



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Estudios Superiores Iztacala

ESTUDIO SISTEMÁTICO DEL GÉNERO *ZEUGITES* P.BROWNE  
(POACEAE: CENTOTHECOIDEAE: CENTOTHECEAE)

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTORA EN CIENCIAS

P R E S E N T A

ANA MARÍA SORIANO MARTÍNEZ

DIRECTORA DE TESIS: DRA. PATRICIA DOLORES DÁVILA ARANDA

MÉXICO, D. F.

JULIO, 2008



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.

## RECONOCIMIENTOS

La autora agradece al **Posgrado en Ciencias Biológicas** de la **Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM)** la oportunidad otorgada para cursar sus estudios de Doctorado.

Dichos estudios y la redacción del presente manuscrito fueron posibles gracias al apoyo financiero otorgado por el **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT)** y a la **Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP)**.

De la misma forma, se agradece de manera especial, por su invariable disposición y acertada orientación durante el desarrollo de esta tesis al Comité Tutorial:

**Dra. Patricia Dolores Dávila Aranda** (Directora de tesis), UBIPRO, FES Iztacala, UNAM

**Dra. Teresa Terrazas Salgado**, Instituto de Biología, UNAM

**Dr. Rafael Lira Saade**, UBIPRO, FES Iztacala, UNAM

## AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a todas las personas que me acompañaron en esta etapa de mi vida. En especial a la Dra. Patricia Dávila por aceptar dirigir mi tesis, gracias por su paciencia y confianza.

A la Dra. Teresa Terrazas y al Dr. Rafael Lira, por formar parte de mi comité tutorial, sus preguntas y sugerencias mejoraron mi trabajo.

Un agradecimiento especial es para el Dr. Gerardo Salazar Chávez por compartir conmigo sus vastos conocimientos en Biología molecular y Sistemática Filogenética. Pero sobre todo, por su invaluable apoyo durante el manuscrito del artículo. ¡Gracias!

A la Dra. María Teresa Mejía Saules, la Dra. Teresa Terrazas Salgado, el Dr. Gerardo Adolfo Salazar Chávez, la Dra. Manida Martínez y Díaz de Salas, la Dra. Patricia Dolores Dávila Aranda, el Dr. Oswaldo Téllez Valdés y el Dr. Rafael Lira Saade, por revisar meticulosamente el manuscrito final de la tesis, por sus sugerencias que permitieron mejorar el trabajo final y por formar parte del jurado.

A la M. en C. Laura Márquez Valdelamar por su apoyo y gentil hospitalidad en el Laboratorio de Biología Molecular del Instituto de biología (UNAM). A la M. en C. Berenit Mendoza Garfias por su ayuda en la preparación y procesamiento de las muestras trabajadas en el Microscopio electrónico (Instituto de Biología).

A los encargados y personal del Herbario Nacional de México (MEXU) y del Herbario de Ciencias Biológicas (ENCB) por permitir la revisión de su colección y en especial a la Bióloga Edith López Villafranco, responsable del Herbario IZTA de la FES-Iztacala, por ayudarme en la gestión de préstamos en herbarios internacionales.

A quienes me acompañaron en el campo y ayudaron a conocer mis plantas: Isma y Ulises. ¡Muchas Gracias!

A mis compañeros y amigos del posgrado en especial a Lidia Cabrera por su amistad y apoyo en cada momento. Gracias por compartir tus conocimientos de manera generosa.

# DEDICATORIA

*A mis padres*

**Por el amor que siempre me dan**

*A mis hermanos y sobrinos*

**Por que dan alegría a mi vida**

*A mis amigos*

**Cada uno de ellos es especial, porque forman parte de mi vida**

*María Fernanda y Gabriel, Gracias por haber transformado mi vida. ¡Los amo!*

# CONTENIDO

	Pág.
RESUMEN.....	vi
ABSTRACT.....	viii
<b>INTRODUCCIÓN GENERAL</b>	
1.1 HISTORIA TAXONÓMICA DE LA SUBFAMILIA CENTOTHECOIDEAE.....	3
1.2 <i>Zeugites</i> P. Browne.....	5
1.3 SELECCIÓN DEL GRUPO EXTERNO PARA EL ANÁLISIS FILOGENÉTICO. ....	7
1.4 JUSTIFICACIÓN.....	7
1.5 OBJETIVOS.....	8
1.6 HIPÓTESIS.....	8
1.7 ESTRUCTURA DE LA TESIS.....	9
1.8 LITERATURA CITADA.....	10
<b>CAPÍTULO 1. Morfología del género <i>Zeugites</i></b>	
RESUMEN.....	15
INTRODUCCIÓN.....	15
MATERIALES Y MÉTODO.....	16
RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	17
LITERATURA CITADA.....	24
<b>CAPÍTULO 2. Anatomía de la lámina foliar y del pseudopecíolo en las especies del género <i>Zeugites</i></b>	
RESUMEN.....	27
INTRODUCCIÓN.....	27
MATERIALES Y MÉTODO.....	28
RESULTADOS.....	29
DISCUSIÓN.....	43
LITERATURA CITADA.....	51
<b>CAPÍTULO 3. Epidermis de la lámina foliar de <i>Zeugites</i></b>	
RESUMEN.....	53
INTRODUCCIÓN.....	54
MATERIALES Y MÉTODO.....	56

RESULTADOS.....	56
DISCUSIÓN.....	63
CLAVE PARA LA IDENTIFICACIÓN DE LAS ESPECIES DE <i>Zeugites</i> CON CARACTERES DE LA EPIDERMIS FOLIAR.....	66
LITERATURA CITADA.....	70

#### **CAPÍTULO 4. Análisis filogenético del género *Zeugites***

##### **ARTÍCULO: Phylogenetic relationships of *Zeugites* (poaceae: centothecoideae) inferred from plastid and nuclear DNA sequences and morphology**

ABSTRACT.....	75
INTRODUCTION.....	75
MATERIALS AND METHODS.....	76
RESULTS.....	76
DISCUSSION.....	79
LITERATURE CITED.....	81
Resultados y análisis del análisis combinado de los caracteres morfológicos y anatómicos.....	84
Resultados y análisis del análisis combinado de los caracteres moleculares, morfológicos y anatómicos.....	84
DISCUSIÓN.....	84

#### **CAPÍTULO 5. Tratamiento taxonómico del género *Zeugites***

RESUMEN.....	93
INTRODUCCIÓN.....	93
MATERIALES Y MÉTODOS.....	94
DESCRIPCIÓN GENERAL DE <i>Zeugites</i> .....	95
CLAVE PARA LA IDENTIFICACIÓN DE LAS ESPECIES DE <i>Zeugites</i> .....	96
DESCRIPCIÓN MORFOLÓGICA DE LAS ESPECIES.....	97
LITERATURA CITADA.....	121
<b>CONCLUSIONES GENERALES.....</b>	<b>122</b>

#### **ANEXOS**

1.1 CARACTERES MORFOLÓGICOS CONSIDERADOS EN CADA UNO DE LOS EJEMPLARES.....	124
1.2 RESUMEN DEL ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES DE LAS ESPECIES	



DEL GÉNERO <i>Zeugites</i> P. Browne .....	126
1. 3 EJEMPLARES EXAMINADOS.....	126

## ÍNDICE DE FIGURAS

### CAPÍTULO 1

<b>Figura 1.</b> Estructura vegetativa en <i>Zeugites</i> . <b>A</b> culmos ramificados en <i>Z. munroana</i> . <b>B</b> culmos solitarios en <i>Z. pittieri</i> . <b>C</b> láminas ovadas en <i>Z. pringlei</i> . <b>D</b> láminas lanceoladas en <i>Z. sagittata</i> . <b>E</b> base de la lámina redondeada en <i>Z. smilacifolia</i> . <b>F</b> base de la lámina sagitada en <i>Z. sagittata</i> .....	20
---	----

<b>Figura 2.</b> <b>A.</b> Espiguilla de <i>Z. sagittata</i> (R. Guzmán 4160, MEXU). <b>B</b> Glumas de <i>Z. capillaris</i> (C. Catalán H. y F. Terán C. 728, MEXU). <b>C</b> Flósculo femenino de <i>Z. pittieri</i> (D. E. Breedlove 28632, ENCB).....	23
---	----

### CAPÍTULO 2

<b>Figura 1.</b> Detalle del corte transversal de la lámina foliar de. <b>A</b> <i>Z. sylvatica</i> (J. D. Dwyer 9383A MEXU) y <b>B</b> <i>Z. sagittata</i> (R. Guzmán 4167, MEXU).....	45
---	----

<b>Figura 2.</b> Corte transversal de la lámina foliar. <b>A</b> <i>Z. americana</i> (A. S. Hitchcock 695, MO), <b>B</b> <i>Z. mexicana</i> (A. Soriano 515, IZTA), <b>C</b> <i>Z. pringlei</i> (Manrique et al. 736, MEXU), <b>D</b> <i>Z. munroana</i> (A. Soriano 519, IZTA), <b>E</b> <i>Z. smilacifolia</i> (A. Soriano 508, IZTA), <b>F</b> <i>Z. hackelii</i> (A. Flores M. 1064, MEXU), <b>G</b> <i>Z. sagittata</i> (R. Guzmán 4167, MEXU), <b>H</b> <i>Z. capillaris</i> (A. Soriano 510, IZTA), <b>I</b> <i>Z. sylvatica</i> (J. D. Dwyer 9383A, MEXU), <b>J</b> <i>Z. pittieri</i> (M. Grayum et al. 4131, MEXU).....	46
---	----

<b>Figura 3.</b> Detalle del corte transversal del pseudopeciolo. <b>A</b> <i>Z. sagittata</i> (R. Guzmán 4167, MEXU) y <b>B</b> <i>Z. smilacifolia</i> (Manrique et al. 485, MEXU).....	47
--	----

<b>Figura 4.</b> Corte transversal del pseudopeciolo. <b>A</b> <i>Z. americana</i> (A. S. Hitchcock 695, MO), <b>B</b> <i>Z. mexicana</i> (Al Gentry y V. Kapus 28352, MEXU), <b>C</b> <i>Z. pringlei</i> (A. soriano 521, IZTA), <b>D</b> <i>Z. munroana</i> (A. Soriano 519, IZTA), <b>E</b> <i>Z. smilacifolia</i> (Manrique et al. 485, MEXU), <b>F</b> <i>Z. hackelii</i> (E. D. Enriquez E. y J. J. Balleza C. 1382, MEXU), <b>G</b> <i>Z. sagittata</i> (R. Guzmán 4167, MEXU), <b>H.</b> <i>Z. capillaris</i> (A. Soriano 510, IZTA), <b>I</b> <i>Z. sylvatica</i> (J. D. Dwyer 9383A, MEXU), <b>J</b> <i>Z. pittieri</i> (M. Grayum et al. 4131, MEXU).....	48
--	----

### CAPÍTULO 3

<b>Figura 1.</b> Epidermis de la lámina foliar. <b>A</b> <i>Z. americana</i> (A. S. Hitchcock 695, MO), <b>B</b> <i>Z. mexicana</i> (A. Soriano 515, IZTA), <b>C</b> <i>Z. pringlei</i> (A. Soriano 521, IZTA), <b>D</b> <i>Z. munroana</i>	
---	--

(A. Soriano 519, IZTA), E <i>Z. sagittata</i> (A. Soriano 513, IZTA), F <i>Z. latifolia</i> (R. Torres 7374, MEXU).....	68
<b>Figura 2.</b> Epidermis de la lámina foliar. A <i>Z. smilacifolia</i> (A. Soriano 516, IZTA), B y F <i>Z. hackelii</i> (A. Soriano 501, IZTA), C <i>Z. capillaris</i> (A. Soriano 510, IZTA), D <i>Z. pittieri</i> (A. Soriano 518, IZTA), E <i>Z. sylvatica</i> (J. D. Dwyer 9383A, MEXU).....	69

#### CAPÍTULO 4

<b>FIG. 1.</b> Strict consensus trees from the separate analyses. A. the ITS region. B. the <i>trnL</i> intron. C. the <i>trnL-trnF</i> intergenic spacer. D. Single most parsimonious morphological cladogram. The numbers above the branches are bootstrap values (>50%).....	78
<b>FIG. 2.</b> Strict consensus tree of the six cladograms obtained in the combined analysis of all datasets. The numbers above the branches are bootstrap values (>50%); the number below each circle is the morphological character (see Table 2). The circles mark unambiguous changes in morphological characters and the direction of change.....	80
<b>FIG. 3.</b> Árbol del consenso estricto de los seis cladogramas más cortos del análisis combinado de datos morfológicos y anatómicos. Los números por arriba de las ramas indican los valores de bootstrap (>50%).....	86
<b>FIG. 4.</b> Árbol que se obtuvo en el análisis combinado de todos los grupos de datos (moleculares, morfológicos y anatómicos). Los números por arriba de las ramas indican los valores de bootstrap (>50%); el número bajo cada círculo indica el carácter anatómico (Tabla 4). El círculo indica sinapomorfia y los cuadros autopomorfias. ....	87

#### ÍNDICE DE CUADROS Y TABLAS

##### CAPÍTULO 2

<b>Cuadro 1.</b> Ejemplares utilizados en el estudio de la anatomía de la lámina foliar de <i>Zeugites</i> .	49
<b>Cuadro 2.</b> Caracteres y estados de carácter variables en el corte transversal de la lámina (CT) y el pseudopecíolo (PP) de <i>Zeugites</i> .....	50

##### CAPÍTULO 3

<b>Cuadro 1.</b> Ejemplares analizados en el estudio de la epidermis abaxial y adaxial.....	72
---	----

##### CAPÍTULO 4

<b>TABLE 1.</b> Characteristics of the data sets analyzed in this study. <sup>a</sup> CI/RI, consistency index/retention index.....	77
---	----

TABLE 2. PHT test pairwise comparisons.....	79
---	----

## ÍNDICE DE MAPAS

Mapa de distribución geográfica de <i>Zeugites pringlei</i> .....	98
Mapa de distribución geográfica de <i>Zeugites americana</i> .....	101
Mapa de distribución geográfica de <i>Zeugites mexicana</i> .....	104
Mapa de distribución geográfica de <i>Zeugites munroana</i> .....	106
Mapa de distribución geográfica de <i>Zeugites smilacifolia</i> .....	108
Mapa de distribución geográfica de <i>Zeugites capillaris</i> .....	110
Mapa de distribución geográfica de <i>Zeugites pittieri</i> .....	112
Mapa de distribución geográfica de <i>Zeugites latifolia</i> .....	114
Mapa de distribución geográfica de <i>Zeugites hackelii</i> .....	116
Mapa de distribución geográfica de <i>Zeugites sagittata</i> .....	118
Mapa de distribución geográfica de <i>Zeugites sylvatica</i> .....	120

## APÉNDICES

### CAPÍTULO 4

APPENDIX 1. Voucher information is listed as follows: taxon name, collector name and number (herbarium), collection locality, GenBank accessions (ITS, <i>trnL—trnF</i> )....	83
APPENDIX 2. Morphological characters and character states of <i>Zeugites</i> and related taxa analyzed in this work.....	83
APPENDIX 3. Coded morphological data matrix for the <i>Zeugites</i> and related taxa. Character numbers refer to those listed in Appendix 2. ? = unknown character state.....	83
APÉNDICE 4. Caracteres y estados de carácter anatómicos considerados en el análisis filogenético de <i>Zeugites</i> .....	88
APÉNDICE 5. Matriz de caracteres anatómicos considerados en el análisis filogenético de <i>Zeugites</i> .....	81

## RESUMEN

El género *Zeugites* P.Browne, pertenece a la tribu Centotheceae de la subfamilia Centotheceoidae. Sus especies se distribuyen principalmente en México, el Caribe, Centro y Sudamérica. Se ha hecho referencia a la morfología y anatomía de las especies en algunas floras, sin embargo, ninguno de estos trabajos incluye el total de las especies ni una discusión completa sobre la taxonomía y filogenia del género. Por tal razón, en este trabajo se realizaron estudios morfológicos, anatómicos y moleculares para delimitar los taxa y establecer las relaciones filogenéticas del género y finalmente recopilar la historia taxonómica y nomenclatural del género. Las especies de *Zeugites* se caracterizan por presentar láminas foliares lanceoladas a ovadas, cortamente pecioladas. Su inflorescencia es una panícula que presenta espiguillas monoicas, de las cuales, las inferiores son femeninas y el resto masculinas. Con base en la morfología externa las especies del género pueden agruparse en: 1) especies de culmos delgados y ramificados con hojas ovadas u ovado-lanceoladas (*Z. americana*, *Z. mexicana*, *Z. pringlei* y *Z. munroana*) y 2) especies de culmos robustos, no ramificados con hojas lanceoladas o elípticas (*Z. sagittata*, *Z. capillaris*, *Z. pittieri*, *Z. latifolia*, *Z. hackeli*, *Z. sylvatica*), la excepción es *Z. smilacifolia* que presenta culmos delgados ramificados y culmos robustos no ramificados. En cuanto a la anatomía foliar se encontró que las principales variaciones taxonómicas están en el número de haces vasculares, en la presencia o ausencia de esclerénquima y en la forma de las células buliformes. La variación de la morfología interna y externa en las especies del género es grande, de tal forma, que se obtuvieron 23 y 26 caracteres respectivamente, que fueron utilizados en el análisis filogenético y resultaron informativos. Además de los datos morfológicos y anatómicos, se generaron dos grupos de datos moleculares: secuencias de una región nuclear (ITS) y una porción no codificante del cloroplasto (*trnL-trnF*). Se realizó un análisis filogenético para cada grupo de datos, se hicieron pruebas de heterogeneidad entre cada grupo de datos y se realizó un análisis combinado (datos morfológicos, moleculares y anatómicos). El criterio con el que se realizaron los diferentes análisis fue el de parsimonia. La hipótesis mejor apoyada y con una mayor resolución en los análisis cladísticos realizados

resultó ser el análisis combinado. En este análisis se encontró que las especies de *Zeugites* forman dos clados: clado I, formado por *Z. pittieri*, *Z. latifolia*, *Z. sylvatica* (*Calderonella sylvatica*), *Z. sagittata*, y *Z. capillaris*; clado II, formado por *Z. hackelii*, *Z. smilacifolia*, *Z. munroana*, *Z. pringlei*, *Z. mexicana*, y *Z. americana*. El género *Zeugites* es monofilético, si se incluye dentro de su circunscripción a *Calderonella sylvatica*. El género *Pohlidium* resultó fuertemente sustentado como grupo hermano de *Zeugites* + *Calderonella*. Con base en toda la evidencia generada se reconocen para el género once especies *Z. americana*, *Z. capillaris*, *Z. hackelii*, *Z. latifolia*, *Z. mexicana*, *Z. munroana*, *Z. pittieri*, *Z. pringlei*, *Z. sagittata*, *Z. smilacifolia* y *Z. sylvatica*.

## ABSTRACT

The genus *Zeugites* P.Browne, belongs to Centothecaceae tribe of the Centothecoideae subfamily. Its species are distributed mainly in Mexico, the Caribbean, Central and South America. Although there are previous references to the anatomy and morphology of the species in some taxonomic works, none of them includes the total number of species or a full discussion on the taxonomy and phylogeny of the genus. For this reason, morphological, anatomical and molecular studies were undertaken in order to recognize the taxonomic limits of the species, to establish the phylogenetic relationships of the genus and to retrieve the taxonomic and nomenclatural history of it. The *Zeugites* species are characterized by showing lanceolate to ovate leaves, with a small petiole. Its inflorescence is a panicle bearing, monoecious spikelets, with a basal female floret and several (1-15) upper male florets. On the basis of the morphological characters, the species of the genus are divided in two groups: 1) species with thin and branched culms and ovate or ovate-lanceolate leaves (*Z. americana*, *Z. mexicana*, *Z. pringlei* and *Z. munroana*) and 2) species with robust unbranched culms and lanceolate or elliptical leaves (*Z. sagittata*, *Z. capillaris*, *Z. pittieri*, *Z. latifolia*, *Z. hackelii*, and *Z. sylvatica*), being the exception *Z. smilacifolia* which can bear either thin and branched or unbranched culms. On relationship to the leaf anatomy data, it was found that the main taxonomical variations were observed in the vascular bundles number, the presence or absence of sclerenchyma and the bulliform cells shape. The phylogenetic analysis includes 23 anatomical characters and 26 morphological characters, in addition to the two groups of molecular data: sequences of a nuclear region (ITS) and a portion non-coding chloroplast (*trnL-trnF*). Maximum parsimony analyses were conducted separately and including all the data set. The combined analysis is presented as our preferred phylogenetic hypothesis because of its better resolution and higher support for the clades. *Zeugites* is monophyletic, only if *Calderonella sylvatica* is included in it. Our analyses retrieve two major clades within *Zeugites*: Clade I, formed by *Z. pittieri*, *Z. latifolia*, *Z. sylvatica* (*Calderonella sylvatica*), *Z. sagittata*, and *Z. capillaris*; and Clade II, including *Z. hackelii*, *Z. smilacifolia*, *Z. munroana*, *Z. pringlei*, *Z. mexicana*, and *Z. americana*. The

monospecific genus *Pohlidium* is strongly supported as a sister group of *Zeugites* (including *Calderonella*). However, it is maintained as a different genus due to the noticeable differences in the morphology of its spikelet and inflorescence. Finally, on the basis of all the evidences 11 species of the genus *Zeugites* were recognized: *Z. americana*, *Z. capillaris*, *Z. hackelii*, *Z. latifolia*, *Z. mexicana*, *Z. munroana*, *Z. pittieri*, *Z. pringlei*, *Z. sagittata*, *Z. smilacifolia* and *Z. sylvatica*.

# **INTRODUCCIÓN GENERAL**



La familia Poaceae es una de las más diversas dentro de las angiospermas; se le considera como un grupo natural que incluye más de 700 géneros y entre 10 000 y 11 000 especies (Dahlgren *et al.*, 1985; Tzvelev, 1989; Watson y Dallwitz, 1992). A esta familia pertenecen los cereales, principal fuente de alimento para la población humana (Tzvelev, 1989). Sus miembros se encuentran distribuidos en todos los continentes y climas. Es una familia de considerable importancia económica y ecológica, debido a esto, existe un gran interés en el estudio de su filogenia. Sin embargo, dado que sus flores son muy reducidas y presentan un alto grado de convergencia evolutiva, es difícil abordar su clasificación y reconstrucción filogenética (Hilu, 1985; Hilu y Wright, 1982).

En un intento para crear una clasificación natural, los sistemáticos han empleado diversas fuentes de evidencia taxonómica. Así, las primeras clasificaciones en la familia Poaceae se basaron principalmente en caracteres morfológicos de la espiguilla y la inflorescencia. Posteriormente, se introdujeron caracteres citológicos (Avdulov, 1931), anatómicos (Prat, 1936; Reeder, 1957; Brown, 1958; Metcalfe, 1960), embriológicos (Reeder, 1957, 1962), fitoquímicos (Tateoka, 1962) y fisiológicos (Hattersley y Watson, 1992).

En la actualidad las clasificaciones también incluyen datos moleculares (e. g. secuencias de genes de nucleótidos del cloroplasto, ARN ribosomal y ADN nuclear), con el fin de obtener resultados más consistentes y poder elaborar un sistema de clasificación que refleje los patrones de evolución dentro de la familia. Bajo este contexto, con base en datos estructurales y moleculares el GPWG (Grass Phylogeny Working Group, 2001) presentó la clasificación más reciente mejor sustentada para la familia. Ellos reconocieron 12 subfamilias: Anomochlooideae, Bambusoideae, Ehrhartoideae, Aristidoideae, Danthonioideae, Arundinoideae, Puelioideae, Panicoideae, Pooideae, Pharoideae, Chloridoideae y Centothecoideae. Sin embargo, a pesar de

este gran esfuerzo, aún se requieren estudios más detallados a nivel genérico que conduzcan a una mejor circunscripción de las subfamilias. Para contribuir al conocimiento de la familia y en particular de la subfamilia Centothecoideae, en este trabajo se presenta la revisión sistemática del género *Zeugites* P.Browne.

## 1. 1 HISTORIA TAXONÓMICA DE LA SUBFAMILIA CENTOTHECOIDEAE.

La subfamilia Centothecoideae fue primero reconocida como una tribu por Ridley (1907), quien incluyó dentro de ésta a los géneros *Centotheca* y *Lophatherum*. Posteriormente Bews (1929), en su tratamiento de los pastos del mundo, reconoció la subtribu Centothecinae de las Festuceae y agrupó a *Centotheca*, *Zeugites*, *Lophatherum* y *Streptogyna*. Dicha subtribu fue también reconocida por Hubbard (1934), quien incluyó además, el género *Orthoclada*. Por su parte, Tateoka (1957) trató al grupo como una tribu dentro de las Arundinoideae.

Más tarde, con base en las características del embrión, Reeder (1962), reconoció el grupo centothecoide argumentando que *Centotheca*, *Orthoclada*, y *Uniola* tenían un embrión del tipo P+PP (epiblasto más o menos bien desarrollado, presencia de más de un haz vascular en el escutelo y algunas veces muchos haces vasculares en el coleóptilo, embrión relativamente pequeño en proporción al endospermo). Al mismo tiempo, Jacques-Félix (1962) propuso la serie centothecoide que incluía a *Bromuniola*, *Centotheca*, *Chevalierella*, *Megastachya* y *Orthoclada*.

Por su parte, Decker (1964), utilizando características del embrión, lodículas, números cromosómicos y caracteres anatómicos de la lámina foliar, reconoció cinco grandes grupos, dentro de los cuales se encuentran las Centothecoideae y además, de los géneros listados con anterioridad, incluyó en el grupo a *Lophatherum* y *Ramosia*.

En 1970 Soderstrom caracterizó brevemente siete grupos de gramíneas y reconoció entre estos a las Centothecoideae. Posteriormente Soderstrom y Decker (1973) realizaron la revisión nomenclatural de los géneros asignados a este grupo y mencionaron que el nombre correcto del género tipo es *Centotheca* y que el grupo debe ser nombrado como Centothecoideae. Estos autores reconocieron los siguientes géneros: *Bromuniola*, *Calderonella*, *Centotheca* (incluye *Ramosia*), *Chasmanthium* (que incluye algunas especies removidas de *Uniola*), *Chevalierella*, *Lophatherum*, *Megastachya*, *Orthoclada* y *Zeugites*. El grupo, es decir la subfamilia Centothecoideae, fue reconocida por Clayton (1978) y Tenorio (1979); sin embargo, ninguno de ellos validó el nombre. Fue hasta que Soderstrom (1981) elaboró la descripción en latín y reconoció el grupo como la subfamilia Centothecoideae.

La posición sistemática de la subfamilia Centothecoideae ha sido controversial ya que fue reconocida como una tribu dentro de las Bambusoideae (Watson y Dallwitz, 1992), como una tribu con afinidades a las Arundinoideae (Barker *et al.*, 1995; Kellogg y Campbell, 1987; Soderstrom y Ellis, 1987; Mathews *et al.*, 2000), e incluso como miembro de las Panicoideae (Clark, *et al.*, 1995; Hilu *et al.*, 1999). Sin embargo, actualmente la subfamilia Centothecoideae se reconoce plenamente y con base en secuencias de ADN del cloroplasto se ha encontrado que está más cercanamente relacionada con las Panicoideae, Arundinoideae y Chloridoideae. Este grupo en conjunto constituye lo que se conoce como el clado PACC (Davis y Soreng, 1993), cuya posición ha sido confirmada con datos de *rbcL* y *ndhF* (Barker *et al.*, 1995; Clark *et al.*, 1995). Los miembros de la subfamilia Centothecoideae poseen una inserción de 6 pares de bases (pb) característica del clado PACC (Hilu y Alice, 1999). Este clado representa un linaje fuertemente sustentado con datos moleculares y estructurales (Hilu y Esen, 1988; Mathews *et al.*, 2000). No obstante, algunas de las relaciones internas (entre los géneros) permanecen sin

resolver. Sánchez-Ken y Clark (2003) estudiaron las relaciones filogenéticas del clado formado por Centothecoideae/Panicoideae, presentando un análisis preliminar con tres grupos de datos, dos moleculares (el gen *ndhF* y el intrón *rpl16*) y uno de datos estructurales. Encontraron que el clado Centothecoideae esta bien sustentado como grupo hermano de *Gynerium*-Panicoideae e incluye tres subclados principales: 1) el subclado *Danthoniopsis-Thysanolaena-Spartochloa-Centotheca*; 2) el subclado *Zeugites* y 3) el subclado *Chasmanthium*.

La división de la subfamilia en tribus es también controversial ya que Tenorio (1979), dividió a la subfamilia Centothecoideae en dos tribus, Zeugitae y Centotheceae. Posteriormente Hilu y Wright (1982), mencionaron que la Centothecoideae abarca las tribus Centotheceae, Unioleae y Thysanolaeneae. Por su parte, Clayton y Renvoize (1986) reconocieron únicamente a la tribu Centotheceae y recientemente el GPWG (2001) reconoció dos tribus, Centotheceae y Thysanolaeneae.

De acuerdo con Clayton y Renvoize (1986), la tribu Centotheceae comprende diez géneros. En América se encuentran: *Calderonella* Soderstrom et Decker (Panamá), *Pohlidium* Davidse (Panamá), *Zeugites* P.Browne (México hasta Bolivia), *Orthoclada* P.Beauv. (Sur de México hasta Brasil, Bolivia y África tropical) y *Chasmanthium* Link (sureste de Estados Unidos hasta el norte de México). Los otros géneros son principalmente africanos: *Bromuniola* Stapf & Hubbard, *Centotheca* Desvaux, *Chevalierella* A.Camus, *Lophatherum* Brongniart y *Megastachya* P.Beauv.

## **1.2 *Zeugites* P.Browne**

Las especies de este género son hierbas perennes con láminas foliares lanceoladas a ovadas, cortamente pecioladas. Su inflorescencia es una panícula que presenta espiguillas

monoicas, de las cuales las inferiores son femeninas y el resto masculinas. Las especies del género se distribuyen en México, el Caribe, Centroamérica y Sudamérica y habitan lugares sombreados en barrancas y laderas montañosas (Clayton y Renvoize, 1986).

En la literatura se han mencionado diferentes nombres de especies y taxa subespecíficos ligados al género *Zeugites*, los cuales son:

*Z. americana* Willd., 1805  
*Z. americana* Rupr., 1842  
*Z. americana* subsp. *americana*  
*Z. americana* var. *american*,  
*Z. americana* subsp. *haitiensis* Pilg., 1909  
*Z. americana* subsp. *mexicana* (Kunth) Pilg., 1909  
*Z. americana* var. *mexicana* (Kunth) McVaugh, 1983  
*Z. americana* var. *pringlei* (Scribn.) McVaugh, 1983  
*Z. capillaris* (Hitchc.) Swallen, 1943  
*Z. colorata* Griseb., 1864  
*Z. galeottiana* Hemsl., 1885  
*Z. guanchezii* Davidse  
*Z. hackelii* Swallen, 1943  
*Z. haitiensis* (Pilg.) Urb., 1920  
*Z. hartwegii* E. Fourn., 1886  
*Z. hartwegii* E. Fourn. ex Hemsl., 1885  
*Z. hintonii* Hartley, 1941  
*Z. jamaicensis* Raeusch., 1797  
*Z. latifolia* (E. Fourn.) Hemsl., 1885  
*Z. mexicana* (Kunth) Trin. ex Steud., 1841  
*Z. mexicana* var. *glandulosa* Hack., 1908  
*Z. munroana* Hemsl., 1885  
*Z. panamensis* Swallen, 1943  
*Z. pittieri* Hack., 1902  
*Z. pittieri* var. *pittieri*  
*Z. pittieri* var. *pringlei* Hack., 1902  
*Z. pringlei* Scribn., 1898  
*Z. sagittata* Hartley, 1941  
*Z. smilacifolia* Scribn., 1896

Se ha hecho referencia a la morfología del género en los trabajos realizados para la subfamilia (Tenorio, 1979; Soderstrom y Decker, 1973) y floras locales (Beetle, 1977; McVaugh, 1983; Davidse et

al., 1994). Sin embargo, ninguno de éstos incluye el total de las especies. En cuanto a su anatomía, se ha descrito únicamente a *Zeugites munroana* Hemsl a partir de la cual se describieron características generales de la lámina, el pecíolo, la lígula y la vaina (McCoy, 1934). También se tienen datos sobre secuencias de ADN de *Zeugites pittieri* Hack. que fueron utilizados para establecer las relaciones filogenéticas de la subfamilia, utilizando secuencias del gen *ndhF* y *matK* (Clark *et al.*, 1995; Hilu y Alice, 1999; Hilu *et al.*, 1999). Sin embargo, no se cuenta con una revisión completa del género.

### 1.3 SELECCIÓN DEL GRUPO EXTERNO PARA EL ANÁLISIS FILOGENÉTICO.

En un estudio con el gen *ndhF* *Zeugites* y *Chasmantium* se agruparon en un mismo clado junto con *Thysanolaena* y la Panicoideae *Danthoniopsis* (Clark *et al.*, 1995). Más tarde, en un estudio molecular con el gen del cloroplasto *matK* el subclado *Orthoclada-Lophaterum-Zeugites-Chasmantium* resultaron fuertemente relacionadas (Hilu *et al.*, 1999). De acuerdo con el trabajo de Clayton y Renvoize (1986) *Zeugites* podría estar más estrechamente relacionado con *Calderonella* y *Pohlidium*. Con base en esto, se incluyó en el análisis filogenético como grupos externos a las Panicoideae: *Panicum virgatum*, *Echinochloa crus-galli* y *Digitaria saguinalis* y a las Centothecoideae: *Chasmantium laxum*, *Orthoclada laxa*, *Thysanolaena maxima*, *Pohlidium petiolatum* y *Calderonella sylvatica*.

### 1.4 JUSTIFICACIÓN

El género *Zeugites* incluye entre 10 a 12 especies y si bien es cierto que no son elementos muy comunes de la flora, dentro de este género se incluye un elemento importante en la flora de

México y es el componente endémico, seis de sus especies tienen distribución restringida a México (*Z. capillaris*, *Z. hackelii*, *Z. latifolia*, *Z. pringlei*, *Z. sagittata* y *Z. smilacifolia*), algunas de ellas tienen áreas de distribución restringidas a un Estado e incluso a unas pocas localidades, tal es el caso de *Z. sagittata* del estado de México y *Z. latifolia* en el estado de Oaxaca. La reducción de los hábitat afecta también a las especies del género *Zeugites* y pronto estarán en peligro de desaparecer. No se cuenta con trabajos básicos de la biología de las especies ni un tratamiento taxonómico en el cual se incluya el total de sus especies. De ahí la importancia de realizar éste trabajo.

## 1.5 OBJETIVOS

### OBJETIVO GENERAL

Realizar la revisión sistemática del género *Zeugites* P.Browne (Poaceae: Centothecoideae: Centotheceae).

### OBJETIVOS PARTICULARES

1. Realizar estudios morfológicos, anatómicos y moleculares de las especies.
2. Delimitar las especies del género *Zeugites*.
3. Establecer las relaciones filogenéticas del género y sus taxa más cercanos.
4. Recopilar la historia taxonómica y nomenclatural del género y sus especies.

## 1.6 HIPÓTESIS

En los estudios de filogenia de la familia Poaceae utilizando los genes *ndhF* (Clark et al., 1995) y *matK* (Hilu et al., 1999), se ha encontrado que el género *Zeugites* está cercanamente

relacionado con algunos géneros de las subfamilias Centothecoideae y Panicoideae. En estos estudios los géneros incluidos muestran ser monofiléticos. Recientemente, con base en información de ADN (el gen *ndhF* y el intrón *rpl16*) y datos estructurales, Sánchez-Ken y Clark (2003), al estudiar las relaciones filogenéticas del clado Centothecoide/Panicoideae, encontraron que el grupo Centothecoideae incluye tres subclados principales: 1) *Danthoniopsis-Thysanolaena-Spartochloa-Centotheca*; 2) *Zeugites* y 3) *Chasmanthium*. A partir de esta información, en este trabajo se plantea la hipótesis de que el género *Zeugites* P.Browne, es un género monofilético.

## 1.7 ESTRUCTURA DE LA TESIS

En cada capítulo se presenta un breve resumen y el artículo correspondiente que ya ha sido publicado o que está en revisión. Finalmente se presenta una discusión general y conclusiones. En este sentido, la tesis se divide en cinco capítulos. El capítulo 1 trata sobre la morfología externa del género *Zeugites*. El capítulo 2 hace referencia a la anatomía foliar del género; en él se describe el corte transversal de la lámina y del pseudopécíolo. En el capítulo 3 se describe la epidermis foliar. Con los capítulos 1, 2 y 3 se da respuesta en parte al primer y segundo objetivo particular. En el capítulo 4 se presentan las relaciones filogenéticas del género con base en los caracteres morfológicos y moleculares, este capítulo ayuda a responder los tres primeros objetivos particulares. En el capítulo 5 se presenta el tratamiento taxonómico del género, en el cual se incluye el nombre aceptado y la sinonimia de las especies, su descripción morfológica y una clave de identificación morfológica. Esto da respuesta al cuarto objetivo particular.



## 1. 8 LITERATURA CITADA

- Avdulov, N. P. 1931. Kario-sistematiceskoye untersuchungen der familie Gramineen. (Russian with German summary.) *Bull. Appl. Bot. Suppl.* 44: 1-352.
- Barker, N. P., H. P. Linder y E. H. Harley. 1995. Polyphyly of Arundinoideae (Poaceae): Evidence from *rbcL* sequence data. *Syst. Bot.* 20: 423-435.
- Beetle, A. A. 1977. Noteworthy grasses from Mexico V: *Phytologia* 37(4): 317-407.
- Bews, J. W. 1929. The World's Grasses: Their Differentiation, Distribution, Economics and Ecology. Longmans, Green and Co., London.
- Brown, W. V. 1858. Leaf anatomy in grass systematics. *Bot. Gaz.* 119: 170-178.
- Clayton, W. D. 1978. Gramineae. In V. W. Heywood *et al.* (eds.). Flowering plants of the world, págs 285-290. Mayflower Books, New York.
- Clayton, W. D., y S. A. Renvoize. 1986. Genera Graminum, Grasses of the world. Her Majesty's Stationary Office, London, England.
- Clark, L. G., W. Zhang y J. F. Wendel. 1995. A phylogeny of the grass family (Poaceae) based on *ndhF* sequence data. *Syst. Bot.* 20: 436-460.
- Dahlgren, R. M. T., Clifford y P. F. Yeo. 1985. The families of the Monocotyledons. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Davidse, G., Sousa, M. y A. O. Charter. 1994. Alismataceae a Cyperaceae. *In*: Davidse, G., Sousa, M. y A. O. Charter (eds.), Flora Mesoamericana. 6. Pp. 1-543. Universidad Nacional Autonoma de México, Missouri Botanical Garden, The Natural History Museum, México, St. Louis Missouri, London.

- Davis, J. I. y Soreng. 1993. Phylogenetic structure in the grass family (Poaceae) as inferred from chloroplast DNA restriction site variation. *Amer. J. Bot.* 80: 1444-1454.
- Decker, H. F. 1964. An anatomic-systematic study of the classical tribe Festuceae (Gramineae). *Amer. J. Bot.* 51: 453-463.
- GPWG (Grass Phylogeny Working Group). 2001. Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (Poaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 88: 373-457.
- Hattersley, P. W. y L. Watson. 1992. Diversification of photosynthesis. Pp 38-116 in G. P. Chapman (editor), *Grass Domestication and evolution*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.K.
- Hilu, K. W. 1985. Trends of variation and systematics of Poaceae. *Taxon* 34: 102-114.
- Hilu, K. W. y A. Esen. 1988. Prolamin size diversity in the Poaceae. *Biochem. Syst. Ecol.* 16: 457-465.
- Hilu, K. W. y Wright, K. 1982. Systematics of Gramineae: a cluster analysis study. *Taxon* 31:9-36.
- Hilu, K. W. y L. A. Alice. 1999. Evolutionary Implications of *matK* indels in Poaceae. *Amer. J. Bot.* 86: 1735-1741.
- Hilu, K. W., L. A. Alice y H. Liang. 1999. Phylogeny of Poaceae inferred from *matK* sequences. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 86: 835-851.
- Jacques-Félix, H. 1962. Les graminées (Poaceae) d'Afrique tropicale, 1: Généralités, classification, description de genres. *Bull. Agron.* 246: 1-4.
- Kellogg, E. A. y C. S. Campbell. 1987. Phylogenetic analyses of the Gramineae. Pp. 310-322 in T. R. Soderstrom, K. W. Hilu, C. S. Campbell and M. E. Barkworth (editors), *Grass Systematics and Evolution*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

- Mathews, S., R. C. Tsai y E. A. Kellogg. 2000. Phylogenetic structure in the grass family (Poaceae): Evidence from the nuclear gene phytochrome B. *Amer. J. Bot.* 87: 96-107.
- McCoy, R. W. 1934. The anatomy of the leaf of *Zeugites munroana*, an anomalous grass. *Bull. Torrey Club.* 61: 429-437.
- McVaugh R. 1983. Flora Novo Galiciana. 14. Gramineae. The University of Michigan. USA.
- Metcalf, C. R. 1960. Anatomy of the monocotyledons. I. Gramineae. Oxford: Clarendon Press.
- Prat, H. 1936. La systématique des Graminées. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, ser. 10, 18: 165-258.
- Reeder, J. R. 1957. The embryo in grass systematics. *Amer. J. Bot.* 44: 756-769.
- Reeder, J. R. 1962. The Bambusoid embryo: A reappraisal. *Amer. J. Bot.* 49: 639-641.
- Ridley, H. N. 1907. Materials for a flora of the Malayan Peninsula. Part III. Methodist Publishing House, Singapore.
- Sanchez-Ken, G. J. y L. G. Clark. 2003. Phylogenetic Relationships within the Centothecoideae + Panicoideae clade. In: Abstracts, Monocots III: the Third International Conference on the Comparative Biology of the Monocotyledons and the Fourth International Symposium on Grass Systematics and Evolution. Unpublished conference abstracts, 80.
- Soderstrom, T. R. 1970. Grass. In: Encyclopedia Americana. 192-199.
- Soderstrom, T. R. 1981. The grass subfamily Centostecoideae. *Taxon* 30:614-616
- Soderstrom, T. R. y H. F. Decker. 1973. *Calderonella*, a new genus of grasses, and its relationships to the centostecoid genera. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 60: 427- 441.
- Soderstrom, T. R. y R. P. Ellis. 1987. The position of bamboo genera and allies in a system of grass classification. Pp. 225-238 in T. R. Soderstrom, K. W. Hilu, C. S. Campbell and M.

- E. Barkmorth (editors), *Grass Systematics and Evolution*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Tateoka, T. 1957. Miscellaneous papers on the phylogeny of the Poaceae (10). Proposition of a new phylogenetic system of Poaceae. *J. Jap. Bot.* 32: 275-287.
- Tateoka, T. 1962. Starch grains of endosperm in grass systematics. *Bot. Mag. (Tokyo)* 75: 336-343.
- Tenorio, E. C. 1979. The subfamily Centostecoideae (Gramineae). Reprint from *Dissertation Abstracts International* 39 (10): 1p. (Ph. D. University of Maryland, 1978)
- Tzvelev, N. N. 1989. The system of grasses (Poaceae) and their evolution. *Bot. Rev.* 55: 141-203.
- Watson, L. y M. J. Dallwitz. 1992. *The grass genera of the world*. CAB International, Wallingford, Reino Unido.

