsutum* D. Pacheco ex G. J. Pierce

MÉXICO: **Chiapas**: 5 mi W of Tuxtla Gutiérrez, *Gould 11699* (MICH); Tuxtla Gutiérrez, *Gould 12735* (MO); Chiapa de Corzo, Parque El Sumidero, alrededores del mirador, km 21 Tuxtla Gutiérrez carretera Tuxtla – Sumidero, *Miranda 1298* (COCA). **Oaxaca**: Mpio Tehuantepec: 10 mi W of Tehuantepec on Mex 190, *Brunken & Perino 359, 363* (CHAPA, MO); near km post 199 on Hwy 190, ca. 31 mi NW of Tehuantepec, *Davidse 9582* (MO); 47 mi E of Juchitan, *D'Arcy 12051* (MO); approx. 24 km NW of Tehuantepec, on the Hwy to Oaxaca, *Feddema 1606* (MICH); MEX 190; 40 mi NE of Juchitán, *Gould 11671* (MICH); 20 km W of Zantepec, *Gould 12771* (ENCB); 90 km NW of Tehuantepec, *Gould 12675* (ENCB); Juchitán, in lawn rio Matel, *Harvey 8599* (ENCB); Ixtepec, *Matuda 324* (MICH, MO); 8 km N of Salina Cruz, along the Hwy to Tehuantepec (route 185), *Merril 220* (MICH); 12 km NE of the city of Tehuantepec, along Pan-American Hwy (route 185 & 190), *Merril 402* (MICH); 2 km E of the village of Zanatepec, along Pan-American Hwy (route 190), *Merril 1917* (MICH, NY); carretera Oaxaca-Tehuantepec (Méx. 190), 81 km de Oaxaca, vía Tehuantepec, 4.5 km de Totolapan, *Pacheco y Zambrano 2591* (HERZU, IZTA, MEXU); carretera Tehuantepec-Oaxaca, km 204, *Pacheco y Zambrano 2592* (HERZU, IZTA, MEXU); about 28 mi W of Tehuantepec, *Reeder & Reeder 2157* (GH); along Hwy 125 about 1.6 mi SE of Tequixtepec turnoff, *Stevens, Donoghue & Scott 2501* (ENCB); 117.5 mi. from Mitla Jct. & 6.7 mi. From Nuevo Jalapa del Marqués in a dry valley, 250 m, *Wallace & Dunn 396* (ENCB, MO, NY); 8 mi E of junction of Mex 185 with Mex 190 near La Ventosa, *Wunderlin, Dwyer, Spellman & Vaughan 759* (MO). EL SALVADOR: Mpio. El Carmen: Depto. de La Unión, 15-18 km al E de San Miguel, carretera San Miguel-La Unión, *Linares y Herrera 4592* (HERZU).

var. *ramosum* D. Pacheco ex G. J. Pierce

MÉXICO: **Michoacán**: Mpio. Apatzingan: on lava flows 4 mi. NW of Apatzingan, among broken rocks, *McVaugh 17927* (NY, TEX); Apatzingan, *Leavenworth & Hoogstrall 1610, 1482* (GH, MO, MICH, NY); carretera Apatzingan-Tepalcatepec, km 209, aprox. 6 km de Apatzingan, 1 km antes del Puente Las Majadas, *Pacheco y Zambrano 2523* (HERZU, IZTA, MEXU); carretera (terracería) Apatzingan-Acahuato, aprox. 2 km de Apatzingan, al pie de Cerro El Húngaro, *Pacheco y Zambrano 2525* (HERZU, IZTA, MEXU); Mpio. Nueva Italia: Puente El Marqués, 10 km al N de Nueva Italia, por la carretera a Uruapan, *Koch, Fryxell & Altman 87178* (MICH); on steep slopes of barrancas on road from Uruapan to Nueva Italia, *Sohns 843* (MO); balneario Paracuaro, s/c 25 (CHAPA); Mpio. Tuzantla, 60 km al S de Zitacuaro (6 km al S de Tuzantla), por la carr. a Huetamo, *Koch & Fryxeell 8367* (CHAPA, GH, MO, NY, TEX).