# **CAPÍTULO 1**

**Morfología del género *Zeugites***

## RESUMEN

Se presenta la descripción y discusión de los caracteres morfológicos con valor taxonómico en el género *Zeugites*. Se encontró que el género presenta una gran variabilidad en su morfología externa, sin embargo, las especies se definen claramente, y pueden agruparse en dos grandes grupos. En un grupo se encuentran las especies de culmos delgados y ramificados que presentan hojas ovadas u ovado-lanceoladas y en el otro grupo se incluyen las especies de culmos robustos, no ramificados, con hojas lanceoladas o elípticas. Las especies del primer grupo son: *Z. americana*, *Z. mexicana*, *Z. pringlei* y *Z. munroana* y las especies del segundo grupo son: *Z. sagittata*, *Z. capillaris*, *Z. pittieri*, *Z. latifolia*, *Z. hackelii*, *Z. sylvatica*. Solamente *Zeugites smilacifolia* presenta individuos con culmos delgados ramificados y culmos robustos no ramificados. Las hojas en las especies de *Zeugites* generalmente son caulinares, sólo *Z. sylvatica* presenta entrenudos tan cortos que sus hojas parecen basales. La inflorescencia en la mayoría de las especies es una panícula y sólo en *Z. sylvatica* es un racimo.

## INTRODUCCIÓN

En las gramíneas como en la mayoría de las plantas con flores, las características más utilizadas para reconocer grupos siguen siendo los caracteres morfológicos y de hecho, en la actualidad, los sistemas de clasificación más usados en las gramíneas son los propuestos por Clayton y Renvoize (1986) y Watson y Dallwitz (1992). Estas clasificaciones se basan en una combinación de caracteres anatómicos, citológicos, fisiológicos y de distribución geográfica, aunque la delimitación taxonómica de los grupos, sigue basándose principalmente en características morfológicas.

De acuerdo con Clayton y Renvoize (1986), el género *Zeugites* pertenece a la Subfamilia Centothechoideae tribu Centotheceae. Estos autores consideran que el género tiene entre 10 y 12 especies, sin embargo, ni la tribu Centotheceae ni sus géneros cuentan con un tratamiento taxonómico reciente. Se ha hecho referencia a la morfología del género en trabajos taxonómicos realizados para la subfamilia, tales como Tenorio (1976) y Soderstrom (1981), pero ninguno de éstos incluye el total de las especies en una revisión completa para el género. Por esta razón, este capítulo tiene como finalidad presentar la descripción y análisis de las características morfológicas más relevantes del género *Zeugites* con el propósito de reconocer aquellos caracteres reproductivos y vegetativos que ayuden a delimitar las especies.

Las especies del género *Zeugites* se distribuyen en México, el Caribe, Centroamérica y Sudamérica. Algunas de sus especies son endémicas de México (Beetle, 1977). Las especies habitan principalmente en las cañadas, a orillas de arroyos y las barrancas de zonas montañosas. A pesar de su amplia distribución en América, sus especies no son elementos muy comunes de la flora (Soderstrom y Decker, 1973).

## **MATERIALES Y MÉTODO.**

Se solicitaron ejemplares de herbario en calidad de préstamo a herbarios internacionales y nacionales (acrónimos según Holmgren, *et al.* 1981):

United States National Herbarium (US)

Herbarium, Missouri Botanical Garden (MO)

Herbario Nacional de Venezuela (VEN)

Herbario de la escuela Nacional de Ciencias Biológicas (ENCB)

Herbario Nacional de México (MEXU).

Se realizaron 4 salidas a los estados de Jalisco-Guerrero, México, Oaxaca-Chiapas y Michoacán, entre los meses de junio a diciembre del 2003. Se observaron las poblaciones *in situ*, se fijaron inflorescencias y hojas en FAA (formol-alcohol etílico-ácido acético). También se prepararon ejemplares para herbario.

Con la ayuda de un microscopio estereoscópico y una regla graduada se realizaron observaciones en los ejemplares herborizados y en las plantas recolectadas en el campo. Se elaboró una lista con 61 caracteres a observar en cada espécimen, 29 eran características cuantitativas y 32 cualitativas (Anexo 1.1), la lista se realizó con base en las observaciones realizadas y literatura especializada en gramíneas (Watson y Dallwitz, 1992; Clayton y Renvoize, 1986; Davidse *et al.*, 1994 y McVaugh, 1983).

## **RESULTADOS Y DISCUSIÓN**

Se realizó un análisis fenético y en el análisis de componentes principales (PCA), se encontraron alrededor de 18 caracteres en los tres primeros componentes principales que explicaban el 56.41% de la variación (Anexo 1.2). Algunos de estos caracteres se utilizaron en el análisis filogenético ya que a criterio del autor, se eliminaron algunos caracteres que podrían no ser informativos filogenéticamente y se incluyeron algunos otros reproductivos que si pudieran ser informativos. Finalmente resultaron 26 caracteres que fueron considerados en el análisis filogenético del género y que se enlistan en el apéndice 2 del capítulo 4.

En seguida se describen los diferentes órganos en las especies de *Zeugites* y se mencionan y analizan los caracteres que han resultado informativos en los diferentes análisis.



## Hábito

Las especies de *Zeugites* son de hábito herbáceo, erecto, y generalmente forman macollos. Se pueden separar en dos grupos, aquellas que presentan culmos delgados (1-3.5 mm de diámetro) y ramificados como en *Z. americana*, *Z. mexicana*, *Z. pringlei*, *Z. munroana* y aquellos que presentan culmos simples y robustos (4-11 mm de diámetro), como es el caso de *Z. sagittata*, *Z. capillaris*, *Z. pittieri*, *Z. latifolia*, *Z. hackelii*, *Z. sylvatica* y *Z. smilacifolia* (Fig. 1A, 1B). La excepción es *Z. smilacifolia* que presenta características de ambos grupos.

## Hoja

La hoja en las especies de *Zeugites* está formada por la lámina, el pulvínulo, el pseudopecíolo, la lígula, la vaina y en algunos casos las aurículas. Las hojas son caulinares y sólo en *Z. sylvatica* los entrenudos son tan cortos que las hojas parecen basales. La forma de la lámina es muy variable; puede ser ovada, ovado-lanceolada o elíptica. Las especies que presentan culmos delgados y ramificados generalmente presentan láminas ovadas (*Z. americana*, *Z. mexicana* y *Z. pringlei*; Fig. 1C) u ovado-lanceoladas (*Z. munroana*), mientras que las de culmos simples y robustos tienen láminas lanceoladas (*Z. sagittata*, *Z. capillaris*, *Z. pittieri*, *Z. latifolia* y *Z. hackelii*; Fig. 1D), con excepción de *Z. smilacifolia* que puede tener culmos simples o ramificados y sus láminas pueden ser ovadas a casi orbiculares. En *Z. sylvatica* la lámina tiene forma elíptica.

Con respecto al tamaño de la lámina, las especies de *Zeugites* se pueden agrupar en aquellas especies con láminas pequeñas, que miden 1.0-5.0 cm de largo (*Z. americana*, *Z. mexicana*, *Z. pringlei*, *Z. munroana*) y láminas más grandes, de 5.8-69.0 cm de largo (*Z. smilacifolia*, *Z. sagittata*, *Z. capillaris*, *Z. pittieri*, *Z. latifolia*, *Z. hackelii* y *Z. sylvatica*).

Comúnmente, las láminas pequeñas miden 0.4-3.0 cm de ancho, y las láminas grandes miden 3.2-10.0 cm de ancho, con excepción de *Z. sylvatica* que tiene láminas grandes (más de 6 cm de largo) pero angostas (menos de 3.2 cm de ancho).

El ápice de la lámina puede ser agudo o acuminado. Es agudo en *Z. smilacifolia*, *Z. munroana*, *Z. americana*, *Z. mexicana* y *Z. pringlei* y acuminado en *Z. sagittata*, *Z. capillaris*, *Z. pittieri*, *Z. latifolia*, *Z. hackelii* y *Z. sylvatica*.

La forma de la base de la lámina puede ser redondeada como en *Z. americana*, *Z. mexicana*, *Z. pringlei*, *Z. munroana*, *Z. pittieri* y *Z. smilacifolia* (Fig. 1E), obtusa como en *Z. capillaris*, *Z. hackelii* y *Z. latifolia*, decurrente en *Z. sylvatica* o sagitada en *Z. sagittata* (Fig. 1F).

Las aurículas son estructuras que se presentan lateralmente en el ápice de la vaina. Estas estructuras se encuentran en varias todas las especies de *Zeugites*, con excepción de *Z. americana*, *Z. mexicana*, *Z. pringlei*, *Z. munroana* y *Z. sylvatica*.

El pseudopécíolo es una constricción parecida al pecíolo, que se localiza entre la lámina y la vaina. Todas las especies de *Zeugites* lo presentan y su tamaño puede ser muy variable sobre todo en *Z. capillaris* y *Z. smilacifolia*, donde algunos individuos presentan un pseudopécíolo muy pequeño (2-5 mm de largo), mientras que en ejemplares de las mismas especies llega a medir hasta 33 y 60 mm de largo, respectivamente.

El tamaño de la vaina en las especies de *Zeugites* puede ser muy variable va de 1.3 a 5.5 cm en *Z. americana*, *Z. mexicana*, *Z. pringlei* y *Z. munroana* y de 4.0-28.0 cm de largo en *Z. capillaris*, *Z. hackelii*, *Z. latifolia*, *Z. pittieri*, *Z. smilacifolia*, *Z. sagittata* y *Z. sylvatica*.



**Figura 1. Estructura vegetativa en *Zeugites*.** A culmos ramificados en *Z. munroana*. B culmos solitarios en *Z. pittieri*. C láminas ovadas en *Z. pringlei*. D láminas lanceoladas en *Z. sagittata*. E base de la lámina redondeada en *Z. smilacifolia*. F base de la lámina sagitada en *Z. sagittata*.

La lígula es una membrana que se encuentra entre la lámina y la vaina foliar, la cual en el género *Zeugites* puede ser coriácea o membranácea. En *Z. americana*, *Z. mexicana*, *Z. pringlei*, *Z. munroana*, *Z. smilacifolia*, *Z. latifolia* y *Z. sagittata*, la lígula es membranácea y en *Z. capillaris*, *Z. pittieri*, *Z. sylvatica* y *Z. hackelii*, es coriácea. También es variable la forma del ápice de la lígula, ya que es redondeado en *Z. americana*, *Z. mexicana*, *Z. pringlei*, *Z. munroana* y *Z. smilacifolia* y truncado en *Z. sagittata*, *Z. capillaris*, *Z. pittieri*, *Z. latifolia*, *Z. hackelii* y *Z. sylvatica*. En ocasiones, el margen de la lígula puede presentar cilios; este es el caso de *Z. capillaris* y *Z. sylvatica*.

### **Inflorescencia**

Las inflorescencias en *Zeugites* son panículas abiertas y tirsos (panículas abiertas en forma piramidal). Las especies que presentan una panícula abierta regular son *Z. americana*, *Z. mexicana*, *Z. pringlei*, *Z. munroana* y *Z. smilacifolia*. Las especies que presentan tirsos son *Z. sagittata*, *Z. pittieri*, *Z. capillaris* y *Z. latifolia*. Sin embargo, *Z. sylvatica* presenta un racimo, no obstante, que en un ejemplar de herbario (J.T. Witherspoon, F. Witherspoon y R. Dressler 8342 (MO)) cultivado en invernadero se detectó una ramificación en el eje principal de la inflorescencia. En la panícula las ramas generalmente se ramifican dos o tres veces; sin embargo en el caso de *Z. hackelii*, las ramas superiores no se ramifican.

### **Espiguillas**

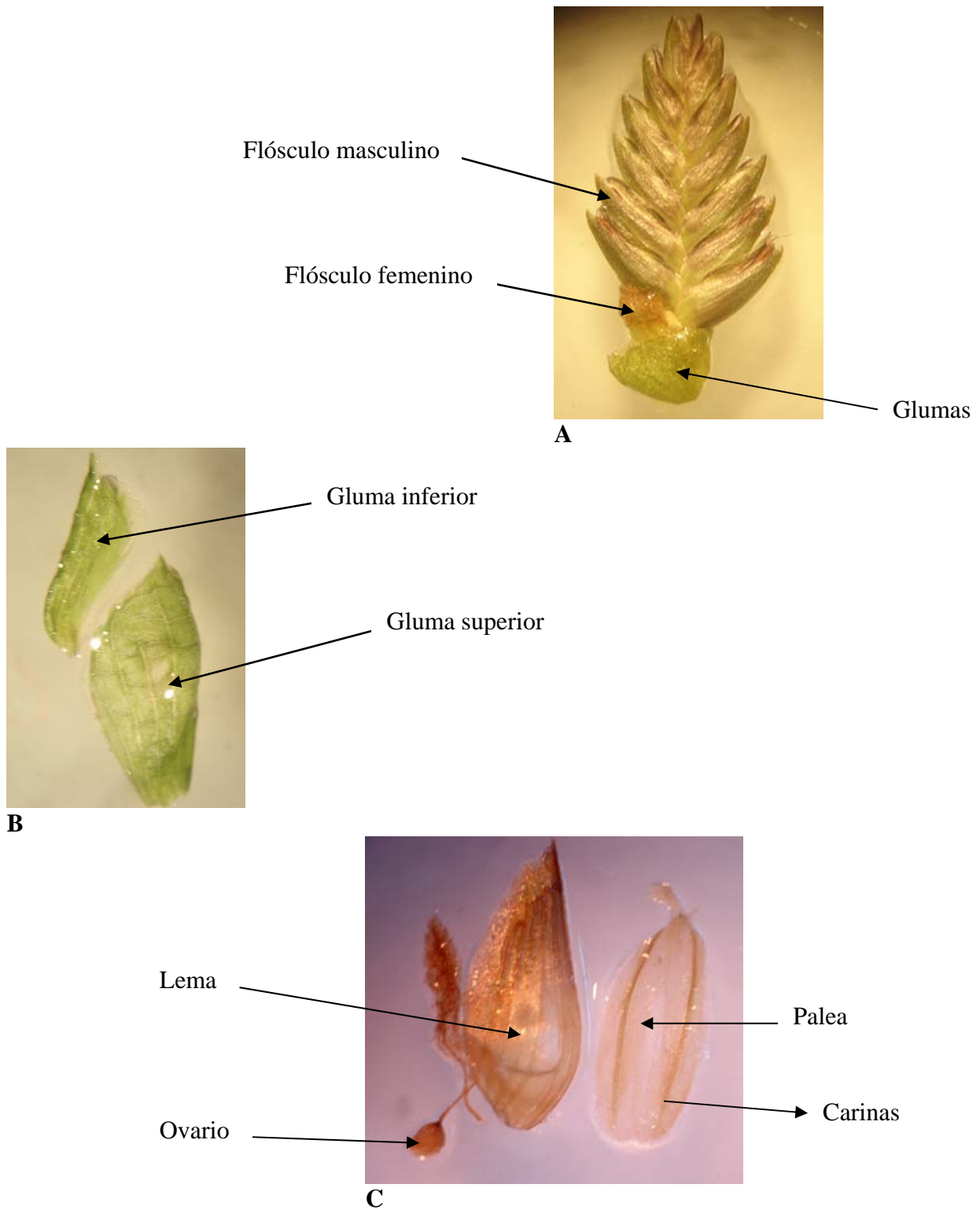
La espiguilla es la unidad básica de la inflorescencia y está constituida por uno o más flósculos. Las especies de *Zeugites* presentan espiguillas monoicas, tienen un flósculo femenino que se encuentra en la base y de 2 a 16 flósculos masculinos por arriba del flósculo femenino

(Fig. 2A). Las espiguillas se distribuyen de diferentes maneras en las ramas. Por un lado, hay especies con espiguillas distribuidas en la parte terminal de las ramas (*Z. americana*, *Z. mexicana* y *Z. pringlei*), mientras que en otros casos están distribuidas en toda la rama (*Z. munroana*, *Z. smilacifolia*, *Z. sagittata*, *Z. pittieri*, *Z. capillaris*, *Z. Hackelii*, *Z. latifolia* y *Z. Sylvatica*)

En la base de la espiguilla hay dos pequeñas brácteas localizadas en la base de la espiguilla. La bráctea más externa es la gluma superior y la bráctea más interna es la gluma inferior (Fig. 2B). En el género *Zeugites* la gluma externa puede tener forma flabeliforme (*Z. capillaris*, *Z. hackelii*, *Z. latifolia*, *Z. munroana*, *Z. sagittata* y *Z. smilacifolia*), ovada (*Z. sylvatica*), oblonga (*Z. americana*, *Z. mexicana* y *Z. pringlei*) u obovada en *Z. pittieri*. Con respecto al tamaño, generalmente la gluma superior mide de 1.5 a 4.0 mm de largo y sólo en *Z. sylvatica* y *Z. pittieri* ésta mide más de 4.1 mm de largo.

El ápice de la gluma inferior es obtuso (*Z. capillaris*, *Z. latifolia*, *Z. mexicana*, *Z. pittieri* y *Z. sagittata*), acuminado (*Z. americana*, *Z. munroana*, *Z. pringlei* y *Z. smilacifolia*), redondeado (*Z. sylvatica*) o truncado (con el margen dentado) en *Z. hackelii*. En el caso de *Z. pringlei*, la gluma inferior y la superior presentan una pequeña arista o mucrón en el nervio medio.

Los flósculos están constituidos por la lema y la palea que cubren a la flor (estambres u ovario y lodículas. Fig. 2C). En las especies de *Zeugites*, la palea es lanceolada (*Z. americana*, *Z. mexicana*, *Z. munroana*, *Z. pringlei* y *Z. smilacifolia*), ovada (*Z. capillaris*, *Z. hackelii*, *Z. sagittata* y *Z. sylvatica*) o elíptica (*Z. latifolia* y *Z. pittieri*). Las paleas presenta carinas, que son protuberancias formadas por dos nervaduras que comúnmente se encuentran en la zona media de la palea (Fig. 2C), en ocasiones se ensanchan y forman prolongaciones conocidas como “alas”. En *Zeugites*, la palea de la flor femenina generalmente presenta alas, excepto en *Z. americana*, *Z. mexicana*, *Z. pringlei* y *Z. latifolia*.



**Figura 2.** A. Espiguilla de *Z. sagittata* (R. Guzmán 4160, MEXU). B Glumas de *Z. capillaris* (C. Catalán H. y F. Terán C. 728, MEXU). C Flósculo femenino de *Z. pittieri* (D. E. Breedlove 28632, ENCB).

La lema de la flor femenina puede ser gibosa (*Z. capillaris*, *Z. hackelii*, *Z. latifolia*, *Z. pittieri*, *Z. sagittata* y *Z. sylvatica*) o falciforme (*Z. americana*, *Z. mexicana*, *Z. munroana*, *Z. pringlei* y *Z. smilacifolia*) y en el caso de *Z. pringlei* y *Z. americana* puede presentar una arista.

Por caracteres morfológicos tales como láminas pecioladas y nervaduras teseladas, los géneros de la subfamilia Centothecoideae más de una vez han sido asignados o relacionados con los bambúes herbáceos. Sin embargo, existen diferencias morfológicas entre ambos grupos. Las lodículas en los géneros centothecoides son dos, más o menos truncadas y glabras, su cariósido está comprimido lateralmente y tiene un hilo puntiforme; mientras que en los bambúes herbáceos las lodículas son tres, su ápice termina en punta y frecuentemente tienen pelos. El cariósido es usualmente redondeado o comprimido dorsalmente y presenta un hilo linear que se extiende prácticamente a lo largo del cariósido (Soderstrom y Decker, 1973).

Por otra parte, en los análisis filogenéticos que incluyen algunos géneros de la Subfamilia Centothecoideae entre ellos el género *Zeugites* resultan relacionados con elementos de la subfamilia Panicoideae, tales como *Panicum*, *Echinochloa* y *Digitaria* (Clark *et al.*, 1995; Hilu y Alice, 1999; Hilu *et al.*, 1999). Pero en este trabajo no se encontraron similitudes morfológicas entre ambos grupos (Panicoideae y Centothecoideae) en los ejemplares revisados de *Panicum virgatum*, *Echinochloa crus-galli* y *Digitaria saguinalis*.

## LITERATURA CITADA

- Beetle, A. A. 1977. Noteworthy grasses from Mexico V: *Phytologia* 37: 317-407.
- Clark, L. G., W. Zhang y J. F. Wendel. 1995. A phylogeny of the grass family (Poaceae)

- based on *ndhF* sequence data. *Syst. Bot.* 20: 436-460.
- Clayton, W. D., y S. A. Renvoize. 1986. Genera Graminum, Grasses of the world. Her Majesty's Stationary Office, London, England.
- Davidse, G., Sousa, M. y A. O. Charter. 1994. Alismataceae a Cyperaceae. *In*: Davidse, G., Sousa, M. y A. O. Charter (eds.), Flora Mesoamericana. 6. Pp. 1-543. Universidad Nacional Autónoma de México, Missouri Botanical Garden, The Natural History Museum, México, St. Louis Missouri, London.
- Hilu, K. W. y L. A. Alice. 1999. Evolutionary implications of *matK* indels in Poaceae. *Amer. J. Bot.* 86: 1735-1741.
- Hilu, K. W., L. A. Alice y H. Liang. 1999. Phylogeny of Poaceae inferred from *matK* sequences. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 86: 835-851.
- McVaugh R. 1983. Flora Novo Galiciana. 14. Gramineae. The University of Michigan. USA.
- Soderstrom, T. R., y H. F. Decker. 1973. *Calderonella*, a new genus of grasses, and its relationships to the centostecoid genera. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 60: 427- 441.
- Soderstrom, T. R. 1981. The grass subfamily Centostecoideae. *Taxon* 30:614-616
- Tenorio, E. C. 1979. The subfamily Centostecoideae (Gramineae). Reprint from Dissertation Abstracts International 39 (10): 1p. (Ph. D. University of Maryland, 1978)
- Watson, L. y M. J. Dallwitz. 1992. The grass genera of the world. CAB International, Wallingford, Reino Unido.



# **CAPÍTULO 2**

**Anatomía de la lámina foliar y del pseudopecíolo en las especies del género *Zeugites***

## RESUMEN

En este capítulo se examina, se compara y describe el corte transversal del pseudopécíolo y de la lámina foliar. Las principales variaciones taxonómicas se encontraron en el número de haces vasculares, en la presencia o ausencia de esclerénquima y en la forma de las células buliformes. Con base en el número de haces vasculares se reconocen dos grupos. En el primer grupo se encuentran las especies cuya lámina tiene un total de 45-66 haces vasculares, son especies de hojas pequeñas que miden de 1.0 a 5.0 cm de largo (*Z. americana*, *Z. mexicana*, *Z. pringlei*, *Z. munroana*) o de hojas angostas como *Z. sylvatica* que no mide más de 3.2 cm de ancho. En el segundo grupo se encuentran las especies que tienen un total de 105-263 haces vasculares, son especies con hojas grandes de 6.0 a 69.0 cm de largo y amplias de 5.2 a 10.0 cm de ancho (*Z. smilacifolia*, *Z. capillaris*, *Z. sagittata*, *Z. pittieri*, *Z. hackelii*, *Z. latifolia*). *Zeugites sylvatica* es la única especie que tiene células buliformes en forma de abanico y sus haces vasculares presentan dos vainas, la mestomática y la parenquimática.

## INTRODUCCIÓN

En las gramíneas, el estudio de las características anatómicas de la hoja provee buenas herramientas para la distinción y el reconocimiento de grupos, sobre todo cuando se combinan con otras fuentes de evidencia (Metcalf, 1960; Ellis, 1976).

Las características de la lámina foliar y en particular de la sección transversal proveen diversa información diagnóstica a todos los niveles taxonómicos. Las características utilizadas inicialmente incluyeron el contorno de la lámina, el número y orden de los haces vasculares, el número y tamaño de las costillas adaxiales, la distribución del esclerénquima y la presencia o ausencia de tricomas (Metcalf, 1960; Ellis, 1976). Posteriormente se añadieron las

características de ancho de la lámina (Aiken et al., 1985), abundancia relativa del esclerénquima abaxial y adaxial y la longitud máxima de los tricomas adaxiales (Dubé y Moriset, 1996).

Únicamente se tiene una descripción anatómica general para el género *Zeugites* (Metcalf, 1960) y una más detallada para *Z. munroana* Hemsl., en la que se describen características generales de la lámina, el pseudopecíolo, la lígula y la vaina (McCoy, 1934). Sin embargo, no existe una caracterización detallada de la anatomía de las especies del género *Zeugites*, de ahí que en este trabajo se describa la anatomía de la lámina y del pseudopecíolo de todas las especies del género y así encontrar características variables entre las especies.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

Se trabajó con material recolectado en el campo y ejemplares de herbario. Se analizaron al menos tres individuos por especie, con excepción de *Z. latifolia* de la cual únicamente se revisaron dos individuos al no disponer de más material (Cuadro 1). Las láminas foliares se fijaron en FAA. Posteriormente se seleccionó y se cortó la porción media de la lámina y del pseudopecíolo. Los ejemplares de herbario que se utilizaron para este estudio fueron hidratados previamente en una solución jabonosa, después se lavaron en agua y se fijaron en FAA. Para obtener las muestras histológicas del pseudopecíolo y lámina foliar se utilizó la técnica de inclusión de parafina (modificada de Curtis, 1986), que consiste principalmente en la deshidratación de las muestras. Las muestras se colocaron en una solución de alcohol etílico al 50%, durante 24 horas. Posteriormente se colocaron en un cambiador que fue programado para realizar los cambios cada hora, primero en soluciones alcohólicas para deshidratar (30, 50, 70, 95 y 100%) y después en soluciones xilol-parafina y parafina al 100%. Se montaron las muestras y se realizaron los cortes del tejido en un microtomo de rotación a 10 y 20  $\mu\text{m}$  de grosor. Los

listones de parafina obtenidos se adhirieron a un portaobjetos con Haup y se dejaron en una plancha de calentamiento a 30°C por un mínimo de 24 h para una mejor adhesión. Las preparaciones se desparafinaron con xilol (100%, por 15 minutos), etanol (100%, 96%, por 10 minutos; 70%, 50% por cinco minutos) y después se tiñeron con safranina una hora a 50°C. Se deshidrataron con alcohol 50, 70, 96 y 100% (por 3 minutos) y se realizó una tinción de contraste con verde rápido, colocando las preparaciones en el colorante por tres ocasiones durante 1 segundo. Para eliminar el exceso de colorante se colocaron en etanol absoluto y xileno. El montaje de los cortes se realizó usando resina sintética. Las observaciones se realizaron con ayuda de un microscopio óptico y las descripciones se basaron en la terminología propuesta por Ellis (1976).

## RESULTADOS

La descripción anatómica del corte transversal de lámina foliar y pseudopecíolo del género *Zeugites* se realizó de manera detallada incluyendo todas las características anatómicas observadas en sus especies. En el caso de las especies se mencionan sus caracteres anatómicos variables y característicos.

### *Zeugites* P. Browne

**Corte transversal de la lámina foliar:** Lámina plana. **Costillas** abaxiales presentes, sobre los haces vasculares, anchas y obtusas. **Nervadura central** formando una proyección abaxial distinguible en el centro de la lámina. **Número total de haces vasculares** 42-263. **Orden de los**

**haces vasculares:** regular o irregular. **Arreglo de los haces vasculares:** con un nervio central de primer orden, más grande que los haces vasculares de primer orden laterales, entre los haces vasculares de primer orden hay haces vascular de segundo y tercer orden. **Forma de los haces vasculares:** circular-elíptica. **Vaina parenquimática:** circular a elíptica, alargada verticalmente; completa, rodeando el haz vascular; vaina del haz ausente o presente; células redondeadas, translúcidas, con cloroplastos dispersos. En haces vasculares de primer orden circular a elíptica, abaxial y adaxialmente en contacto o no con fibras del esclerénquima, vaina parenquimática compuesta por 6-38 células; en haces vasculares de segundo orden circular a elíptica, con extensión de la vaina, abaxial y adaxialmente sin o en contacto con fibras de esclerénquima, vaina parenquimática compuesta por 8-15 células. **Esclerénquima:** en contacto o sin contacto abaxial y adaxialmente con los haces vasculares de primer y de segundo orden, formando vigas triangulares a cuadradas, bandas discontinuas o cordones, en el margen de la lámina como una punta redondeada con 5-18 fibras. **Mesofilo:** uniforme, con una capa de parénquima en empalizada; células buliformes de circulares a casi rectangulares, evidentemente más grandes que las células parenquimáticas distribuidas en el centro de las zonas intercostales, ligeramente más grandes que las próximas a la zona costal, sólo en *Z. sylvatica* las células buliformes en forma de abanico; haces vasculares por lo general ampliamente espaciados y ocupan la mayor área entre la superficie abaxial y adaxial. **Células incoloras:** ausentes; **Células epidérmicas:** en la epidermis adaxial redondas a rectangulares; en la epidermis abaxial en la zona costal, células redondas a rectangulares y en la zona intercostal con células buliformes más grandes que las células epidérmicas; otras células especializadas presentes o ausentes en ambas superficies como ganchos, aguijones, micropelos y macropelos; papilas ausentes.

**Pseudopeciolo:** Con forma de media luna, obloide o conduplicado, superficie adaxial con

costillas presentes o ausentes, los haces vasculares de primer y segundo orden en las costillas y los de tercer orden en la zona intercostal o alternos a los de primer y segundo orden. Esclerenquima ausente o presente en forma de vigas triangulares, alargadas o en forma de bandas discontinuas. Epidermis similar a la lámina, con o sin micropelos. Cuando hay micropelos tienen la célula basal casi tan larga como la apical, ápice ahusado.

### 1.1 *Zeugites americana* (Fig. 2A, 4A)

**Número total de haces vasculares:** 51-63, haz vascular de primer orden 1, circular a elíptico; haces vasculares de segundo orden 6 circulares a elípticos; haces vascular de tercer orden 44-56 circulares. **Vaina parenquimática:** en el haz vascular de primer orden, elíptica alargada verticalmente con 11-12 células; en los haces vascular de segundo orden, elíptica alargada verticalmente, compuesta por 8 células; en los haces vasculares de tercer orden, circular, compuesta por 6 células; células no más grandes que las del mesofilo, sin extensión de la vaina. **Esclerenquima:** abaxial y adaxial en contacto o no con los haces vasculares y la vaina del haz; abaxial y adaxialmente formando cordones circulares hasta casi triangulares, en contacto con la extensión de la vaina del haz vascular de primer orden; adaxialmente forma cordones circulares a casi triangulares con los haces vasculares de segundo orden, esclerenquima ausente asociado a los haces vascular de tercer orden; margen de la lámina redondeado, con 6 fibras formando una punta pronunciada. **Mesofilo:** células buliformes circulares a casi rectangulares, más grandes que las células epidérmicas, no arregladas en grupos regulares, ligeramente más grandes en las zonas intercostales. **Células epidérmicas:** macropelos, ganchos y aguijones ausentes.

**Pseudopécíolo:** Con forma de media luna, superficie adaxial con 5-7 costillas, haces

vasculares de primer orden en la zona costal y en la zona intercostal los haces vasculares de tercer orden, hay de 5-7 haces vasculares de primer orden y de 3-4 haces vasculares de tercer orden. Esclerenquima ausente. Epidermis con o sin micropelos.

## 1.2 *Zeugites mexicana* (Fig. 2B, 4B)

**Número total de haces vasculares:** 45-53, haz vascular de primer orden 1, circular a elíptico; haces vasculares de segundo orden 6, circulares a elípticos; haces vasculares de tercer orden 38-46, circulares. **Vaina parenquimática:** en el haz vascular de primer orden, elíptica alargada verticalmente, compuesta por 13-15 células; en haces vasculares de segundo orden, elíptica alargada verticalmente, compuesta por 9-11 células; en haces vasculares de tercer orden, circular, compuesta por 4 células; células no más grandes que las del mesofilo, sin extensión de la vaina. **Esclerenquima:** abaxial y adaxialmente en contacto o no con los haces vasculares y la vaina del haz; abaxialmente formando hebras bien desarrolladas, tan largas como anchas, en el haz vascular de primer orden; abaxial y adaxialmente forma cordones circulares hasta casi triangulares en los haces vasculares de segundo y de tercer orden; margen de la lámina redondeado, con 10-12 fibras formando una punta pronunciada. **Mesofilo:** células buliformes circulares a casi rectangulares, más grandes que las células epidérmicas, no arregladas en grupos regulares, ligeramente más grandes en la zona intercostal del nervio central. **Células epidérmicas:** macropelos, ganchos y aguijones ausentes.

**Pseudopécíolo:** Con forma de media luna, superficie adaxial con 3-5 costillas, haces vasculares de primer orden en la zona costal y en los extremos del pseudopécíolo los haces vasculares de tercer orden, hay de 3-5 haces vasculares de primer orden y 4 haces vascular de tercer orden. Esclerenquima ausente. Epidermis con micropelos.

### 1.3 *Zeugites pringlei* (Fig. 2C, 4C)

**Número total de haces vasculares:** 47-58, haz vascular de primer orden 1, circular a elíptico; haces vasculares de segundo orden 7- 9 circulares a elípticos; haces vasculares de tercer orden 40-49 circulares. **Vaina parenquimática:** en el haz vascular de primer orden, elíptica, alargada verticalmente, compuesta por 10-12 células; en los haces vascular de segundo orden, elíptica alargada verticalmente, compuesta por 7-10 células; en los haces vasculares de tercer orden, circular, compuesta por 5-7 células; células no más grandes que las del mesofilo, sin extensión de la vaina. **Esclerénquima:** abaxial y adaxial en contacto o no con los haces vasculares y la vaina del haz; abaxialmente formando hebras bien desarrolladas, tan largas como anchas, en el haz vascular de primer orden; abaxial y adaxialmente forma cordones circulares hasta casi triangulares en los haces vasculares de segundo y tercer orden; margen de la lámina redondeado, con 6 fibras formando una punta pronunciada. **Mesofilo:** células buliformes circulares, más grandes que las células epidérmicas, no arregladas en grupos regulares, ligeramente más grandes en la zona intercostal del nervio central. **Células epidérmicas:** macropelos largos (428-552  $\mu\text{m}$ ), sin células epidérmicas especializadas asociadas a la base; ganchos y agujones ausentes.

**Pseudopecíolo:** Con forma obloide, superficie adaxial con 0-7 costillas, haces vasculares de primer orden se encuentran en el centro del pseudopecíolo hacia la superficie abaxial, los haces vasculares de segundo orden están en los extremos del pseudopecíolo hacia la superficie abaxial y los haces vasculares de tercer orden están alternos y por arriba de los haces vasculares de primer orden, hay 5-7 haces vasculares de primer orden, 3-5 haces vasculares de segundo orden y 4-5 haces vasculares de tercer orden. Esclerénquima ausente. Epidermis con micropelos.



#### 1.4 *Zeugites munroana* (Fig. 2D, 4D)

**Número total de haces vasculares:** 42-43, haces vasculares de primer orden 5-7 circulares a elípticos; haces vascular de segundo orden 35-36 circulares; no se distinguen haces vascular de tercer orden. **Vaina parenquimática:** en los haces vasculares de primer orden, elíptica alargada verticalmente, compuesta por 6-10 células; en haces vascular de segundo orden, elíptica alargada verticalmente, compuesta por 5-8 células; células no más grandes que las del mesofilo, sin extensión de la vaina. **Esclerenquima:** abaxial y adaxial en contacto o no con los haces vasculares de primer y segundo orden, formando abaxial y adaxialmente vigas redondeadas hasta cuadradas con los haces vascular de primer y segundo orden; margen de la lámina redondeado, sin esclerenquima. **Mesofilo:** células buliformes circulares, más grandes que las células epidérmicas, no arregladas en grupos regulares, ligeramente más grandes en la zona intercostal del nervio central. **Células epidérmicas:** macropelos, ganchos y aguijones ausentes.

**Pseudopeciolo:** Con forma obloide, superficie adaxial con 5 costillas, haces vasculares de primer orden en la zona costal, haces vasculares de segundo orden en los extremos del pseudopeciolo hacia la superficie abaxial y los haces vasculares de tercer orden están alternos y por arriba de los haces vasculares de primer orden, hay 5 haces vasculares de primer orden, 2 haces vasculares de segundo orden y 4 haces vascular de tercer orden. Esclerenquima ausente. Epidermis sin micropelos.

#### 1.5 *Zeugites smilacifolia* (Fig. 2E, 3B, 4E)

**Número total de haces vasculares:** 121-211, haces vasculares de primer orden 13-19 circulares a elípticos; haces vasculares de segundo orden 106-182 circulares; no se distinguen

haces vasculares de tercer orden. **Vaina parenquimática:** en los haces vasculares de primer orden, elíptica alargada verticalmente, compuesta por 16-20 células; en haces vasculares de segundo orden, circular a elíptica alargada verticalmente, compuesta por 8-10 células; células no más grandes que las del mesofilo, sin extensión de la vaina. **Esclerénquima:** abaxial y adaxial en contacto o no con los haces vasculares de primer y de segundo orden, formando abaxialmente una viga triangular o una banda horizontal asociada a los haces vasculares de primer y segundo orden, formando adaxialmente cordones de esclerénquima asociados a los haces vasculares de primer y segundo orden; margen de la lámina redondeado, con 8-10 fibras formando una punta pronunciada. **Mesofilo:** células buliformes circulares a casi rectangulares, más grandes que las células epidérmicas, no arregladas en grupos regulares, cubren la zona intercostal, en la zona costal hay células epidérmicas similares a las de la epidermis adaxial. **Células epidérmicas:** macropelos ausentes; aguijones medianos con púa igual o más larga que la base, presentes en la zona intercostal; ganchos con la base redondeada, la púa tan larga como la base.

**Pseudopecíolo:** Con forma obloide, no hay costillas asociadas a los haces vasculares de primer orden, a veces se forman 5 ángulos en la superficie adaxial, los haces vasculares de tercer orden se encuentran hacia la superficie adaxial, por arriba y alternos a los haces vasculares de primer orden, hay 13-19 haces vasculares de primer orden y 13-17 haces vascular de tercer orden hacia la superficie adaxial, y 3-5 haces vasculares de tercer orden hacia la superficie abaxial. Esclerénquima en ocasiones asociado al haz vascular central y a los haces vasculares próximos al margen. Epidermis con micropelos.

### 1.6 *Zeugites hackelii* (Fig. 2F, 4F)

**Número total de haces vasculares:** 165-181; haces vasculares de primer orden 11-17, circulares a elípticos; haces vasculares de segundo orden, 154-164 circulares; no se distinguen haces vascular de tercer orden. **Vaina parenquimática:** en los haces vasculares de primer orden, elíptica alargada verticalmente, compuestas por 11-20 células; en los haces vasculares de segundo orden, circular a elíptica alargada verticalmente, compuestas por 8-12 células con extensión de la vaina, abaxialmente sin contacto, adaxialmente en contacto con fibras del esclerénquima, células no más grandes que las del mesofilo. **Esclerénquima:** en contacto abaxial y adaxialmente con los los haces vasculares de primer orden, en contacto o no con los haces vasculares de segundo orden; abaxial y adaxialmente formando una viga triangular o una banda horizontal en los haces vascular de primer orden; formando una viga triangular a cuadrada en los haces vasculares de segundo orden; margen de la lámina redondeado con 5-18 fibras formando una punta pronunciada. **Mesofilo:** células buliformes circulares a casi rectangulares, más grandes que las células epidérmicas, las que se encuentran en el centro de las zonas intercostales ligeramente más grandes que las próximas a la zona costal. **Células epidérmicas:** macropelos frecuentes en ambas superficies; arreglados en una hilera en la zona media, suaves, rectos, con varias células epidérmicas especializadas asociadas a la base del macropelo, largos (520-968  $\mu\text{m}$ ); aguijones medianos con púa igual o más larga que la base, presentes en la zona intercostal.

**Pseudopeciolo:** Con forma conduplicada. superficie adaxial con 21-29 costillas ligeramente onduladas, haces vasculares de primer y segundo orden en la zona costal y los de tercer orden en la zona intercostal, alternos y a la misma altura que los haces vasculares de primer y segundo orden, hay 21-29 haces vasculares de primer y segundo orden y 22-29 haces

vasculares de tercer orden. Esclerenquima en forma de vigas en ambas superficies, se conecta con los haces vasculares de primer y segundo orden. Epidermis con micropelos.

### 1.7 *Zeugites sagittata* (Fig. 1B, 2G, 3A 4G)

**Número total de haces vasculares:** 109-133; haces vasculares de primer orden 11-15 circulares a elípticos alargados verticalmente; haces vasculares de segundo orden 94-128 circulares; no se distinguen haces vasculares de tercer orden. **Vaina parenquimática:** en haces vasculares de primer orden, circular a ligeramente elíptica alargada verticalmente, compuesta por 30-38 células; en haces vasculares de segundo orden, circular a elíptica alargada verticalmente, compuesta por 11-15 células, con extensión de la vaina, abaxialmente sin contacto, adaxialmente en contacto con fibras del esclerenquima; células no más grandes que las del mesofilo. **Esclerenquima:** abaxial y adaxial en contacto o no con los haces vasculares de primer y segundo orden, formando una banda horizontal o una viga triangular bajo y sobre los haces vasculares de primer y segundo orden; margen de la lámina no visto. **Mesofilo:** células buliformes circulares a casi rectangulares, más grandes que las células epidérmicas, se localizan entre un haz vascular y el otro, las que se encuentran en el centro de las zonas intercostales ligeramente más grandes que las próximas a la zona costal, en la zona costal las células epidérmicas son tan grandes como las células buliformes. **Células epidérmicas:** macropelos, ganchos y aguijones ausentes.

**Pseudopecíolo:** Con forma conduplicada, 13-15 costillas en ambas superficies, haces vasculares de primer y segundo orden en las zonas costales, los de tercer orden en la zona intercostal, hay 13-15 haces vasculares de primer orden, 2-4 haces vasculares de segundo orden y 10-14 haces vasculares de tercer orden. Esclerenquima en forma de trabas triangulares, asociado

a los haces vasculares de primer y segundo orden, sólo está en contacto con los haces vasculares próximos al margen del pseudopecíolo. Epidermis sin micropelos.

### 1.8 *Zeugites capillaris* (Fig. 2H, 4H)

**Número total de haces vasculares:** 105-141; haces vasculares de primer orden 11-15, circulares a elípticos, alargados verticalmente; haces vasculares de segundo orden 94-126, circulares; no se distinguen haces vasculares de tercer orden. **Vaina parenquimática:** en haces vasculares de primer orden, circular a ligeramente elíptica alargada verticalmente, compuesta por 20-24 células; en haces vasculares de segundo orden, circular a elíptica alargada verticalmente, compuesta por 8-11 células, extensión de la vaina, abaxial y adaxialmente en contacto o no con fibras del esclerénquima, células no más grandes que las del mesofilo. **Esclerénquima:** abaxial y adaxial en contacto o no con haces vasculares de primer orden, formando una banda horizontal o una viga triangular bajo y sobre los haces vasculares de primer orden, en contacto o no abaxial y adaxialmente formando cordones de fibras en los haces vasculares de segundo orden; margen de la lámina redondeado, sin esclerénquima. **Mesofilo:** células buliformes circulares a casi rectangulares, evidentemente más grandes que las células epidérmicas, se encuentran entre un haz vascular y el otro, las que se encuentran en el centro de las zonas intercostales ligeramente más grandes que las próximas a la zona costal, en la zona costal las células epidérmicas son tan grandes como las células buliformes. **Células epidérmicas:** macropelos largos (370-571  $\mu\text{m}$ ), con varias células especializadas en la base; agujones medianos con púa corta o largos con púa corta o sin púa, en ambas epidermis distribuidos principalmente en las zonas costales, en las intercostales únicamente cerca del nervio central.

**Pseudopeciolo:** Con forma conduplicada, 14 costillas ligeramente onduladas en ambas superficies, haces vasculares de primer y segundo orden en la zona costal, los haces vasculares de tercer orden alternos y a la misma altura que los haces vasculares de primer y segundo orden, hay 11-15 haces vasculares de primer orden, 2-4 haces vasculares de segundo orden y 9-14 haces vasculares de tercer orden. Esclerenquima en forma de vigas en ambas superficies, en la superficie adaxial el esclerenquima se conecta con los haces vasculares y en el margen del pseudopeciolo se unen al haz vascular. Epidermis con micropelos.

### **1.9 *Zeugites sylvatica*** (Fig. 1A, 2I, 4I)

**Número total de haces vasculares:** 37-66; haces vasculares de primer orden 7-8 circulares a ligeramente elípticos alargados veticalmente; haces vascular de segundo orden 30-58 circulares; no se distinguen haces vasculares de tercer orden. **Vaina parenquimática:** en haces vasculares de primer orden circular a obovada adaxialmente, compuesta por 10-13 células, en contacto con fibras de esclerenquima, abaxialmente en contacto o sin contacto con fibras de esclerenquima, en haces vasculares de segundo orden circular a obovada, adaxialmente, compuesta por 5-7 células, sin extensión de la vaina. Se distinguen claramente una vaina interna o mestomática y una vaina externa o parenquimática, células de la vaina parenquimática conspicuas, grandes e infladas, generalmente más grandes que las células del mesofilo. **Esclerenquima:** abaxial y adaxial en contacto o no con los haces vasculares de primer y segundo orden, forman una banda horizontal en los haces vasculares de primer orden, forma bandas o cordones en los Haz vascular de segundo orden; margen de la lámina redondeado con una banda de esclerenquima. **Mesofilo:** células buliformes en forma de abanico, en la zona intercostal más

grandes que las células del mesofilo, en la zona costal las células de paredes delgadas casi del mismo tamaño que las del mesofilo. **Células epidérmicas:** macropelos con varias células epidérmicas especializadas asociadas a la base, largos (670-800  $\mu\text{m}$ ); aguijones largos con púa corta o sin púa, presentes en la epidermis abaxial en la zona intercostal, cerca del nervio central.

**Pseudopecíolo:** Con forma conduplicada, 7-13 costillas en ambas superficies, los haces vasculares de primer, segundo y tercer orden se encuentran en las costillas, hay de 7-9 haces vasculares de primer y segundo orden y 6-8 haces vasculares de tercer orden. Esclerénquima en forma de vigas casi triangulares asociado a todos los haces vasculares incluso a los de tercer orden. Epidermis con micropelos.

### 1.10 *Zeugites pittieri* (Fig. 2J, 4J)

**Número total de haces vasculares:** 115-247; haces vasculares de primer orden 11-25, circulares a elípticos alargados verticalmente; haces vasculares de segundo orden 104-226 circulares; no se distinguen haces vasculares de tercer orden. **Vaina parenquimática:** en haces vasculares de primer orden, circular a ligeramente elíptica alargada verticalmente, compuesta por 18-22 células; en haces vasculares de segundo orden, circular a elíptica, alargada verticalmente, con extensión de la vaina, abaxial y adaxialmente en contacto o no con fibras del esclerénquima, compuesta por 8-11 células, células no más grandes que las células del mesofilo. **Esclerénquima:** en contacto o no con haces vasculares de primer orden, abaxialmente formando cordones de esclerénquima, bajo y sobre los haces vasculares de primer orden, en contacto abaxialmente formando bandas horizontales o vigas triangulares y adaxialmente forma cordones de esclerénquima en contacto o sin contacto con los haces vasculares de primer orden, abaxial y

adaxialmente formando cordones en o sin contacto con haces vascular de segundo orden; margen de la lámina redondeado, con 8-15 células de esclerénquima más ancho que un haz vascular de tercer orden. **Mesofilo:** células buliformes circulares a casi rectangulares, evidentemente más grandes que las células epidérmicas, se localizan entre un haz vascular y el otro, las que se encuentran en el centro de las zonas intercostales ligeramente más grandes que las próximas a la zona costal, en la zona costal las células epidérmicas son tan grandes como las células buliformes. **Células epidérmicas:** macropelos largos (542-560  $\mu\text{m}$ ), rectos, con base bulbosa y otros cortos (29-63  $\mu\text{m}$ ), curvos, presentes en la epidermis adaxial, arreglados en dos a tres hileras; aguijones largos con púa corta o sin púa, presentes en ambas epidermis, distribuidos principalmente en las zonas costales.

**Pseudopeciolo:** Con forma conduplicada, 21-25 costillas sinuosas en ambas superficies, haces vasculares de primer y segundo orden en las zonas costales y los de tercer orden en la zona intercostal alternos y a la misma altura que los haces vasculares de primer y segundo orden, hay 21-25 haces vasculares de primer orden, 2-4 haces vasculares de segundo orden y 22-26 haces vasculares de tercer orden. Esclerénquima en forma de vigas en ambas superficies, se conecta con los haces vasculares en la superficie adaxial, en los márgenes del pseudopeciolo el esclerénquimas se conectan con los haces vasculares primarios y secundarios, en el nervio medio el esclerénquima tiene forma de traba. Epidermis con micropelos.

### 1. 11 *Zeugites latifolia*

**Número total de haces vasculares:** 207-263; haces vasculares de primer orden 23-29 circulares a elípticos alargados verticalmente; haces vasculares de segundo orden 184-236



circulares; no se distinguen haces vascular de tercer orden. **Vaina parenquimática:** en haces vasculares de primer orden, circular a ligeramente elíptica alargada verticalmente, compuesta por 22-27 células; en haces vasculares de segundo orden, circular a elíptica, alargada verticalmente, con extensión de la vaina, abaxial y adaxialmente en contacto o no con fibras del esclerénquima, compuesta por 9-11 células, células no más grandes que las del mesofilo. **Esclerénquima:** en contacto o no abaxial y adaxial formando una banda horizontal o una viga triangular de esclerénquima bajo y sobre los haces vasculares de de primer orden, en contacto abaxial o adaxialmente formando una viga triangular o una banda horizontal bajo los haces vasculares de segundo orden; margen de la lámina no visto. **Mesofilo:** células buliformes circulares a casi rectangulares, evidentemente más grandes que las células epidérmicas, se localizan entre un haz vascular y el otro, las que se encuentran en el centro de las zonas intercostales ligeramente más grandes que las próximas a la zona costal, en la zona costal las células epidérmicas son tan grandes como las células buliformes, sólo las cercanas al nervio central tienen forma de abanico. **Células epidérmicas:** macropelos ausentes; aguijones medianos, con púa corta o larga y angulares con púa tan larga como la base, presentes en la epidermis abaxial en las zonas costales.

**Pseudopeciolo:** Con forma conduplicada, 17-22 costillas sinuosas en ambas superficies, haces vasculares de primer y segundo en las zonas costales y los de tercer orden en la zona intercostal alternos y por arriba de los haces vasculares de primer y segundo orden, hay 17 haces vasculares de primer orden, 2-4 haces vasculares de segundo orden y 22 haces vasculares de tercer orden, esclerénquima en forma de trabas en los haces vasculares del margen y en los haces vasculares del centro. Epidermis con micropelos en la superficie adaxial.

## DISCUSIÓN

En las especies de *Zeugites*, las principales diferencias en el corte transversal de la lámina y del pseudopecíolo se encuentran en el número de haces vasculares, en la presencia o ausencia de esclerénquima y en la forma de las células buliformes (Cuadro 2). Con base en el número de haces vasculares se pueden reconocer dos grupos. En el primer grupo se encuentran las especies cuya lámina, tiene un total de 45-66 haces vasculares, de los cuales 1-9 son haces vasculares de primer orden, mientras que en el pseudopecíolo presentan de 3-9 haces vasculares de primer orden y de 3-8 haces vasculares de tercer orden. Estas especies son de hojas pequeñas que miden entre 1.0-5.0 cm de largo (*Z. americana*, *Z. mexicana*, *Z. pringlei*, *Z. munroana*) o angostas como *Z. sylvatica* que no mide más de 5.2 cm de ancho, aún y cuando tiene hojas de más de 6.0 cm de largo. Además, estas especies no presentan extensión de la vaina en ninguno de sus haces vasculares y no se observó esclerénquima asociado a los haces vasculares del pseudopecíolo, con excepción de *Z. sylvatica* que presenta trabas triangulares de esclerénquima, incluso asociado a los haces vasculares de tercer orden.

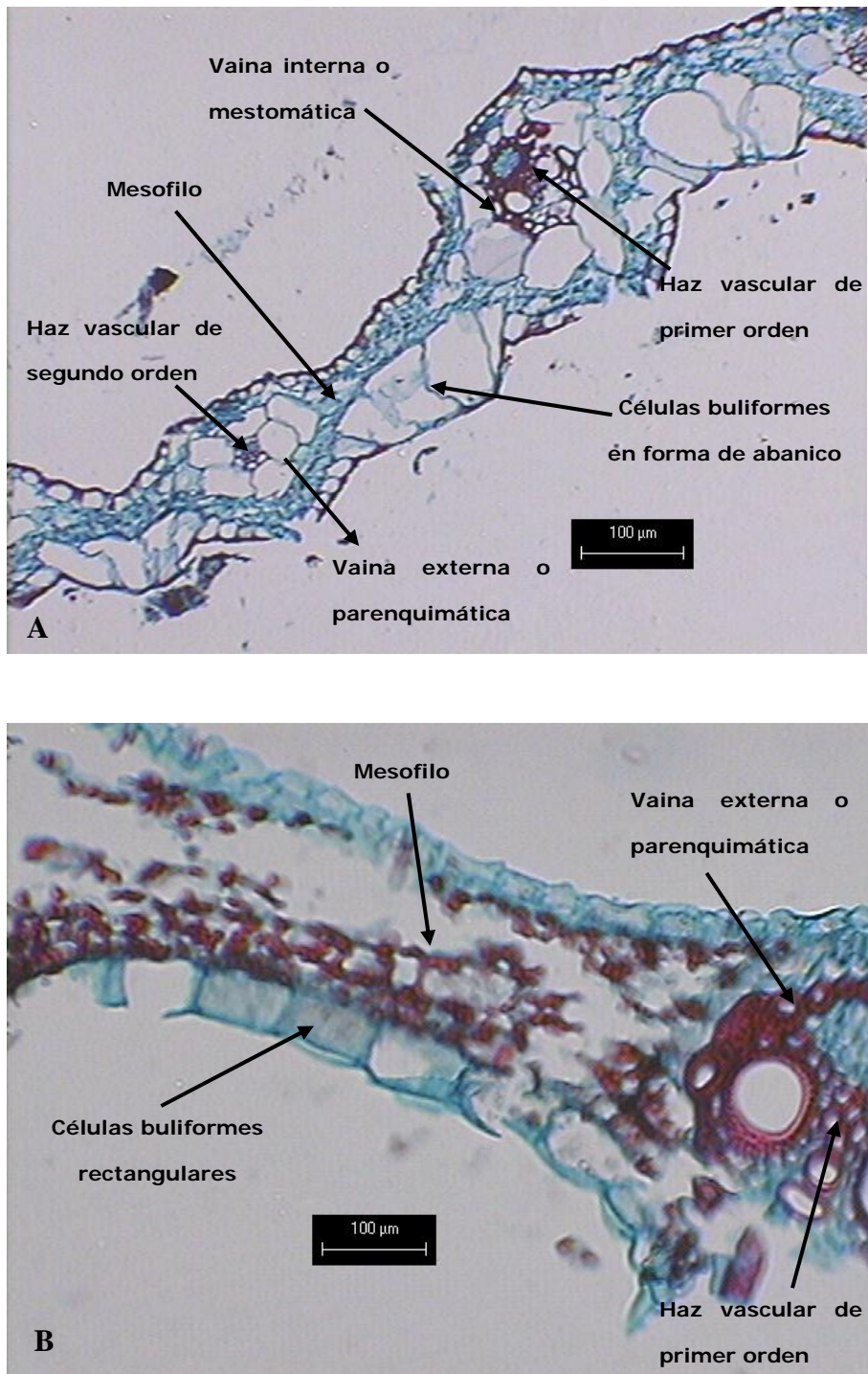
En el segundo grupo se encuentran las especies que en corte transversal de la lámina, tienen un total de 105-263 haces vasculares, de los cuales 11 a 29 son de primer orden, mientras que en el pseudopecíolo tienen de 11-29 haces vasculares de primer orden y de 9-29 haces vasculares de tercer orden. Son especies con hojas grandes de 6.0-69.0 cm de largo y amplias de 3.2-10.0 cm de ancho (*Z. smilacifolia*, *Z. capillaris*, *Z. sagittata*, *Z. pittieri*, *Z. hackelii*, *Z. latifolia*). Estas especies si presentan extensión de la vaina en los haces vasculares de la lámina y esclerénquima asociado, al menos en los haces vasculares de primer orden del pseudopecíolo.

En el género *Zeugites*, *Z. sylvatica* es la única especie que presenta células buliformes en forma de abanico y en sus haces vasculares se distinguen claramente las dos vainas la

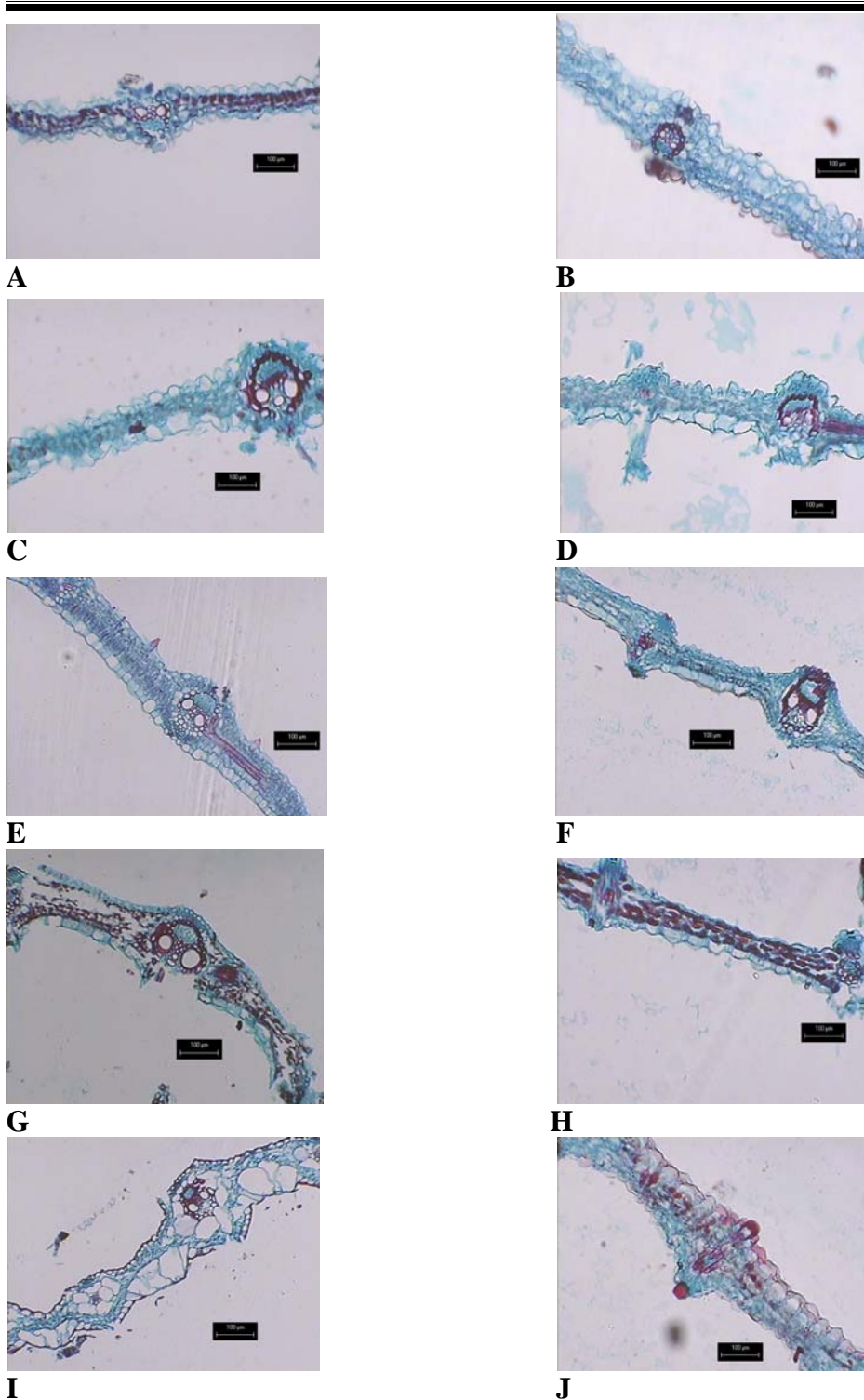
mestomática y la parenquimática, las células de ésta última son grandes e infladas más grandes que las células del mesofilo.

Por características de su morfología externas, los géneros de la subfamilia Centothecoideae más de una vez han sido asignados o relacionados con los bambúes herbáceos, sin embargo, existen diferencias anatómicas que distinguen claramente ambos grupos. En los géneros de las Centothecoideae las células de la vaina externa del haz son grandes y redondas; las células buliformes son grandes y en forma de abanico y el mesofilo está compuesto de una capa de parénquima en empalizada y parénquima esponjoso con grandes espacios intercelulares. Mientras que en los bambúes herbáceos, las células de la vaina externa del haz y las células buliformes no son tan prominentes. El mesofilo además, consiste de células fusoides y células armadas, éstas últimas, arregladas en capas paralelas a la epidérmis (Soderstrom y Decker, 1973).

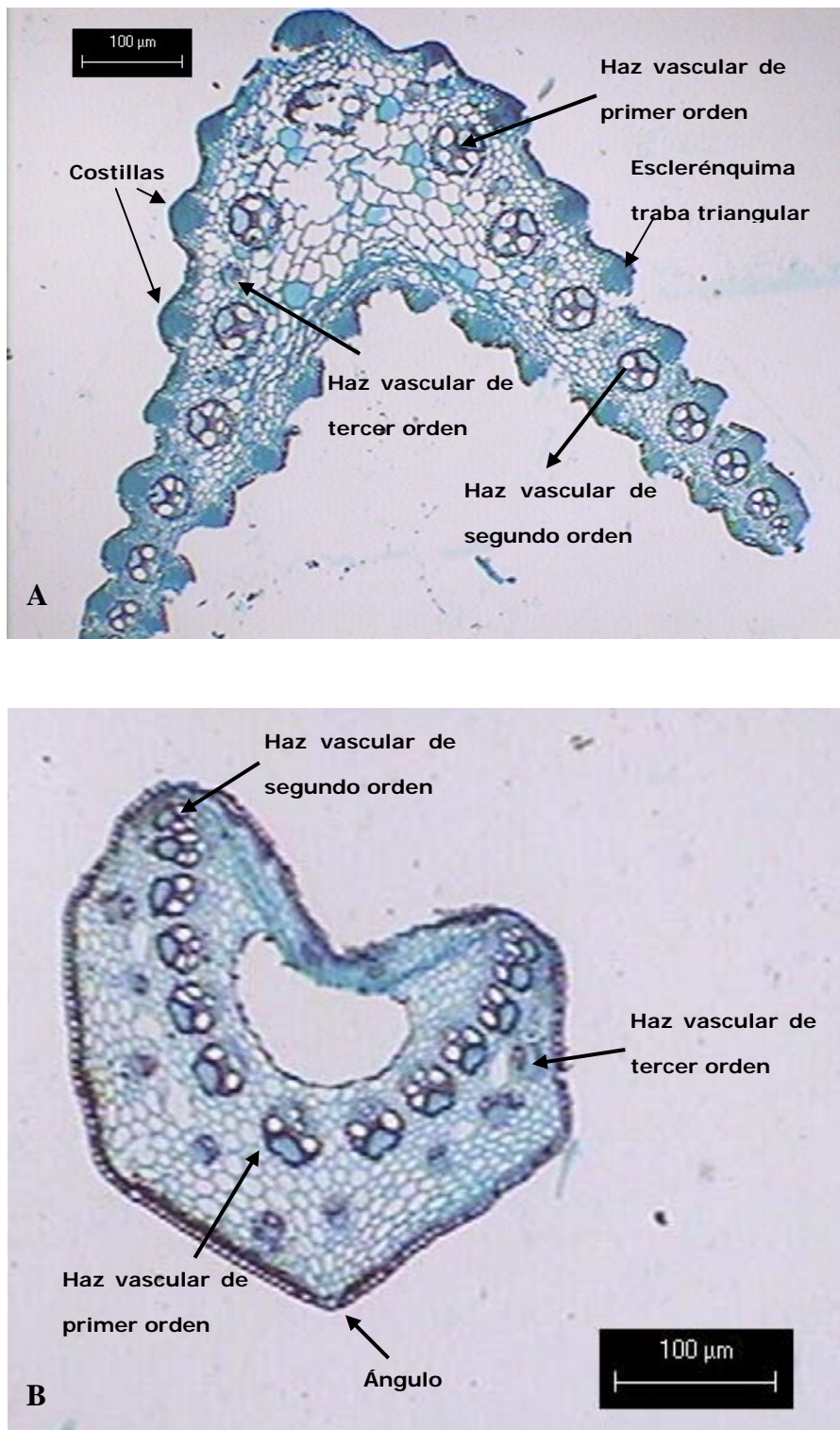
En el género *Zeugites* sólo *Z. calderonella* presenta células buliformes en forma de abanico, en el resto de las especies son células grandes pero no en forma de abanico y el mesofilo está formado por una capa uniforme de parénquima y no se distingue un parénquima esponjoso. No obstante, estas características pueden considerarse dentro de la variación de la Subfamilia Centothecoideae.



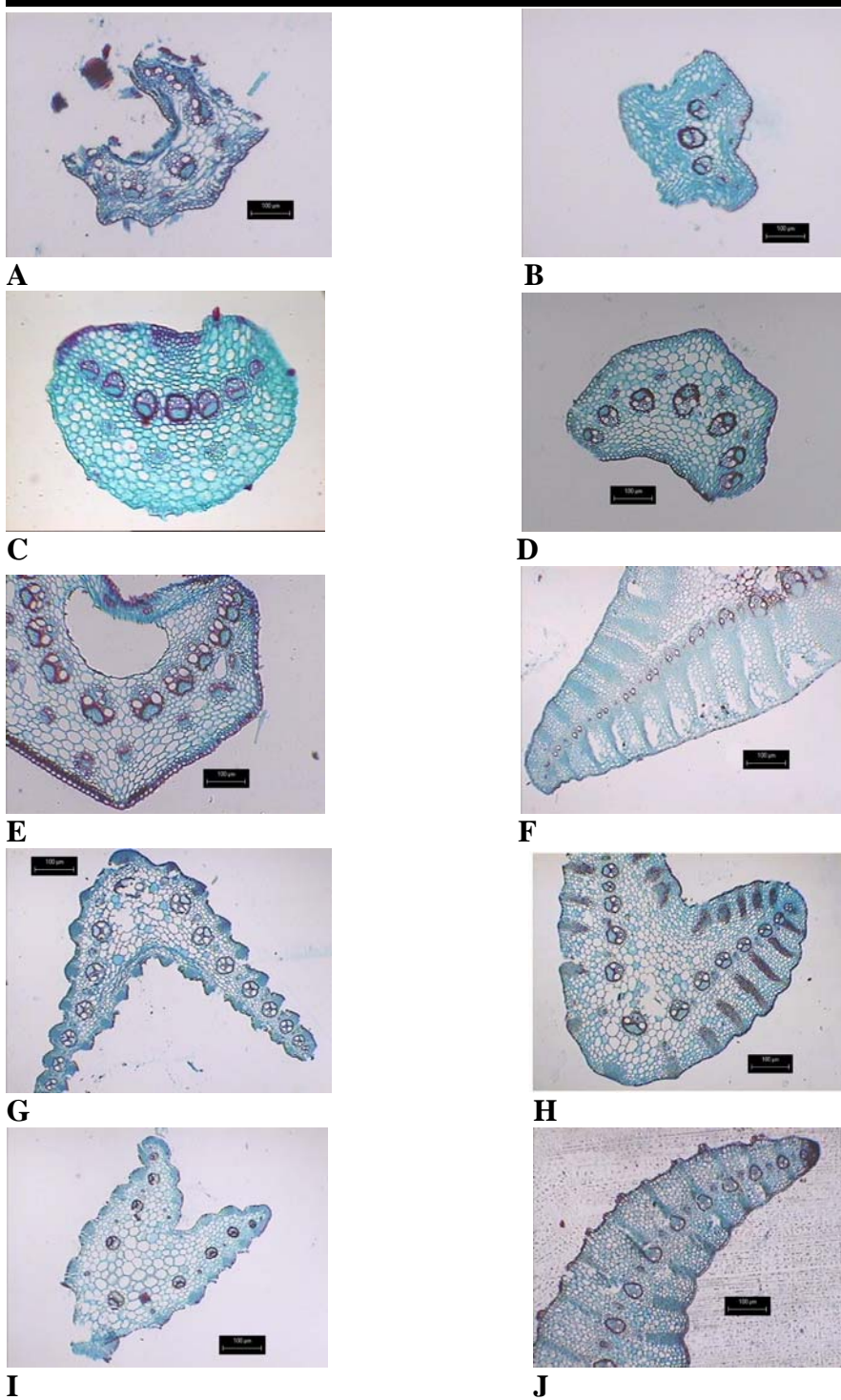
**Figura 1.** Detalle del corte transversal de la lámina foliar de. **A** *Z. sylvatica* (J. D. Dwyer 9383A, MEXU) y **B** *Z. sagittata* (R. Guzmán 4167, MEXU).



**Figura 2.** Corte transversal de la lámina foliar. **A** *Z. americana* (A. S. Hitchcock 695, MO), **B** *Z. mexicana* (A. Soriano 515, IZTA), **C** *Z. pringlei* (Manrique et al. 736, MEXU), **D** *Z. munroana* (A. Soriano 519, IZTA), **E** *Z. smilacifolia* (A. Soriano 508, IZTA), **F** *Z. hackelii* (A. Flores M. 1064, MEXU), **G** *Z. sagittata* (R. Guzmán 4167, MEXU), **H** *Z. capillaris* (A. Soriano 510, IZTA), **I** *Z. sylvatica* (J. D. Dwyer 9383A, MEXU), **J** *Z. pittieri* (M. Grayum et al. 4131, MEXU).



**Figura 3.** Detalle del corte transversal del pseudopeciolo. **A** *Z. sagittata* (R. Guzmán 4167, MEXU) y **B** *Z. smilacifolia* (Manrique et al. 485, MEXU).



**Figura 4.** Corte transversal del pseudopeciolo. **A** *Z. americana* (A. S. Hitchcock 695, MO), **B** *Z. mexicana* (Al Gentry y V. Kapus 28352, MEXU), **C** *Z. pringlei* (A. soriano 521, IZTA), **D** *Z. munroana* (A. Soriano 519, IZTA), **E** *Z. smilacifolia* (Manrique et al. 485, MEXU), **F** *Z. hackelii* (E. D. Enriquez E. y J. J. Balleza C. 1382, MEXU), **G** *Z. sagittata* (R. Guzmán 4167, MEXU), **H** *Z. capillaris* (A. Soriano 510, IZTA), **I** *Z. sylvatica* (J. D. Dwyer 9383A, MEXU), **J** *Z. pittieri* (M. Grayum et al. 4131, MEXU).

**Cuadro 1.** Ejemplares utilizados en el estudio de la anatomía de la lámina foliar de *Zeugites*.

- 
- Z. americana*** A. S. Hitchcock 695 (MO); T. Clase y B. Peguero 809 (MO); C. V. Morton y J. Acuña 3719 (MO); WM. Harris 11596 (MEXU); W. M. Harris 11431 (MO).
- Z. mexicana*** A. Soriano 515 (IZTA); P. Sánchez G. sn (MEXU); Al Gentry y V. Kapus 28352 (MEXU); J. Rzedowski 28073 (MEXU); O. Alcantara y R. Mayorga 2578 (MEXU); J. L. Contreras J. 6603 (MEXU); R. Liesner y Bruce Holst 21607 (MEXU).
- Z. pringlei*** A. Soriano 521 (IZTA); P. Tenorio L. et al. 2606 (MEXU); Manrique et al. 736 (MEXU); J. L. Panero e I. Calzada 5251 (MEXU); A. Pastor S. 63 (MEXU).
- Z. munroana*** A. Soriano 519 (IZTA); J. M. Véliz 933422 (MEXU); W. E. Harmon 4579 (MEXU); D. E. Breedlove 28703 (ENCB).
- Z. smilacifolia*** A. Soriano 508, 514, 516 (IZTA); R. Torres C. et al. 7765 (MEXU); R. Torres C. 10764 (MEXU); J. L. Panero et al 5250 (MEXU); Manrique et al. 596 (MEXU); R. Torres C. et al. 7765 (MEXU); Manrique et al. 485 (MEXU).
- Z. hackelli*** A. Soriano 500, 501 (IZTA); R. McVaugh 25832 (MEXU); LM. Villarreal 7707 (MEXU); A. Flores M. 1064 (MEXU); Navarro A. 434 (MEXU); E. D. Enriquez E. & J. J. Balleza C. 1382 (MEXU).
- Z. sagittata*** A. Soriano 513 (IZTA); R. Guzmán 4160 (MEXU); R. Guzmán 4167 (MEXU); J. C. Soto N. & G. Silva 4535 (MEXU).
- Z. capillaris*** A. Soriano 502, 507, 510, 511 (IZTA); 2947 (MEXU); J. M. Gandaray & J. Dorantes 133 (MEXU); A. Flores M. 3532 (MEXU); C. Catalán y C. Ocampo 728 (MEXU); G. Castillo C. y A. Golberg 2947 (MEXU); R. Torres C. 1222 (MEXU).
- Z. pittieri*** A. Soriano 518 (IZTA); A. Molina R. y A. R. Molina 63732 (ENCB); M. Grayum et al. 4131 (MEXU); T. F. Stuessy y R. C. Gardner 4381 (ENCB); A. Molina R. y A. R. Molina 26605 (ENCB); J. L. Linares 3964 (MEXU); 29841; E. M. Martínez S. 23766 (MEXU); Gómez, Velasco y Velazquez 187 (MEXU); A. Molina R. y A. R. Molina 26841 (ENCB);
- Z. latifolia*** R. Torres C. 7374 (MEXU); R. Torres C. 13815 (MEXU);
- Z. sylvatica*** J. D. Dwyer 9383A (MEXU); B. Hammel 3926 (MO); T. R. Soderstrom 3729 (MO);
-



**Cuadro 2.** Caracteres y estados de carácter variables en el corte transversal de la lámina (CT) y el pseudopecíolo (PP) de *Zeugites*.

Carácter \ Especie	Z. ame	Z. mex	Z. pri	Z. mun	Z. smi	Z. cap	Z. sag	Z. pit	Z. hac	Z. lat	Z. syl	Codificación del estado de carácter
1. No. de Haz vascular de primer orden (CT)	1	1	1	5-7	13-19	11-15	11-15	11-25	11-17	23-29	7-8	
2. Total de HV (CT)	51-53	45-53	47-57	42-43	121-211	105-141	109-133	115-247	165-181	207-263	37-63	
3. Células de la vaina parenquimática (CT)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0) no conspicuas 1) grandes e infladas más grandes que las células del mesofilo
4. Extensión de la vaina (CT)	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0) ausente, 1) presente
5. Forma de las células buliformes (CT)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0) redondas más grandes que las células parenquimáticas 1) en forma de abanico
6. Costillas (PP)	1	1	0,1	1	0	1	1	0	0	1	1	0) ausentes, 1) presentes
7. Esclerénquima (PP)	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0) ausente, 1) presente
8. No. de Haz vascular de primer orden (PP)	5-7	3-5	5-7	5	13-19	11-15	13-15	21-25	21-29	17	7-9	
9. No. de Haz vascular de tercer orden (PP)	3-4	4	3-5	4	16-22	9-14	10-14	22-26	22.-29	22	6-8	
10. Forma del pseudopecíolo	0	0	1	1	1	2	2	2	2	2	2	0) media luna, 1) obloide 2) conducido

## LITERATURA CITADA

- Aiken, S. G., S. J. Darbyshire y L. P. Lefkovitch. 1985. Restricted taxonomic value of leaf sections in Canadian narrow-leaved *Festuca* species (Poaceae). *Can. J. Bot.* **63**: 995-1007.
- Curtis, P. J. 1986. Microtecnia vegetal. Trillas. S. A. de C. V. México.
- Dubé, M. y P. Morisset. 1996. L'emploi des caractères épidermiques dans l'étude taxonomique du *Festuca rubra* sensu lato (Poaceae). *Can J. Bot.* **74**: 469-485.
- Ellis, R. P. 1976. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. I. The leaf blade as viewed in transverse section. *Bothalia* **12**: 65-109.
- McCoy, R. W. 1934. The anatomy of the leaf of *Zeugites munroana*, an anomalous grass. *Bull. Torrey Club.* **61**: 429-437.
- Metcalf, C. R. 1960. Anatomy of the Monocotyledons. I. Gramineae. Oxford University Press, London.
- Soderstrom, T. R., and H. F. Decker. 1973. *Calderonella*, a new genus of grasses, and its relationships to the centostecoid genera. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **60**: 427- 441.

# **CAPÍTULO 3**

**Epidermis de la lámina foliar de *Zeugites***

Soriano, M. A. M., T. Terrazas S., P. Dávila A. **FOLIAR EPIDERMIS OF *Zeugites* P.Browne (Poaceae: Centothecoideae)**

**RESUMEN**

En este trabajo se describe la epidermis foliar de las once especies del género *Zeugites* P.Browne. Se presenta una descripción genérica y las descripciones anatómicas de las especies del género, en las cuales se resaltan los caracteres epidérmicos distintivos. Los caracteres que resultaron informativos, desde el punto de vista taxonómico son: la presencia y ausencia de aguijones y macropelos, la forma de las células cortas intercostales y la forma de los cuerpos de sílice. Con base en la presencia o ausencia de aguijones y macropelos, las especies de *Zeugites* se pueden separar en tres grupos: (1) especies que no presentan aguijones (*Z. americana*, *Z. mexicana*, *Z. pringlei*, *Z. munroana* y *Z. sagittata*) y que con excepción de *Z. pringlei* tampoco presentan macropelos; (2) especies que presentan sólo aguijones (*Z. latifolia* y *Z. smilacifolia*); y (3) especies que presentan aguijones y macropelos (*Z. capillaris*, *Z. hackelii*, *Z. pittieri* y *Z. sylvatica*). Se encontró que existe una relación entre las características del hábitat y la presencia o ausencia de aguijones y macropelos. En general, las especies que presentan aguijones o macropelos o ambos fueron recolectadas en ambientes más xéricos y con excepción de *Z. sagittata*, las especies que no presentan ni aguijones ni macropelos se localizan en lugares más húmedos.

**Palabras clave:** gramíneas, clave de identificación, aguijones, macropelos,

## INTRODUCCIÓN

Diversos autores han resaltado la importancia de los caracteres de la epidermis en la taxonomía de las gramíneas (Prat, 1932, 1936; Tateoka et al., 1959; Metcalfe, 1960; Jacques-Felix, 1962; Barkworth, 1981; Hilu, 1984; Dávila y Clark, 1990; Mejia-Saules y Bisby, 2003). En particular, destaca el trabajo de Dubé y Morisset (1996), quienes afirman que en las gramíneas el estudio de la anatomía de la epidermis abaxial resulta importante como fuente de caracteres diagnósticos, porque a diferencia de la mayoría de las angiospermas, la epidermis es compleja y presenta varios tipos de células. Sin embargo, otros como Aiken y Lefkovitch (1984), mencionan que estos caracteres tienen mucha plasticidad, lo cual restringe su valor diagnóstico.

En las gramíneas los caracteres de la epidermis que generalmente se toman en cuenta desde el punto de vista taxonómico, son la longitud y la forma de las células largas y cortas, la ondulación de la pared en las células largas, la amplitud máxima de las ondulaciones, la proporción y forma de las células cortas en la zona costal e intercostal, la posición de los aguijones, el tipo de estomas, la forma de las células subsidiarias y la presencia o ausencia de micropelos y macropelos (Dubé y Morisset, 1996). Con base en estos caracteres algunos autores han intentado caracterizar los principales grupos de gramíneas. Por ejemplo, Twiss et al. (1969) reconocen tres clases de cuerpos de sílice: panicoides, festucoide, chloridoide. Además, hablan de otro tipo de pelos largos, que son característicos en las Poaceae pero no de un taxon intrafamiliar en particular.

Por otra parte, Metcalfe (1960) mencionó que la distribución de los cuerpos de sílice es importante para reconocer algunos grupos taxonómicos, especialmente a nivel de subfamilia. Así, menciona que en las festucoide los cuerpos de sílice son solitarios o pareados, mientras que en las panicoides se arreglan en hileras largas. Clifford y Watson (1977), encontraron que las células

subsidiarias de los estomas con forma triangular se encuentran en aquellas gramíneas del tipo no festucoide y que las células en forma de domo o con los lados paralelos son características de las festucoide. Estos ejemplos hablan de las generalizaciones que se han realizado en las gramíneas y es un hecho que, al menos en ciertos grupos, el uso de caracteres epidérmicos ha resultado útil. En este contexto, se realizó este trabajo tomando en consideración que no existen trabajos anatómicos previos del género *Zeugites*.

La anatomía de las hojas de las gramíneas ha sido estudiada tradicionalmente con microscopia de luz. Sin embargo, Palmer (1976), mostró que el estudio de los caracteres de la epidermis de las gramíneas puede ser más informativo utilizando el microscópico electrónico de barrido. En este trabajo se describe la epidermis foliar de los miembros del género *Zeugites* con base en las observaciones realizadas en los microscopios óptico y electrónico de barrido.

El género *Zeugites* P.Browne tiene once especies neotropicales: *Z. smilacifolia* Scribn., *Z. capillaris* (Hitc.) Swallen, *Z. hackelii* Swallen, *Z. latifolia* (E. Fourn.) Hemsl., *Z. sagittata* Hartley, *Z. pringlei* Scribn., *Z. pittieri* Hack., *Z. munroana* Hemsl., *Z. americana* Willd., *Z. mexicana* (Kunth) Trin. ex Steud. y *Z. sylvatica* (Soderstr. & Decker) Soriano & Dávila. Las seis primeras son endémicas a México, *Z. munroana* y *Z. pittieri* se extienden hasta Centroamérica, *Z. mexicana* hasta Sudamérica, *Z. sylvatica* es endémica de Panamá y *Z. americana* se localiza en el Caribe. Las especies de *Zeugites* ocupan una gran variedad de hábitats que incluyen desde lugares sombreados, barrancas y laderas montañosas en el bosque de *Pinus-Quercus*, el bosque de *Quercus*, el bosque de *Pinus*, hasta la selva baja caducifolia y el bosque mesófilo de montaña. Se encuentran a una altitud de 550 a 2300 m.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Se revisaron al menos tres especímenes de cada especie del género *Zeugites* procedentes de colecciones de herbario y de material recolectado en el campo (Cuadro 1). Se seleccionaron porciones sanas de la parte media de la lámina de hojas maduras. Se realizaron preparaciones de la epidermis abaxial y adaxial de la lámina foliar. Para la observación y caracterización de los taxa se utilizaron las técnicas de microscopía óptica y electrónica de barrido. Las descripciones se realizaron de acuerdo con la terminología propuesta por Ellis (1979) y Palmer y Tucker (1981).

El material que se analizó con el microscopio óptico se preparó utilizando la técnica sin tinción propuesta por Metcalfe (1960). Las descripciones se realizaron usando campo claro y contraste de fases.

Para las observaciones al microscopio electrónico de barrido (MEB), las muestras previamente fijadas en FAA, se deshidrataron en una serie de alcoholes (50%, 60%, 70% 80%, 90% y 100%) por una hora en cada concentración. Posteriormente se realizó un secado a punto crítico en una cámara de desecación durante 2 h a 42° C. Las muestras fueron adheridas a un portamuestras de aluminio usando una cinta de carbón conductivo y se cubrieron con una capa de oro durante 3-4 minutos. Se montaron dos porciones, una exponiendo la superficie abaxial y la otra la adaxial. Las observaciones se hicieron en un microscopio electrónico de barrido Hitachi S-2460N, a diferentes aumentos. Las fotografías se tomaron con una cámara Reflex Pentax Z-10 y un film Kodak 100 Tmax.

## RESULTADOS

En la descripción genérica de *Zeugites* se incluyeron todas las características de la epidermis observadas en las diferentes especies del género. En el caso de las descripciones de las

especies solamente se señalan los caracteres distintivos de cada taxon.

### 1. *Zeugites* P.Browne

**Células largas intercostales:** largas y delgadas (usualmente tres veces más largas que anchas o más), rectangulares, cuadradas o ligeramente más altas que anchas; paredes irregulares, moderada a fuertemente onduladas o entrelazadas (interlocking), moderada o muy gruesas. **Estomas:** abundantes (un estoma cada célula larga o cada dos células largas) adaxialmente, arreglados en 2-8 hileras, escasos a frecuentes abaxialmente; células subsidiarias triangulares con el domo alto u ovoides con el domo bajo. **Células interestomáticas:** rectangulares o cuadradas, 1-3(5) células o micropelos sucesivos entre estomas, bordes de las células ligeramente cóncavos (forma de U). **Células cortas intercostales:** ausentes, escasas o abundantes, solitarias o en pares: redondeadas a elípticas o alargadas verticalmente, con el contorno liso o irregular; cuando en pares, una de sílice con forma redondeada a elíptica y otra de corcho en forma de media luna (crecentic) que rodea a la célula de sílice. **Macropelos:** a veces ausentes, cuando presentes unicelulares, frecuentes en la superficie adaxial y abaxial, formando una hilera en la zona media, generalmente suaves, con o sin células epidérmicas especializadas asociadas a la base del macropelo, largos (370-970  $\mu\text{m}$ ). En *Z. pittieri* además, hay pelos rígidos con el ápice curvo del tipo Crozier, sin células epidérmicas especializadas asociadas a la base del macropelo, cortos (29-63  $\mu\text{m}$ ). **Células cortas costales:** A veces ausentes, cuando presentes cuadradas o rectangulares, con paredes sinuosas. **Cuerpos de sílice:** con forma de pesa (Dumb-bell), con la porción central ancha y los bordes redondeados o con la porción central constreñida y los bordes planos o redondeados y en forma de cruz con cuatro ápices no redondeados, perpendiculares.