var. *sonorensis* D. Pacheco ex G. J. Pierce

MÉXICO: **Sinaloa**: volcanic hill slope neae Choix, *Gentry 11413* (MICH); Baromena, *Gentry 6114* (GH, NY); carretera Guaymas-Hermosillo, 7 km al N de Guaymas, km 155, *Pacheco y Zambrano 2563* (HERZU, IZTA, MEXU); 2 mi N and 1 mi W of Mazatlan, *Waterfall 12737* (MICH). **Sonora**: Estación Pesqueira, 20 km al N de Hermosillo, *Araiza 108* (ENCB); 5 mi S of Hermosillo, *Beetle M-2355* (COCA); S of Navojoa,

Beetle M-2677 (CHAPA, MO, RSA); Colonia Pitic, *Coronado 018* (COCA); along partially paved road between San Carlos Bay and Cathc-22 airstrip NW of Guaymas, *Daniel 2347* (MICH); Hermosillo, on rocky sides of Cerro de La Campana, *Drout, Richards & Alvarado 3384* (MICH); Cañon Nacapuli, ca. 4 km north of Bahia San Carlos, deep riparian canyon, *Felger & Dimmitt 85-855* (MO,TEX); San Carlos (W of Guaymas) on San Carlos Bay, *Fryxell 3067* (NY); Los Cerritos ca. 40 mi N of Navojoa, *Gentry 14383* (MICH); 15 mi S of Santa Ana, *A. Gibson & L. Gibson 2021* (RSA); 10 mi S of Hermosillo, *Gould 12064* (MICH, TEX); near Guaymas just N of Miramar Beach, *Gould 12076, 12077* (MICH, TEX); Imuris to Santa Ana, *Griffiths 6834* (GH, MO, NY); 88 mi S of Nogales on Mex. 15, *Harvey 8764* (MICH); 10 mi S of Hermosillo, *Hitchcock 3535* (MICH); Los Cerritos ca. 40 mi N of Navojoa, *Howard 14383* (TEX); 1 mi W of San Carlos, on road to Los Algonodonace, *Jackson 99* (ENCB); Guaymas, *Jones s/n* (MO); ca. 30 mi al N de Guaymas, *Lehto 24702* (CHAPA); La Noria, *Mexia 295* (MO); potrero 4 Rancho la Granada, Mpio. Carbó, *Miranda RGL-062* (ANSM, CHAPA); 8 mi W of Hermosillo, about 1 mi NW of the road to Kino Bay, *Ira & Reed 89* (TEX); Guaymas, *Johns 23454* (GH); 400 km del desvío hacia Carbó, carretera hacia Santa Ana, km 69 desde Hermosillo (Méx 15), *Pacheco y Zambrano 2554* (HERZU, IZTA, MEXU); carretera a la Bahía de San Carlos, *Pacheco y Zambrano 2564* (HERZU, IZTA, MEXU); Guaymas, *Palmer 161, 345* (GH); Yaqui river, *Palmer 17* (MO); Alamos, *Palmer 705* (GH); Imala, *Palmer 1460* (GH); Near Cornelio, between Hermosillo and Magdalena, *Pennell 20257* (GH, NY); plains near Altar, *Pringle s/n* (NY); near Estacion Llano, *Shreve 6666* (MO); 60 mi S of Santa Ana on the road to Hermosillo, *Shreve 6677*(GH); on paved road leading to Ortiz, 14.1 road mi N of intersection with Hwy, 15, SE of Guaymas, *Snow & Prinzie 6546* (MO, RSA); 5 mi W of México Hwy 15 on Hwy 176 (Huatabambo Road), *Van Devender et al. 92-1045* (TEX); 6 mi W of La Angostura, *Vera 1788* (GH, MICH, NY); EL Rancho de Los Robles, 5 mi of Pilares, *Vera 1899* (GH, MICH, MO); El Puerto de Molino Quemado, E of Colonia Morelos, *Vera 2033* (GH, MICH, NY); 37 mi N of Hermosillo, *Waterfall 12880* (GH, MICH); Cañón de las Bellotas, *White 3571* (MICH, GH); 21 mi S of Moctezuma, *Wiggins 7445* (MICH); about 1 mi NW of the road to Kino Bay, *Wiggins & Rollings 27* (MICH); 8 mi W of Hermosillo about one mi NW of to Kino Bay, *Wiggins & Rollings 89* (GH, NY).