**Aguijones:** A veces ausentes, cuando presentes escasos o abundantes en la superficie adaxial, abaxial o en ambas, largos (base al menos 2 veces más grande que un estoma), medianos (base tan larga como alta, casi del mismo tamaño que los estomas), púa a veces ausente, cuando presente corta (más corta que la base) o larga (más larga que la base). **Micropelos:** bicelulares, célula basal más corta o igual en tamaño que la célula apical, ápice ahusado, comunes en la zona intercostal de la superficie abaxial y adaxial (infrecuentes en la zona costal).

### 1.1 *Zeugites americana* (Fig. 1A)

**Células largas intercostales:** largas y delgadas, rectangulares; paredes moderada o fuertemente onduladas. **Estomas:** abundantes en ambas superficies, arreglados en 2-5 hileras, células subsidiarias triangulares con el domo alto. **Células interestomáticas:** con 1-2 células y micropelos sucesivos entre estomas. **Células cortas intercostales:** escasas, solitarias, redondeadas a elípticas, con el contorno liso y en pares, una de sílice y otra de corcho, la de corcho con forma de media luna rodeando a la célula de sílice, ésta última redondeada a elíptica. **Macropelos:** ausentes. **Células cortas costales:** ausentes. **Cuerpos de sílice:** con forma de pesa, porción central ancha, bordes redondeados. **Aguijones:** ausentes. **Micropelos:** la célula basal casi tan larga como la apical.

### 1.2 *Zeugites mexicana* (Fig. 1B)

**Células largas intercostales:** largas y delgadas, rectangulares; paredes moderada o fuertemente onduladas. **Estomas:** abundantes en ambas superficies, arregladas en 2-7 hileras, células subsidiarias triangulares con el domo alto. **Células interestomáticas:** con 1-2 células y

micropelos sucesivos entre estomas. **Células cortas intercostales:** escasas, solitarias, alargadas verticalmente con el contorno liso. **Macropelos:** ausentes. **Células cortas costales:** ausentes. **Cuerpos de sílice:** con forma de pesa, porción central ancha, bordes redondeados. **Aguijones:** ausentes. **Micropelos:** la célula basal casi tan larga como la apical.

### 1.3 *Zeugites pringlei* (Fig. 1C)

**Células largas intercostales:** largas y delgadas, rectangulares; paredes moderada o fuertemente onduladas. **Estomas:** abundantes en ambas superficies, arreglados en 2-4 hileras, células subsidiarias triangulares con el domo alto. **Células interestomáticas:** con 1-2 células y micropelos sucesivos entre estomas. **Células cortas intercostales:** ausentes. **Macropelos:** frecuentes adaxialmente, arreglados en 1 hilera en la zona media, unicelulares, suaves, sin células epidérmicas especializadas asociadas a la base del macropelo, largos (428-552  $\mu\text{m}$ ). **Células cortas costales:** ausentes. **Cuerpos de sílice:** con forma de pesa, porción central ancha, bordes redondeados. **Aguijones:** ausentes. **Micropelos:** la célula basal casi tan larga como la apical.

### 1.4 *Zeugites munroana* (Fig. 1D)

**Células largas intercostales:** largas y delgadas, rectangulares, paredes moderada o fuertemente onduladas. **Estomas:** abundantes en ambas superficies, arreglados en 2-4 hileras, células subsidiarias triangulares con el domo alto. **Células interestomáticas:** con 1-2 células y micropelos sucesivos entre estomas. **Células cortas intercostales:** escasas, solitarias, de redondeadas a elípticas, con el contorno liso. **Macropelos:** ausentes. **Células cortas costales:** ausentes. **Cuerpos de sílice:** con forma de pesa, porción central constreñida, bordes redondeados.

**Aguijones:** ausentes. **Micropelos:** la célula basal casi tan larga como la apical.

### 1.5 *Zeugites sagittata* (Fig. 1E)

**Células largas intercostales:** rectangulares a cuadradas, paredes fuertemente onduladas. **Estomas:** abundantes adaxialmente, arreglados en 2-6 hileras, escasos abaxialmente; células subsidiarias triangulares con el domo alto. **Células interestomáticas:** 1-5 células sucesivas entre estomas. **Células cortas intercostales:** escasas, solitarias, redondeadas a elípticas, con el contorno liso. **Macropelos:** ausentes. **Células cortas costales:** ausentes. **Cuerpos de sílice:** con forma de pesa, porción central constreñida, bordes planos. **Aguijones:** ausentes. **Micropelos:** la célula basal casi tan larga como la apical.

### 1.6 *Zeugites latifolia* (Fig. 1F)

**Células largas intercostales:** rectangulares a cuadradas, paredes fuertemente onduladas. **Estomas:** abundantes en ambas superficies, arreglados en 5-7 hileras, células subsidiarias triangulares con el domo alto. **Células interestomáticas:** 1-2 células sucesivas entre estomas. **Células cortas intercostales:** ausentes. **Macropelos:** ausentes. **Células cortas costales:** ausentes. **Cuerpos de sílice:** con forma de pesa, porción central constreñida, bordes redondeados. **Aguijones:** en la zona costal, abundantes en la superficie abaxial, medianos, con púa corta o larga y angulares con púa tan larga como la base; en la zona intercostal ausentes. **Micropelos:** la célula basal más corta que la apical.

### 1.7 *Zeugites smilacifolia* (Fig. 2A)

**Células largas intercostales:** rectangulares, cuadradas o ligeramente más altas que anchas; paredes moderada o fuertemente onduladas. **Estomas:** abundantes en ambas superficies, arreglados en 5-8 hileras, células subsidiarias triangulares con el domo alto. **Células interestomáticas:** con 1-2 células sucesivas entre estomas. **Células cortas intercostales:** escasas, solitarias, redondeadas a elípticas, con el contorno liso. **Macropelos:** ausentes. **Células cortas costales:** ausentes. **Cuerpos de sílice:** con forma de pesa, con la porción central constreñida, bordes planos. **Aguijones:** en la zona costal, en ambas superficies, angulares, medianos con púa igual o más larga que la base; en la zona intercostal, ganchos con la base redondeada, medianos, con la púa tan larga como la base. **Micropelos:** la célula basal casi tan larga como la apical.

### 1.8 *Zeugites hackelii* (Fig. 2B)

**Células largas intercostales:** ligeramente más altas que anchas, paredes fuertemente onduladas. **Estomas:** abundantes en ambas superficies, arreglados en 2-4 hileras, células subsidiarias triangulares con el domo alto. **Células interestomáticas:** con 1-3 células sucesivas entre estomas. **Células cortas intercostales:** escasas, solitarias, alargadas verticalmente con el contorno liso. **Macropelos:** frecuentes en ambas superficies, arreglados en una hilera en la zona media, unicelulares, suaves, rectos, con varias células epidérmicas especializadas asociadas a la base del macropelo, largos (520-968  $\mu\text{m}$ ). **Células cortas costales:** ausentes. **Cuerpos de sílice:** con forma de pesa, porción central constreñida, bordes planos. **Aguijones:** en la zona costal, abundantes, en ambas superficies, medianos con púa corta o largos con púa corta o larga; en la

zona intercostal, ausentes. **Micropelos:** la célula basal casi tan larga como la apical.

### 1.9 *Zeugites capillaris* (Fig. 2C)

**Células largas intercostales:** rectangulares, cuadradas, algunas ligeramente más altas que anchas; paredes fuertemente onduladas. **Estomas:** abundantes adaxialmente, arreglados en 3-5 hileras, escasos a frecuentes abaxialmente; células subsidiarias triangulares con el domo alto. **Células interestomáticas:** 1-2 células sucesivas entre estomas. **Células cortas intercostales:** ausentes. **Macropelos:** frecuentes en ambas superficies, 1-2 hileras en la zona media, unicelulares, suaves, rectos, con varias células epidérmicas especializadas asociadas a la base del macropelo, largos (370-571  $\mu\text{m}$ ). **Células cortas costales:** ausentes. **Cuerpos de sílice:** con forma de pesa, porción central constreñida, bordes planos. **Aguijones:** en la zona costal, infrecuentes, en ambas superficies, medianos con púa corta o largos con púa corta o sin púa; en la zona intercostal, ausentes. **Micropelos:** la célula basal más corta que la apical.

### 1.10 *Zeugites pittieri* (Fig. 2D)

**Células largas intercostales:** largas y delgadas, rectangulares; paredes moderada o fuertemente onduladas. **Estomas:** abundantes adaxialmente, arreglados en 2-3 hileras, escasos a frecuentes abaxialmente; células subsidiarias triangulares con el domo alto. **Células interestomáticas:** 1-4 células sucesivas entre estomas. **Células cortas intercostales:** escasas, solitarias, redondeadas a elípticas o alargadas verticalmente, con el contorno liso o irregular. **Macropelos:** unicelulares, frecuentes en ambas superficies, arreglados en 1 hilera en la zona media, de dos tipos: un tipo, suaves, rectos, con varias células epidérmicas especializadas

asociadas a la base del macropelo, largos (542-560  $\mu\text{m}$ ), el otro tipo crozier, rígidos con el ápice curvo, sin células epidérmicas especializadas asociadas a la base del macropelo, cortos (29-63  $\mu\text{m}$ ). **Células cortas costales:** cuadradas o rectangulares, con paredes sinuosas. **Cuerpos de sílice:** con forma de pesa, porción central constreñidas, bordes redondeados. **Aguijones:** en la zona costal, infrecuentes, en ambas superficies, largos con púa corta o sin púa; en la zona costal, ausentes. **Micropelos:** la célula basal más corta que la apical.

### 1.11 *Zeugites sylvatica* (Fig. 2E)

**Células largas intercostales:** largas y delgadas, rectangulares, paredes entrelazadas. **Estomas:** abundantes adaxialmente, arreglados en 1-2 hileras, escasos a frecuentes abaxialmente; células subsidiarias ovoides con el domo bajo. **Células interestomáticas:** 1-3 células sucesivas entre estomas. **Células cortas intercostales:** abundantes, redondeadas a elípticas, con el contorno liso, o alargadas verticalmente con el contorno liso o irregular. **Macropelos:** frecuentes, abaxialmente, arreglados en 1 hilera en la zona media, unicelulares, suaves, rectos, con varias células epidérmicas especializadas asociadas a la base del macropelo, largos (670-800  $\mu\text{m}$ ). **Células cortas costales:** cuadradas o rectangulares, con paredes sinuosas. **Cuerpos de sílice:** en forma de cruz con cuatro ápices no redondeados, perpendiculares. **Aguijones:** en la zona costal, infrecuentes abaxialmente, largos con púa corta o sin púa; en la zona costal, ausentes. **Micropelos:** la célula basal más corta que la célula apical.

## DISCUSIÓN

En el género *Zeugites* existe una gran variación en la morfología de la epidermis foliar, en

especial, en la presencia y ausencia de aguijones y macropelos. Estas características han resultado útiles para caracterizar las especies y ha sido posible elaborar una clave para la identificación de las especies.

Con base en las características de los aguijones y los macropelos, las especies de *Zeugites* se pueden separar en tres grupos. En el primer grupo están las especies *Z. americana*, *Z. mexicana*, *Z. pringlei*, *Z. munroana*, y *Z. sagittata*, las cuales no presentan aguijones y a excepción de *Z. pringlei*, tampoco macropelos. En el caso de *Z. pringlei* esta especie presenta macropelos largos y suaves, carácter que la distingue de *Z. americana* y *Z. mexicana*. Estas tres especies, fueron consideradas variedades de la especie *Z. americana* (McVaugh, 1983). Las especies en este grupo se distinguen además por la forma de los cuerpos de sílice; en *Z. sagittata* y *Z. munroana* éstos tienen forma de pesas con la porción central constreñida, mientras que en *Z. americana*, *Z. mexicana*, y *Z. pringlei*, los cuerpos de sílice tienen forma de pesas con la porción central ancha. Por su parte, *Z. americana* es la única especie del género que, además de presentar células cortas intercostales solitarias, también presenta pares de células, una de sílice y otra de corcho. La principal diferencia entre *Z. mexicana* y *Z. munroana* radica en la forma de las células cortas intercostales. En la primera estas células están alargadas verticalmente, mientras que en *Z. munroana* son redondeadas a elípticas.

En el segundo grupo están las especies *Z. latifolia* y *Z. smilacifolia* que sólo tienen aguijones y no presentan macropelos. En ambas especies, los aguijones están tanto en la superficie abaxial como en la adaxial, pero en *Z. latifolia* se encuentran únicamente en la zona costal, mientras que en *Z. smilacifolia* se encuentran tanto en la zona costal como en la intercostal. Además, las células cortas intercostales están ausentes en *Z. latifolia* y presentes en *Z. smilacifolia*.

En el tercer grupo, se encuentran las especies que se caracterizan por tener aguijones y macropelos (*Z. hackelii*, *Z. capillaris*, *Z. pittieri* y *Z. sylvatica*). Todas estas especies tienen macropelos largos (360-968  $\mu\text{m}$ ), suaves y rectos. Por su parte, *Z. pittieri* es la única especie del género que además de poseer estas características, tiene macropelos cortos (29-63  $\mu\text{m}$ ) y curvos. En *Z. hackelii*, *Z. capillaris* y *Z. sylvatica*, los macropelos tienen en la base un conjunto de células especializadas (células diferentes a las epidérmicas), mientras que en *Z. pittieri* dichas células están ausentes.

*Zeugites sylvatica* es una especie que fue descrita originalmente como *Calderonella sylvatica* por Soderstrom y Decker (1973). Sin embargo, los resultados del análisis filogenético del grupo utilizando datos morfológicos y secuencias nucleares (ITS) y del cloroplasto (*trnL*) (Soriano et al. 2007), apoyaron la inclusión de *C. sylvatica* dentro del género *Zeugites*. *Zeugites sylvatica* se distingue de las otras especies por tener las paredes engrosadas y entrelazadas, los cuerpos de sílice tienen forma de cruz, con los cuatro ápices no redondeados y las células subsidiarias ovoides con el domo bajo. Algunos de estos atributos de la epidermis posiblemente se han adquirido en forma independiente en otros grupos de gramíneas. Por ejemplo, la forma de las paredes es similar a *Orthoclada laxa* y los cuerpos de sílice son semejantes a *Thysanolaena maxima* de la subfamilia Centothecoideae. Por su parte, las células subsidiarias son parecidas a las que presentan *Digitaria sanguinalis*, *Echinochloa crus-galli* y *Panicum virgatum* de la subfamilia Panicoideae (observaciones personales).

Las especies *Z. hackelii* y *Z. capillaris* se distinguen entre sí principalmente por la abundancia y forma de los aguijones y los macropelos. *Zeugites hackelii* presenta aguijones abundantes, únicamente en la zona costal. En el caso de *Z. capillaris* los aguijones se presentan tanto en la zona costal como en la intercostal. En *Z. hackelii* los aguijones son más abundantes,



mientras que en *Z. capillaris* son los macropelos los elementos dominantes. Además, en *Z. hackelii* las células cortas intercostales están presentes mientras que en *Z. capillaris* dichas células están ausentes.

Se ha mencionado que la presencia de tricomas se observa en hojas de plantas que viven en hábitat xéricos como un mecanismo para reducir la transpiración (Esau, 1977). Las especies de *Zeugites* parecen confirmar esa observación, ya que las que no tienen aguijones ni macropelos (*Z. americana*, *Z. mexicana* y *Z. munroana*) habitan a orillas de ríos, lagos o en bosques de neblina. En contraste, las especies que presentan aguijones o macropelos se encuentran en ambientes que aún y cuando pueden ser muy húmedos en una buena parte del día quedan expuestos al sol. La excepción a este patrón es *Z. sagittata* que no presenta ni aguijones ni macropelos y que junto con *Z. pringlei*, pueden encontrarse en lugares muy perturbados.

### **CLAVE PARA LA IDENTIFICACIÓN DE LAS ESPECIES DE ZEUGITES CON CARACTERES DE LA EPIDERMIS FOLIAR**

#### **1. Epidermis abaxial y adaxial sin aguijones**

**2. Macropelos presentes.....** *Z. pringlei*

#### **2. Macropelos ausentes**

#### **3. Cuerpos de sílice con forma de pesa, porción central constreñida**

**4. Cuerpos de sílice con bordes planos.....** *Z. sagittata*

**4. Cuerpos de sílice con bordes redondeados .....** *Z. munroana*

#### **3. Cuerpos de sílice con forma de pesa, porción central ancha**

**5. Células cortas intercostales solitarias, redondeadas a elípticas y en pares, una de sílice y otra de corcho.....** *Z. americana*

**5. Células cortas intercostales solitarias, alargadas verticalmente, no hay células en pares.....** *Z. mexicana*

1. Epidermis abaxial o adaxial con aguijones

6. Macropelos ausentes

7. Aguijones en la zona costal medianos, con púa corta o larga y angulares con púa tan larga como la base; ausentes en la zona intercostal ..... *Z. latifolia*

7. Aguijones en la zona costal, angulares, medianos, con púa igual o más larga que la base; en la zona intercostal, ganchos con la base redondeada, medianos, con la púa tan larga como la base..... *Z. smilacifolia*

6. Macropelos presentes

8. Macropelos largos, suaves y rectos

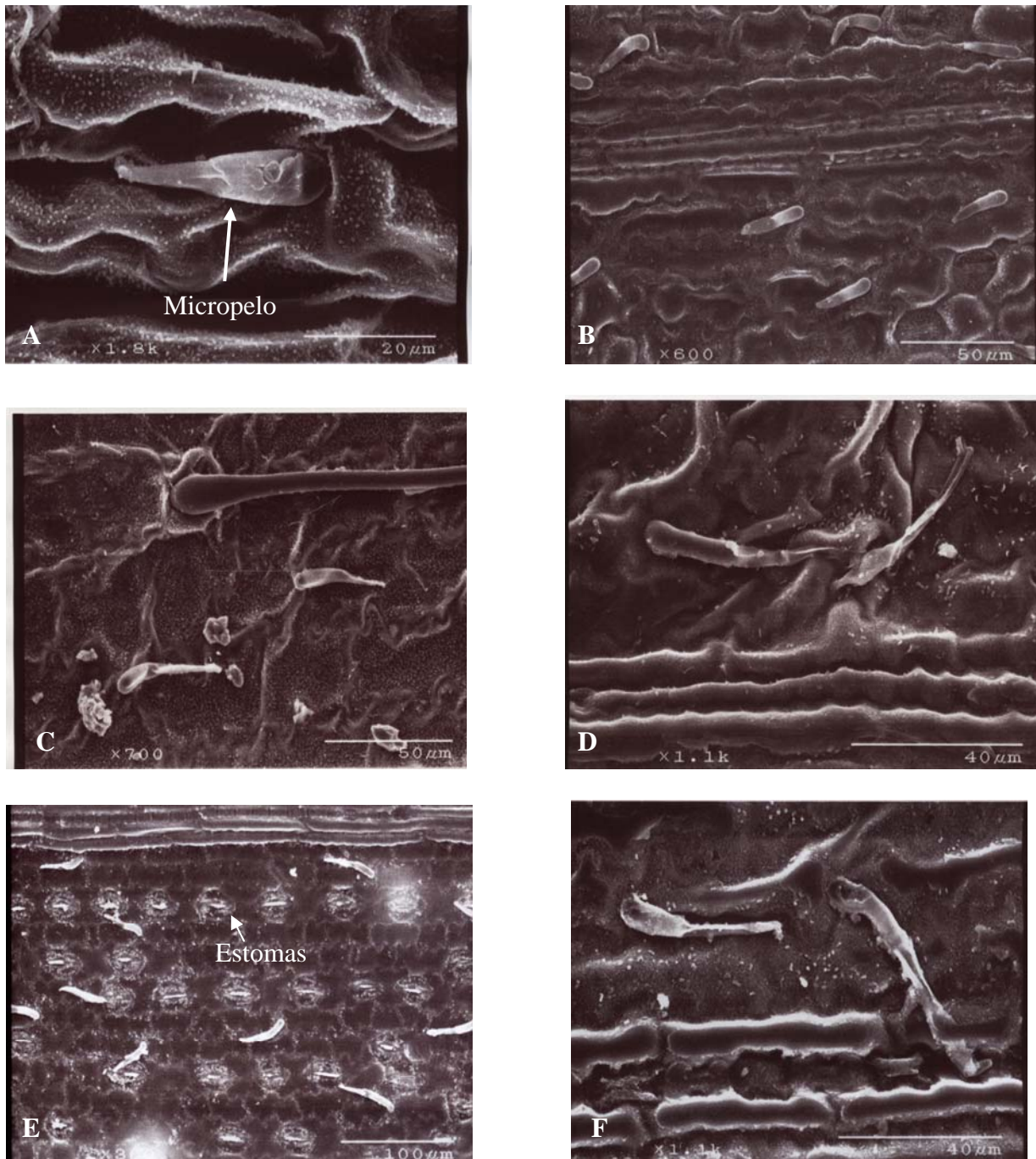
9. Células largas intercostales con las paredes onduladas  
entrelazadas..... *Z. sylvatica*

9. Células largas intercostales con las paredes onduladas no entrelazadas

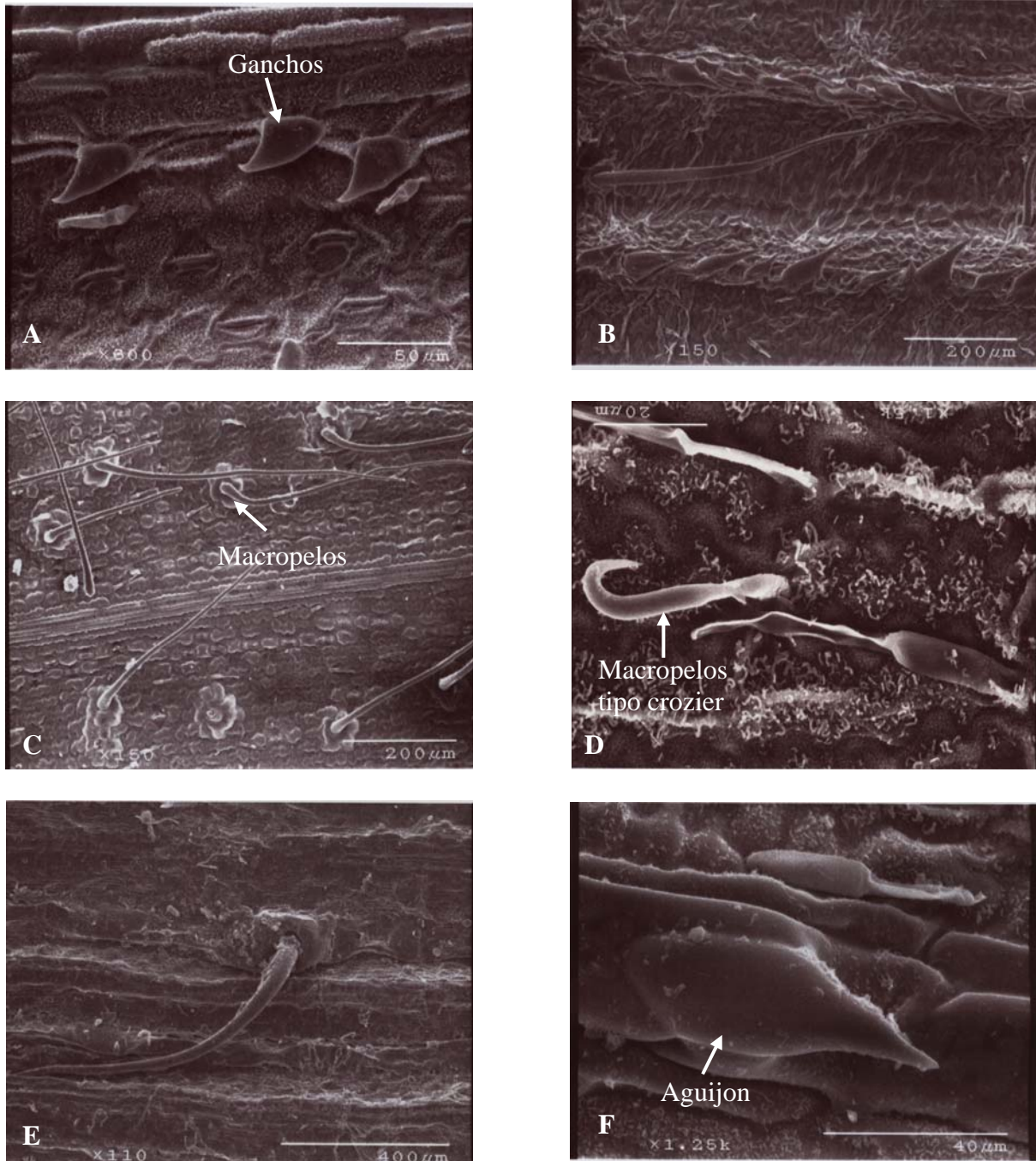
10. Aguijones abundantes en la zona costal, medianos con púa corta o largos con púa corta o larga. Macropelos arreglados en una hilera en la zona intercostal..... *Z. hackelii*

10. Aguijones escasos en la zona costal, medianos con púa corta o largos con púa corta o sin púa. Macropelos arreglados frecuentemente en dos hileras en la zona intercostal..... *Z. capillaris*

8 Macropelos de dos tipos: los largos, suaves, rectos y los cortos tipo crozier, rígidos con el ápice curvo..... *Z. pittieri*



**Figura 1.** Epidermis de la lámina foliar. **A** *Z. americana* (A. S. Hitchcock 695, MO), **B** *Z. mexicana* (A. Soriano 515, IZTA), **C** *Z. pringlei* (A. Soriano 521, IZTA), **D** *Z. munroana* (A. Soriano 519, IZTA), **E** *Z. sagittata* (A. Soriano 513, IZTA), **F** *Z. latifolia* (R. Torres 7374, MEXU).



**Figura 2.** Epidermis de la lámina foliar. **A** *Z. smilacifolia* (A. Soriano 516, IZTA), **B** y **F** *Z. hackelii* (A. Soriano 501, IZTA), **C** *Z. capillaris* (A. Soriano 510, IZTA), **D** *Z. pittieri* (A. Soriano 518, IZTA), **E** *Z. sylvatica* (J. D. Dwyer 9383A, MEXU).

## LITERATURA CITADA

- Aiken, S. G. y L. P. Lefkovitch. 1984. The taxonomic value of using epidermal characteristics on the Canadian rough fescues complex (*Festuca altica*, *Festuca campestris*, *Festuca hali*, "*Festuca scabrella*"). Canadian Journal of Botany 62: 1864-1870.
- Barkworth, M. E. 1981. Foliar epidermis and taxonomy of North American species of *Stipa* (Gramineae). Systematic Botany 6: 136-152.
- Clifford, H. T. y L. Watson. 1977. Identifying grasses: data, methods and illustrations. St. Lucia, Queensland, Australia: Univ. Queensland Press.
- Dávila, P. y Clark, L. G. 1990. Scanning electron microscopy of leaf epidermis of *Sorghastrum* (Poaceae: Andropogoneae). American Journal of Botany 77: 499-511.
- Dubé, M. y P. Morisset. 1996. L'emploi des caractères épidermiques dans l'étude taxonomique du *Festuca rubra sensu lato* (Poaceae). Canadian Journal of Botany 74: 469-485.
- Ellis, R. P. 1979. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae, II. The epidermis as seen in surface view. Bothalia 12: 641-671.
- Esau, K. 1977. Anatomy of seed plants. John Wiley, New York.
- Hilu, K. W. 1984. Leaf epidermis of *andropogon* sect. *Leptopogon* (Poaceae) in North America. Systematic Botany 9: 247-257.
- Jacques-Felix, H. 1962. Les Graminees (Poaceae) d' Afrique tropicale. Institut of Recherches Agronomiques Tropicales et des Cultura Vivieres, Paris.
- McVaugh R. 1983. Flora Novo Galiciana. 14. Gramineae. The University of Michigan. USA.

- Mejia-Saules, T. y F. A. Bisby. 2003. Silica bodies and hooked papillae in lemmas of *Melica* species (Gramineae: Pooideae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 447-463.
- Metcalf, C. R. 1960. *Anatomy of the monocotyledons I. Gramineae*. Oxford: Clarendon Press.
- Palmer, P. G. 1976. Grass Cuticle: A New Paleoecological Tool for East African Lake Sediments. *Canadian Journal of Botany* 54:1725-1734.
- Palmer, P. G. y A. E. Turcker. 1981. A scanning electron microscope survey of East African grasses, I. *Smithsonian Contributions to Botany* 49: 1-84.
- Prat, H. 1932. L'épiderme des Graminées. Etude anatomique et systematique. *Annales des Sciences Nat., Botanique, Ser. 10.* 14: 117-324.
- Prat, H. 1936. L'épiderme des Graminées. *Annales des Sciences Natural, Botanique, Ser. 10.* 18: 165-258.
- Soderstrom, T. R. y H. F. Decker. 1973. *Calderonella*, a new genus of grasses, and its relationships to the centostecoid genera. *Annals of the Missouri Botanical Garden.* 60: 427- 441.
- Soriano, M. A. M., G. A. Salazar y P. D. Aranda. 2007. Phylogenetic relationships of *Zeugites* (Poaceae: Centothecoideae) inferred from plastid and nuclear DNA sequences and morphology. *Systematic Botany* 32: 722-730.
- Tateoka, T., S. S. Inoue y S. Kawano. 1959. Notes on some grasses. IX. Systematic significance of bicellar microhairs of leaf epidermis. *Botanical Gazette* 124: 264-270.
- Twiss, P. C., E. Suess y R. M. Smith. 1969. Morphological classification of grass phytoliths. *Soil Science Society American Proceeding* 33:109-115.

**Cuadro 1.** Ejemplares examinados en el estudio de la epidermis abaxial y adaxial.

- 
- Z. americana* A. S. Hitchcock 695 (MO); T. Clase y B. Peguero 809 (MO)  
*Z. mexicana* A. Soriano 515 (IZTA); Al Gentry y V. Kapus 28352 (MEXU); J. Rzedowski 28073 (MEXU)  
*Z. pringlei* A. Soriano 521 (IZTA); P. Tenorio L. et al. 2606 (MEXU)  
*Z. munroana* A. Soriano 519 (IZTA); J. M. Véliz 933422 (MEXU); W. E. Harmon 4579 (MEXU); D. E. Breedlove 28703 (ENCB)  
*Z. sagittata* A. Soriano 513 (IZTA); R. Guzmán 4160 (MEXU);  
*Z. smilacifolia* A. Soriano 508, 516 (IZTA); R. Torres C. et al. 7765 (MEXU); R. Torres C. 10764 (MEXU)  
*Z. latifolia* R. Torres C. 7374 (MEXU)  
*Z. hackelli* A. Soriano 500, 501 (IZTA); R. McVaugh 25832 (MEXU); LM. Villarreal 7707 (MEXU); A. Flores M. 1064 (MEXU)  
*Z. capillaris* A. Soriano 502, 507, 510, 511 (IZTA); 2947 (MEXU); J. M. Gandaray y J. Dorantes 133 (MEXU)  
*Z. pittieri* A. Soriano 518 (IZTA); A. Molina R y A. R. Molina 63732 (ENCB); M. Grayum et al. 4131 (MEXU); 728 (MEXU); T. F. Stuessy y R. C. Gardner 4381 (ENCB); A. Molina R. A. R. Molina 26605 (ENCB); J. L. Linares 3964 (MEXU);  
*Z. sylvatica* J. D. Dwyer 9383A (MEXU); B. Hammel 3926 (US)
-

# **CAPÍTULO 4**

**Análisis filogenético del género *Zeugites***



En este capítulo se presenta el artículo “Phylogenetic relationships of *Zeugites* (Poaceae: Centothecoideae) inferred from plastid and nuclear DNA sequences and morphology”. En el se infieren las relaciones filogenéticas del género *Zeugites* con base en el análisis cladístico de datos moleculares y morfológicos. El género *Zeugites* es monofilético sólo si se incluye dentro de su circunscripción a *Calderonella sylvatica*. Las especies de *Zeugites* se agrupan en dos clados; el “clado I” está formado por *Z. pittieri*, *Z. latifolia*, *Z. sylvatica* (*C. sylvatica*), *Z. sagittata*, y *Z. capillaris*; el “clado II” incluye a *Z. hackelii*, *Z. smilacifolia*, *Z. munroana*, *Z. pringlei*, *Z. mexicana* y *Z. americana*. El género *Pohlidium* resultó fuertemente sustentado como el grupo hermano de *Zeugites* (incluyendo *Calderonella*).

Los datos de la anatomía foliar que no fueron incluidos en el artículo, fueron posteriormente incorporados en un análisis filogenético. Al final del artículo se anexan dos cladogramas. En un análisis se incluyeron los datos de morfología externa y anatomía (Fig. 3) y en el otro todos los datos, morfología externa, anatomía y moleculares (Fig. 4). En general, se encontró que los caracteres anatómicos contribuyen para mejorar la explicación de las relaciones filogenéticas en el género, aún y cuando los valores de bootstrap disminuyen.

## Phylogenetic Relationships of *Zeugites* (Poaceae: Centothecoideae) Inferred from Plastid and Nuclear DNA Sequences and Morphology

ANA MARÍA SORIANO MARTÍNEZ,<sup>1</sup> GERARDO A. SALAZAR,<sup>2</sup> and PATRICIA DÁVILA ARANDA<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup>Unidad de Biología Tecnología y Prototipos (UBIPRO), Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Avenida de los Barrios No. 1, Los Reyes Iztacala, 54090 Tlalnepantla, Estado de México, México;

<sup>2</sup>Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-367, 04510 México, Distrito Federal, México

<sup>3</sup>Author for correspondence (pdavilaa@servidor.unam.mx)

Communicating Editor: Alan W. Meerow

**ABSTRACT.** The genus *Zeugites* P. Browne encompasses ten species of neotropical grasses. To infer the phylogenetic relationships of the species, parsimony analyses of morphological data and DNA sequences from a nuclear region (ITS) and two non-coding plastid regions (the *trnL* intron and the *trnL-trnF* intergenic spacer) were undertaken for each data set separately and in combination. The combined analysis is presented as our preferred phylogenetic hypothesis because of its better resolution and higher support for the clades. *Zeugites* is monophyletic only if *Calderonella sylvatica* is included in it. Our analyses recover two major clades within *Zeugites*: Clade I, formed by *Zeugites pittieri*, *Zeugites latifolia*, *Zeugites sylvatica* (*Calderonella sylvatica*), *Zeugites sagittata*, and *Zeugites capillaris*; and Clade II, including *Zeugites hackelii*, *Zeugites smilacifolia*, *Zeugites munroana*, *Zeugites pringlei*, *Zeugites mexicana*, and *Zeugites americana*. The monospecific genus *Pohlidium* is strongly supported as sister of *Zeugites* (including *Calderonella*) but it is maintained as a different genus due to noticeable differences in spikelet and inflorescence morphology.

**KEYWORDS:** Combined analysis, grasses, ITS, morphology, parsimony, *trnL-trnF*.

The genus *Zeugites* P. Browne encompasses about 10 species of neotropical grasses. Its distribution is centered in Mexico, with some species extending to Central America (*Z. munroana* Hemsl., *Z. pittieri* Hack.), the Caribbean (*Z. americana* Willd.), and South America (*Z. mexicana* [Kunth] Trin. ex Steud.; Clayton and Renvoize 1986). *Zeugites* species inhabit shady spots in ravines and mountain slopes within pine-oak forest, cloud forest or tropical deciduous to semi-evergreen forest from about 550 to 2300 m elevation. Most of the species show a restricted geographical and ecological distribution.

*Zeugites* belongs in subfamily Centothecoideae, which, according to the Grass Phylogeny Working Group (GPWG 2001), encompasses two tribes: Centothecae and Thysanolaeneae. Tribe Centothecae is distinguished mainly by its broad leaves with cross-nerves (Clayton and Renvoize 1986) and consists of ten genera, of which *Calderonella* Soderstr. & H. F. Decker, *Pohlidium* Davidse, Soderstr. & R. P. Ellis, *Zeugites* P. Browne, *Orthoclada* P. Beauv., and *Chasmanthium* Link are neotropical, whereas *Bromuniola* Stapf & C. E. Hubb., *Centotheca* Desv., *Chevalierella* A. Camus, *Lophatherum* Brongn., and *Megastachya* P. Beauv. are paleotropical. On the other hand, tribe Thysanolaeneae includes only one tropical Asian species, *Thysanolaena maxima* (Roxb.) Kuntze, which is characterized by having spikelets with dimorphic

florets disarticulating below the pedicel (Clayton and Renvoize 1986).

*Zeugites* shares with *Calderonella* and *Pohlidium* the possession of unisexual flowers, while in the other genera of Centothecoideae at least the lowermost flowers of the spikelet are bisexual. The spikelet of *Zeugites* and *Calderonella* bears a basal female flower and several male ones, but *Pohlidium* has one-flowered female spikelets and several-flowered male spikelets.

The phylogenetic relationships of *Zeugites* have not been formally investigated in detail, although some species have been included in broader-scale phylogenetic analyses of Poaceae. Sánchez-Ken and Clark (2003) studied the phylogenetic relationships of the Centothecoideae-Panicoideae clade using plastid *ndhF* and *rpl16* intron sequences and structural data, finding a *Gynerium*-Panicoideae clade sister to Centothecoideae. Within the latter, they recovered three main subclades: 1) *Danthoniopsis*-*Thysanolaena*-*Spartochloa*-*Centotheca*; 2) *Zeugites*; and 3) *Chasmanthium*. *Zeugites pittieri* was also included in a study by Clark et al. (1995) concerning the phylogenetic relationships of Poaceae from sequences of plastid gene *ndhF*. The same species was used by Hilu et al. (1999) in their phylogenetic assessments of Poaceae based on sequence and indel data of the *matK* gene.

Soderstrom (1973) described the monospecific genus *Calderonella* and compared it on morpholog-

ical grounds with the other genera of Centothecoideae, concluding that it is most closely related to *Zeugites*. However, no morphological phylogenetic studies of *Zeugites* or any other centothecoid genus have been carried out so far.

In this work we assess the phylogenetic relationships among the species of *Zeugites* and to its related genera through cladistic analyses of molecular and morphological datasets. The former consist of DNA sequence and indel data of two non-coding plastid regions (the *trnL* intron and the *trnL-trnF* intergenic spacer [IGS]; Taberlet et al. 1991) and the internal transcribed spacer (ITS) region of nuclear ribosomal DNA (Baldwin et al. 1995). These markers have been used previously to infer phylogenetic relationships at generic and specific levels in Poaceae (e.g., Hsiao et al. 1999; Neves et al. 2005) and many other angiosperms (reviewed in Soltis and Soltis 1998; Kelchner 2000; Álvarez and Wendel 2003). Our morphological dataset includes both vegetative and reproductive attributes. Our aim is to test the monophyly of the genus, to gain insight about its relationships to other members of Centothecoideae to which it is believed to be closely related, and to explore its internal relationships.

#### MATERIALS AND METHODS

**Taxonomic Sample.** We included all ten species of *Zeugites*, as well as one species each of the centothecoid genera *Chasmanthium*, *Thysanolaena*, *Orthoclada*, and monotypic *Calderonella* and *Pohlidium*. Representatives of subfamily Panicoideae were used as outgroups, since this subfamily has been shown in previous studies to be sister to Centothecoideae (Davis and Soreng 1993; Barker et al. 1995; Clark et al. 1995; Hilu et al. 1999; Hilu and Esen 1988; Mathews et al. 2000).

**Gathering of Morphological Characters.** We examined the collections of *Zeugites* and related taxa housed in the following herbaria: ENCB, MEXU, MO, US, and VEN. Additionally, the senior author conducted fieldwork and collected additional specimens in various regions of Mexico between March and November 2003 (Appendix 1). A total of 26 morphological characters was scored, of which 12 represent culm and leaf attributes and 14 refer to reproductive structures (Appendix 2). Three of the morphological characters were numerical and continuous and the rest were discrete. The character states of the continuous characters were determined as intervals (with a confidence of 95%) using the Stat Graphics Software Plus 5.0 (Manugistics, Inc., Rockville, Maryland). The coded morphological data matrix of *Zeugites* and related taxa is shown in Appendix 3.

**DNA Extraction, Amplification, and Sequencing.** Total DNA was extracted from silica gel-dried or herbarium leaves or inflorescences using a standard 2× CTAB protocol based on Doyle and Doyle (1987). Amplification (PCR) of the *trnL-trnF* region was carried out as a single piece with primers C and F of Taberlet et al. (1991) or, in the case of degraded DNA from herbarium specimens, in two pieces with additional, internal primers (D and E, Taberlet et al. 1991). The whole ITS region (including ITS1, the 5.8S gene, and ITS2) was amplified with primers ITS5 and ITS4 or, alternatively, in

two parts with primer combinations ITS5-ITS2 and ITS3-ITS4 (all from White et al. 1990). PCR was performed in 25 µL reactions using the “taq PCR Core Kit” (Qiagen GmbH, Hilden, Germany) according to the manufacturer’s protocols but adding 1 µL of 0.4% bovine serum albumin (BSA) and, in the case of the ITS region, 0.5 µL of dimethyl sulfoxide (DMSO) to reduce problems associated with DNA secondary structure. The PCR profile for the *trnL-trnF* region was as follows: 2 min of initial denaturation at 94°C, 28 cycles with a 1-min denaturation at 94°C, 1:30 min annealing at 48°C, and 2-min extension at 72°C, with a final extension of 7 min at 72°C. The PCR profile for ITS was as above, except for a higher annealing temperature of 52°C. When working with degraded DNA from herbarium specimens, the above PCR profiles often were insufficient to yield a PCR product of a suitable concentration for cycle sequencing reactions. In such cases, a second round of amplification (usually of 16 cycles) was carried out, using 0.3–0.5 µL of product from the first PCR directly as template. PCR products were purified using QIAquick minicolumns (Qiagen) according to the manufacturer’s protocol and used for cycle-sequencing reactions with the Big Dye Terminator kit v. 3 (Applied Biosystems, Inc., Foster City, California). The resulting products were purified by ethanol precipitation and analyzed in an ABI Genetic Analyzer 3100 (Applied Biosystems). Both strands were sequenced and the sequences were assembled and edited with Sequencher v. 4 (GeneCodes Corp., Philadelphia). Alignment of the sequences was carried out by visual inspection. All non-autapomorphic indels were coded with the simple method of Simmons and Ochoterena (2000) and appended to the sequence matrices.

**Phylogenetic Analyses.** Maximum parsimony analyses of four datasets (ITS region, *trnL* intron, *trnL-trnF* intergenic spacer, and morphology) were conducted separately with PAUP\* v. 4.02b for Macintosh (Swofford 1998). In addition, an analysis was conducted including all the indels to explore their performance in recovering relationships as compared with the sequence data. All searches were carried out using the branch and bound algorithm, with simple addition for calculating the starting trees. Clade support was evaluated by bootstrapping (Felsenstein 1985), performing 500 bootstrap replicates, each with 100 replicates of random-sequence for the initial trees and TBR branch swapping, saving up to 100 trees per replicate. Homogeneity among the various datasets (excluding the indels-only dataset) was assessed by means of the Incongruence-length difference test of Farris et al. (1994, 1995), implemented in PAUP\* as the Partition Homogeneity Test (PHT). One thousand homogeneity replicates were generated, each with 100 random sequence addition replicates and TBR branch swapping saving all most parsimonious trees.