C. erectum Vasey & Hackel

EUA: **Arizona:** ragged Top, Pima Co., 7 km N of Silverbell townsite, *Wiens 89-RT-44* (RSA). **Texas:** Hill 5 km, by winding road S of Rancho El Carrizal, *Chiang et al., 9646* (TEX); Presidio, 15-20 mi S of Redford, Bofecillas, *Correll & Johnston 24437* (GH, TEX); Bluffy of the Rio Grande, *Harvard s/n*; at foot of "long hill" on the Candelaria-Valentine road, *Hinckley 1521* (NY, TEX); Presidio County, 1 mi up creek from road the creek 11/4 mi N. P. Ranch, *Hinckley 1589* (GH, NY); mail boxes at fork of road Porvenir and Monroe ranch, *Hinckley 1618* (NY); Rio Grande River, *Marsh 38* (TEX); 2.5 mi W of Johnson's Ranch, *Marsh 117a* (TEX); W of Castalon, Big B. National Park, *Marsh 51-1127* (TEX); 3 mi E of Study Butte, *Moore & Steyermark 3300* (GH, MICH, NY); Presidio, Capote Canyon, 8 mi NE of Candelaria, *Ohlendorf 481* (TEX); Brewster, *Marsh 215* (TEX); 0.5 mi W of Terlingua Creek, W study Butte, *Powell & Powell 4976* (TEX); Brewster Co., Big Bend National Park, Caselon Jct., on road from Panther junction road to Maverick, *Reeder*

& Reeder 5829 (ENCB); Brewster Co., 3 mi N of Study Bute along Hwy. 118, *Reeder & Reeder 5830* (TEX); break of the rio Grande, 2 mi W of Castalon, *Rose-Innes & Moon 1184* (TEX); Big Bend National Park, *Silveus 649* (TEX); on rocky bank, N of Presidio, *Silveus 734* (MICH); Hot Springs, a few mi N of Rio Grande, *Silveus 1275* (GH, MO, NY); Hot Springs area, *Sperry 1523* (GH); about twenty mi from Boquillas on Chisos Boquillas, *Silveus 3404* (TEX); 40 mi. S of Alpine, Texas, *Steiger 1627* (NY); 15 mi N of Terlingua, *Tharp et al., 3321* (GH); Common at Muskog Spring, Chisos Mts. area, *Warnock 1038* (TEX); Head of Boquillas Canyon Big Bend National Park, *Warnock 12900* (TEX); 15 mi N of Terlingua, *Warnock & Brown 3321* (GH). MÉXICO: **Chihuahua**: Ca. 9 km W of Ojinaga on the Hwy to Chihuahua city, *Chiang, Wendt & Johnston 9723* (TEX); Ojinaga, 10 mi S of Ojinaga, *Johnston 8018* (GH, MO); near Río Grande, NE of Sierra Mulato, above a narrow box canyon in the upper part of Colorado Canyon, *Johnston 12865* (TEX); sin localidad, *Palmer s/n* (MO). **Coahuila**: 33.5 km S of Boquillas on the Muzquiz Hwy not far from the Santa Rosa turnoff, *Chiang, Wendt & Johnston 9237* (F, MEXU, MO, TEX).