We were unable to obtain reliable sequences of the *trnL-trnF* IGS of four of the species studied (*Chasmanthium latifolium*, *Orthoclada laxa*, *Thysanolaena maxima*, and *Zeugites hackelii*; see Discussion). The missing sequences amount to 4.4% of the 39,096 data cells of the combined molecular matrix.

#### RESULTS

**Results from Analysis of the ITS Region.** The aligned ITS matrix consisted of 720 nucleotide positions, and 52 indels, for a total of 772 characters of which 249 were variable and 102 were informative for parsimonious solutions. The branch-and-bound analysis found six most-parsimonious trees with a length of 748 steps, ensemble

TABLE 1. Characteristics of the data sets analyzed in this study. \*CI/RI = consistency index/retention index.

	No. Characters	No. variable/ informative characters	No. most parsimonious tree	No. steps (tree length)	CI/RI*	Clade with boot- strap percentage ≥ 90
ITS	772	249/106	6	748	0.63/0.65	8
<i>trnL</i> Intron	639	42/28	564	86	0.86/0.81	0
<i>trnL-trnF</i> Intergenic Spacer	384	32/25	2	67	0.88/0.90	4
Morphological Characters	26	26/26	1	85	0.60/0.70	0
Indels	63	62/63	47	100	0.63/0.76	2
All molecular datasets combined	1793	309/173	2	916	0.66/0.34	8
Combined Analysis (All Molecular and Morphological Characters)	1818	334/173	6	1005	0.65/0.66	8

consistency index (CI) of 0.61, and ensemble retention index (RI) of 0.65 (Table 1). A strict consensus of the six trees is shown in Fig. 1A. Monophyly of Centothecoideae is strongly supported (bootstrap percentage [BP] = 100), with *Thysanolaena maxima*, *Chasmanthium latifolium*, and *Orthoclada laxa* being successive sisters to a strongly supported (BP = 100) clade in which both *Pohlidium petiolatum* and *Calderonella sylvatica* are embedded in non-monophyletic *Zeugites*. Three major subclades are resolved within the last group, although their relationships to one another are unresolved. The first such subclade includes *P. petiolatum* sister to *Z. sagittata*-*Z. capillaris* (BP = 62); the second subclade consists of *Z. pittieri* sister to *Z. latifolia*-*C. sylvatica* (BP = 61); and the third subclade is strongly supported (BP = 99) and includes, in ascending order of divergence, *Z. hackelii*, *Z. smilacifolia*, *Z. munroana*, and a trichotomy formed by *Z. americana*, *Z. mexicana*, and *Z. pringlei*.

**Results from Analysis of the *trnL* Intron.** The *trnL* intron dataset included 639 nucleotide positions and five indels, with 42 variable characters and 28 characters potentially parsimony-informative. The branch-and-bound search recovered 564 shortest trees with a length of 86 steps, CI = 0.86, and RI = 0.81 (Table 1). The strict consensus tree of these 564 trees is depicted in Fig. 1B. *Zeugites* is not monophyletic; there is a polytomy formed by *Pohlidium petiolatum*, *Zeugites latifolia*, *Orthoclada laxa*, *Thysanolaena maxima*, a moderately supported clade (BP = 88) formed by *Calderonella sylvatica*, *Z. capillaris*, and *Z. sagittata*, and an unsupported monophyletic group with unresolved *Z. pittieri*, *Z. smilacifolia*, and *Z. hackelii* and a clade formed by *Z. munroana*, *Z. pringlei*, *Z. mexicana*, and *Z. americana*.

**Results from Analysis of the *trnL-trnF* Intergenic Spacer.** This dataset encompassed 384 aligned positions and six indels; 34 characters were variable and 25 were potentially informative to parsimony. The search resulted in two most-

parsimonious cladograms with a length of 67 steps, CI = 0.88, and RI = 0.90 (Table 1, Fig. 1C) depicts the strict consensus tree of the two cladograms. Monophyly of Centothecoideae is strongly supported, as well as the position of *Pohlidium* as sister to a paraphyletic *Zeugites* in which *Calderonella* is nested; the *Zeugites-Calderonella* clade consists of two major subclades, a well-supported one (BP = 95) with *Z. latifolia*, *C. sylvatica*, *Z. sagittata*, and *Z. capillaris*, and a weakly supported one (BP = 79) with *Z. pittieri*, *Z. smilacifolia*, *Z. munroana*, and a trichotomy with *Z. americana*, *Z. mexicana*, and *Z. pringlei*.

**Results from Analysis of Morphological Characters.** This analysis produced a single most-parsimonious cladogram with a length of 85 steps, CI = 0.6, and RI = 0.70 (Table 1), which is fully resolved but with most clades receiving low to nil support from the bootstrap. Centothecoideae are not recovered as monophyletic, in contrast with the results of the analyses of all the molecular datasets. A clade formed by *Z. munroana*, *Z. smilacifolia*, *Z. mexicana*, *Z. pringlei* and *Z. americana* obtained a BP = 73, and most of its internal relationships are weakly to moderately supported. The other species of *Zeugites* form, in turn, a poorly supported clade (BP = 52) that is sister to *C. sylvatica* (Fig. 1D).

**Informative Content of the Indels.** An heuristic search carried out using only the 63 indels resulted in 47 shortest trees with a length of 100 steps, CI = 0.63, and RI = 0.76 (Table 1). The relationships recovered are similar to those of the combined analysis (see below) except for *Pohlidium petiolatum*, *Calderonella sylvatica*, *Zeugites latifolia*, and *Z. pittieri* which form a polytomy with two clades: 1) *Z. capillaris*-*Z. sagittata* and 2) *Z. smilacifolia*, *Z. munroana*, *Z. hackelii*, *Z. americana*, *Z. pringlei*, and *Z. mexicana* (tree not shown).

**Results from the Combined Analysis of All Molecular and Morphological Characters.** The null hypothesis of among-partition homogeneity using the PHT test can not be rejected for any of the

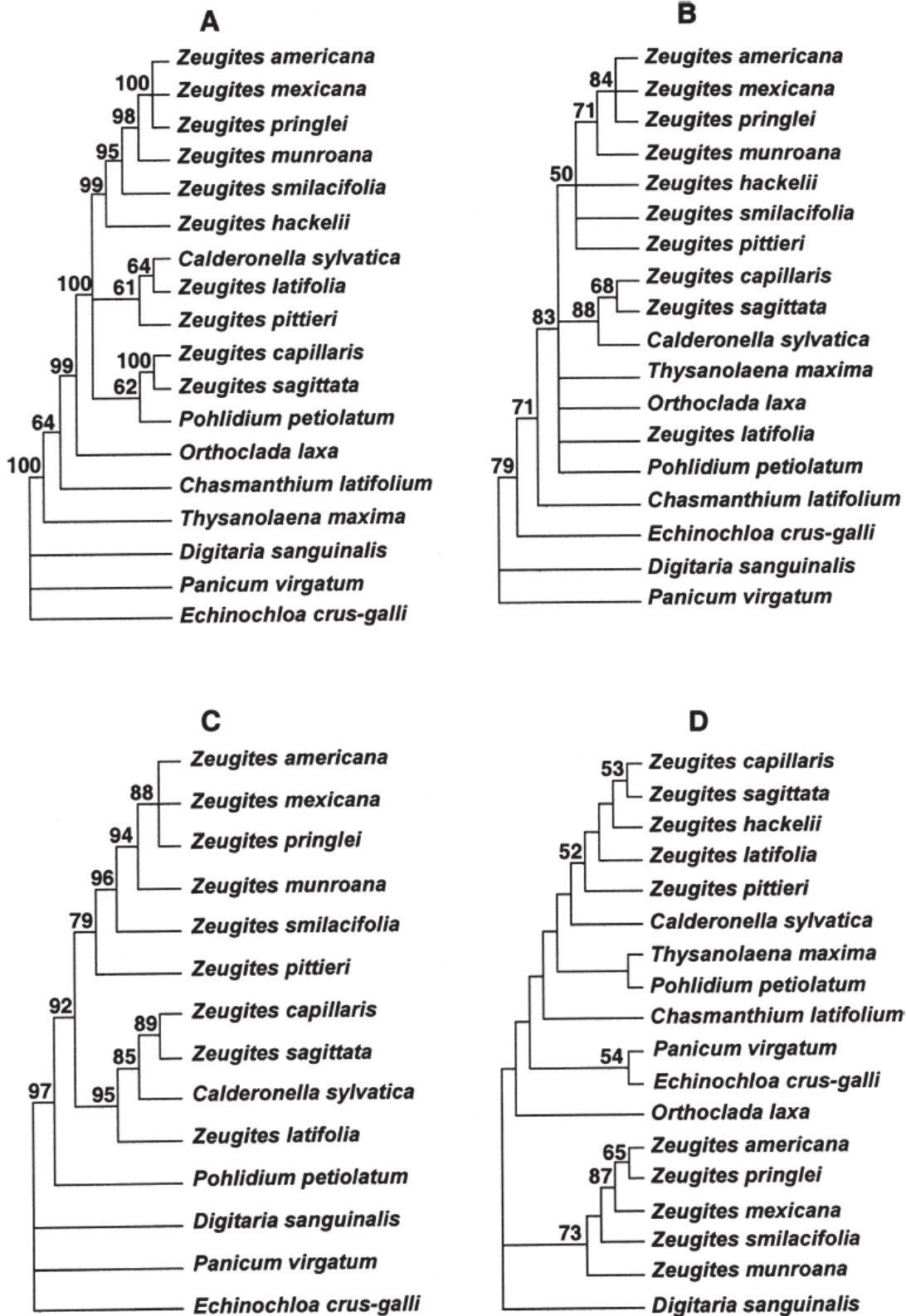


FIG. 1. Strict consensus trees from the separate analyses. A. the ITS region. B. the *trnL* intron. C. the *trnL-trnF* intergenic spacer. D. Single most parsimonious morphological cladogram. The numbers above the branches are bootstrap values (> 50%).

TABLE 2. PHT test pairwise comparisons.

Pairwise comparisons	P
ITS + <i>trnL</i> intron	0.618
ITS + IGS	0.075
<i>trnL</i> intron + IGS	0.295
ITS + morphology	0.010
IGS + morphology	0.130
<i>trnL</i> intron + morphology	0.016

pairwise comparisons at  $p < 0.1$  (Table 2). However, at  $p < 0.05$ , both the *trnL* intron and the ITS region were heterogeneous with morphology, which might be an indication of conflict in the signal provided by these data sets. Nevertheless, when analyzing the molecular and morphological data sets in combination, there is an increase in both resolution and bootstrap support for most clades (Fig. 2), which suggests that such non-homogeneity probably is due to insufficient phylogenetic signal in the datasets to resolve some portions of the tree (Wiens 1998).

The combined matrix consisted of 1820 characters, of which 334 were potentially parsimony-informative. The branch-and-bound search found six most-parsimonious trees with a length of 1005 steps, CI = 0.65, and RI = 0.66. The strict consensus calculated from these trees is shown in Fig. 2. Centothecoideae obtained high bootstrap support (BP = 100) as monophyletic; within this clade, *Chasmanthium* is basal and *Thysanolaena maxima* and *Orthoclada laxa* diverge next. *Pohlidium petiolatum* is sister, with high support (BP = 100), to a weakly supported (BP = 62) *Zeugites*-*Calderonella* clade that in turn contains two subclades. The first subclade (BP = 64) includes, in ascending branching order, *Z. pittieri*, *Z. latifolia*, and *C. sylvatica* weakly supported (BP = 57) as sister to a species-pair formed by *Z. sagittata* and *Z. capillaris*. Except for the last association, which attained a high bootstrap support (BP = 100), relationships within this subclade received little or no support from the bootstrap. The second subclade and most of its internal relationships are strongly supported; it includes *Z. hackelii*, *Z. smilacifolia*, *Z. munroana*, and a trichotomy with *Z. americana*, *Z. mexicana*, and *Z. pringlei*.

#### DISCUSSION

**Possible Non-homology of Some Sequences of the *trnL-trnF* Intergenic Spacer.** The sequences of the *trnL-trnF* IGS of *Chasmanthium latifolium*, *Orthoclada laxa*, *Thysanolaena maxima*, and *Zeugites hackelii* showed marked dissimilarities from the rest and could not be aligned unambiguously. A search in GenBank using the Blast algorithm

(Altschul et al. 1997) of these four sequences showed that they are most similar to the mitochondrial *trnL-trnF* intergenic spacer of *Triticum aestivum* L., *Oryza sativa* L., and *Paspalum lineare* Trin. Therefore, there is a possibility that in those four taxa the *trnF* gene has migrated to the mitochondria, as has been shown to occur in other grasses (Joyce and Gray 1989; Ogihara et al. 2005). The suspected mitochondrial versions of the *trnL-trnF* IGS were excluded from the analysis of the IGS dataset and the corresponding nucleotide positions were scored as missing data in the combined analysis.

**Delimitation and Relationships in *Zeugites*.** The morphological dataset, when analyzed on its own, resulted in limited bootstrap support for most of the clades recovered and failed to recover a monophyletic Centothecoideae (unlike the three molecular datasets). However, analysis of a combined morphological and molecular dataset resulted in increased bootstrap support of many clades in comparison with the combined trees based only on molecular data (trees not shown). Therefore, we consider the trees resulting from the combined analysis of all the molecular datasets and the morphological dataset as our best phylogenetic estimates and the following discussion will be based on them.

Monophyly of Centothecoideae is supported by a high bootstrap percentage (BP = 100) and one unambiguous morphological synapomorphy: the presence of a pseudopetiole. The pseudopetiole varies in length among the genera and even among the species of a genus. For instance, in *Chasmanthium latifolium*, the pseudopetiole is always inconspicuous (0.2–0.3 mm long), whereas in *Z. capillaris* and *Z. smilacifolia*, it can be minute (0.2–0.5 mm long) or it can reach up to 30 and 60 mm long, respectively.

Our results indicate that, as currently delimited, *Zeugites* is not monophyletic. All three molecular datasets analyzed separately and the combined analysis (including morphology) place *Calderonella sylvatica* within *Zeugites*. Monospecific *Calderonella* has in common with all *Zeugites* species the monoecious spikelets (character 15; Fig. 2) and the gibbous lemma (character 22; Fig. 2). *Calderonella sylvatica* differs from *Zeugites* s.str. in its very short culms, such that the leaves look as if they are basal, and its racemose inflorescence (character 13; Fig. 2). In spite of those differences, the position of *C. sylvatica* deeply embedded in *Zeugites* requires its transfer to the latter in order to achieve monophyly.

*Pohlidium petiolatum* is weakly to strongly supported as sister to *Zeugites* s.l. (including *Calder-*

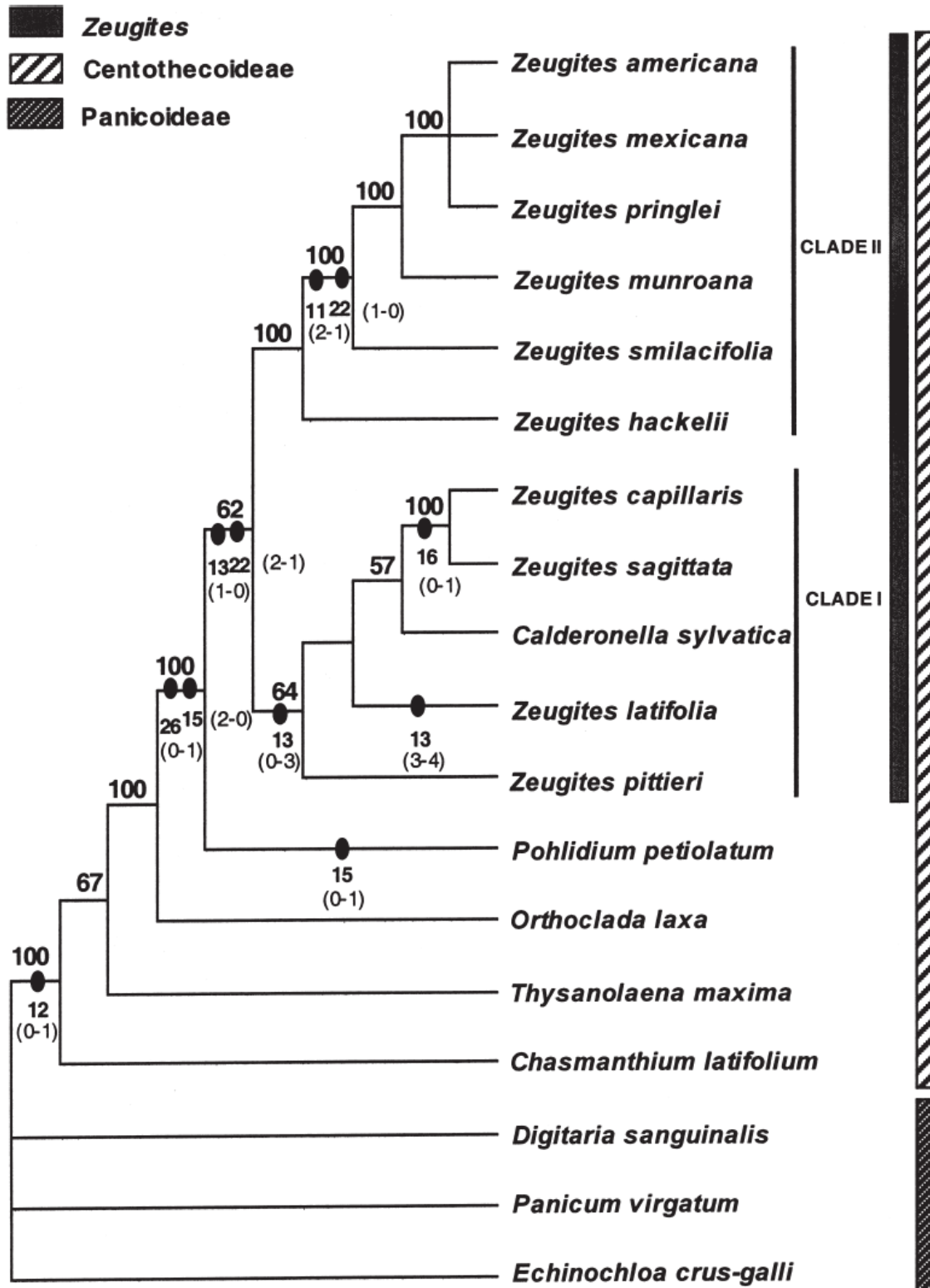


FIG. 2. Strict consensus tree of the six cladograms obtained in the combined analysis of all datasets. The numbers above the branches are bootstrap values (> 50%); the number below each circle is the morphological character (see Appendix 2). The circles mark unambiguous changes in morphological characters and the direction of change.

*onella*) in the IGS molecular analysis (BP = 92; Fig. 1C) and in the combined analysis including morphology (BP = 62; Fig. 2). Only in the ITS analysis is *P. petiolatum* embedded with low support (BP = 62) in a clade of *Zeugites* that also includes *Z. sagittata* and *Z. capillaris* (Fig. 1A). However, *Pohlidium* differs from *Zeugites* in both spikelet and inflorescence characters. In *Zeugites* the spikelets are monoecious, bear a basal female floret and several (1–15) upper male florets, and the spikelets have a pair of glumes, whereas in *Pohlidium*, the female and male spikelets are unisexual, the first is 1-flowered, they are located in the basal branches, arranged in pseudoumbels, and do not have glumes. In addition, the male spikelets of *Pohlidium* are 2–5-flowered, they are located in the upper branches and have a linear upper glume. Umbelliform groups of spikelets also occur in *Orthoclada laxa*, but in this case, the spikelets are bisexual (character 15; Fig. 2). Because of these noticeable differences, we prefer to maintain *Pohlidium* as a distinct genus.

*Zeugites* s.l. (including *Calderonella*) consists of two major clades, marked as clades I and II in Fig. 2. Clade I includes, in ascending branching order, *Z. pittieri*, *Z. latifolia*, *C. sylvatica*, *Z. sagittata*, and *Z. capillaris*. This clade is characterized by the pyramidal panicles, except in *C. sylvatica* which usually bears a raceme (character 13; Fig. 2), and a gibbous lemma of the female flower (character 22; Fig. 2). All the analyses undertaken recovered a species-pair formed by *Z. sagittata* and *Z. capillaris*, in which the male flowers are different from the female ones. The latter are globose or subglobose and they are located at a slightly lower level than in the rest of the species of *Zeugites* (character 16; Fig. 2).

Clade II of *Zeugites* consists of *Z. hackelii*, *Z. smilacifolia*, *Z. munroana*, and a trichotomy formed by *Z. pringlei*, *Z. mexicana* and *Z. americana*. The last three species have sometimes been treated as varieties of a broadly defined *Z. americana*, but all of them possess unique diagnostic morphological characters (A. Soriano, unpubl. data) and we consider them to represent distinct species. Clade II is characterized by an open panicle (character 13; Fig. 2) and, with the exception of *Z. hackelii*, the falciform lemma of the female flower (Character 22; Fig. 2). The presence of a gibbous lemma in the female flower of *Zeugites hackelii* is a plesiomorphic character shared with clade I.

In spite of the fact that many morphological characters are homoplastic, some of them are useful to characterize groups and species within *Zeugites*. For instance, the species in Clade I have unbranched culms, ligules with truncate apex, and

lanceolate, acuminate leaf blades (except in *C. sylvatica*, which has elliptic leaf blades), whereas Clade II is generally characterized by having branched culms (sometimes unbranched in *Z. smilacifolia*), ligules with a rounded apex, and ovate, acute leaf blades, although sometimes the leaf blades in *Z. smilacifolia* are almost circular and in *Z. munroana*, lanceolate.

In summary, *Zeugites* is redelimited here to include 11 species: *Z. americana* Willd., *Z. capillaris* (Hitc.) Swallen, *Z. hackelii* Swallen, *Z. latifolia* (E. Fourn.) Hemsl., *Z. mexicana* (Kunth) Trin. ex Steud., *Z. munroana* Hemsl., *Z. pittieri* Hack., *Z. pringlei* Scribn., *Z. sagittata* Hartley, *Z. smilacifolia* Scribn., and *Zeugites sylvatica* (Soderstrom & Decker) Soriano & Dávila. The new combination of *Calderonella sylvatica* in *Zeugites* is made below.

***Zeugites sylvatica* (Soderstrom & Decker) Soriano & Dávila, comb. nov.** *Calderonella sylvatica* Soderstrom & Decker, Ann. Missouri Bot. Gard. 60: 427–441 (1973).—Type: PANAMA. Provincia de Colón: Santa Rita lumber road, 24 May 1968, R. L. Dressler 3511 (holotype, US; isotypes, BAA, K, MO!, P).

ACKNOWLEDGEMENTS. The authors thank Teresa Terrazas and Rafael Lira for their useful suggestions to this paper, Laura Márquez Valdelamar for her assistance in DNA sequencing, two anonymous reviewers for their insightful criticisms to the manuscript, and the Curator of MO for the loan specimens and permission for supervised use of some of them for DNA extraction. This study was supported in part by a scholarship from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) awarded to A.M.S.M. (number 91501).

#### LITERATURE CITED

- ALTSCHUL, S. F., T. L. MADDEN, A. A. SCHÄFFER, J. ZHANG, Z. ZHANG, W. MILLER, and D. J. LIPMAN. 1997. Gapped BLAST and PSI-BLAST: a new generation of protein database search programs. *Nucleic Acids Research* 25: 3389–3402.
- ÁLVAREZ, I. and J. F. WENDEL. 2003. Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 29: 417–434.
- BALDWIN, B. G., M. J. SANDERSON, J. M. PORTER, M. F. WOJCIECHOWSKI, C. S. CAMPBELL, and M. J. DONOGHUE. 1995. The ITS region of nuclear ribosomal DNA: a valuable source of evidence on angiosperm phylogeny. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82: 247–277.
- BARKER, N. P., H. P. LINDER, and E. H. HARLEY. 1995. Polyphyly of Arundinoideae (Poaceae): evidence from *rbcl* sequence data. *Systematic Botany* 20: 423–435.
- CLARK, L. G., W. ZHANG, and J. F. WENDEL. 1995. A phylogeny of the grass family (Poaceae) based on *ndhF* sequence data. *Systematic Botany* 20: 436–460.
- CLAYTON, W. D. and S. A. RENVOIZE. 1986. *Genera Graminum, Grasses of the World*. London: Her Majesty's Stationery Office.
- DAVIS, J. I. and R. J. SORENG. 1993. Phylogenetic structure in the grass family (Poaceae) as inferred from chloroplast



- DNA restriction site variation. *American Journal of Botany* 80: 1444–1454.
- DOYLE, J. J. and J. L. DOYLE. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin* 9: 11–15.
- FARRIS, J. S., M. KALLERSJO, A. G. KLUGE, and C. BULT. 1994. Testing significance of incongruence. *Cladistics* 10: 315–319.
- , ———, ———, and ———. 1995. Constructing a significance test for incongruence. *Systematic Biology* 44: 570–572.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783–791.
- GPWG (GRASS PHYLOGENY WORKING GROUP). 2001. Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (Poaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 88: 373–457.
- HILU, K. W. and A. ESEN. 1988. Prolamin size diversity in the Poaceae. *Biochemical Systematics and Ecology* 16: 457–465.
- , L. A. ALICE, and H. LIANG. 1999. Phylogeny of Poaceae inferred from *matK* sequences. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86: 835–851.
- HSIAO, C., S. W. L. JACOBS, N. J. CHATTERTON, and K. H. ASAY. 1999. A molecular phylogeny of the grass family (Poaceae) based on the sequences of nuclear ribosomal DNA (ITS). *Australian Systematic Botany* 11: 667–688.
- JOYCE, P. B. and M. W. GRAY. 1989. Chloroplast-like transfer RNA genes expressed in wheat mitochondria. *Nucleic Acids Research* 17: 5461–5476.
- KELCHNER, S. A. 2000. The evolution of non-coding chloroplast DNA and its application in plant systematics. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 87: 482–498.
- MATHEWS, S., R. C. TSAI, and E. A. KELLOGG. 2000. Phylogenetic structure in the grass family (Poaceae): Evidence from the nuclear gene phytochrome B. *American Journal of Botany* 87: 96–107.
- NEVES, S. S., G. S. CLARK, K. W. HILU, and W. m. V. BAIRD. 2005. Phylogeny of *Eleusine* (Poaceae: Chloridoideae) based on nuclear ITS and plastid *trnT-trnF* sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 35: 395–419.
- OGIHARA, Y., Y. YAMAZAKI, K. MURAI, A. KANNO, T. TERACHI, T. SHIINA, N. MIYASHITA, S. NASUDA, C. NAKAMURA, N. MORI, S. TAKUMI, M. MURATA, S. FUTO, and K. TSUNEWAKI. 2005. Structural dynamics of cereal mitochondrial genomes as revealed by complete nucleotide sequencing of the wheat mitochondrial genome. *Nucleic Acids Research* 33: 6235–6250.
- SANCHEZ-KEN, G. J. and L. G. CLARK. 2003. Phylogenetic Relationships within the Centothecoideae + Panicoideae clade. In: Abstracts, Monocots III: the Third International Conference on the Comparative Biology of the Monocotyledons and the Fourth International Symposium on Grass Systematics and Evolution. Unpublished conference abstracts, 80.
- SIMMONS, M. P. and H. OCHOTERENA. 2000. Gaps as characters in sequence based phylogenetic analyses. *Systematic Biology* 49: 369–381.
- SODERSTROM, T. R. 1973. *Calderonella*, a new genus of grasses, and its relationships to the centothecoid genera. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 60: 427–441.
- SOLTIS, D. E. and P. S. SOLTIS. 1998. Choosing an approach and an appropriate gene for phylogenetic analysis. Pp. 1–42 in *Molecular systematics of plants II: DNA sequencing*, eds. D. E. Soltis, P. S. Soltis, and J. F. Doyle. London: Kluwer Academic Publishers.
- SWOFFORD, D. L. 1998. PAUP\*. Phylogenetic analysis using parsimony (\*and other methods), v. 4.0 beta 10. Sunderland: Sinauer Associates.
- TABERLET, P., L. GIELLY, G. PAUTOU, and J. BOUVET. 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology* 17: 1105–1109.
- WHITE, T. J., T. BRUNS, S. LEE, and J. TAYLOR. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. Pp. 315–322 in *PCR protocols: a guide to methods and applications*, eds. M. Innis, D. Gelfand, J. Sninsky, and T. J. White. San Diego, Academic Press.
- WIENS, J. 1998. Combining datasets with different phylogenetic histories. *Systematic Biology* 47: 568–581.

APPENDIX 1. Voucher information is listed as follows: taxon name, collector name and number (herbarium), collection locality, GenBank accessions (ITS, *trnL-trnF*).

*Calderonella sylvatica* Soderstr. & H. F. Decker, J.D. Dwyer 9383A (MEXU), Prov. de Colón, Panamá, AM404343, AM404253; *Chasmanthium latifolium* (Michx.) H. O. Yates, J.A. Villarreal 16790 (MEXU), Nuevo León, México, AF019815, AM404255; *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop., D. Zúñiga 143 (MEXU), Aguascalientes, México, AM404347, AY116268; *Echinochloa crus-galli* (L.) P. Beauv., C.W. Pennington 47 (MEXU), Chihuahua, México, AM404346, AY116269; *Orthoclada laxa* (Rich.) P. Beauv., A. Juárez 42 (MEXU), Tabasco, México, AM404344, AM404254; *Panicum virgatum* L., A. Alvarado 194 (MEXU), Jalisco, México, AM404348, AY116267; *Pohlidium petiolatum* Davidse, Soderstr. & R. P. Ellis, J.G. Sánchez-Ken 685 (MO), Prov. de Coclé, Panamá, AM404345, AM404252; *Thysanolaena maxima* (Roxb.) Kuntze, S.A. Robertson 2475 (MEXU), Seychelles, African, AF019854, AM404256; *Zeugites americana* Willd., A.S. Hitchcock 695 (MO), Abbey Green, Jamaica, AM404334, AM404246; *Z. capillaris* (Hitchc.) Swallen, A. Soriano 511 (MEXU), Guerrero, México, AM404335, AM404250; *Z. hackelii* Swallen, A. Soriano 501 (MEXU), México, AM404340, AM404251; *Z. latifolia* (E. Fourn.) Hemsl., R. Torres 7374 (MEXU), Oaxaca, México, AM404341, AM404247; *Z. mexicana* (Kunth) Trin. ex Steud., A. Soriano 515 (MEXU), México, México, AM404339, AM404242; *Z. munroana* Hemsl., A. Soriano 519 (MEXU), Chiapas, México, AM404336, AM404243; *Z. pittieri* Hack., A. Soriano 518 (MEXU), Chiapas, México, AM404342, AM404245; *Z. pringlei* Scribn., A. Soriano 521 (MEXU), Michoacán, México, AM404338, AM404248; *Z. sagittata* Hartley, A. Soriano 513 (MEXU), México, México, AM404333, AM404249; *Z. smilacifolia* Scribn., A. Soriano 514 (MEXU), México, México, AM404337, AM404244.

APPENDIX 2. Morphological characters and character states of *Zeugites* and related taxa analyzed in this work.

*Culm and leaf attributes.* 1. **Culm branching:** branched (0), unbranched (1). 2. **Ligule texture:** membranaceous (0), coriaceous (1). 3. **Ligule apex shape:** truncate (0), rounded (1). 4. **Cilia at the ligule apex:** absent (0), present (1). 5. **Leaf sheath auricles at the apex:** absent (0), present (1). 6. **Leaf position:** basal (0), cauline (1). 7. **Leaf blade length:** 1.0–5.0 cm (0), 6.0–69.0 cm (1). 8. **Leaf blade width:** 0.4–3.0 cm (0), 3.2–10.0 cm (1). 9. **Leaf blade shape:** ovate (0), lanceolate (1), linear (2), elliptic (3). 10. **Leaf blade base shape:** obtuse (0), sagittate (1), decurrent (2), oblique (3), cuneate (4), rounded (5). 11. **Leaf blade apex shape:** apiculate (0), acute (1), acuminate (2). 12. **Pseudopetiole:** absent (0), present (1).

*Reproductive structures.* 13. **Inflorescence type:** open panicle (0), panicle with lowermost branches umbellate (1), digitate panicle (2), pyramidal panicle (3), raceme (4), racemose panicle (5). 14. **Spikelet position:** terminal (0), along the branch (1). 15. **Spikelet sexuality:** monoecious (0), unisexual (1), bisexual (2), trioecious (3). 16. **Similarity between female and male flowers:** no (0), yes (1). 17. **Lower glume length:** 0.5–0.8 mm (0), 1.5–4.0 mm (1), 4.1–7.0 (2). 18. **Lower glume vein number:** 0–1 (0), 3–16 (1). 19. **Lower glume shape:** flabelliform (0), ovate (1), oblong (2), obovate (3), subulate (4), lanceolate (5), linear (6). 20. **Upper glume apex shape:** obtuse (0), acuminate (1), acute (2), rounded (3), dentate (4). 21. **Upper glume awn:** absent (0), present (1). 22. **Female flower lemma shape:** falciform (0), gibbous (1), lanceolate (2), ovate (3). 23. **Female flower lemma awn:** absent (0), present (1). 24. **Female flower palea shape:** lanceolate (0), ovate (1), elliptic (2). 25. **Carinae palea wings:** absent (0), present (1). 26. **Plant sexuality:** hermaphrodite (0), monoecious (1), trioecious (2).

APPENDIX 3. Coded morphological data matrix for the *Zeugites* and related taxa. Character numbers refer to those listed in Appendix 2. ? = unknown character state.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	
<i>Calderonella sylvatica</i>	1	0	0	1	0	1	1	0	3	2	2	1	4	1	0	0	2	1	1	3	0	1	0	1	1	1	
<i>Chasmanthium latifolium</i>	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	2	1	0	1	2	0	2	1	4	1	0	2	0	0	1	0	
<i>Digitaria sanguinalis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	1	1	2	0	1	1	5	2	0	2	0	0	0	0	
<i>Echinochloa crus-galli</i>	1	?	?	?	0	0	1	0	2	0	2	0	2	1	2	0	1	1	5	1	1	3	0	0	0	0	
<i>Orthoclada laxa</i>	1	1	1	1	0	0	1	0	3	3	2	1	0	0	2	0	1	1	5	1	0	2	0	0	1	0	
<i>Panicum virgatum</i>	1	1	0	1	0	0	1	0	2	0	2	0	0	1	2	0	1	1	5	1	0	2	0	0	1	0	
<i>Pohlidium petiolatum</i>	1	1	1	0	1	1	0	0	3	4	0	1	0	0	1	0	0	0	6	3	0	2	0	0	0	1	
<i>Thysanolaena maxima</i>	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	2	1	0	1	3	0	0	0	1	3	0	2	0	0	0	0	2
<i>Zeugites americana</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0	5	1	1	0	0	0	0	1	1	2	1	0	0	1	0	0	1	
<i>Z. capillaris</i>	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	2	1	3	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	
<i>Z. hackelii</i>	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	2	1	0	1	0	0	1	1	0	4	0	1	0	1	1	1	
<i>Z. latifolia</i>	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	2	1	3	1	0	0	1	1	0	0	1	0	2	0	1	1	
<i>Z. mexicana</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0	5	1	1	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	1	
<i>Z. munroana</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	1	5	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	
<i>Z. pittieri</i>	1	0	0	0	1	0	1	1	1	5	2	1	3	1	0	0	2	1	3	0	0	1	0	2	1	1	
<i>Z. pringlei</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0	5	1	1	0	0	0	0	1	1	2	1	1	0	1	0	0	1	
<i>Z. sagittata</i>	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	2	1	3	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	
<i>Z. smilacifolia</i>	0	1	1	0	1	0	1	1	0	5	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	

**Resultados del análisis combinado de los caracteres morfológicos y anatómicos.** La matriz consistió de 49 caracteres. El análisis branch-and-bound encontró seis árboles más parsimoniosos con una longitud de 166 pasos, un CI = 0.5 y un RI = 0.61. El árbol de consenso estricto calculado de estos seis árboles se muestra en la Fig. 3. Al analizar los datos anatómicos con los morfológicos se encontró un apoyo del 69 por ciento para el clado *Z. hackelli*, *Z. pittieri*, *Z. capillaris*, *Z. latifolia* y *Z. sagittata*. En general, se observan las relaciones entre las especies del género más resueltas (Fig. 3).

**Resultados del análisis combinado de los caracteres moleculares, morfológicos y anatómicos.** La matriz consistió de 1843 caracteres, de los cuales 358 fueron potencialmente informativos. El análisis branch-and-bound encontró un sólo árbol más parsimonioso con una longitud de 1102 pasos, CI = 0.54 y RI = 0.64. El árbol se muestra en la Fig. 4.

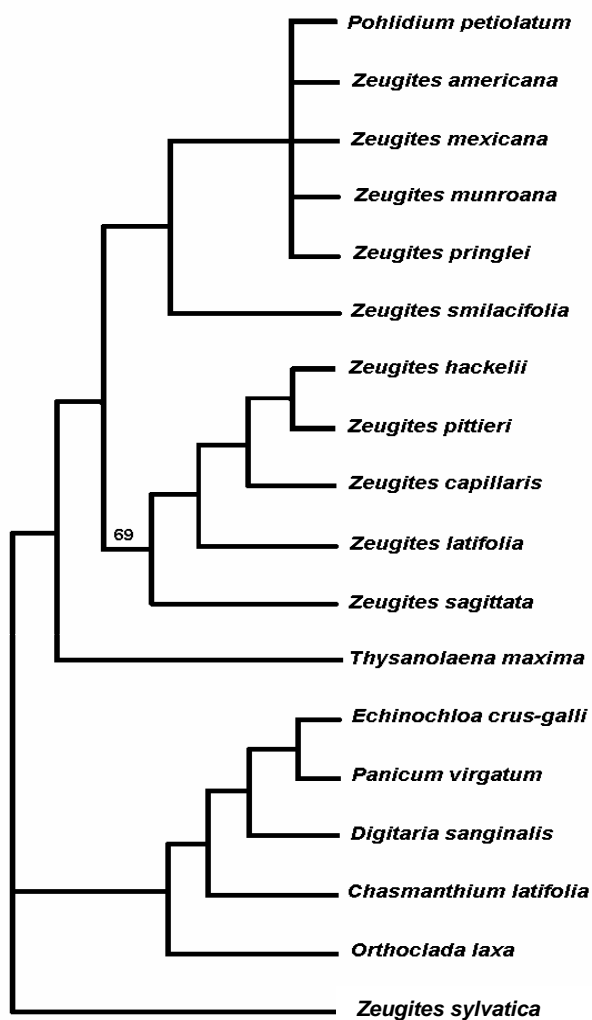
## DISCUSIÓN

En el análisis combinado se encontró una topología del árbol muy similar a la que se obtuvo al combinar los datos moleculares con los de la morfología externa (artículo presentado previamente), los valores de bootstrap resultaron menores. Sin embargo, al anexar los caracteres de morfología interna (anatómicos) y los de la epidermis foliar (Apéndice 4 y 5) se resolvió la tricotomía de *Z. americana*, *Z. mexicana* y *Z. pringlei* que se obtuvo en el análisis previo. En esta hipótesis filogenética (Fig. 4) resultaron estrechamente relacionados *Z. americana* y *Z. mexicana* mientras que *Z. pringlei* resultó el grupo hermano de ambas especies.

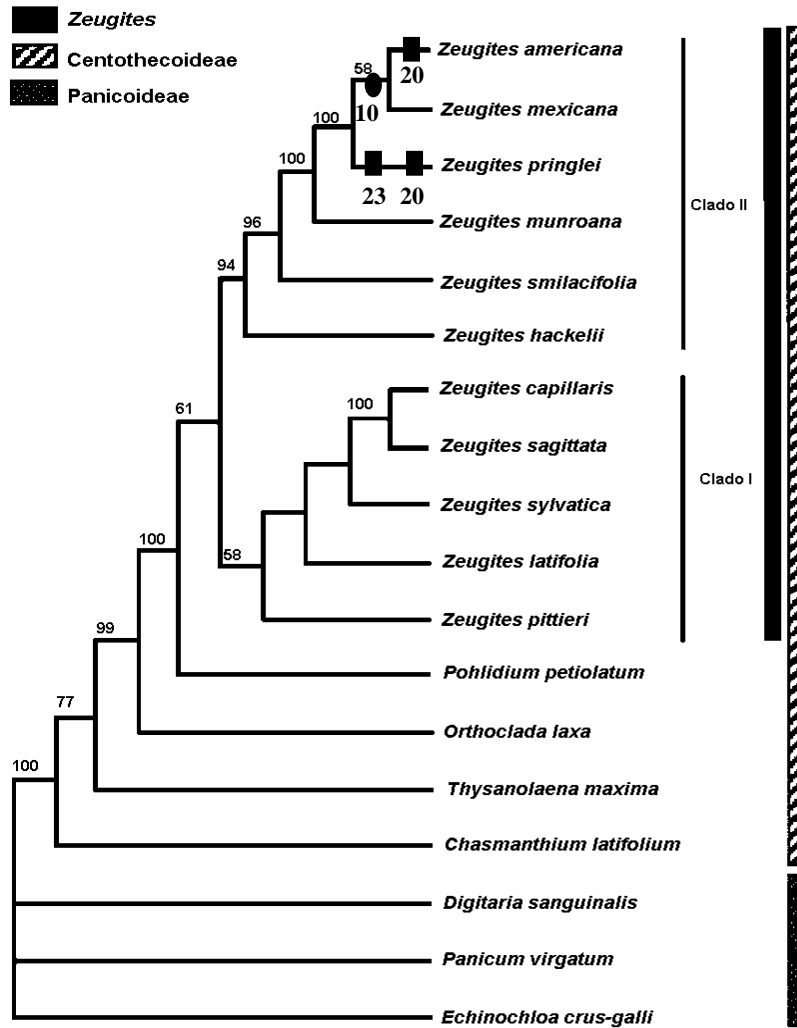
El carácter anatómico que resolvió la tricotomía fue el carácter 10, que corresponde a la distribución de los haces vasculares en el corte transversal del pseudopécíolo (Fig. 4, Apéndice 4 y 5) este carácter relaciona estrechamente a *Z. americana* con *Z. mexicana*, en estas especies los haces vasculares de tercer orden están intercalados entre los haces vasculares de primer y segundo orden a la misma altura mientras que en *Z. pringlei*, los haces vasculares de tercer orden también están intercalados entre los haces vasculares de primer y segundo orden pero por arriba de ellos.

Otro carácter no sinapomórfico pero que es útil para distinguir entre especies son las células cortas intercostales, que se encuentran en la epidermis foliar (carácter 20, Fig. 4, Apéndice 4 y 5). En *Z. americana* no se observaron estas células, en *Z. mexicana* son solitarias, redondeadas a elípticas o alargadas verticalmente con el contorno liso o sinuoso, mientras que en *Z. pringlei* pueden ser solitarias o en pares, cuando están en pares, la célula de sílice tiene forma de media luna y rodea a la célula de corcho que puede ser redondeada a elíptica.

La presencia y ausencia de macropelos en la epidermis foliar (carácter 23, Fig. 4, Apéndice 4 y 5), también resultó un carácter importante para distinguir las especies ya que *Z. americana* y *Z. mexicana* no presentan macropelos mientras que *Z. pringlei* si tiene macropelos largos y rectos en la epidermis.



**FIG. 3.** Árbol del consenso estricto de los seis cladogramas más cortos del análisis combinado de datos morfológicos y anatómicos. Los números por arriba de las ramas indican los valores de bootstrap (>50%).



**FIG. 4.** Árbol que se obtuvo en el análisis combinado de todos los grupos de datos (moleculares, morfológicos y anatómicos). Los números por arriba de las ramas indican los valores de bootstrap (>50%); el número bajo cada círculo indica el carácter anatómico (Tabla 4). El círculo indica sinapomorfia y los cuadros autopomorfias.

**APÉNDICE 4.** Caracteres y estados de carácter anatómicos considerados en el análisis filogenético de *Zeugites*.

<b>Corte transversal de la lámina foliar</b>	
1. Forma de la lámina foliar	(0) Expandida, plana o recta (1) En forma de V angosta o enrollada convoluta
2. Número de haces vasculares de primer orden	(0) 7-9 (1) 10-31
3. Total de haces vasculares	(0) 41-96 (1) 105-263
4. Células de la vaina parenquimática	(0) No conspicuas (1) Grandes e infladas más grandes que las células del mesofilo
5. Extensión de la vaina	(0) Ausente, (1) Presente
6. Forma de las células buliformes	(0) Redondeadas a angulares más grandes que las células epidérmicas (1) En forma de abanico
7. Células en la zona costal	(0) Iguales a las epidérmicas (1) Iguales a las células buliformes
<b>Corte transversal del pseudopecíolo</b>	
8. Costillas	(0) Ausentes, (1) Presentes
9. Esclerenquima	(0) Ausente (1) Vigas triangulares en la mayoría de los haces vasculares (2) Vigas largas en la mayoría de los haces vasculares
10. Distribución de los haces vasculares	(0) haces vasculares de tercer orden intercalados entre los haces vasculares de primer y segundo orden a la misma altura (1) haces vasculares de tercer orden intercalados entre los haces vasculares de primer y segundo orden pero por arriba de ellos
11. Número de haces vasculares de primer orden	(0) 3-9, (1) 11-19, (2) 21-29
12. Número de haces vasculares de tercer orden	(0) 4-8, (1) 10-17, (2) 22-29
13. Laguna	(0) Ausente, (1) Presente
<b>Epidermis de la lámina foliar</b>	
14. Células intercostales	(0) Largas, delgadas, rectangulares o cuadradas (1) La mayoría más altas que anchas, pocas rectangulares o cuadradas (2) Hexagonales
15. Paredes de las células largas intercostales	(0) Sinuosas a fuertemente onduladas (1) Trabadas
16. Forma de la células subsidiarias	(0) Triangulares con el domo alto (1) Ovoides con el domo bajo

17. Células subsidiarias con papilas	(0) Ausentes (1) Presentes
18. Micropelos entre células interestomáticas	(0) Ausentes (1) Presentes
19. Papilas	(0) Ausentes, (1) Presentes
20. Células cortas intercostales	(0) Ausentes (1) Solitarias: redondeadas a elípticas; alargadas verticalmente con el contorno liso o sinuoso (2) Solitarias y en pares: células de contorno irregular; la de sílice en forma de media luna rodeando a la célula de corcho que es redondeada a elíptica.
21. Forma de cuerpos de sílice	(0) Forma de pesa (Dumb-bell) bordes redondeados (1) Alargadas, en forma de silla de montar (Saddle-shaped) (2) Forma de pesa (Dumb-bell), constreñida (porción central angosta) (3) Forma de pesa, constreñida, alargada horizontalmente en forma de silla de montar o silla de montar con la porción central ancha.
22. Agujones	(0) Ausentes (1) Presentes sólo en las zonas costales (2) Presentes en las zonas costales y en las intercostales
23. Macropelos	(0) Ausentes, (1) largos y rectos, (2) rectos y curvos en la misma especie



APÉNDICE 5. Matriz de caracteres anatómicos considerados en el análisis filogenético de *Zeugites*.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
<i>Calderonella sylvatica</i>	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	3	1	1
<i>Chasmanthium latifolium</i>	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>Digitaria sanguinalis</i>	0	0	0	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	2	0	1	0	0	0	0	1	2	0
<i>Echinochloa crus-galli</i>	1	0	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	0	0	1	0	0	1	0	2	0	0
<i>Orthoclada laxa</i>	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	2
<i>Panicum virgatum</i>	1	0	0	1	0	1	0	?	?	?	?	?	?	0	0	1	0	0	0	0	2	2	1
<i>Pohlidium petiolatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	0	0	1	0	1	1	0	0	0
<i>Thysanolaena maxima</i>	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	2	2	0	0	0	1	0	0	1	1	3	0	1
<i>Zeugites americana</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0
<i>Z. capillaris</i>	0	1	1	0	1	0	1	1	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1
<i>Z. hackelii</i>	0	1	1	0	1	0	0	0	2	0	2	2	1	1	0	0	0	0	0	1	2	1	1
<i>Z. latifolia</i>	0	1	1	0	1	0	1	1	2	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Z. mexicana</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>Z. munroana</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0
<i>Z. pittieri</i>	0	1	1	0	1	0	1	0	2	0	2	2	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	2
<i>Z. pringlei</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Z. sagittata</i>	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0
<i>Z. smilacifolia</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	2	2	0

# **CAPÍTULO 5**

**Tratamiento taxonómico del género *Zeugites***

En este capítulo se presenta el manuscrito que será sometido a la revista *Brittonia* para su publicación. Se describe la morfología externa de las once especies reconocidas para el género: *Z. americana*, *Z. mexicana*, *Z. pringlei*, *Z. munroana*, *Z. sagittata*, *Z. capillaris*, *Z. pittieri*, *Z. latifolia*, *Z. hackelii*, *Z. smilacifolia* y *Z. sylvatica*; se presenta la sinonimia establecida hasta el momento, se mencionan aspectos ecológicos, geográficos y un mapa de distribución geográfica para cada una de las especies.

Soriano Martínez A. M. P. Dávila Aranda (Unidad de Biología Tecnología y Prototipos (UBIPRO), Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Avenida de los Barrios No. 1, Los Reyes Iztacala, 54090 Tlalnepantla, Estado de México, México. <sup>1</sup>e-mail: asorianomtz@yahoo.com.mx). Tratamiento taxonómico del género *Zeugites* (Poaceae). Brittonia 00:000-000. 200X.-- El género *Zeugites* incluye 11 especies, de las cuales seis se distribuyen exclusivamente en México (*Z. smilacifolia*, *Z. capillaris*, *Z. hackelii*, *Z. latifolia*, *Z. sagittata* y *Z. pringlei*.) dos en México y Centroamérica (*Z. munroana*, y *Z. pittieri*), una en Panamá (*Z. sylvatica*), otra con distribución en el Caribe (*Z. americana*) y una especie de amplia distribución, *Z. mexicana* que se encuentra en México, Centro y Sudamérica. Las especies del género habitan lugares sombreados, barrancas y laderas montañosas en bosques de *Pinus-Quercus*, bosques de *Quercus*, bosques de *Pinus*, selva baja caducifolia y bosque mesófilo de montaña, a una altitud de 550 a 2300 m.

Keywords: Clave morfológica, Descripciones taxonómicas, Poaceae, *Zeugites*.

El género *Zeugites* P.Browne, pertenece a la subfamilia Centothecoideae, tribu Centotheceae (Clayton & Renvoize, 1986; GPWG, 2001). Las Centotheceae se caracterizan por presentar hojas pecioladas relativamente amplias, con nervios transversales manifiestos semejantes a las dicotiledóneas. Los géneros que se incluyen en esta tribu son: *Bromuniola* Stapf & Hubbard, *Centotheca* Desvaux, *Chasmanthium* Link, *Chevalierella* A.Camus, *Lophatherum* Brongniart,

*Megastachya* Palisot de Beauvois, *Orthoclada* Palisot de Beauvois, *Zeugites* P.Browne, *Pohlidium* Davidse y *Calderonella* (actualmente transferido a *Zeugites*, Soriano et al. 2007). La delimitación taxonómica de los géneros se ha basado principalmente en características morfológicas. Sin embargo, ni la tribu ni sus géneros, cuentan con un tratamiento taxonómico reciente.

Se ha hecho referencia a la morfología del género *Zeugites* en trabajos generales realizados para la subfamilia, tales como Tenorio (1979), Soderstrom (1973) y Clayton y Renvoize (1986) y en algunos trabajos taxonómicos como el de McVaugh (1983), en Flora de Novo-Galiciana que incluye cuatro especies *Z. capillaris*, *Z. hackelii*, *Z. smilacifolia* y *Z. americana* con tres variedades de las cuales describe a *Z. americana* var *mexicana* y *Z. americana* var *pringlei*. Davidse et al. (1994) en Flora Mesoamericana menciona otras especies *Z. munroana*, *Z. pittieri*, *Z. panamensis* y *Z. americana* con dos variedades *mexicana* y *pringlei*. Quizá el autor que más especies considera e incluye su distribución es Beetle (1977), quien considera ocho especies *Z. capillaris*, *Z. hackelii*, *Z. latifolia*, *Z. mexicana*, *Z. munroana*, *Z. pringlei*, *Z. sagittata* y *Z. smilacifolia*. Sin embargo, ninguno de estos trabajos incluye el total de las especies ni una discusión completa sobre la taxonomía y nomenclatura del género y sus especies. Por tal razón, en este trabajo se revisa la taxonomía del género *Zeugites* P.Browne para contribuir al conocimiento de la subfamilia Centothecoideae.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se examinaron aproximadamente 700 ejemplares (Anexo 1.2) del género *Zeugites*, solicitados en calidad de préstamo en los herbarios MO, US, VEN, MEXU y ENCB (Holmgren et al. 1990). Se

tomaron muestras florales y vegetativas para el registro de datos cualitativos y cuantitativos, y se realizaron anotaciones sobre su distribución y etapas fenológicas. Así mismo, se llevaron a cabo cuatro salidas al campo entre marzo y noviembre del 2003, para observar las poblaciones *in situ* y recolectar especímenes para herborizar.

***Zeugites*** P.Browne, Civ. Nat. Hist. Jamaica. Ed. 2. 341, and Index II. 1756. *Senites* Adans. Fam. Pl. 2: 39, 604. 1763. *Despretzia* Kunth, Rév. Gram. 2: 485. Pl. 157. 1831. *Galeottia* M. Martens & Galeotti, Bull. Acad. Roy. Sci. Bruxelles 9(2): 247. 1842. *Krombholzia* Rupr. ex E. Fourn., Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique 15(3): 464. 1876.

Hierbas perennes, culmos glabros o pubescentes, delgados o robustos, a veces ramificados, vainas abiertas, glabras o con escasos pelos en el margen, lígula membranácea, o coriácea, con el ápice redondeado o truncado, con cilios presentes o ausentes, aurículas presentes o ausentes. Hojas caulinares o basales, láminas ovadas, lanceoladas o elípticas, con el ápice agudo, atenuado o acuminado y la base redondeada, obtusa, decurrente o sagitada, pseudopecíolos glabros o pubescentes. Inflorescencia una panícula abierta con ramas ascendentes o con forma piramidal con las ramas superiores que se vuelven a ramificar. Espiguillas monoicas, con un flósculo inferior femenino y varios flósculos superiores masculinos. Las especies del género se distribuyen en México, el Caribe, Centroamérica y Sudamérica, habitan en lugares sombreados en barrancas y laderas montañosas, en bosques de pino-encino, bosques de *Quercus*, bosques de *Pinus*, selva baja caducifolia y bosque mesófilo de montaña, a una altitud de los 550-2300 m.

---

---

**CLAVE PARA LA IDENTIFICACIÓN DE LAS ESPECIES DE *Zeugites***

1. Lámina ovada o lanceolada, si es lanceolada, los culmos son ramificados.
  2. Láminas 1-5 cm de largo, aurículas ausentes.
    3. Lámina ovada, espiguillas distribuidas en la parte terminal de las ramas de la inflorescencia.
      4. Lema del flósculo femenino con arista, ápice de la gluma superior crenado o dentado.
        5. Gluma superior con arista o en ocasiones con un pequeño mucrón, ápice dentado.....*Z. pringlei*
        5. Gluma superior sin arista, ápice crenado.....*Z. americana*
      4. Lema del flósculo femenino sin arista, ápice de la gluma superior entero .....*Z. mexicana*
    3. Lámina lanceolada, espiguillas distribuidas uniformemente en las ramas de la inflorescencia.....*Z. munroana*
  2. Láminas 5.8-18 cm de largo, en ocasiones casi orbiculares, aurículas presentes.....*Z. smilacifolia*
1. Lámina lanceolada o elíptica, culmos no ramificados.
  6. Láminas lanceoladas, caulinares, 3.2-10.0 cm de ancho.
    7. Base de la lámina obtusa o redondeada.
      8. Inflorescencia una panícula con forma piramidal, las ramas superiores se ramifican, gluma superior obtusa con ápice entero.
        9. Flósculo femenino globoso 2.5-3.8 mm de largo, conspicuamente diferente a los flósculos masculinos, gluma superior 1.2- 2.4 mm de largo .....*Z. capillaris*
        9. Flósculo femenino no globoso 4.0-5.8 mm de largo, parecido a los flósculos masculinos, gluma superior 3-5 mm de largo.
          10. Lígula coriácea, gluma inferior obovada 4.1-7 mm de largo, palea del flósculo femenino elíptica.....*Z. pittieri*
          10. Lígula membranacea, gluma inferior flabeliforme, 3.5-4.0 mm de largo, palea del flósculo femenino lanceolada .....*Z. latifolia*
      8. Inflorescencia una panícula abierta con las ramas superiores sin ramificar, gluma superior oblonga con ápice crenado .....*Z. hackelii*
    7. Base de la lámina sagitada.....*Z. sagittata*
  6. Láminas elípticas, basales, 1-3 cm de ancho.....*Z. sylvatica*

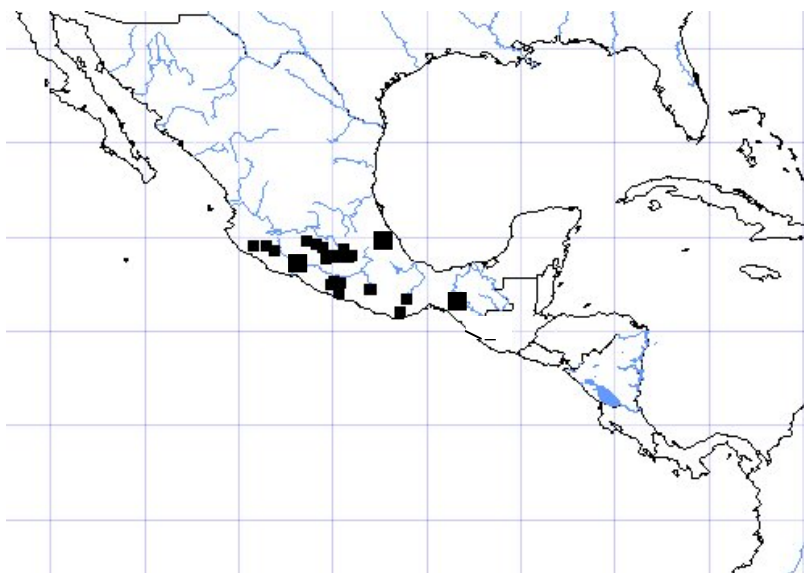
***Zeugites pringlei*** Scribn., Bull. Div. Agrostol. U.S.D.A. 11: 50, t. 6. 1898. *Senites pringlei* (Scribn.) Hitchc., Contr. U.S. Natl. Herb. 17(3): 369. 1913. *Zeugites americana* var. *pringlei* (Scribn.) McVaugh, Fl. Novo-Galiciana 14: 413. 1983. Tipo. México. Morelos: near Cuernavaca, wet mountain canyon, 6500 ft, 1 Nov 1896, C.G. Pringle 7174 (holotipo: US; isotipo: MEXU!). Hierba de 30-90 (120) cm de altura, culmo glabro a ligeramente pubescente, erecto, delgado, 1-3 mm de diámetro, generalmente ramificado, con 2-9 nudos expuestos, vainas 2.3-5.5 cm de largo, abiertas, con escasos pelos en el margen, lígula membranácea, con el ápice redondeado, 1-4 mm de largo, cilios ausentes, aurículas ausentes, hojas caulinares, láminas glabras en el haz y en el envés, ovadas, con el ápice agudo y la base redondeada, 2.5-4.5 cm de largo y 0.9-2.7 cm de ancho, pseudopécíolos glabros 3-15 mm de largo. Panícula abierta, erecta, ligeramente decumbente en el ápice, 6-15 cm de largo, eje principal glabro, ramas de la panícula ramificadas, ascendentes y glabras. Espiguillas distribuidas en la parte terminal de las ramas de la inflorescencia, 6.5-10.0 mm de largo, con 1 flósculo femenino y 1-2(4) flósculos masculinos. Glumas con la superficie abaxial pubescente, ápice dentado diminutamente ciliado, gluma inferior oblonga, 2-3 mm de largo y 1.2-2.0 mm de ancho, con 3 ó 5 nervaduras reticuladas y prominentes en la superficie abaxial, con arista o en ocasiones con un pequeño mucrón 0.5-1.0(1.8) mm de largo, gluma superior dentada, 1.5-3.0 mm de largo y 0.8-1.5 mm de ancho, con 3(5) nervaduras reticuladas y prominentes en la superficie abaxial, con arista o en ocasiones con un pequeño mucrón 0.3-0.8(1.0) mm de largo. Flósculo femenino 3.5-5.5 mm de largo, parecido a los flósculos masculinos, lema falciforme, 3.0-5.5 mm de largo y 1.2-2.5 mm de ancho, con 9-13 nervaduras y una arista en el ápice de (5)8-16(25) mm, palea lanceolada, 3.5-5.2 mm de largo y 1.0-1.5(2.0) mm de ancho, ápice lanceolado ligeramente bífido, carinas prominentes, sin alas,



sin cilios, ovario glabro, cariópsis de 2 mm de largo. Flósculos masculinos 3.1-5.0 mm de largo, lema 3-5 mm de largo y 1.1-2.2 mm de ancho, con 3 ó 5 nervaduras, palea 3.0-4.5 mm de largo y 1-2 mm de ancho, ápice lanceolado, ligeramente bífido, carinas prominentes, sin alas, lodículas con el ápice bífido 0.2 mm de largo y 0.2 mm de ancho; anteras 1.8-3.5 mm de largo.

**Distribución y ecología:** Se conoce de México y Centroamérica. En México, se ha recolectado en los estados de Chiapas, Guerrero, Jalisco, Nayarit, México, Michoacán, Morelos, Veracruz y Oaxaca . Se encuentra en cañadas húmedas, barrancas y laderas, principalmente en los bosques mixtos de pino-encino, en el bosque mesófilo de montaña y menos frecuentemente en bosques de *Pinus* o de *Quercus*. Florece de octubre a marzo. Se distribuye en un intervalo altitudinal 1900-2500 m. Solamente en el estado de Nayarit se le reporta a una altitud de 1430 m.

**Mapa de distribución geográfica de *Zeugites pringlei***



Tomado y modificado de *Tropicos*

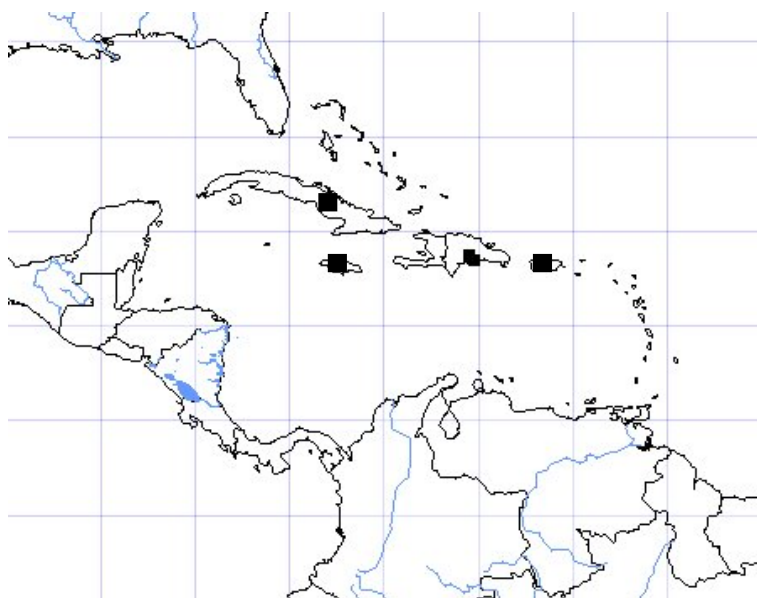
**Comentario:** MacVaugh (1983) considera a la especie (*Z. americana*) con tres variedades, mientras que Beetle (1971), las considera como especies diferentes. En este trabajo se encontraron diferencias morfológicas que además, corresponden con la distribución geográfica, razón por la cual, se decidió considerar la existencia de las tres especies: *Z. pringlei*, *Z. americana* y *Z. mexicana*. Las principales diferencias entre estas especies se encontraron en las glumas y en la palea. *Z. pringlei* y *Z. americana* presentan una arista en la lema del flósculo femenino, además, *Z. pringlei* tienen un pequeño mucrón en al menos una de las glumas, mientras que *Z. americana*, no presenta aristas en ninguna de sus estructuras florales. También se encontraron caracteres de la anatomía foliar que ayudan a separar las especies como por ejemplo, la presencia y ausencia de macropelos en la epidermis foliar, *Z. americana* y *Z. mexicana* no presentan macropelos mientras que *Z. pringlei* si tiene macropelos largos y rectos en la epidermis. Finalmente, en un estudio filogenético reciente (Soriano et al. 2007), las antes nombradas variedades de *Z. americana* resultan estrechamente relacionadas.

***Zeugites americana*** Willd., Sp. Pl. 4: 204. 1805. *Apluda zeugites* L., Syst. Nat. Ed. 10. 1306. 1759. *Zeugites jamaicensis* Raeusch., Nomencl. Bot. 270. 1797. *Zeugites americana* subsp. *mexicana* (Kunth) Pilg., Symb. Antill. 6: 3. 1906. *Senites zeugites* (L.) Nash, Contr. U.S. Natl. Herb. 12(3): 127. 1908. *Zeugites mexicana* var. *glandulosa* Hack., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 6: 168. 1908. *Zeugites americanus* subsp. *haitiensis* Pilg., Symb. Antill. 6: 3. 1909. *Senites haitiensis* (Pilg.) Hitchc. & Chase, Contr. U.S. Natl. Herb. 18(7): 392. 1917. *Zeugites haitiensis* (Pilg.) Urb., Symb. Antill. 8: 51. 1920. Tipo. JAMAICA: *P. Browne s.n.* (holotipo: LINN).

Hierba de 30-90 cm de altura, culmo glabro, erecto, delgado, 1.0-3.1 mm de diámetro, generalmente ramificado, con 4-13 nudos expuestos, vainas 1.7-4.3 cm de largo, abiertas, con escasos pelos en el margen, lígula membranácea, con el ápice redondeado, 0.8-2.0 mm de largo, cilios ausentes, aurículas ausentes, hojas caulinares, láminas glabras en el haz y en el envés, ovadas con el ápice agudo y la base redondeada, 2.4-5.0 cm de largo y 0.8-1.7 cm de ancho, pseudopecíolos glabros 8-22 mm de largo. Panícula abierta, erecta, ligeramente decumbente en el ápice, 6-10 cm de largo, eje principal glabro, ramas de la panícula ramificadas, ascendentes y glabras. Espiguillas distribuidas en la parte terminal de las ramas de la inflorescencia, 4.2-9.0 mm de largo, con 1 flósculo femenino y 1-2(3) flósculos masculinos. Glumas con la superficie abaxial pubescente, gluma inferior oblonga, ápice crenado, 1.5-3.0 mm de largo y 1.3-2.0(3.0) mm de ancho, con 5 ó 7(9) nervaduras reticuladas y prominentes en la superficie abaxial, arista ausente, gluma superior crenada, 1.3-2.5 mm de largo y 0.7-1.2 mm de ancho, con 3 nervaduras reticuladas y prominentes en la superficie abaxial, arista ausente. Flósculo femenino 2.5-5.0 mm de largo, parecido a los flósculos masculinos, lema falciforme, 3-4 mm de largo y 1.1-2.2 mm de ancho, con 9-13 nervaduras y una arista en el ápice de (0.5)1.0-5.0(11.0) mm, palea lanceolada, 2.4-5.3 mm de largo y 0.8-2.0 mm de ancho, ápice lanceolado ligeramente bífido, carinas prominentes, sin alas, sin cilios, ovario glabro, cariósipide 1.8 mm de largo. Flósculos masculinos 2-4 mm de largo, lema 2.0-3.5 mm de largo y 1.0-2.6 mm de ancho con 5 nervaduras, palea 1.7-3.5 mm de largo y 0.8-1.6 mm de ancho, ápice lanceolado, ligeramente bífido, carinas prominentes, sin alas, lodículas con el ápice bífido 0.3 mm de largo y 0.3 mm de ancho, anteras 1.2-2.2 mm de largo.

**Distribución y ecología:** Se conoce de las Islas del Caribe en Cuba, Republica Dominicana, Jamaica y Haití. Se encuentra principalmente a la orilla de los arroyos y las barrancas húmedas del bosque mesófilo de montaña. Florece de marzo a diciembre. Se encuentra en un intervalo altitudinal entre 1100-1960 m.

**Mapa de distribución geográfica de *Zeugites americana***



Tomado y modificado de *Tropicos*

**Comentario:** Una de las principales diferencias morfológicas entre *Z. americana* y *Z. mexicana* radica en que la primera presenta una arista en la lema del flósculo femenino, mientras que *Z. mexicana* no presenta aristas en ninguna de sus estructuras florales. Además, la distribución geográfica de ambas es diferente, *Z. mexicana* se encuentra en México, Centroamérica y Sudamérica, mientras que *Z. americana* se reconoce únicamente del Caribe.

Por otra parte, en la literatura se mencionan los nombres *Z. americana* Rupr. 1842, *Z. americana* subsp. *americana* y *Z. americana* var. *americana*, el primero es *nom. nud.* mientras que los otros dos nombres en este trabajo también son considerados *nom. nud.* ya que en la literatura no se encontraron las referencias de su publicación.

***Zeugites mexicana*** (Kunth) Trin. ex Steud. Nom. Bot. Ed. 2. 2: 798. 1841. *Despretzia mexicana* Kunth, Révis. Gramin. 2: 485. t. I57. 1831. *Zeugites colorata* Griseb., Fl. Brit. W. Ind. 536. 1864. *Krombholzia mexicana* Rupr. ex E. Fourn., Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique 15 (3): 464. 1876. *Zeugites galeottiana* Hemsl., Biol. Cent. Amer., Bot. 3(20): 577. 1885. *Senites mexicana* (Kunth) Hitchc., Contr. U.S. Natl. Herb. 17(3): 370. 1913. *Zeugites americana* var. *mexicana* (Kunth) McVaugh, Fl. Novo-Galiciana 14: 413. 1983. Tipo. México, 1831, *J.W. Schiede & F. Deppe 901* (isotipo: MO, US).

Hierba de 25-60(80) cm de altura, culmo glabro, erecto, delgado, 0.5-1.5(1.8) mm de diámetro, generalmente ramificado, con 4-9 nudos expuestos, vainas 1.4-5.0 cm de largo, abiertas, con escasos pelos en el margen, lígula membranácea, con el ápice redondeado 0.5-2 mm de largo, cilios ausentes, aurículas ausentes, hojas caulinares, láminas glabras en el haz y en el envés, ovadas con el ápice agudo y la base redondeada, 2.1-4.8 cm de largo y 1.0-2.4 cm de ancho, pseudopecíolos glabros 5-10 mm de largo. Panícula abierta, erecta, ligeramente decumbente en el ápice, 4.5-12.0 cm de largo, eje principal glabro, ramas de la panícula ramificadas, ascendentes y glabras. Espiguillas distribuidas en la parte terminal de las ramas de la inflorescencia, 4.0-8.0(9.5) mm de largo, con 1 flósculo femenino y 1-2 flósculos masculinos. Glumas con la

superficie abaxial pubescente, ápice dentado en ocasiones diminutamente ciliado, gluma inferior oblonga 2-3 mm de largo y 1.5-2.2 mm de ancho, con 5 ó 7 nervaduras reticuladas y prominentes en la superficie abaxial, arista ausente, gluma superior 2-3 mm de largo y 0.8-1.5 mm de ancho, ápice obtuso, con 3(5) nervaduras reticuladas y prominentes en la superficie abaxial, arista ausente. Flósculo femenino 3.0-4.5 mm de largo, parecido a los flósculos masculinos, lema falciforme, 3.0-4.5 mm de largo y 2.0-2.5 mm de ancho, con 10-13 nervaduras, sin arista, palea lanceolada, 3.0-4.5 mm de largo y 1-2 mm de ancho, ápice lanceolado ligeramente bifido, carinas prominentes, sin alas, sin cilios, ovario glabro, cariósipide 1.8 mm de largo. Flósculos masculinos 2.5-4.0 mm de largo, lema 3-4 mm de largo y 1.5-2.0 mm de ancho con 3 ó 5(7) nervaduras, palea 2.0-3.8 mm de largo y 1-2 mm de ancho, ápice lanceolado, ligeramente bifido, carinas prominentes, sin alas, lodículas con el ápice bifido 0.2- 0.4 mm de largo y 0.2-0.3 mm de ancho, anteras 1.8-3.5 mm de largo.

**Distribución y ecología:** Se distribuye de México a Centro y Sudamérica. En México se encuentra en los estados de Chiapas, Colima, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Tamaulipas y Veracruz. En Centroamérica se conoce en Guatemala, Costa Rica, Honduras, El Salvador, Nicaragua y Panamá y en Sudamérica en Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela. Se encuentra en las cañadas húmedas, barrancas y laderas, principalmente en bosques de *Pinus*, bosques de *Quercus*, bosques mixtos de *Pinus-Quercus*, bosques mesófilos de montaña y menos frecuentemente en los bosques caducifolios. Florece de agosto a abril. Se encuentra en un intervalo altitudinal entre los 1100-2500 m.

Mapa de distribución geográfica de *Zeugites mexicana*



Tomado de *Tropicos*

**Comentario:** Esta especie morfológicamente se diferencia de *Z. pringlei* y *Z. americana* principalmente porque no presenta aristas en ninguna de sus estructuras florales.

***Zeugites munroana*** Hemsl. Biol. Centr. Amer. Bot. 3: 577. 1885. *Zeugites hartwegi* E. Fourn. Mex. Pl. 2: 121. 1886. *Senites hartwegi* (E. Fourn.) Arthur, Torreyia 19: 48. 1919. *Zeugites hartwegi* E. Fourn. ex Hemsl., Biol. Centr. Amer. Bot. 3(20): 577. 1885. Tipo. Guatemala: Volcán de Agua, *Salvin & Godman 345*, (sintipo: K). Volcán de Fuego, ridge above Calderas, 8300 ft, *Salvin s.n.*, (sintipo: K).

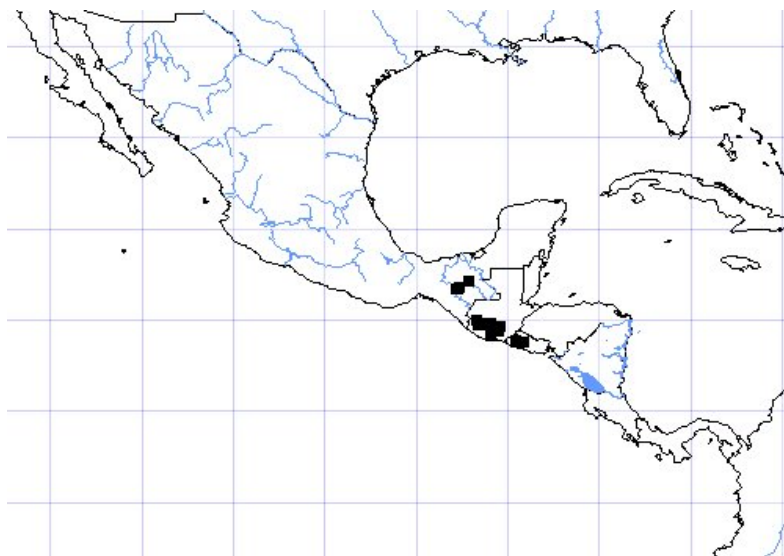
Hierba de (15)30-60 cm de altura, culmo, glabro, erecto, delgado, 0.5-1.5 mm de diámetro, generalmente ramificado, con 3-12 nudos expuestos, vainas 1.3-3.5(4.3) cm de largo, abiertas, con escasos pelos en el margen, lígula membranácea, con el ápice redondeado, no ciliado, de (0.3)0.5-1.0 mm de largo, aurículas ausentes, hojas caulinares, láminas glabras en el haz y en el envés, lanceoladas, con el ápice ligeramente agudo y base redondeada, (1.0)2.0-4.5 cm de largo y

0.7-1.6 cm de ancho, pseudopecíolos glabros (2)5-15 mm de largo. Panícula abierta, erecta, ligeramente decumbente en el ápice, 3-7 cm de largo, eje principal glabro, ramas de la panícula ramificadas, ascendentes y glabras. Espiguillas distribuidas uniformemente en las ramas de la inflorescencia, 7-11 mm de largo, con 1 flósculo femenino y (1)2-4(5) flósculos masculinos. Glumas con la superficie abaxial pubescente, ápice claramente dentado y ciliado, gluma inferior flabeliforme 3.5- 4.2 mm de largo y 3.5-5.0 mm de ancho, con (3)7-9 nervaduras reticuladas y prominentes en la superficie abaxial, arista ausente, gluma superior de oblonga a obtusa 3- 4 mm de largo y 1.5-3.0 mm de ancho, con 3(5) nervaduras reticuladas y prominentes en la superficie abaxial, arista ausente. Flósculo femenino 3.0-4.5 mm de largo, parecido a los flósculos masculinos, lema falciforme, 3-4 mm de largo y 2.5-3.5 mm de ancho, con 11-14 nervaduras, sin arista, palea lanceolada, 3-4 mm de largo y 1.0-1.5 mm de ancho, ápice lanceolado ligeramente bífido, carinas prominentes sin alas, sin cilios, ovario glabro, cariópsis 1.5 mm de largo. Flósculos masculinos 4.0-6.5 mm de largo, lema 4.2-6.0 mm de largo y 2-3 mm de ancho con 5-7(10) nervaduras, palea 3.5-4.5(5.0) mm de largo y 1.0-1.5(1.8) mm de ancho, ápice lanceolado, ligeramente bífido, carinas prominentes, sin alas, lodículas con el ápice bífido 0.2-0.3 mm de largo y 0.2-0.3 mm de ancho, anteras 2.6-3.5(4.0) mm de largo.

**Distribución y ecología:** Se conoce de México a Centroamérica. En México se conoce solamente del estado de Chiapas. En Centroamérica se distribuye en El Salvador y Guatemala. Se ha recolectado principalmente en las laderas muy húmedas de los bosques de *Pinus-Quercus* y bosques de *Quercus*. Florece de octubre a marzo. Se encuentra en un intervalo altitudinal entre 1350-2300 m.



**Mapa de distribución geográfica de *Zeugites munroana***



Tomado de *Tropicos*

**Comentario:** Es una especie estrechamente relacionada con *Z. pringlei*, *Z. americana* y *Z. mexicana* (Soriano et al. 2007), sin embargo, morfológicamente se distinguen en que éstas últimas tienen hojas ovadas, mientras que *Z. munroana* presenta hojas lanceoladas, sus inflorescencias son más cortas y su gluma superior es más grande y flabeliforme.

***Zeugites smilacifolia*** Scribn., Bot. Gaz. 21(3): 134-136, t. 12. 1896. *Senites smilacifolia* (Scribn.) Hitch., Contr. U.S. Natl. Herb. 17(3): 369. 1913. Tipo. México: Morelos: near Cuernavaca, 20 Nov 1895, C.G. Pringle 5961 (holotipo: US; isotipo: US).

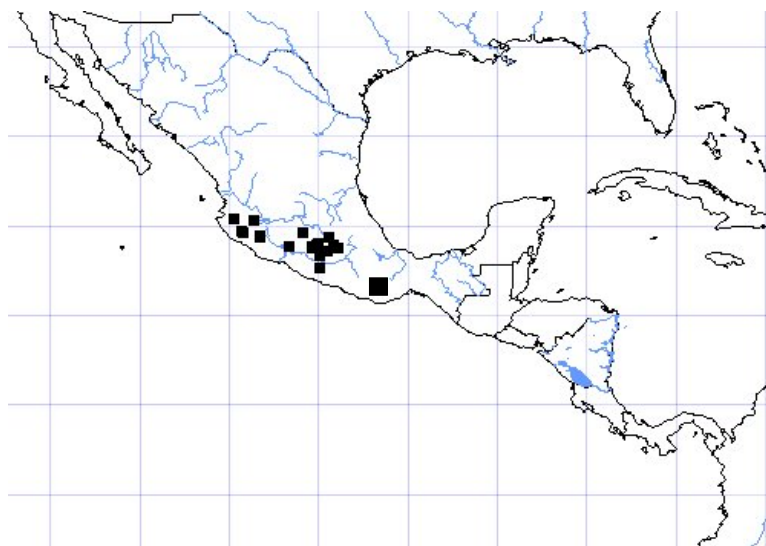
Hierba de 60-200 cm de altura, culmo glabro, erecto, generalmente robusto, 2-7 mm de diámetro, simple, en ocasiones ramificado, con 3-11 nudos expuestos, vainas 4-19(25) cm de largo,

abiertas, con escasos pelos en el margen, lígula membranácea, con el ápice redondeado a bilobado 2-10 mm de largo, cilios ausentes, aurículas presentes, en ocasiones presentes, hojas caulinares, láminas glabras en el haz, pubescentes en el envés, ovadas a orbiculares, con el ápice apiculado y la base redondeada, 5.8-18.0 cm de largo y 2.5-9.5 cm de ancho, pseudopecíolos glabros (5)10-60 mm de largo. Panícula abierta, erecta, 8.5-20.0(30.0) cm de largo, eje principal glabro, ramas de la panícula ascendentes y glabras. Espiguillas distribuidas en toda la rama de (4)6-11 mm de largo, con 1 flósculo femenino y (1)2-6 flósculos masculinos. Glumas con la superficie abaxial pubescente, gluma inferior flabeliforme con el ápice dentado, diminutamente ciliado 2.0-3.8 mm de largo y 2.0-3.5 cm de ancho, con 5-7(9) nervaduras reticuladas y prominentes en la superficie abaxial, arista ausente, gluma superior con el ápice acuminado 1.8-2.8 mm de largo y 0.5-1.5 cm de ancho, con 3 nervaduras reticuladas y prominentes en la superficie abaxial, arista ausente. Flósculo femenino 3.0-4.5 mm de largo, parecido a los flósculos masculinos, lema falciforme, 3.0-4.5 mm de largo y 2-4 m de ancho, con 9-14 nervaduras, sin arista, palea lanceolada, 3.0-4.2 mm de largo y 1.0-2.2 mm de ancho, ápice lanceolado ligeramente bífido, carinas prominentes, con alas diminutamente ciliadas, ovario glabro, cariósipide 2 mm de largo. Flósculos masculinos 3.2-5.5 mm de largo, lema de la flor estaminada 3.2-5.0 mm de largo y 1-2.8 mm de ancho con 5-7 nervaduras, palea 2.2-5.1 mm de largo y (0.5)1.0-2.1 mm de ancho, ápice lanceolado, ligeramente bífido, carinas prominentes, sin alas, lodículas con el ápice bífido, 0.2-0.3 mm de largo y 0.2-0.3 mm de ancho, anteras 2.1-3.5 mm de largo.

**Distribución y ecología:** Se distribuye en México, en los estados de Guerrero, Jalisco, México, Michoacán, Colima, Oaxaca y Morelos. Se encuentra en laderas, y barrancas húmedas, en

bosques mixtos de *Pinus-Quercus*, bosques de *Pinus* y *Quercus* y menos frecuentemente en bosques tropicales. Florece de agosto a enero. Se distribuye en un intervalo altitudinal entre los 1180-2000 m.

**Mapa de distribución geográfica de *Zeugites smilacifolia***



Tomado y modificado de *Tropicos*

**Comentario:** *Z. smilacifolia* es una especie que presenta una morfología muy variable, ya que puede presentar culmos ramificados hasta 60 cm de alto o culmos no ramificados hasta 2 m de alto. Tiene hojas muy características, las cuales, a veces son ovadas pero la mayoría de las veces son casi orbiculares, de tal forma que su base parece cordada.

***Zeugites capillaris*** (Hitchc.) Swallen, Ann. Missouri Bot. Gard. 30(2): 130. 1943. *Senites capillaris* Hitchc., Contr. U.S. Natl. Herb. 17(3): 369. 1913. Tipo. México. Colima: Alzada, rich soil, wooded hillside, 450 m, 21 Sep 1910, A.S. Hitchcock 7073 (holotipo: US)

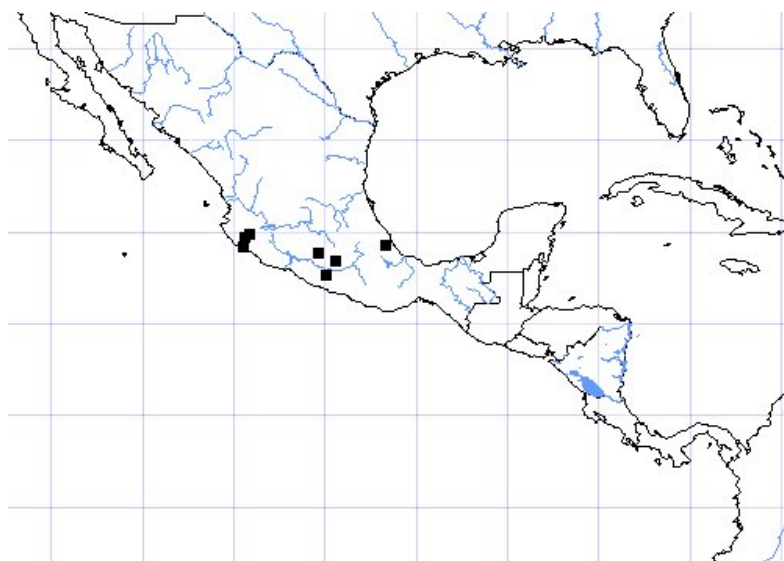
Hierba de 75-150 cm de altura, culmo glabro, erecto, robusto, 4-8 mm de diámetro, no ramificado, con 2-6 nudos expuestos, vainas 8.0-22.6 cm de largo, abiertas, con escasos pelos en el margen, lígula escariosa con el ápice truncado, 0.1-1.0 mm de largo, cilios ausentes, aurículas a veces presentes, hojas caulinares, láminas estrigosas en el haz y glabras en el envés, lanceoladas, con el ápice ligeramente acuminado y la base obtusa, 12.5-25.5 cm de largo y 3.2-4.5 cm de ancho, pseudopecíolos glabros, 2-32 mm de largo. Panícula con forma piramidal, las ramas superiores una o dos veces ramificadas, erecta, 10-19 cm de largo, eje principal glabro, ramas de la panícula ascendentes y glabras. Espiguillas distribuidas en toda la rama, 7-12 mm de largo, con 1 flósculo femenino y 5-8(11) flósculos femeninos. Glumas con la superficie abaxial pubescente, ápice crenado, ligeramente bilobado, diminutamente ciliado, gluma inferior flabeliforme, 1.8-3.8 mm de largo y 2-3 cm de ancho, con 7-11 nervaduras reticuladas y prominentes en la superficie abaxial, arista ausente, gluma superior obtusa, 1.2-2.4 mm de largo y 2-2.5 cm de ancho, con 5-9 nervaduras reticuladas y prominentes en la superficie abaxial, arista ausente. Flósculo femenino globoso, 2.5-3.8 mm de largo, claramente distinto de los flósculos masculinos, lema gibosa, 2.0-3.2 mm de largo y 2.0-3.5 mm de ancho, con 9-11 nervaduras, sin arista, palea ovada, 1.7-3.0 mm de largo y 0.8-1.5 mm de ancho, ápice redondeado, carinas prominentes con alas, sin cilios, ovario glabro, cariósida, 2 mm de largo. Flósculos masculinos (2)3-5 mm de largo, lema 3-5 mm de largo y 2.0-2.5 mm de ancho, con 5 ó 7 nervaduras, palea 3.0-4.5 mm de largo y 1.0-1.5 mm de ancho, ápice lanceolado, ligeramente bífido, carinas prominentes, sin alas, lodículas con el ápice bífido, 0.2-0.3 mm de largo y 0.2-0.3 mm de ancho, anteras 1.5-3.0 mm de largo.