C. prostratum J. Presl

MÉXICO: **Guerrero**: Milpillas, *González 274* (COCA); Tepecoacuilco, *González 303* (COCA); Caecoyul, Zitlala, *González 793* (COCA); 32 mi S of Iguala, *Gould 9579* (GH, MO); Río Balsas, *Hitchcock 393, 6766* (TEX, MO, NY); Xochitepec, *Lyonnet 2640* (MO); Río Balsas, *Orcutt 4166* (MO); carretera Puente Ixtla-Grutas, 4 km del entronque a Amacuzac o 4 km al N de Michapa, *Pacheco y Zambrano 2531* (HERZU, IZTA, MEXU); carretera Iguala- Chilpancingo, entrada a Zacacoyuya, *Pacheco y Zambrano 2538* (HERZU, IZTA, MEXU); carretera hacia Xochipala, a 9.5 km del entronque carretera Chilpancingo-Iguala, 4 km de la estación de microondas de Xochipala (N de Xochipala), *Pacheco y Zambrano 2540* (HERZU, IZTA, MEXU); 13 mi N of Chilpancingo, *Reeder & Reeder 3034* (RSA); 10 km N of Zumpango, km 246 on Hwy 95, *Roe & Roe 1932* (ENCB); Mpio. Zumpango del Río: Casa Verde, cerca de Xochipala, *Rzedowski 16100* (ENCB); 8 km al SE de Tehuiztingo, sobre la carretera a Acatlán, *Rzedowski 19300* (ENCB, MICH, MO); Mpio. Tepexco: cerca de Tepexco, *Rzedowski 20490* (ENCB, MICH, MO); 15 km al NNE de Iguala, sobre la carretera a Amacuzac, *Rzedowski 26876* (ENCB, MICH); 7 km al W de San Marcos, sobre la carretera a Ometepec, *Rzedowski 29748* (ENCB); Zacacoyuya, 9 km al S de Iguala, *Rzedowski 29846* (ENCB); 18 km al N de Buenavista de Cuellar, sobre la carr. a Amacuzac, *Rzedowski 29860* (ENCB, CHAPA); Río Balsas *Russell 4166* (GH). **Michoacán**: Tepalcatepec, Apatzingan, *Hinton 12092* (GH, RSA); carretera Cuatro Caminos-La Huacana, a 300 m del Puente El Naranjo, 13 km del entronque La Huacana-Nueva Italia, *Pacheco y Zambrano 2526* (HERZU, IZTA, MEXU); 6 km al SSE de Cañitas, sobre la carretera a Infiernillo, *Rzedowski 36856* (ENCB). **Morelos**: Jojutla, *Pringle 8707* (GH). **Oaxaca**: Carretera Huajuapam de León – San Fco. Huapanapan, a la altura de comunidad El Mezquital, *Aguirre y Camacho S-179* (COCA); 2 mi N of Huajuapam de León, *Gould 9274* (ENCB); Tomellín, *Griffiths 9764* (GH); hills 12 km SW of Huajuapam de León on Pan-Am Hwy, *Iltis, Koeppen & Iltis 1176* (MICH); 5 km al S de Huajuapam de León, vía Oaxaca, *Pacheco y Zambrano 2584* (HERZU, IZTA, MEXU); 4 km al SE de Huajuapam de León, sobre el camino a Oaxaca, *Rzedowski 27883* (ENCB). **Puebla**: Mpio. de Izúcar de Matamoros, Barrio de Santiago, *Aguirre 32*

(CHAPA); carretera Acatepec – Zapotitlán Salinas, 6 km antes de Zapotitlán Salinas, *Aguirre y Camacho S-171* (COCA); 33 km al SE de Izúcar, carretera Izúcar – Huajuapam, *Aragón 383* (COCA); aproximadamente 4 km al E de Acaxtlahuacan, Mpio. Albino Zertuche, *Aragón 433* (COCA); near Acatlán, *Beetle, Bridgmon, Skinner, Ibarra, Bradley, Loeper M-1603* (MICH, RSA); 4 km antes de Colonia San Martín, sobre la carretera Huajuapam de León – Tehuacan, *Domínguez 146* (COCA); carretera Huehuetlán El Chico – Linderos, 1 km antes de la comunidad de Linderos, *Domínguez F227* (COCA); carretera Molcaxac – El Rosario, Xochitepec, 2 km del Ejido La Victoria, *Domínguez F296* (COCA); 32 mi N of Acatlan, *Gould 11634* (ENCB); a 2 km del entronque con la carretera Cuautla – Izúcar por la carretera a Atlapanapa, aprox. 5 km al W de Izúcar, *Miranda 989* (COCA); desviación a Cascalote de Bravo, carretera Izúcar – Chiautla, *Nuñez et al. 205* (COCA); km 14, brecha Colucan – Chiautla, *Nuñez et al. 264* (COCA); Zapotitlan Valley area along road from Chazumba, Oaxaca, to Acatepec, Puebla, *Smith, Peterson & Tejeda 3967* (F); Xoyocatlán de Bravo, a la orilla del río, 2 km al W de Xoyocatlán de Bravo, carretera Acatlán – Totoltepec, *Vergara 18, 24* (COCA).

C. tamaulipense D. Pacheco & O. Zambrano ex G. J. Pierce

MÉXICO: Tamaulipas: Mpio. Santander Jiménez: El Encinal, *Brito 056* (COCA); a 8 km por la carretera 101 al N del poblado de Santander Jiménez, *Cervera 403* (COCA); Ejido Sor Juana Inés de la Cruz, *Galván 319* (COCA); 11 mi N of Jiménez on the San fernando Hwy, *Graham & Johnston 4896* (TEX); 10 km from Santander Jimenez on the road to San Fernando, *Martinez & Borja F-2451* (TEX); carretera Santander Jiménez- San Fernando, 15 km al N de Santander Jiménez, aprox. 200 m de la entrada al Ejido El Encinal, *Pacheco y Zambrano 2552* (HERZU, IZTA, MEXU); Santander Jiménez, Aldama cenotes, *Valdés 2402* (ANSM); El Encinal, *Villegas 468* (COCA).

C. varium Swallen

MÉXICO: Oaxaca: 5 km al SE de Cuicatlán, por la desviación a San Pedro Ocotipac, *González, Chiang, Jaramillo, Villaseñor, Ruíz y Singer F-1559* (MEXU, MO, TEX); 1 km al N de la desviación a Quiotepec, Cuicatlán, *Manrique 05* (COCA); carretera Huajuapam de León- Tehuacán, km 71, 1 km de Huapanapan, *Pacheco y Zambrano 2585, 2586* (HERZU, IZTA, MEXU); carretera Huajuapam de León- Tehuacán, km 65, SW de Tehuacán, *Pacheco y Zambrano 2588* (HERZU, IZTA, MEXU); about five mi N of Huajuapam, *Rowell, Webster & Barkley 17M571* (TEX); 12 km al SE de Dominguillo, sobre la carretera a Oaxaca, *Rzedowski 35467* (ENCB); 3 km delante de Quiotepec, sobre la carr. rumbo a Tehuacán, *Salinas 4875* (CHAPA, MO). Puebla: Mpio. Tehuacán: 4.4 km al E de San Pablo Tepetzingo, *Chiang, González, Jaramillo y Dávila F-82, F-90* (COCA, MEXU, RSA); 7 km al S de San Sebastián Ecozalco, rumbo a San Pablo Tepetzingo, *Chiang, Dávila y Villaseñor 2191* (COCA, MO, MEXU, RSBG, TEX); near San Juan de la Raya, ca. 25 mi SW of Tehuacan, *Gentry, Barclay y Arguelles 20231* (ENCB); 5 km al NW de Ajalpan, *González 1445* (COCA, MEXU); Tomellin, Mex., *Griffiths, 9764* (MO); Tehuacán, *Hitchcock 395* (GH, NY, TEX); 7 km al N del ex molino, Tehuacán, *Morales 30* (COCA); km 11 carretera Tehuacán-Zapotitlán

Salinas, *Nuñez et al.* 70 (COCA); Santa Lucia, vicinity of San Luis Tultitlanapa, *Purpus* 3596 (MO); near Tehuacan, *Rose & Hay* 5924 (GH).

Taxa afines

Bouteloua eludens Griffiths

EUA: **Arizona:** Santa Rita Mts., Arizona, *Griffiths* 6947 (NY); Santa Catalina Mts., Arizona, *Griffiths* 7051 (NY). **MÉXICO: Sonora:** near Nogales, *Griffiths* 6746 (F, NY); carretera Imuris – Cananea, km 109, al NW de Cananea, Rancho El Jumate, *Pacheco y Zambrano* 2561 (HERZU, IZTA, MEXU); carretera Cananea – Agua Prieta, aprox. 27 km al NE de Cananea, *Pacheco y Zambrano* 2561 (HERZU, IZTA, MEXU); near Cocospora Ranch, Son., *Griffiths* 6789 (F, NY); 27 km NE of Cananea, *Reeder & Felger* 8094 (CHAPA); Ca. 41 km S of the international Border at Nogales along Mexican Hwy 15, *Reeder & Felger* 8127 (CHAPA).

Buchloë dactyloides (Nutt.) Engelm.