**Distribución y ecología:** Esta especie es endémica a México y se distribuye en los estados de Colima, Guerrero, Jalisco, México, Oaxaca y Veracruz. Se encuentra en laderas, barrancas y

arroyos de la selva baja caducifolia, en bosques de *Pinus- Quercus* y en bosques de *Quercus*.

Florece de julio a enero. Se encuentra en un intervalo altitudinal entre los 580-1390 m.

**Mapa de distribución geográfica de *Zeugites capillaris***



Tomado de *Tropicos*

**Comentario:** Con base en marcadores moleculares y morfológicos (Soriano et al. 2007), *Z. sagittata* y *Z. capillaris* resultan estrechamente relacionadas y al parecer el carácter morfológico que las relaciona es la forma del flósculo femenino, en ambas especies es globoso y se distingue claramente de los flósculos masculinos.

***Zeugites pittieri*** Hack., Oesterr. Bot. Z. 52(2): 373. 1902. *Zeugites panamensis* Swallen, Ann. Missouri Bot. Gard. 30: 128. 1943. *Zeugites pittieri* var *pringlei* Hack., Oesterr. Bot. Z. 52(10):

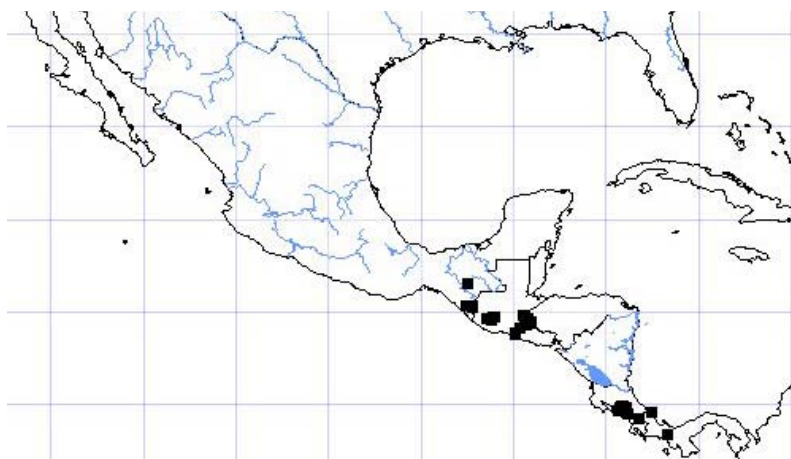
373. 1902. Tipo. Costa Rica: in silvis ad Alto del Rodeo, 1100 m, 28 Dec 1887, *Pittier 1617* (lectotipo: US; isolectotipo: W). Lectotype designated by Swallen, *Fieldiana, Bot.* 24(2): 376 (1955), but without indicating the specific sheet. Costa Rica: ad Rodeo de Pucuca, 900 m, 28 Dec 1887, *Pittier 3328* (sintipo: US, W).

Hierba de 54-200 cm de altura, culmo glabro, erecto, robusto, 4-10 mm de diámetro, no ramificado, con 1-8 nudos expuestos; vainas 6-23 cm de largo, abiertas, con escasos pelos en el margen, lígula coriácea con el ápice truncado, lacerado, 0.5-2.0 mm de largo, cilios ausentes, aurículas presentes, hojas caulinares, láminas glabras en el haz, pubescentes en el envés, lanceoladas, con el ápice acuminado y la base redondeada, 16.0-30.5 cm de largo y 3.2-7.8 cm de ancho, pseudopecíolos pubescentes, 2.5-11.0 mm de largo. Panícula con forma piramidal, con las ramas superiores una o dos veces ramificadas, erecta, 17.3-30.0 cm de largo, eje principal glabro, ramas de la panícula ascendentes y glabras. Espiguillas distribuidas en toda la rama, 8-17 mm de largo, con 1 flósculo femenino y 5-10 flósculos masculinos. Glumas con la superficie abaxial pubescente, ápice redondeado, ligeramente apiculado, sin cilios, gluma inferior obovada, 4.1-7.0 mm de largo y 3-4(5) mm de ancho, con 9-11 nervaduras reticuladas y prominentes en la superficie abaxial, arista ausente, gluma superior obtusa, 3-5 mm de largo y 1.5-3 cm de ancho, con (5)7(8) nervaduras reticuladas y prominentes en la superficie abaxial, arista ausente. Flósculo femenino no globoso, 4.0-5.8 mm de largo, parecido a los flósculos masculinos, lema gibosa, 4-6 mm de largo y 3.5-5.0 mm de ancho, con 10-14 nervaduras, sin arista, palea elíptica, 3.8-5.0 mm de largo y 1.2-2.3 mm de ancho, ápice redondeado, carinas prominentes con alas, diminutamente ciliadas, ovario glabro, cariósipide, 2 mm de largo. Flósculos masculinos, 4-6 mm de largo, lema 3.8-6.0 mm de largo y 2-3 mm de ancho, con 7-9 nervaduras, palea 3.5-5.0 mm de largo y 1-2

mm de ancho, ápice redondeado, carinas prominentes, con alas angostas, lodículas con el ápice bífido 0.2-0.3 mm de largo y 0.2-0.3 mm de ancho, anteras 2-4 mm de largo.

**Distribución y ecología:** Se distribuye de México a Centroamérica. En México se conoce solamente del estado de Chiapas. En Centroamérica se distribuye en Costa Rica, El Salvador, Guatemala y Honduras. Se encuentra principalmente en laderas y barrancas de la selva mediana subperennifolia, bosque mixto de *Pinus-Quercus* y bosque tropical deciduo. Florece de septiembre a diciembre (julio en El Salvador). Se encuentra en un intervalo altitudinal entre los 700-2115 m.

**Mapa de distribución geográfica de *Zeugites pittieri***



Tomado de *Tropicos*

*Zeugites latifolia* (E. Fourn.) Hemsl., Biol. Cent. Amer. Bot. 3(20): 577. 1885. *Krombholzia latifolia* E. Fourn., Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique 15(3): 464. 1876. *Senites latifolia* (E. Fourn.)

Hitchc., Contr. U.S. Natl. Herb. 17(3): 368. 1913. Tipo. México: Oaxaca, Aug 1842, *Liebmann 541* (isotipo: MO).

Hierba de 180-200 cm de altura, culmo pubescente, erecto, robusto, de más 6 mm de diámetro, sin ramificar, vainas 15-25 cm de largo, abiertas, con escasos pelos en el margen, lígula membranácea, con el ápice redondeado, 0.3-1.0 mm de largo, cilios ausentes, aurículas presentes, hojas caulinares, láminas pubescentes en el haz, glabras en el envés, lanceoladas, con el ápice acuminado y la base obtusa, 26.5-32.0 cm de largo y 4.0-7.5 cm de ancho, pseudopecíolos pubescentes, 2-6 mm de largo. Panícula con forma piramidal, con las ramas superiores una o dos veces ramificadas, erecta, 23-25 cm de largo, eje principal glabro, ramas de la panícula ascendentes y glabras. Espiguillas distribuidas en toda la rama, 10-14 mm de largo, con 1 flósculo femenino y 6-8 flósculos masculinos. Glumas con la superficie abaxial pubescente, ápice redondeado, ligeramente apiculado, sin cilios, gluma inferior flabeliforme, 3.5-4.0 mm de largo y 3-4 cm de ancho, con 8-9 nervaduras, reticuladas y prominentes en la superficie abaxial, arista ausente, gluma superior oblonga a obtusa, 3.0-3.5 mm de largo y 2.5-3.0 cm de ancho, con 5-7 nervaduras reticuladas y prominentes en la superficie abaxial, arista ausente. Flósculo femenino no globoso, 5.0-5.5 mm de largo, parecido a los flósculos masculinos, lema gibosa, 4.5-5.0 mm de largo y 3.5-4.0 m de ancho, con 10-13 nervaduras, sin arista, palea lanceolada, 4 mm de largo y 1.5 mm de ancho, ápice lanceolado, ligeramente bifido, carinas prominentes sin alas, sin cilios, ovario glabro, cariósipide 2 mm de largo. Flósculos masculinos 5 mm de largo, lema 5 mm de largo y 2.5-3.0 mm de ancho con 5 nervaduras, palea 4-5 mm de largo y 1.5 mm de ancho, ápice lanceolado, ligeramente bifido, carinas prominentes, sin alas, lodículas con el ápice bifido, 0.2-0.3 mm de largo y 0.2-0.3 mm de ancho, anteras 2.1-2.2 mm de largo.



**Distribución y ecología:** Se conoce únicamente del estado de Oaxaca en México. Se encuentra principalmente en laderas y barrancas de la selva baja caducifolia y del bosque de *Quercus*.

Florece de septiembre a noviembre. Se encuentra en un rango altitudinal entre los 1050-1100 m.

**Mapa de distribución geográfica de *Zeugites latifolia***



Tomado de *Tropicos*

**Comentario:** *Z. latifolia* ha sido reportada en los estados de Jalisco y Guerrero, pero se detectó que fue confundida con *Z. hackelii* y *Z. capillaris*, debido a la falta de descripciones detalladas de las especies que puntualicen sus diferencias. *Zeugites hackelii* es diferente porque las ramas superiores de su inflorescencia no se ramifican y en *Z. capillaris* el flósculo femenino es globoso.

***Zeugites hackelii*** Swallen, Ann. Missouri Bot. Gard. 30(2): 130. 1943. *Zeugites pittieri* Hack. var. *pringlei* Hack., Oesterr. Bot. Zeitschr. 52(10): 373. 1902. *Senites latifolia* subsp. *pringlei* (Hack) Hitchc., Contr. U.S. Natl. Herb. 17(3): 369. 1913. Tipo. México. Jalisco: in the barranca near Guadalajara, *Pringlei* 2322 (isotipo: US).

Hierba de 60-250 cm de altura, culmo glabro, erecto, robusto, 2-11 mm de diámetro, sin ramificar, con 1-8 nudos expuestos, vainas 15-28 cm de largo, abiertas, con escasos pelos en el margen, lígula escariosa, con el ápice truncado, 0.3-1.0 mm de largo, cilios y aurículas presentes, hojas caulinares, láminas pubescentes en el haz y glabras en el envés, lanceoladas, con el ápice acuminado, base obtusa, 15-30 cm de largo y 4-7 cm de ancho, pseudopécíolos pubescentes, 2-8 mm de largo. Panícula abierta, erecta, ligeramente decumbente en el ápice, 16-23 cm de largo, eje principal glabro, ramas de la panícula ascendente y glabra, las superiores no ramifican.

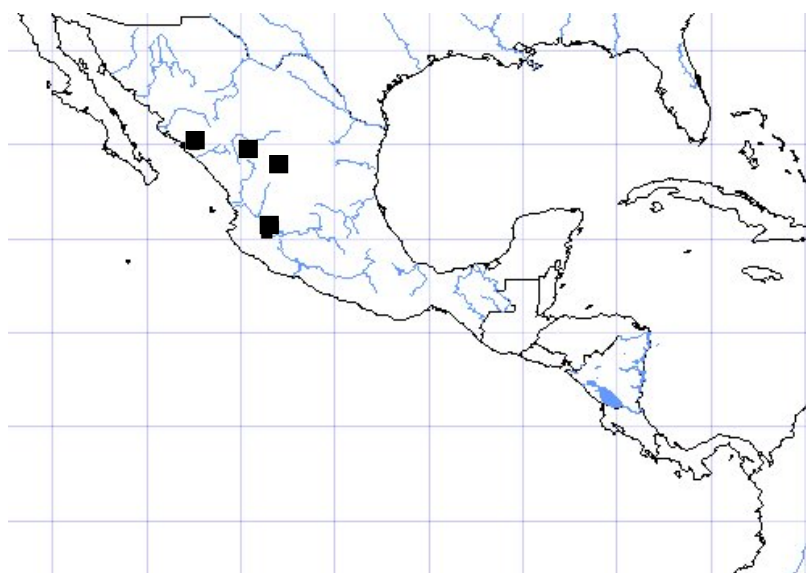
Espiguillas distribuidas en toda la rama, 4-14 mm de largo, con 1 flósculo femenino y 3-11 flósculos masculinos. Glumas con la superficie abaxial pubescente, gluma inferior flabeliforme, ápice dentado, 2-4 mm de largo y 2.0-4.5 cm de ancho, con (5)7-8 nervaduras reticuladas y prominentes en la superficie abaxial, arista ausente, gluma superior oblonga, ápice crenado, 2.0-3.5 mm de largo y 1.5-2.5 cm de ancho, con (3)5-7 nervaduras reticuladas y prominentes en la superficie abaxial, arista ausente. Flósculo femenino no globoso, 3.1-4.8 mm de largo, parecido a los flósculos masculinos, lema gibosa, (2.0)3.5-4.2 mm de largo y 2-4 m de ancho, con 9-11 nervaduras, sin arista, palea ovada, 2.5-4.0 mm de largo y 1-2 mm de ancho, ápice redondeado, carinas prominentes con alas, sin cilios, ovario glabro, cariósida 2 mm de largo. Flósculos masculinos 2.3-4.0 mm de largo, lema 2.2-4.0 mm de largo y 2-3 mm de ancho con 5 ó 7 nervaduras, palea 1.8-3.5 mm de largo y 1-1.5 mm de ancho, ápice redondeado, carinas

---

prominentes, con alas, lodículas con el ápice bífido, 0.2 mm de largo y 0.2 mm de ancho, anteras 1.8-2.8 mm de largo.

**Distribución y ecología:** Solamente se distribuye en México, en los estados de Jalisco, Durango, Sinaloa y Zacatecas. Se encuentra en laderas y barrancas húmedas, de la Selva baja caducifolia y del bosque de *Pinus*. Florece de julio a noviembre. Se encuentra en un rango altitudinal entre los 1200-1700 m.

**Mapa de distribución geográfica de *Zeugites hackelii***



Tomado de *Tropicos*

**Comentario:** Se encontró a *Z. hackelii* estrechamente relacionada con las especies que presentan hojas ovadas y culmos generalmente ramificados (*Z. pringlei*, *Z. americana*, *Z. mexicana*, *Z. munroana* y *Z. smilacifolia*), no obstante que, *Z. hackelii* tiene hojas lanceoladas y culmos no ramificados. El carácter que al parecer relaciona a la especie con este grupo, es la inflorescencia, ya que *Z. hackelii* al igual que estas especies, presenta panículas abiertas (Soriano et al. 2007).

***Zeugites sagittata*** Hartley, Bull. Misc. Inform. Kew 1942(1): 22. 1941. Tipo. México: Temascaltepec District, near the bridge at Acatitlan, 23 Sep 1933, *G.B. Hinton 4793*, (holotipo: K; isotipo: NY, US).

Hierba de 110-120 cm de altura, culmo glabro, erecto, delgado, 5-9 mm de diámetro, sin ramificar, con 5-7 nudos expuestos, vainas 11-18 cm de largo, abiertas, con escasos pelos en el margen, lígula membranácea, con el ápice truncado, lacerado, 0.3-1.0 mm de largo, cilios ausentes, aurículas presentes, hojas caulinares, láminas glabras en el haz y en el envés, lanceoladas con el ápice acuminado y la base sagitada, 16.5-21.5 cm de largo y 5.0-7.7 cm de ancho, pseudopetiolos glabros 50-90 mm de largo. Panícula con forma piramidal, con las ramas superiores una o dos veces ramificadas, erecta, (12)15-19 cm de largo, eje principal glabro, ramas de la panícula ascendentes y glabras. Espiguillas distribuidas en toda la rama, 10-12 mm de largo, con 1 flósculo femenino y 11-15 flósculos masculinos. Glumas con la superficie abaxial pubescente, ápice crenado, ligeramente ciliado, gluma inferior flabeliforme, 2.0-2.5 mm de largo y 3.0-3.5 mm de ancho, con 9-13 nervaduras escasamente reticuladas y ligeramente prominentes en la superficie abaxial, arista ausente, gluma superior obtusa 1.5-2.0 mm de largo y 2.5-3.0 mm de ancho, con 6-8 nervaduras escasamente reticuladas y ligeramente prominentes en la superficie abaxial, arista ausente. Flósculo femenino 2.5-3.0 mm de largo, parecido a los flósculos masculinos, lema gibosa, 2.5-3.0 mm de largo y 3-4 mm de ancho, con 8-12 nervaduras, sin arista, palea ovada, 2-3 mm de largo y 1.5-1.8 mm de ancho, ápice redondeado, carinas prominentes, con alas, sin cilios, ovario glabro, cariósida 2 mm de largo. Flósculos masculinos 3.0-3.3 mm de largo, lema 3.0-3.2 mm de largo y 2.5-3.0 mm de ancho con 5-7 nervaduras, palea 3.0-3.5 mm de

largo y 1.5-2.0 mm de ancho, ápice redondeado, carinas prominentes, con alas angostas, lodículas con el ápice bífido, 0.2-0.3 mm de largo y 0.2-0.3 mm de ancho, anteras 2.2-3.5 mm de largo.

**Distribución y ecología:** En México se conoce sólo del estado de México. Se encuentra en lugares sombreados en la selva baja caducifolia. Florece de agosto a diciembre. Se encuentra en un rango altitudinal entre los 1200-1410 m.

Mapa de distribución geográfica de *Zeugites sagittata*



Tomado de *Tropicos*

**Comentario:** *Z. sagittata* es una especie endémica al estado de México que se distingue fácilmente de las otras especies del género, por presentar la base de las láminas sagitada.

***Zeugites sylvatica*** (Soderstrom & Decker) Soriano & Dávila, comb. nov. *Calderonella sylvatica* Soderstrom & Decker, Ann. Missouri Bot. Gard. 60(2): 427-432, f. 2-3, 5. 1973. Tipo.

Panamá. Provincia de Colón: Santa Rita lumber road, 24 May 1968, *R. L. Dressler 3511*

(holotipo: US; isotipo: BAA, K, MO, P).

Hierba de 30-45(60) cm de altura, culmo glabro, erecto, delgado, 1.0-1.5 mm de diámetro, no ramificado, con 1-2 nudos expuestos, vainas 6-9 cm de largo, abiertas, con escasos pelos en el margen, lígula escariosa con el ápice redondeado, 0.3-0.5 mm de largo, cilios ausentes, aurículas ausentes, hojas basales, láminas pubescentes en el haz, glabras en el envés, elípticas con el ápice acuminado y la base decurrente, 12-24 cm de largo y 1-3 cm de ancho, pseudopecíolos pubescentes 15-30 mm de largo. Racimo angosto, erecto, ligeramente decumbente en el ápice, 3-9(15) cm de largo, eje principal de la panícula pubescente. Espiguillas distribuidas en el eje principal, 6-9 mm de largo, con 1 flósculo femenino y 2-3 flósculos masculinos. Glumas con la superficie abaxial glabra, ápice redondeado, ligeramente agudo, sin cilios, gluma inferior ovada, 5.0-7.5 mm de largo y 3-4 cm de ancho, con 10-16 nervaduras reticuladas y prominentes en la superficie abaxial, sin aristas, gluma superior redondeada, 3-4 mm de largo y 1.0-2.2 cm de ancho, con 8-12 nervaduras reticuladas y prominentes en la superficie abaxial, cilios ausentes. Flósculo femenino 4.0-5.5 mm de largo, claramente distinto de los flósculos masculinos, lema gibosa, 4.0-5.5 mm de largo y 3-6 mm de ancho, con 12-19 nervaduras, sin arista, palea 3.0-4.5 mm de largo y 1-2 mm de ancho, ápice redondeado, carinas prominentes con alas diminutamente ciliadas, ovario glabro, cariósida 2 mm de largo. Flósculos masculinos 3-4 mm de largo, lema 2.8-4.0 mm de largo y 1.0-2.2 mm de ancho, con 5-7 nervaduras, palea 2.5-3.5 mm de largo y 1.0-1.5 mm de ancho, ápice redondeado, carinas poco prominentes, sin alas, lodículas con el ápice bífido, 0.2-0.3 mm de largo y 0.2-0.3 mm de ancho, anteras 2-4 mm de largo.

**Distribución y ecología:** Se conoce únicamente de Panamá. Se encuentra principalmente en laderas y barrancas de la Selva mediana subperennifolia, el bosque mixto de *Pinus-Quercus* y el bosque tropical decíduo. Florece de julio a enero. Se encuentra en un intervalo altitudinal de los 700-2115 m.

**Mapa de distribución geográfica de *Zeugites sylvatica***



Tomado de *Tropicos*

**Comentario:** *Zeugites sylvatica* es una especie que fue reconocida como *Calderonella sylvatica* por Soderstrom y H. F. Decker (1973). Sin embargo, en un trabajo filogenético previo del género *Zeugites* (Soriano et al., 2007), *C. sylvatica* resultó dentro de los límites taxonómicos del género. *Zeugites sylvatica* presenta la característica distintiva de *Zeugites* con respecto a los otros géneros de la subfamilia Centothecoideae que es la presencia de espiguillas monoicas. En estas espiguillas el flósculo femenino se encuentra en la base de la espiguilla y los flósculos masculinos en la parte apical.

## LITERATURA CITADA

- Beetle, A. A. 1977. Noteworthy grasses from Mexico V: *Phytologia* 37(4): 317-407.
- Clayton, W. D., and S. A. Renvoize. 1986. *Genera Graminum, Grasses of the world*. Her Majesty's Stationary Office, London.
- Davidse, G., Sousa, M. y A. O. Charter. 1994. Alismataceae a Cyperaceae. *In*: Davidse, G., Sousa, M. y A. O. Charter (eds.), *Flora Mesoamericana*. 6. Pp. 1-543. Universidad Nacional Autónoma de México, Missouri Botanical Garden, The Natural History Museum, México, St. Louis Missouri, London.
- Holmgren, P. K., N. H. Holmgren y L. C. Barnett (eds.). 1990. *Index Herbariorum*, I. Ed. 8. New York Botanical Garden, Bronx.
- GPWG (Grass Phylogeny Working Group). 2001. Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (Poaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 88: 373-457.
- McVaugh R. 1983. *Flora Novo Galiciana*. 14. Gramineae. The University of Michigan. USA.
- Soderstrom, T. R., and H. F. Decker. 1973. *Calderonella*, a new genus of grasses, and its relationships to the centostecoid genera. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 60: 427- 441.
- Soriano, M. A. M., G. A. Salazar and P. D. Aranda. 2007. Phylogenetic relationships of *Zeugites* (Poaceae: Centothecoideae) inferred from plastid and nuclear DNA sequences and morphology. *Systematic Botany* 32: 722-730.
- Tenorio, E. C. 1979. The subfamily Centostecoideae (Gramineae). Reprint from *Dissertation Abstracts International* 39 (10): 1p. (Ph. D. University of Maryland, 1978).



---

## CONCLUSIONES GENERALES

El género *Zeugites* presenta una gran variación en su morfología externa e interna. Con base en sus atributos morfológicos, fue posible distinguir dos grupos. En el primero, se encuentran las especies de culmos delgados y ramificados que presentan hojas ovadas u ovado-lanceoladas (*Z. americana*, *Z. mexicana*, *Z. pringlei* y *Z. munroana*) y en el segundo grupo se incluyen las especies con culmos robustos, no ramificados, con hojas lanceoladas o elípticas (*Z. sagittata*, *Z. capillaris*, *Z. pittieri*, *Z. latifolia*, *Z. hackeli*, *Z. sylvatica*). La excepción a estos grupos es *Zeugites smilacifolia* la cual presenta individuos con culmos delgados-ramificados y culmos robustos no ramificados.

De igual forma, los caracteres anatómicos permitieron separar a las especies en dos grupos. En el primer grupo se encuentran las especies cuya lámina, tiene un total de 45-66 haces vasculares (*Z. americana*, *Z. mexicana*, *Z. pringlei*, *Z. munroana* y *Z. sylvatica*) y en el segundo grupo las especies con un total de 105-263 haces vasculares (*Z. smilacifolia*, *Z. capillaris*, *Z. sagittata*, *Z. pittieri*, *Z. hackelii*, *Z. latifolia*).

La epidermis del género *Zeugites* resultó muy variable en cuanto a la presencia y ausencia de tricomas. Con base en la presencia o ausencia de aguijones y macropelos, las especies de *Zeugites* se pueden separar en tres grupos: (1) especies que no presentan aguijones (*Z. americana*, *Z. mexicana*, *Z. pringlei*, *Z. munroana* y *Z. sagittata*) y que con excepción de *Z. pringlei* tampoco presentan macropelos; (2) especies que presentan sólo aguijones (*Z. latifolia* y *Z. smilacifolia*); y 3) especies que presentan aguijones y macropelos (*Z. capillaris*, *Z. hackelii*, *Z. pittieri* y *Z. sylvatica*).

La hipótesis mejor apoyada y con una mayor resolución en los análisis cladísticos realizados con datos moleculares y morfológicos, resultó ser el análisis combinado y éste apoya la monofilia del género, siempre y cuando se incluya dentro de su circunscripción a *Calderonella sylvatica*. Se identificaron dos clados de especies. El clado I que está formado por *Zeugites pittieri*, *Zeugites latifolia*, *Zeugites sylvatica* (*Calderonella sylvatica*), *Zeugites sagittata*, y *Zeugites capillaris* y el clado II que incluye a *Zeugites hackelii*, *Zeugites smilacifolia*, *Zeugites munroana*, *Zeugites pringlei*, *Zeugites mexicana* y *Zeugites americana*. El género *Pohlidium* resultó fuertemente sustentado como el grupo hermano de *Zeugites* (incluyendo *Calderonella*).

En base a los resultados obtenidos de morfología, anatomía de la lámina de la hoja y datos moleculares, se reconocen once especies del género *Zeugites* con la inclusión de *Calderonella sylvatica*. Seis son endémicas a México: *Z. smilacifolia*, *Z. capillaris*, *Z. hackelii*, *Z. latifolia*, *Z. sagittata* y *Z. pringlei*; dos se extienden de México a Centroamérica (*Z. munroana*, y *Z. pittieri*); una en Panamá (*Z. sylvatica*); otra con distribución en el Caribe (*Z. mexicana*) y una especie de amplia distribución, *Z. americana*, que se distribuye desde México, Centro y Sudamérica.

Las especies del género *Zeugites* habitan lugares sombreados, barrancas y laderas montañosas en Bosques de pino-encino, Bosques de *Quercus*, Bosques de *Pinus*, Selva Baja Caducifolia y Bosque Mesófilo de Montaña, en un rango altitudinal de 550 a 2300 msnm.

Los caracteres morfológicos, anatómicos y moleculares considerados en este trabajo, constituyeron parámetros útiles para entender e interpretar las relaciones filogenéticas del género *Zeugites*.

# ANEXOS

## 1.1 CARACTERES MORFOLÓGICOS CONSIDERADOS EN CADA UNO DE LOS EJEMPLARES.

En esta tabla se enlistan los 61 caracteres que en un inicio fueron observados y cuantificados para todos los organismos analizados. En los estados de carácter cuantitativos que presentan la leyenda CONTINUA, no fue posible establecer intervalos. Las variables cuantitativas en las que si se pudo establecer intervalos fueron analizadas con Stat Graphics y solamente en aquellas variables que presentan \* los intervalos resultaron significativos. Las características de pubescencia fueron eliminadas por que resultaban variables en una misma especie.

CARÁCTER		ESTADO DE CARÁCTER
1. Altura de la planta (cm)	Cuantitativo	CONTINUA
2. No. de nudos expuestos	Cuantitativo	CONTINUA
3. Ramificación de los culmos	Cualitativo	Ramificados (0) No ramificados (1)
4. Robustez de los culmos	Cualitativo	No robusto (0), robusto (1)
5. Pubescencia del culmo	Cualitativo	Glabro (0), piloso (1)
6. Diámetro del culmo (mm)	Cuantitativo	1-3.5 (0), 4-11 (1)
7. Longitud de la vaina (cm)	Cuantitativo	2.4-5.4 (0), 7.5-30 (1)
8. Pubescencia en el margen de la vaina	Cualitativo	Ausente (0), presente (1)
9. Longitud de la lígula (mm)	Cuantitativo	0.5-2.0 (0), 3.0-10 (1)
10. Ápide de la lígula	Cualitativo	Redondeada (1), truncada (0)
11. Textura de la lígula	Cualitativo	Membranácea (0), coriácea (1)
12. Cilios en el ápice de la lígula	Cualitativo	Ausentes (0), presentes (1)
13. Aurículas	Cualitativo	Ausentes (0), presentes (1)
14. Longitud de la lámina (cm)*	Cuantitativo	1.0—5.0 (0), 6.0—69.0 (1)
15. Ancho de la lámina (cm)*	Cuantitativo	0.4—3.0 (0), 3.2—10.0 (1)
16. Forma de la lámina	Cualitativo	Ovada (0), lanceolada (1) linear (2), elíptica (3)
17. Posición de la lámina	Cualitativo	Basal (0), caulinar (1)
18. Forma de la base de la lámina	Cualitativo	obtuse (0), sagittate (1) decurent (2), oblique (3) cuneate (4), rounded (5)
19. Forma del ápice de la lámina	Cualitativo	Apiculada (0), aguda (1) acuminada (2)
20. Pseudopeciolos	Cualitativo	Ausente (0), presente (1)
21. Pubescencia del pseudopeciolo	Cualitativo	Ausente (0), presente (1)
22. Pubescencia del pulvínulos	Cualitativo	Ausente (0), presente (1)
23. Longitud de la panícula	Cuantitativo	CONTINUA
24. Ramificación de las ramas superiores	Cualitativo	Ausente (0), presente (1)
25. Pubescencia del eje principal de la panícula	Cualitativo	Ausente (0), presente (1)
26. Tipo de inflorescencia	Cualitativo	Panícula abierta (0) Panícula con las ramas inferiores

		umbeladas (1) Panícula digitada (2) Panícula piramidal (3) Racimo (4) Panícula racimosa (5)
27. Posición de las espiguillas en la rama	Cualitativo	terminales (0), distribuidas en toda la rama (1)
28. Longitud de las espiguillas (mm)	Cuantitativo	CONTINUA
29. Sexualidad de las espiguillas	Cualitativo	monoecious (0), unisexual (1), bisexual (2), trioecious (3)
30. Número de flósculos	Cuantitativo	2-12 (0), 13-16 (1)
31. Longitud de flósculos femeninos (mm)	Cuantitativo	CONTINUA
32. Longitud de flósculos masculinos (mm)	Cuantitativo	CONTINUA
33. Similitud entre flósculos femeninos y masculinos	Cualitativo	No (0), si (1)
34. Longitud de la gluma inferior (mm)*	Cuantitativo	0.5—0.8(0), 1.5—4.0(1), 4.1—7.0 (2)
35. Longitud de la gluma superior (mm)	Cuantitativo	CONTINUA
36. No. de nervios de la gluma inferior*	Cuantitativo	0-1 (0), 3-16 (1)
37. No. de nervios de la gluma superior	Cuantitativo	CONTINUA
38. Ancho de la gluma inferior	Cuantitativo	CONTINUA
39. Ancho de la gluma superior	Cuantitativo	CONTINUA
40. Ápice de la gluma inferior	Cualitativo	Dentado = 1, no dentado = 0
41. Arista de la gluma inferior	Cualitativo	Ausente (0), presente (1)
42. Forma de la gluma inferior	Cualitativo	flabeliforme (0), ovada (1) oblonga (2), obovada (3) subulada (4), lanceolada (5) linear (6)
43. Forma del ápice de la gluma superior	Cualitativo	obtusa (0), acuminada (1) aguda (2), redondeada (3) dentada (4)
44. Arista de la gluma superior		Ausente (0), presente (1)
45. Longitud lema flor femenina (mm)	Cuantitativo	CONTINUA
46. Ancho lema flor femenina (mm)	Cuantitativo	1.0- 2.2 (0), 2.5-4.0 (1)
47. Forma de la lema de la flor femenina	Cualitativo	Falciforme (0), giboso (1) lanceolado (2), ovado (3)
48. No. de nervaduras lema flor femenina	Cuantitativo	3-5 (0), 7-14 (1)
49. Arista de la lema de la flor femenina	Cualitativo	Ausente (0), presente (1)
50. Longitud palea flor femenina (mm)	Cuantitativo	CONTINUA
51. Ancho palea flor femenina (mm)	Cuantitativo	CONTINUA
52. Forma de la palea de la flor femenina	Cualitativo	lanceolada (0), ovada (1) elíptica (2)
53. Palea ápice flor femenina redondeado, bifido	Cualitativo	Redondeado (0), bifido (1)
54. Carinas de la palea flor femenina con alas	Cualitativo	Ausentes (0), presentes(1)
55. Longitud lema flor estaminada	Cuantitativo	CONTINUA
56. Ancho lema flor estaminada	Cuantitativo	CONTINUA

57. No. de nervaduras lema flor estaminada	Cuantitativo	CONTINUA
58. Longitud palea flor estaminada (mm)	Cuantitativo	CONTINUA
59. Ancho palea flor estaminada (mm)	Cuantitativo	CONTINUA
60. Longitud de las anteras	Cuantitativo	CONTINUA
61. Sexualidad de la planta	Cualitativo	hermafrodita (0), monoica (1) trioica (2)

## 1.2 RESUMEN DEL ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO *Zeugites* P.Browne

COMPONENTE PRINCIPAL	% DE VARIACIÓN EXPLICADA	CARACTERES DE MAYOR PESO
Primero	36.3737	- Culmos simples, ramificados - Culmos delgados, robustos - Diámetro del culmo - Longitud de la vaina - Lígula redondeada a truncada - Longitud de la lámina - Pseudopécíolos glabros, pubescentes - Número de nervaduras de la segunda gluma - Palea flor femenina ápice redondeado, bífido - Palea flor femenina lanceolada, ovado orbicular
Segundo	11.8661	- Longitud de los flósculos femeninos - Longitud de los flósculos masculinos - Longitud lema flor femenina - Longitud palea flor femenina - Longitud lema flor estaminada
Tercero	8.1717	- Culmo glabro, piloso - Pulvínulos glabros, pubescentes - Número de nervaduras lema flor femenina
Total acumulado	56.4114	

## 1.3 EJEMPLARES EXAMINADOS

### *Chasmanthium latifolium* (Michx.) Yates.

MÉXICO. Nuevo León: Allende, 25°14'N 99°29'W, 14 Jul 1983, J. Valdés y Ma. Eugenia D. VR-1547 (MEXU).

MÉXICO. Nuevo León: Allende, 405 m, 14 Jul 1983, J.A. Villarreal, M. Vásquez, D.E. Lozano y J. Valdés R. 16790 (MEXU)

MÉXICO. Nuevo León: Allende, 400 m, 17 Sep 1998, M. Castillo B. y P. Jáuregui R. 335 (MEXU)

MÉXICO. Nuevo León: Allende, 25°18'N, 99°57'W, 14 Jul 1983, J. Valdés y Ma. Eugenia D. 1547 (MEXU)

MÉXICO. Nuevo León: Allende, 25°18'N, 99°57'W, 400 m, 17 Sep 1998, *Castillo B. y P. Jáuregui R. 335* (MEXU)

MÉXICO. Nuevo León: Allende, 29 Abr 1962, *A.A. Beetle M-664* (MEXU)

### ***Digitaria saguinalis* (L.) Scop.**

MÉXICO. Baja California Sur: Todos Santos, 28 Oct 1980, *A. Vargas, E. Ruíz, A. Mendez y A. Díaz O. 50* (MEXU).

MÉXICO. Sonora: Yecora, 28°29'N 108°55'W, 149 m, 15 Jul 1997, *A. L. Reina G., T.R. Van Devender, P. Merlin, D. Larson y M.J. Martínez C. 97-732* (MEXU).

MÉXICO. Durango: Durango, 1890 m, Sep 1977, *Ochoa-Martínez 239* (MEXU).

MÉXICO. Sinaloa: Concordia, 50 m, 9 Sep 1994, *Antonia González E. S/N* (MEXU).

MÉXICO. Aguascalientes: Loc. Predio la Salada, 21°47'N 102°21'W, 1840 m, 3 Feb 1993, *David Zúñiga D. 143* (MEXU).

MÉXICO. Hidalgo: Huasca, 18°14'N 98°29'W, 2015 m, 12 Nov 2000, *Enrique Guizar A. Castañeda y L. Rodríguez 5490* (MEXU).

MÉXICO. México: Tejupilco, 4 Ago 1981, *R Guzmán y L. Rico 1463* (MEXU).

MÉXICO. México: San Nicolás Tolentino, 1320 m, 4 Ago 1981, *R Guzmán 4175* (MEXU).

MÉXICO. Veracruz: Hidajotitlan, 17°15'N 94°40'W, 100 m, 10 Mar 1974, *Brigada Dorantes 2487* (MEXU).

### ***Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv.**

MÉXICO. Tamaulipas: Tampico, 10 m, 18 Oct 1988, *A. Mora-Olivo 564* (MEXU).

MÉXICO. Tamaulipas: Tula, 1200 m, 28 Oct 1984, *M. H. Cervera 139* (MEXU).

MÉXICO. Coahuila: Saltillo, 1500 m, 16 Sep 1981, *A. Rodríguez y J.A. Villareal S/N* (MEXU).

MÉXICO. Chihuahua: Yepáchic, 6 sept 1971, *C. W. Pennington 47* (MEXU).

MÉXICO. Guanajuato: Acambaro, 20°03'N 100°47'W, 18 Jun 1995, *Aragón L. 314* (MEXU).

MÉXICO. Guanajuato: Loc. Salvatierra, 1800 m, 29 Sep 1985, *Rzedowski 39020* (MEXU).

MÉXICO. Jalisco: El Limón, 900 m, 23 Ago 1981, *F. J. Santana Michel 501* (MEXU).

MÉXICO. Michoacán: Morelia, 1950 m, 23 Sep 1986, *Juan M. Escobedo 1279* (MEXU).

MÉXICO. Michoacán: Indaparepeo, 10 Ago 1984, *José C. Soto Nuñez, A. Román de Soto, Fernando y Ma. Cristina Soto R. 6473* (MEXU).

MÉXICO. México: Texcoco, 2240 m, 6 Sep 1985, *A. Glez y B. Rdez. S/N* (MEXU).

### ***Ortochlada laxa* (Rich.) P. Beauv.**

MÉXICO. Veracruz: Hidalgotitlán, 17°15'N 94°35'W, 140 m, 24 Oct 1974, *Brigada Dorantes 3009* (ENCB).

MÉXICO. Veracruz: Hidalgotitlán, 17°16'N 94°28'W, 100 m, 8 Feb 1995, *Blas, A. A. 61* (MEXU).

MÉXICO. Tabasco: Teapa: 17°31'31N 92°55'W, 28 Ene 2002, *J. Calónico S., E. Martínez S. y Ana Ma. Hanan A. 21127* (MEXU).

MÉXICO. Tabasco: Tapijulapa, 13 Dic. 1981 *Anders Suárez 42* (MEXU).

MÉXICO. Tabasco: Teapa: 17°31'31N 92°55'W, 28 Ene 2002, *J. Calónico S., E. Martínez S. y Ana Ma. Hanan A. 21127* (MEXU).

MÉXICO. Tabasco: Tapijulapa, 13 Dic. 1981 *Anders Suárez 42* (MEXU).

MÉXICO. Oaxaca: Santa María Chimalapa, Juchitán, 16°52'N 94°39'W, 220 m, 16 Feb 1985, *H. Hernández G. 873*. (MEXU).

MÉXICO. Oaxaca: Santa María Chimalapa, Juchitán, 320m, 12 Mar 1982, *R. Torres C. y R. Cedillo 103*. (ENCB).

MÉXICO. Chiapas: Ocosingo, 150 m, 20 Jul 1992, *E. Martínez S., C. H. Ramos, R. Lombera y R. Guerrero 25012*. (MEXU).

MÉXICO. Chiapas: Ocosingo, 160 m, 21 Ene 1986, *E. Martínez S. 16522*. (ENCB).

MÉXICO. Chiapas: Las Margaritas, 350 m, 11 Feb 1973, *D. E. Breedlove 33277* (MEXU).

BOLIVIA. Santa Cruz Velasco: 14° 53'S, 60° 38'W, 225 m, 2 Jun 1994, *B. Mostacedo 2172* (MEXU).

### ***Panicum virgatum* L.**

MÉXICO. Durango: Durango, 5 Oct 1981, *Aceval 42* (MEXU).

MÉXICO. Nuevo León: Allende, 25°N 100°W, 14 Jul 1983, *Jesús Valdés y Ma. Eugenia Demesa 1548* (MEXU).

MÉXICO. Jalisco: Zapopan, 1560 m, 25 Sep 1987, *A. Alvarado C. 194* (MEXU).

MÉXICO. Jalisco: Huejuquilla El Alto, 1500 m, 10 Ago 1986, *F. J. Santana Michel et al. 1850* (MEXU).

MÉXICO. Jalisco: San Martín Hidalgo, 1310 m, 13 Sep 1991, *A. Navarro M. 592* (MEXU).

MÉXICO. Jalisco: Jesús María, 1950 m, 9 Sep 1992, *A. Navarro M. 780* (MEXU).

MÉXICO. Jalisco: Zapopan, 18 Oct 1992, *Villalpando 258* (MEXU).

MÉXICO. Veracruz: Ciudad Aleman, 120 m, 16 Ago 1953, *J.R. Reeder y C.G. Reeder 1996* (MEXU).

MÉXICO. Quintana Roo: Punta Nizuc, 31 Ago 1980, *M. Sousa y E. Cabrera 11219* (MEXU).

MÉXICO. Chiapas: Comitán: Loc. Trapichito, 1350 m, 2 Jun 1945, *E. Matuda 5749* (MEXU).