EUA: **Arizona:** Republic County, 12 mi E of Belleville, *Reeder & Reeder* 5331 (ENCB). **Texas:** S of Tierra Blanca Creek, S of Dawn, *Waller* 1353 (ENCB). **MÉXICO: Durango:** Five mi NE of guadalupe Victoria, *Reeder & Reeder* 6492 (ENCB). **Guanajuato:** Rancho La Majada, 2 km de la comunidad de San José de Jofre, *González s/n* (XAL); San Luis de la Paz, El Porvenir, *Ventura y López* 8112 (ENCB). **Hidalgo:** Mpio. Zempoala, Sierra de los Pitos, cerca de San Antonio, *Rzedowski* 31183 (ENCB). **México:** Mpio. Zempoala, Tepeyahualco, *Hernández* 3267 (XAL). **Nuevo León:** Rancho Aguililla, Galeana, *Hinton* 19418 (ENCB). **San Luis Potosí:** Carretera Río Verde – Cd. Valles, 6 km al NE de Río Verde, *Pacheco y Zambrano* (HERZU, IZTA, MEXU).

Griffithsochloa multifida (Griffiths) Pierce

México: Guerrero: Carretera Chilpancingo – Tixtla, *González* 71 (COCA); one mi N of Grutas (Cacahuamilpa), *Gould* 9590 (MO); Iguala, Mex., *Griffiths s/n* (MO); Parotas, *Hinton* 9499 (MO, TEX); carretera a Colotlipa y grutas de Justlahuaca, 28 km al E de Petaquillas, *Koch, Fryxell & Altman* 87226 (TEX); 10 km E of Teloloapan, above Mexico 51 to Iguala (ca. km 55) (near Rancho Viejo, 1.4 km E of Chapa turnoff), *Iltis & Doebley* 264 (XAL); 10 km E of Teloloapan, above Mexico 51 to Iguala (ca. km 55) (near Rancho Viejo, 1.8 km E of Chapa turnoff), *Iltis & Doebley* 291 (XAL); carretera hacia Taxco, 20 km al NE de Taxco, entrada a Papala, *Pacheco y Zambrano* 2533 (HERZU, IZTA, MEXU); 6 km al S de Zacacoyuya, sobre la carretera a Chilpancingo, *Reeder* 29827 (ENCB); 9 mi S of Chilpancingo, *Reeder & Reeder* 3029 (ENCB); on hills ca. 24.3 km (by road) W of Iguala on road to Teloloapan, *Iltis & Solheim* 3027 (XAL); 15 mi S of Chilpancingo, *Rowell, Paxson & Barkley* 17M862 (TEX). **México:** Chorrera, Temascaltepec, *Hinton* 2645 (GH, MO, TEX). **Michoacán:** Mpio. Tuzantla: Las Juntas km 62.5 carretera Zitácuaro-Huetamo, *Díaz & Vargas* 247 (XAL). **Morelos:** Xochiatepec, *Lyonnet* 2627 ((CHAPA). **Oaxaca:**

Oaxaca, *Hitchcock* 394, 6164 (GH, MO, TEX); autopista Nochixtlán – Oaxaca, aprox. 3 km del desvío a Nochixtlán, *Pacheco y Zambrano* 2590 (HERZU, IZTA, MEXU); eleven mi NW of Oaxaca on a grassy slope, *Reeder & Reeder* 2177 (GH); 2 km al S de Sola de Vega, *Rzedowski* 21359 (ENCB). **Puebla:** El Aguacate, Cerro de en medio, *Martínez* 265 (COCA); 6 km al N de Tehuacán, sobre la carretera a Córdoba, *Rzedowski* 19113 (ENCB).

Pentarrhaphis polymorpha (E. Fourn.) Griffiths

Mexico: **Aguascalientes:** Sierra del Laurel, near Jalisco- Aguascalientes border, ca. 10 mi SE of Calvillo, *McVaugh* 18386 (CHAPA); Sierra del Laurel, cerca de Calvillo, *Rzedowski* 14123 (ENCB). **Distrito Federal:** Lomas de Mixcoac, *Lyonnet* 2272 (CHAPA). **Durango:** 35 km de El Mezquitil por el camino La Guajolota, Mpio. El Mezquitil, *González* 3183 (CHAPA); 20 mi E-SE of Durango, *Johnston* 2668 (ENCB); San Juan de Michis, *Passini* 567-15074 (ENCB). **Jalisco:** Mpio. San Martín Hidalgo: Sierra de Quila, 1 km al S de Jesús María, 1600 msnm, *Guerrero* 808 (XAL). **Querétaro:** Carretera Amealco – San Juan del Río, aprox. 5 km al SE de Amealco, rumbo a San Juan del Río, *Pacheco y Zambrano* 2547 (HERZU, IZTA, MEXU); 7 km al SE de Amealco, sobre la carretera directa a San Juan del Río, *Rzedowski* 48568 (ENCB); Mpio. Peñamiller: 2 km al SE de Molinitos, *Zamudio* 2118 (ENCB). **Jalisco:** on escarpment below village San Rafael, 14 km (12 km by air) W of Huejúcar on road to Monte Escobedo, *Nee & Diggs* 25287 (XAL). **México:** Alrededores de la Presa de la Concepción, 8 km al WSW de Tepotzotlán, *Rzedowski* 16800 (ENCB); Cerro de la Cruz, 5 km al NW de Tepotzotlán, *Rzedowski* 31963 (CHAPA). **Michoacán:** 6 km al NE de San José de Gracia, sobre la carretera a Jiquilpan, *Rzedowski* 15494 (ENCB); cerca del Puerto de Los Copales, 8 km al E de Morelia, sobre la carretera a Mil Cumbre, *Rzedowski* 39905 (ENCB, XAL); 4 km al S de Atécuaro, sobre el camino directo a Morelia, *Rzedowski* 50747 (XAL). **Zacatecas:** Mpio. Sombrerete: Santa Rita, *García* 1 (COCA).

Soderstromia mexicana C. V. Morton

México: **Guerrero:** Carretera Puerto Marqués – San Marcos (Méx. 200), a 13 km de San Marcos, dirección NW o 4 km del Puente La Estancia, *Pacheco y Zambrano* 2541 (HERZU, IZTA, MEXU); carretera San Marcos- Cruz Grande, entronque para Tierra Colorada, *Pacheco y Zambrano* 2542 (HERZU, IZTA, MEXU) about 17 mi SW of Tierra Colorada, *Reeder & Reeder* 3022 (ENCB); 10 km al W de Marquelia, sobre la carretera a Ometepec, *Rzedowski* 29701, 29702 (ENCB); 7 km al W de San Marcos, sobre la carretera a Ometepec, *Rzedowski* 29749 (ENCB); La Venta, Acapulco, *Villanueva* s/n (ENCB).

Literatura citada

- Bentham, G. 1881. Notes on Gramineae. J. Linn. Soc. Bot. 19: 14-134. Reprinted in: Cramer, J. & H. K. Swann (eds). 1970. *Historiae Naturalis Classica*. Tomus 84. Supplemental papers to Bentham & Hooker's *Genera Plantarum* by G. Bentham. Verlag Von J. Cramer, Lehre, Germany. Pp. 676-696.
- Bentham, G. & J. D. Hooker. 1883. Gramineae pp. 1074-1215. *En: Genera Plantarum* Vol. 3, parte 2. L. Reeve & Co., London.
- Bjorkman, O. 1976. Adaptive and genetic aspects of C₄ photosynthesis. Pp. 287-309. *En: R. H. Burris & C. C. Black. CO₂ Metabolism and Plant Productivity*. University Park Press, Baltimore, Maryland. 431 pp.
- Clayton, W. D. & S. A. Renvoize. 1986. *Genera graminum: grasses of the world*. Kew Bull. Addit. Ser. XIII. Royal Botanic Gardens, Kew. 389 pp.
- Griffiths, D. 1912. The grama grasses. *Contr. U. S. Natl. Herb.* 14:343-444.
- Kunth, C. S. 1883. *Enumeratio Plantarum*. Vol. 1. *Agrostographia synoptica sive enumeratio Graminearum*. Tubingen, Stuttgart. 606 pp.
- Leopold, A. S. 1950. *Vegetation Zones of Mexico*. *Ecology* 31: 507-518.
- Pierce, G. J. 1978. *Griffithsochloa*, a new genus segregated from *Cathestecum* (Gramineae). *Bull. Torrey Bot. Club* 105:134-138.
- Pierce, G. J. 1979. A biosystematic study of *Cathestecum* and *Griffithsochloa* (Gramineae). Ph. D. diss. University of Wyoming. Laramie, Wyo. 244 pp.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa, México. 432 pp.

Swallen, J. R. 1937. The grass genus *Cathestecum*. J. Wash. Acad. Sci. 27:496-521.

Vasey, G. 1884. A new species of grass. Bull. Torrey Bot. Club 11: 37-38

Watson, L. & M. J. Dallwitz. 1992. The grass genera of the world. Center for Agriculture and Biosciences. Wallingford, U.K. 1038 pp.