### ***Pohlidium petiolatum* Davidse, Soderstrom y Ellis.**

PANAMÁ. Prov. Coclé, Above Salto de Tife, 8° 42' N 80°38' W, 450-500 m, 18 march 1983. *Robert L. Dressler 6088* (MO).

PANAMÁ. Prov. Coclé, Río Tife. 350 m, 10 Abr 2002. *J. G. Sánchez-Kent; J. A. Ponce Santamaría y Didimo Oliveros Magallón 685* (MO).

PANAMÁ. Province Coclé, 1200-1400 ft, 3 feb 1980. *T. Antonio 3668* (MO).

PANAMÁ. Prov Coclé, Distrito de la Pintada, 8° 38' W, 530 m, 29 sept 1983, *G. Davidse 25059* (MO).

### ***Thysanolaena maxima* (Roxb.) O. Kuntze**

U.S.A. Miami: Florida, 3 may 1971, *William T. Gillis 10753* (MO).

PHILIPPINE ISLAND.. Province of Negros Oriental: Island of negros. Dumaguete (Cuernos MTS.) May. 1908. *A. D. E. Elmer. 10037* (MO).

MALAY ISLANDS. Dallas: trail. Alt. 3000 ft. *J y M. S. Clemens 27482* (MO).

BANGLADESH. Chittagong: Chittagong, 21 January 1973, *M.S. Khan y A. M- Huq K. 2697* (MO).

PAPUA. Boridi. 4700 ft, 24 April 1935, *C. E. Carr 14283* (MO).

SEYCHELLES. 0438s, 5527e, 700 ft, 10 nov 1997, *S. A. Robertson 2475* (MEXU).

CEYLON. Southern Province: Galle District, ca. 1 mile SE of Yakkalamulla at mile post 14 along road to Imaduwa. 100 ft, 21 oct 1974, *G. Davidse 7818* (MO).

HONG KONG. Sha-lo-tung: 2 Apr 1992, *Hu y But 20242* (MO).

CHINA. Kwong Tung: province Canton and Vicinity, 20 Mar 1917, *C.O. Levine 469* (MO).

### ***Zeugites americana* Willd.**

CUBA. Granma: Sierra Maestra, Trail to Pico Turquino, E half of Alto de Naranjo to Alto de Limon, 2-7 Km E of Parqueadero, 22°01'N 76°52'W, 1100-1250 m, 11 Jul 1985, *A. Gentry y M. Lavin 50963* (MO); Oriente crest of Sierra Maestra between Pico Turquino and La Bayamesa, 1350 m. 27-28 Oct 1941, *C. V. Morton y J. Acuña 3719* (MO).

REPÚBLICA DOMINICANA. Santiago: Cordillera Central, Municipio San José de las Matas, Comunidad las Lagunas, Jamamucito, Parque Nacional Armando Bermúdez, en Loma Atravesada, 21°16'N, 29°06'W, 1964 m, 21 Mar 1999, *T. clase y B peguero 809* (MO). La Vega: arroyo just below Las Aguas Blanco, 1800 m. 8 Dic 1986, *R. Carter 5143* (MO).

HAITÍ. Marie Claire: Turnes des cammissaires, 1600 m, 21 May 1942, *L. R. Holdridge 1236* (MO).

JAMAICA. St Thomas: Abbey Green, in the Blue Montains, 1500 m. 4 Oct 1912, *A. S. Hitchcock 695* (MO); Monhy Hill, Ceuchona, 5600 ft. 20 Nov 1912, *WM. Harris 11431* (MO); Blue montain, 5500 ft. 24 Jan 1913, *WM. Harris 11596* (MO); Path from whitfield hall to summit of blue montain, 5100-7400 ft. 21 Mar 1974, *D. Burch y G. R. Proctor 7175* (MO).

### *Zeugites capillaris* (Hitchc.) Swallen

MÉXICO. Jalisco: Autlán, 1500m, 11 Jul 1978, *R. Guzmán y L. M. V. de Puga 883* (ENCB).

MÉXICO. Jalisco: Autlán, 21 Jul 1975, *DS David, S. Seigler y G. Holstinin 9567* (MEXU).

MÉXICO. Jalisco: Autlán, 1300 m, 11 Nov 1985, *C. L. Díaz L. 16036* (MEXU).

MÉXICO. Jalisco: El Limón, 900 m, 10 Ago 1981, *F. J. Santana M. 380* (MEXU).

MÉXICO. Jalisco: El Grullo, 1000 m, 1 Ago 1987, *F. J. Santana M. 2811* (MEXU).

MÉXICO. Jalisco: El Limón, 800-1400 m, 19 Ago 1992, *A. Flores M.3532* (MEXU).

MEXICO. Jalisco: Autlán, 17 milles aouth-southwest of Autlan toward La Resolana, 2000 ft, 11 Ago 1949, *R.L. Wilbur y C.R. Wilbur 2243* (US).

MEXICO. Jalisco: Autlán, 13 milles aouth-southwest of Autlan toward La Resolana, 12 Ago 1949, *R.L. Wilbur y C.R. Wilbur 2288* (US).

MEXICO. Guerrero: Iguala, Cañon de la Mano Negra, 11 Ago 1905, *J.N. Rose, J.H. Painter y J. S. Rose 9384* (MEXU).

MEXICO. Guerrero: Iguala, Cañon Iguala, 3000 ft, 23 Jul 1907, *C. G. Pringle 10386* (MEXU).

MÉXICO. Guerrero: Iguala, 900-1000m, 18 Jul 1987, *C. Catalán H y F. Terán C. 728* (MEXU).

MEXICO. Guerrero: Iguala, 17°40'N 100°00'W, 900 - 1000 m, 18 Jul 1987, *C. Catalán H. y F. Terán C. 728* (MEXU, MO).

MEXICO. Guerrero: Coahuayutla, 18°16'N 101°33'W, 580 m, 24 Oct 1999, *J.C. Soto 18153* (MEXU).

MEXICO. Guerrero: Chilpancingo, 1390 m, 24 Ago 1982, *R Torres C.P. Tenorio L. y C. Romero T. 1222* (MEXU).

MEXICO. Guerrero: Buenavista de Cuellar, 950 m, 24 Ene 1982, *C. Catalan y C. Ocampo 728* (MEXU).

MEXICO. México: Temascaltepec, 19°20'N 99°30'W, 16 Aug 1933, *G.B. Hinton 4538* (MEXU).

MEXICO. Veracruz: Jalcomulco, 19°21'N 96°45'W, 400 m, 3 Sep 1983, *G. Castillo C. y A. Golberg. 2947* (MEXU).

MEXICO. Veracruz: Jalcomulco, 25 Jul 1973, *J. M. Gandara y J. Dorantes 133* (MEXU).

MEXICO. Colima: Comala, 770 m, 15 Jul 1993, *M.L. Roman y M. Navrete 1762* (MEXU).

MEXICO. Colima: Río Cihuatlán, 500-550 m, 1 Ago 1957, *R. Mc Vaugh 15979* (MEXU).

### *Zeugites hackelii* Swallen

MÉXICO. Zacatecas, Moyahua: Loc. Cerro La Cantarilla, a 8.5 km al sur de Moyahua por la carretera México 54, tramo Moyahua-Ixtlahuacán del Río (Jalisco). 19 Oct 1996, *E. D. Enríquez E. y J. J. Balleza C. 1382* (MEXU).

MÉXICO. Durango, El Salto, 23°49'N 105°37'W, 1700m, 9 Mar 1985, *P. Tenorio L. C. Romero de T. 191* (MEXU).



MEXICO. Sinaloa, 25°00'N 107°30'W, 4000 - 4500 f, 10 Sept 1941 - 14 Sept 1941, *H. S. Gentry 6546* (MO).

MEXICO. Jalisco: Guadalajara, 20°20'N 103°40'W, 12 Oct 1889, *C.G. Pringle 2322* (MEXU, MO).

MEXICO. Jalisco: Guadalajara, 20°20'N 103°40'W, 4500 ft, 4 Aug 1902, *C.G. Pringle 11249* (MO, US).

MEXICO. Jalisco: Guadalajara, 20°20'N 103°40'W, 4500 f, 19 Oct 1903, *C.G. Pringle 11765* (MEXU).

MEXICO. Jalisco: Guadalajara, 20.20N 103.40W, 21 Sept 1891, *C.G. Pringle 4035* (MEXU, US).

MEXICO. Jalisco: Guadalajara, 21 Nov 1888, *C.G. Pringle 2046* (MEXU,US).

MEXICO. Jalisco: Guadalajara, 20°20'N 103°40'W, 5000 f, 27 - 28 Sept 1910, *A.S. Hitchcock 7362* (MEXU, US).

MEXICO. Jalisco: Guadalajara, 20°42'N 103°13'W, 1105 m, 11 Oct 2000, *R. Ramirez, J. I. Calzada, Kenneth Hiser y J. G. Sánchez-Ken 614* (MEXU).

MEXICO. Jalisco: Tonalá, 1200m, 19 Ago 1990, *A. Flores M. y M Chazaro B. 2452* (ENCB).

MEXICO. Jalisco: Tonalá, 1460m, 11 Oct 1988, *Navarro A. 434* (MEXU).

MEXICO. Jalisco: Mascota, 750 m, 6 sept 1975, *L. M.V. de Puga 7707* (ENCB).

MEXICO. Jalisco: San Martín de Bolaños, 1000-1150 m, 17 Ene 1975, *R. McVaugh 25832* (MEXU).

MEXICO. Jalisco: San Martín de Bolaños, 1500 m, 31 Ago 1988, *A.F. Macias 1064* (MEXU).

Mexico, Jalisco: 20°20'N 103°40'W, 1500 m, 11 Jul 1978, *R. Guzmán y L. M.V. de Puga 883* (MEXU).

### *Zeugites latifolia* (E. Fourn.) Hemsl.

MEXICO. Oaxaca: 17°00'N 96°30'W, 7 Nov 1990, *Rafael Torres C., M.P. Ramírez y C. Martínez 13815* (MEXU); 17°00'N 96°30'W, 1085 m, 13 Sept 1985, *R. Torres C. y C. Martínez 7374* (MO); Tehuantepec, 16° 17' N 95° 32' W. 1090 m. 23 sep 1988. *Rafael Torres C. y C. Martínez 12644* (MEXU).

MEXICO. Oaxaca: Tehuantepec, 17°00'N 96°30'W, 7 Nov 1990, *Rafael Torres C., M.P. Ramírez y C. Martínez 13815* (MO).

MEXICO. Oaxaca: Tehuantepec, 1085 m, 13 Sep 1985, *R. Torres C. 7374* (MEXU).

MEXICO. Oaxaca: Tehuantepec, 16°17'N 95°32'W, 1090 m, 23 Sep 1988, *Rafael Torres y C. Martínez 12644* (MEXU).

### *Zeugites mexicana* Kunth

MEXICO. Tamaulipas: Gómez Farías, Rcho. El Cielo, 830m, 6 Oct 1988, *M. H. Cervera 493* (MEXU).

MEXICO. Tamaulipas: Hidalgo, Road from Sta. Engracia toward Dulces Nombres, N.L., Arroyo Oscuro, 2.0 rd mi NE of Paraje Los Caballos, toward Canada El Mimbres, 15.0 road mi from lowermost crossing of Arroyo El Mimbres, 23°59'N, 99°28'W, 1800 m, 23 Sep 1994 *Guy Nesom 7499* (MEXU).

MEXICO. Tamaulipas: Gómez Farías, Alrededores del Ojo de Agua del Indio, 1600m, 8 Ago 1972, *Gonzalez-Medrano, Francisco 4335* (MEXU).

MEXICO. Jalisco: Autlan de Navarro, Corralitos, Sierra de Manantlan, 19°37'N 104°18'W, 1615 m, 13 Oct 2000, *J. G. Sánchez-Ken 621* (MEXU).

MEXICO. Jalisco: Colima, Rancho el Jabalí, 22 Km (airline) NNW of Colima in the SW foothills of the Volcan de Colima, 19°26'N 103°40'W, 1500m, 30 Oct 1990, *Emilio J. Lott 3011* (MEXU).

MEXICO. Jalisco: Colima, Rancho el Jabalí, 22 Km (airline) N of Colima in the SW foothills of the Volcan de Colima, 19°26'N 103°41'W, 1400 m, 2 Oct 1991, *L. Vazquez V. 1310* (MEXU).

MEXICO. Jalisco: Cuautitlan, 13-14 km al NW de Minatitlan. 1-2 km al NW de Telcruz, 19°29'N, 104°07'W, 1200-1400 m, 12 Oct 1988, *R. Cuevas y G. Lopez 3256* (MEXU).

MEXICO. San Luis Potosí: barranca of Las Canoas, 17 Oct 1891, *C. G. Pringles 3919* (MEXU).

- MEXICO. Colima: Comala, Rancho el Jabalí, 22 km al NW de Colima. 19°26'N, 103°40'W, 1500 m, 30 Oct 1990, *Emily J. Iott, B. M. Rothschild, B. L. Phillips, L. Vazquez V. y I. García R.* 3011 (MEXU).
- MEXICO. Nayarit: Tepic, Km 5-10, terracería al Cuarenteño, que indica 300-400 Km al W de el Izote, 22°00'N 105°00'W, 6 Oct 1987, *Oswaldo Téllez V.* 10873 (MO).
- MEXICO. Nayarit: Tepic, 22°00'N 105°00'W, 19 Ene 1988, *Oswaldo Téllez V.* 11345 (MO).
- MEXICO. Nayarit: Tepic, 21°29'N 104°54'W, 1400 m, 1400 m, 17 Oct 1989, O. Téllez V., P. Tenorio L., G. Flores F. y A. Cadena 12338 (MO).
- MEXICO. Nayarit: Tepic, Km 5 sobre el camino de terracería que va al Cuarenteño, Cerro de San Juan, 21°29'N 104°58'W, 1430 m, 5 Dic 1989, *Pedro Tenorio L., G. Flores F. y A. Cadenas* 16953 (MO, MEXU).
- MEXICO. Nayarit: Tepic, 3 km de la carr. El Izote –V. Carranza, camino al Cuarenteño, 21°30'N 104°58'W, 1058 m, 19 Oct 1994, *Gabriel Flores-Franco, I.A. Martínez R. y A. Domínguez M.* 4319 (MO).
- MEXICO. Nayarit: Tepic, 12 km sobre la desviación a El Cuarenteño. Carr. Tepic-Miramar 1320 m, 10 Oct 1988, *R. E. Gonzalez* 653 (MEXU).
- MEXICO. Nayarit: Tepic, La Capilla, 11km sobre la desviación a El Cuarenteño Carr. Tepic-Miramar, 21°28'N 105°00'W, 1345 m, 18 Nov 1992, *R. E. Gonzalez* 1307 (MEXU).
- MEXICO. Nayarit: Tepic, 10-16 km del entronque de la carretera Izate-Jalcocotán, camino al Cuarenteño, 21°28'N 105°01'W, 1400 m, 2 Oct 1993, *G. O. Téllez y A. Domínguez* 2928A (MEXU).
- MEXICO. Nayarit: Tepic, Just south of NAY 66, along a small road that mets the highway at a point 10.9 km west of the junetion with MEX 15, 21°30'N 105°00'W, 1100 m, 15 Oct 1996, *V.W. Steinmann y L. Valerla E.* 1074 (MEXU).
- MEXICO. Guerrero: Chichihualco, Camino Filo de Caballo-Atoyac, 16-18 km al SO. De Filo de Caballo. 2440-2520 m. 18 Oct 1982. *S.D. Koch y P.A. Fryxell* 82109 (MEXU).
- MEXICO. Hidalgo: Zacualtipan, 2-5 km northeast of Zacuattipan on road to Soyotla, 20°30'N 99°00'W, 1980 m, 28 Oct 1983, *D.E. Breedlove y F. Almeda* 59440 (MO).
- MEXICO. Hidalgo: Zacualtipan, 1550 m, 24 Nov 1971, *J. Rzedowski* 28673 (ENCB).
- MEXICO. Hidalgo: Xochicoatlan, 200 mts. al W de la capilla de la Ermita 1800m 28 Sep 1996, *R. Mayorga y Otón A. S/N* (MEXU).
- MEXICO. Hidalgo: Eloxochitlan, Eloxochitlan, Km 9.5 del camino de terracería. 10 Oct 1995, *Othón Alcántara y Rafael Mayorga* 2578 (MEXU).
- MEXICO. Hidalgo: Molango, 1340m, 31 Nov 1981 *A. Mora B. y F. J. Ramírez R.* 618-AMB (MEXU).
- MEXICO. Puebla: Huauchinango, 18°50'N 98°00'W, 6600 ft, 7 Oct 1944, *A.J. Sharp* 441249 (MEXU).
- MEXICO. Puebla: Xicol, Xicotepec de Juaréz: 1100 m, 1 Nov 1966, *R.C. Cisneros* 1499 (ENCB).
- MEXICO. Puebla: Zacapoaxtla, 8 Km. Al E de Zacapoaxtla, 19°49'N 97°34'W, 2000m, 7 Dic 1998, *J. L. Contreras J.* 6603 (MEXU).
- MEXICO. Puebla: Tlatlauquitepec, Xucayucan 1600m 19.53.54N 97.28.42W 5 Oct 1998, *J.L. Contreras J.* 5888 (MEXU).
- MEXICO. México: Zacualpan, 2100 m, 31 Ene 1954, *E. Matuda* 30282 (MEXU).
- MEXICO. México: Zacualpan, A 8 Km W de la carretera Zacualpan-Mamatla. 18°41'N 99°48'W, 2448 m, 15 Oct 2001, *J.E. Rivera Hernández* 2952 (MEXU).
- MEXICO. Michoacán: Zinapécuaro, 2100 m, 6 Dic 1987, *J. Rzedowski* 46073 (ENCB).
- MEXICO. Veracruz: Ixhuatlán, 19°20'N 97°04'W, 1500 m, 30 Oct 1981, *M. Nee* 22472 (MO).
- MEXICO. Veracruz: Acajete: 19°20'N 96°40'W, 1900 m, 16 Sept 1970, *F. Ventura A.* 2385 (MEXU).
- MEXICO. Veracruz. Calcahualco, 19°10'N 97°10'W, 2200 m, 12 Ene 1981, *M. Nee y G. Schatz* 19793(F).
- MEXICO. Veracruz: Allende, Mpio. Jalacingo, 1705 m, 22 Nov 1971, *F. Ventura A.* 4297 (ENCB).
- MEXICO. Veracruz: Xalapa, 1 Ago 1950, *J. R. Reeder y C. G. Reeder* 1566 (ENCB).
- MEXICO. Veracruz: Huatusco, 1400 m, 11 Oct 1964, *J. Rzedowski* 19004 (ENCB).

- 
- MEXICO. Veracruz: Calchualco, 1610m, 22 Jul 1982, *R. Guzmán y A. Beetle 5863 (MEXU)*.
- MEXICO. Oaxaca: Santiago Juxtlahuaca, 17°15'N 98°09'W, 2030 m, 23 Nov 1995, *J.I. Calzada 20534 (MO)*.
- MEXICO. Oaxaca: Santiago Santiago Juxtlahuaca, Distr. Santiago Juxtlahuaca, 6 Km. de San Juan Piñas, carretera a Santiago Juxtlahuacan 17°15'N 98°09'W, 2030 m, 23 Nov 1995, *J. I. Calzada 20534 (MEXU)*.
- MEXICO. Oaxaca: Mixe: 17°15'N 96°02'W, 1900 m, 8 Oct 1989, *Jose Rivera Reyes 1197 (MO)*. MEXICO. Oaxaca: Santiago Santiago Juxtlahuaca, 17°00'N 96°30'W, 1850 m, 30 Oct 1985, *R. Torres C., A. Delgado S. y A. Bonet 7589 (MO)*.
- MEXICO. Oaxaca: Totontepec Villa de Morelos: Distr. Mixe: 17°15'N 96°02'W, 1900 m, 8 Oct 1989, *J. Rivera R. y Gary J. Martín 1197 (MEXU)*.
- MEXICO. Oaxaca: Santiago Santiago Juxtlahuaca, Distr. Santiago Juxtlahuaca, 1845 m, 16 Km. de Santiago Juxtlahuacan sobre la carretera a Putla y de este punto aproximadamente 1 Km al W por la brecha que sube a montañas al noroeste de Copala 17°11'N 97°59'W, 1845 m. 23 Oct 1994, *José L. Panero y I. Calzada 5251 (MEXU)*.
- MEXICO. Oaxaca: San Pedro y San Pablo Ayuelan, 2 km al N de Ayutlan, sobre la terraceria a Tamazulapan, o 58 km al E de Mitla, 1930 m, 23 Nov 1978, *Stephen D. Koch y P.A. Fryxel 78381 (MEXU)*.
- MEXICO. Chiapas: Tenejapa, 16°30'N 92°30'W, 2500 m, 22 Nov 1981, *D.E. Breedlove y B. Bartholomew 55702A (MO)*.
- MEXICO. Chiapas: Tenejapa, 16°30'N 92°30'W, 2200 m, 29 Sept 1972, *D.E. Breedlove 28205 (MEXU, MO)*.
- MEXICO. Chiapas: Tenejapa, 16°30'N 92°30'W, 2590 m, 14 Nov 1981, *D.E. Breedlove y B. Bartholomew 55559 (MO)*.
- MEXICO. Chiapas: Siltepec, 16°30'N 92°30'W, 2000 - 2400 m, 1 Feb 1982, *D.E. Breedlove y F. Almeda 58270 (MO)*.
- MEXICO. Chiapas: Siltepec, 16°30'N 92°30'W, 2000 - 2400 m, 2000 - 2400 m, 26 Nov 1981, *D.E. Breedlove y B. Bartholomew 55938 (MO)*.
- MEXICO. Chiapas: Siltepec, 16°30'N 92°30'W, 2000-2400 m, 18 Ene 1973, *D.E. Breedlove y A.R. Smith 31909 (MEXU, MO)*.
- MEXICO. Chiapas: Zinacantán, 16°30'N 92°30'W, 2440 m, 2440 m, 28 Oct 1981, *D.E. Breedlove y G. Davidse 53870 (MO)*.
- MEXICO. Chiapas: San Cristóbal de las Casas, 16°30'N 92°30'W, 2100 m, 28 Nov 1981, *D.E. Breedlove 55989 (MO)*.
- MEXICO. Chiapas: La Trinitaria: 16°30'N 92°30'W, 1300 m, 1300 m, 23 Oct 1971, *Breedlove, D.E. y R.F. Thorne 21123 (MEXU, MO)*.
- MEXICO. Chiapas: Jitotol, 16°30'N 92°30'W, 1600 m, 8 Nov 1981, *D.E. Breedlove y G. Davidse 55100 (MO)*.
- MEXICO. Chiapas: Unión Juárez, Cloud Forest on southwest slop of Volcán Tacana above Talquian. 16°30'N 92°30'W, 2200 m, 13 Dec 1976, *D.E. Breedlove 42572 (MO)*.
- MEXICO. Chiapas: Unión Juárez, Ejido Talquian, 1350 m, 8 Nov 1977, *J. I. Calzada, S. Avendano R. y E. R. Ortega O. 3716 (MEXU)*.
- MEXICO. Chiapas: Yalinchin, A 20 km al N de San Cristóbal de las Casas, a 4 km al S de Yalinchin, 7 Sep 1981, *Oswaldo Téllez 4623 (MEXU)*.
- GUATEMALA. Dpto. San Marcos: En el camino Talquian-cima del Volcán Tacana por la vereda de los trigales. 2500 m. 19 Oct 1985, *E. Martínez S. et al. 14108 (MEXU)*.
- GUATEMALA. Barranco el Naranjo: 1450 m, 26 Sep 1980, *Herbert Droege 18 (MEXU)*.

- EL SALVADOR. Ahuauhapan. 13°51'N 84°54'W, bosque húmedo de montaña siempre verde, 1400 m. 24 Ene 1998, *A. Monro, G. Davidse, K. Sidwell y L.E. Escolar 1988 (MEXU)*. NICARAGUA. Jinotega, 13°45'N 85°35'W, 1300 m, 18 Dec 1940 - 9 Feb 1941, *Verne Grant 7313 (MO)*.
- COSTA RICA. Heredia, 10°20'N 84°00'W, 2000 m, 17 Dec 1978, *R.W. Pohl y M. Gabel 13736 (MO)*.
- COSTA RICA. Limon, 9°10'N 82°57'W, 2300-2500 m, 11 Sep 1984, *G. Davidse, G. Herrera Ch. y M.H. Grayum 28923 (MO)*.
- COSTA RICA. Puntarenas, 9°49'N 92°46'W, 25 Ago 1983, *G. Davidse et al. 24048 (MO)*.
- COSTA RICA. Puntarenas, 9°07'N 83°04'W, 1800-1850 m, 20 Mar 1984, *G. Davidse, G. Herrera Ch. y R.H. Warner 25637 (MO)*.
- COSTA RICA. Puntarenas, 10°16'N 84°48'W, 1000-1100 m, 23 Ene 1985, *B. Hammel y J. Trainer 14005 (MO)*.
- COSTA RICA. Puntarenas, 8°57'N 82°47'W, 1700 m, 15 Jul 1982, *R.W. Pohl 14095 (MO)*.
- PANAMÁ. Chiriquí: W end of high ridge N of Barú summit; ca. 3000 m, 8 Apr 1979, *B. Hammel, W. D'Arcy, E.C. Hill, S. Schwartz O. y H. Wolcott 6915 (MO)*.
- HONDURAS. Morazán: El Zamorano, 1900 m. 29 Dic 1977, *R.W. Pohl y M. Gabel 13418 (MEXU)*.
- HONDURAS. Yuscaran: El Paraíso, Cerro Monserrat, 2000 m, 9 Oct 1977, *C. Nelson y E. Romero 4325 (MEXU)*.
- VENEZUELA. Anzoátegui. 10°06'N 64°06'W, 1800 m, 2-3 Dic 1982, *G. Davidse y A.C. González 19,847 (MEXU)*.
- VENEZUELA. Anzoátegui: Bolívar, 10°03'N 64°12'W, 1400-1900 m, 28 Nov 1981, *G. Davidse y A.C. González 19,637 (MEXU)*.
- ECUADOR. Cotopaxi: La Mana Cantolen, 0°39'N 79°05'W, 1480-1530 m, 28 Jul 1977, *T.B. Croat 73761 (MEXU, MO)*.
- ECUADOR. San Jose: Pichincha, Carretera Quito a La Corcordia via Nono, Mindo, San Jose de las Minas y Puerto Quito. 1910 m 7 Ago 1984, *C. Dodson, A. Gentry, Palacios y Zaruma 15236 (MEXU, MO)*.
- BOLIVIA. La Paz: Yungas, 16°16'S 67°47'W, 2200 m, 22 Feb 1984, *J.C. Solomon y J. Kuijt 11567 (MO)*.
- BOLIVIA. La Paz: Yungas, 16°05'S 68°03'W, 1800 m, 30 Abr 1990, *J.C. Solomon 18818 (MO)*.
- BOLIVIA. La Paz: Yungas, 16°13'S 67°47'W, 2100 m, 3 Abr 1984, *J.C. Solomon y M. Uehling 12155 (MO)*.
- COLOMBIA. Antioquia: Entreríos, 6°32'N 75°30'W, 2205-2240 m, 4 Feb 1989. *J.M. MacDougal y F.J. Roldán 3637 (MO)*.
- PERÚ. Amazonas: Road Chachapoyas-Mendoza, a little past Molinopampa, Scrub and degraded forest, 6°14'S 77°35'W, 2400 m, 15 Mar 1998. *Henk van der werff, B. Gray, R. Vasquez y R. Rojas 15094 (MO)*.

### *Zeugites munroana* Hemsl.

- MÉXICO. Chiapas: Zinacantán, Navenchauk, 16°30'N 92°30'W, 6000 ft, 19 Dic 1964, *D. E. Breedlove 7967 (ENCB)*.
- MEXICO. Chiapas: Zinacantán, Paraje Navenchauk, 16°30'N 92°30'W, 2200 m, 14 Nov 1971, *D. E. Breedlove y A. R. Smith 22415 (MEXU, ENCB)*.
- MEXICO. Chiapas: Zinacantán, Navenchauk, 16°30'N 92°30'W, 2300 m, 1 Nov 1976, *D. E. Breedlove 41177 (MEXU, ENCB, US)*.
- MEXICO. Chiapas: Zinacantán, Paraje Sequentic, 16°30'N 92°30'W, 1350 m, 8 Oct 1972, *D. E. Breedlove 28703 (MEXU, MO, ENCB)*.
- MEXICO. Chiapas: Paraje Pij, 16°30'N 92°30'W, 2460 m, 9 Mar 1981, *D.E. Breedlove 50040 (MO, MEXU)*.
- MEXICO. Chiapas: Zinacantán, 16°30'N 92°30'W, 2195 m, 28 Oct 1981, *D. E. Breedlove y G. Davidse 53893 (MO, US, MEXU)*.

- MEXICO. Chiapas: Tenejapa, 16°30'N 92°30'W, 7600 f, 15 Mar 1965, *D.E. Breedlove 9339* (ENCB, MEXU).
- MEXICO. Chiapas: Zinacantán, 16°30'N 92°30'W, 2195 m, 28 Oct 1981, *D.E. Breedlove y G. Davidse 53894* (MO, MEXU).
- MÉXICO. Chiapas: San Cristobal de las Casas, 2250 m, 22 Oct 1990, *J.C. Soto 13392* (MEXU).
- GUATEMALA. Chimaltenango: 14°40'N 90°55'W, 2200 - 2300 m, 25 Dic 1972, *L.O. Williams, A. Molina R. y T.P. Williams 41785* (MO).
- GUATEMALA. Chimaltenango: Wet mixed forest, barrancos in Cerro Chichoy Sierra Madre Mountains, about 10 km, northwest of Tecpán, 2200 - 2300 m, 14.40N 90.55W, 25 Dic 1972, *L. O. Williams, A. Molina R. y T.P. Williams 41767* (MO).
- GUATEMALA. Chimaltenango: Road to Iximche Ruins Tecpán. 2500 m. 12-23 Ene 1966, *A. Molina R., W.C. Burger and B. Wallenta 16109* (MO, US).
- GUATEMALA. Chimaltenango: Tecpám. 9300 ft. 15 Feb. 1945, *A. J. Sharp 45199* (US).
- GUATEMALA. Chimaltenango: Cerro de Tecpám, region de Santa Elena, 2400-2700 m, 26 Dic 1938, *P. C. Standley 60929* (US).
- GUATEMALA. Chimaltenango: Chichavac, 2400-2700 m, 6 Oct 1933, *A. F. Skutch 633* (US).
- GUATEMALA. Chimaltenango: Road to Iximche Ruins Tecpán, 2500 m, 12-23 Ene 1966, *A. Molina R. W. C. Burger y B. Wallenta 16095* (MO, US).
- GUATEMALA. Sacatepequez: 14°35'N 90°45'W, 1700 m, 26 Nov 1969, *Antonio Molina R. y albertina R. Molina 24828* (MO, US).
- GUATEMALA. Sacatepequez: Carretera FDR., 2000 m, 5 Nov 1965, *A. Molina R. 15345* (US).
- GUATEMALA. Sololá: 4 km. East of Godinez, 2100 m, 5 Dic 1963, *L. O. Williams, A. Molina R. y T. P. Williams 25173* (US).
- GUATEMALA. Sololá: Ravines, near Nahuala, Sierra Madre Mountains, 2500 m, 17 Dic 1962, *L. O. Williams, A. Molina R. y T.P. Williams 23195* (US).
- GUATEMALA. Antigua: 10 Mar 1932, *Weatherwax 131* (US).
- GUATEMALA. Volcán Agua: 22 Mar 1905, *W. R. Maxon and R. Hay 3731* (US). GUATEMALA. Antigua: Mountains between Antigua. 1-3 Dic 1911, *A.S. Hitchcock 9127* (US).
- GUATEMALA. Acatenango: Volcán de Acatenango, 4 Nov 1993, *J. M. Véliz 93.3422* (MO).
- EL SALVADOR. Santa Ana: Volcan de Santa Ana, 13°51'N 89°37'W, 1950-2080 m, 8 Ene 1970, *R. W. Pohl y G. Davidse 11847* (MO, US, MEXU).

### ***Zeugites pittieri* Hack.**

- MEXICO. Chiapas: Motozintla de Mendoza, 16°30'N 92°30'W, 700 m, 7 Oct 1972, *D. E. Breedlove 28632* (MO, ENCB).
- MEXICO. Chiapas: Motozintla de Mendoza, 16°30'N 92°30'W, 2000 m, 14 Dic 1976, *D. E. Breedlove 42590* (MO).
- MEXICO. Chiapas: Motozintla de Mendoza, 16°30'N 92°30'W, 1700 m, 15 Oct 1980, *D. E. Breedlove y J. Strother 46315* (MO).
- MEXICO. Chiapas: Motozintla de Mendoza: 15°19'N 92°20'W, 1300 m, 24 Dic 1985, *M. Nee 32329* (MO).
- MEXICO. Chiapas: Escuintla, 16°30'N 92°30'W, Nov 1937, *E. Matuda 18224* (MEXU).
- MEXICO. Chiapas: Motozintla de Mendoza: 900 m, 19 Nov 1977, *J. I. Calzada. S. Avendaño R. y R. Ortega O. 3949* (ENCB).
- MEXICO. Chiapas: Motozintla de Mendoza, 1310 m, 5 Nov 1980, *P.A. Fryxell y E.J. Lott. 3322* (ENCB).
- MEXICO. Chiapas: Motozintla de Mendoza, 1100 m, 26 Sep 1971, *A. Molina R. y A.R. Molina 26732* (ENCB)

- MEXICO. Chiapas: Motozintla de Mendoza, 840 m, 15 Sep 1988, *E. M. Martínez S. y W. D. Stevens 23766* (MEXU).
- MEXICO. Chiapas: Motozintla de Mendoza, 1100 m, 20 Oct 1982, *Gómez, Velasco y Velásquez 187* (MEXU).
- MEXICO. Michoacán: Uruapan, Dic 1938, *E. Lyonnet 2765* (MEXU).
- EL SALVADOR. San Francisco Mendez, 1000-1250 m, 28 Jul 1977, *T.B. Croat 42105* (MEXU).
- GUATEMALA. Chiquimula: 2 km. from Esquipulas village, 1000 m, 6 Dic 1969. *A. Molina R. y A. R. Molina 25177* (US).
- GUATEMALA. Sololá: mountain slopes above Lake Atitlán, about 3-5 km. west to Panajachel, 2100 m, 6-7 Dec 1963, *L.O. Williams, A. Molina R. y T.P. Williams 25300* (US).
- GUATEMALA. Panajachel y Sololá: Lago Atitlán. 23 Sep 1953. *Marcel de Koninck 148* (US).
- GUATEMALA. Sololá: 16 miles south y Godínez, 3700 ft, 27 Jan 1948, *F. A. McClure 21591* (US).
- GUATEMALA. Sololá: Panajachel, Lago Atitlán, 5050 ft, 2 Ago 1937, *F. W. Hunnewell 14624* (US).
- GUATEMALA. Suchitepequez: Finca Moca, 3100 ft, 4 Jan 1935, *A. F. Skutch 2059* (US).
- GUATEMALA. El palmar: 17 Jan 1907, *W. E. Kellerman s.n.* (US).
- EL SALVADOR. Tacuba: Ahuachapán, 13°49'N 89°56'W, 850 m, 12 Nov 1991, *W. Berendsohn y R. Villacorta 1396* (MO).
- EL SALVADOR. Candelaria de la Frontera: Santa Ana, 14°07'N 89°11'W, 1500 m, 27 Nov 1996, *J.L. Linares y C.A. Martínez 3964* (MEXU).
- EL SALVADOR. Santa Ana: along Hy. 12, 8 km. N. of Metapán 700 m, 10 Jun 1970, *R. W. Pohl y G. Davidse 11867* (US).
- HONDURAS. Ocotepeque: Sinuapa, 14°25'N 89°05'W, 1300 m, 24 Jan 1976, *A. Molina R., A. R. Molina y J.A. Molina 31413* (MO).
- COSTA RICA. Heredia: Puente Mulas, S of San Antonio, Canyon of the Río Virilla 850 m, 28 Nov 1968, *R. W. Pohl y G. Davidse 11484* (US).
- COSTA RICA. San Jose: 4 km. E of Guayaba de Mora 1000 m. 7 Nov 1968, *R. W. Pohl y G. Davidse 11401* (US).
- COSTA RICA. San Jose: 1 km. E of San Ignacio 1200 m. 3 Nov 1968, *R. W. Pohl y G. Davidse 11398* (US).
- COSTA RICA. 18 Dic 1889, *H. Pittieri 1617* (US).
- COSTA RICA. San Antonio de Belén: 09°58'N 84°12'W, 880 m, 11 Oct 1984, *M. Grayum, G. Schatz y P. Sleeper 4131* (MO).
- COSTA RICA. San Jose: Puente de Mulas, 14 Dec 1984, *R. W. Pohl 14577* (US).

### ***Zeugites pringlei* Scribn.**

- MEXICO. Jalisco: Autlán, Cañada del Tlacuache, Estación científica las Joyas. 2090 m. 18 Dic 1992, *R. Cuevas y L. Guzmán 4414* (ENCB, MEXU).
- MEXICO. Jalisco: Casimiro Castillo, El Zarzamoro al S del Chante Sierra de Manantlan 9 Oct 1980, *R. Guzmán M. 878* (MEXU).
- MEXICO. Jalisco: Sierra de Manantlán, 19°35'N 104°15'W, 1900-1950 m, 3 ene 1980, *J. H. Illis, J. Blum, D. Waller, B. Schnee, y R. Kowal 7835* (MEXU).
- MEXICO. Jalisco: Autlán, El Zarzamoro, al 555 de Rincón de Manantlán al E de Autlán, 0 Oct 1980, *R. Guzmán 4943* (MEXU).
- MEXICO. Guerrero: Chilapa de Alvarez, Centro del Tesquizin. 5 Nov 1994, *E. Catalan 119* (MEXU).
- MEXICO. Guerrero: Leonardo Bravo, Puerto Soleares, 7 Km. después de Carrizal, hacia Atoyac, 17°35'N 99°50'W, 2500 m, 5 Nov 1998, *R. M. Fonseca 2506* (MEXU).

- MEXICO. Guerrero: General Heliodoro Castillo, El Jilguero, 2600 m, 29 Oct 1998, *N. Diego, B. Ludlow y J.M. Davilum 8098* (MEXU).
- MÉXICO. Guerrero: Chilpancingo de los Bravo, 26 Nov 1993, *N. Diego, y Ordoñez 6787* (MEXU).
- MÉXICO. Guerrero: Tlacotepec, 2350 m, 8 Ene 1983, *A. G. Monzón sn* (MEXU).
- MEXICO. Guerrero: Leonardo Bravo, 2360 m, 3 Dic 1993, *M. Gonzalez-Ledesma y C. Catalán H. 550*. (MEXU).
- MEXICO. Michoacán: Morelia, 19°10'N 101°50'W, 2200 m, 1910, *G. Arséne 5625* (MEXU).
- MEXICO. Michoacán: Morelia, 19°10'N 101°50'W, 2200 m, 14 Nov 1910, *G. Arséne s.n.* (F).
- MEXICO. Michoacán: Morelia, 19°10'N 101°50'W, 2200 m, 15 Nov 1911, *G. Arséne 6063* (UC).
- MEXICO. Michoacán: Uruapan, 19°10'N 101°50'W, Dic 1938, *E. Lyonnet 2765* (MO, MEXU).
- MEXICO. Michoacán: Morelia, 2300 m, 18 Nov 1967, *J. Rzedowski 25182* (ENCB).
- MEXICO. Michoacán: Morelia, Pico Azul vertiente N, cerca de San José de las Torres, 2300 m, 7 Dic 1986. *J. Rzedowski 42210* (ENCB, MEXU)
- MEXICO. Michoacán: Morelia, El Salitrillo cerca de San Miguel del Monte, 2200 m, 26 nov 1985. *J. S. Martínez 1078* (ENCB, MEXU).
- MEXICO. Michoacán: Morelia, Cerca de Pontezuela, 25 km al E de Morelia sobre la carretera a mil cumbres. 2000 m. 7 Dic 1986, *J. Rzedowski 42436* (ENCB, MEXU).
- MEXICO. Michoacán: Indaparapeo, cerca de Las Peras 2500 m, 23 Dic 1986, *J. Rzedowski 42351* (ENCB, MEXU).
- MEXICO Michoacán: Zinapécuaro, 4 Km al E de Taimeo, sobre el camino a Maravatío. 2100 m, 6 Dic 1987, *J. Rzedowski 46073* (MEXU, ENCB).
- MEXICO. Michoacán: Zitácuaro, 19°23'N 100°20'W, 2170 m, 24 Nov 1979, *G. Ibarra C. 987* (MEXU).
- MEXICO. Michoacán: Ladera Sur del Cerro Cacique, 19°2'N 100°19'W, 2340 m, 7 ene 1979, *G. Ibarra C. 294* (MEXU).
- MEXICO Michoacán: Santa Clara del Cobre, 2000 m, 2 Mar 1986, *J. Rzedowski 39547* (ENCB).
- MEXICO. Michoacán: Villamadero, Al sur del poblado de Puruas en el Municipio de Villamadero, 19°24'N 101°17'W, 2300 m. 24 Ene 1994, *A. Pastor S. 63* (MEXU).
- MEXICO. Michoacán: Morelia, Pico Azul, vertiente N, cerca de San José del Monte, 2400 m, 26 feb 1986, *J. Rzedowski 39507* (ENCB, MEXU).
- MEXICO. Mexico: Sultepec, 19°20'N 99°30'W, 2400 m, 1 Nov 1970, *E. Matuda 38123* (MEXU).
- MEXICO. Mexico: Temascaltepec, 19°20'N 99°30'W, 1800 m, 12 Apr 1954, *E. Matuda 31990* (MEXU).
- MEXICO. Mexico: Coatepec Harinas, 2300 m, 6 Nov 1977, *Stephen D. Koch y P.A. Fryxell 77365* (ENCB).
- MEXICO. Mexico: Coatepec Harinas, 2300 m, 18 Mar 1973, *J. Rzedowski 30360* (ENCB).
- MEXICO. Mexico: Valle de Bravo, 2150 m, 12 Oct 1985, *B. Bartholomew, L. R. Landrom, H. W. Li y T. S. Ying, 2972* (MEXU).
- MEXICO. Mexico: Temascaltepec, 2120 m, 15 Ene 1983, *Manrique, Guerrero, Beetle y Harding 83* (MEXU).
- MEXICO. Mexico: Temascaltepec, 1930 m, 28 Oct 1983, *Manrique, Jaramillo y Núñez 529* (MEXU).
- MEXICO. Mexico: Temascaltepec, 2340 m. 25 Oct 1983, *Manrique, Núñez y Jaramillo 456* (MEXU).
- MEXICO. Mexico: Temascaltepec, 2250 m, 15 Feb 1983, *Manrique, Guerrero, Guzmán y Jaramillo 187* (MEXU).
- MEXICO. Mexico: Temascaltepec, 2120 m, 15 Ene 1983, *Manrique, Guerrero, Beetle y Harding 88* (MEXU).
- MEXICO. Mexico: Temascaltepec, 2340 m, 2 dic 1983, *Manrique, Jaramillo y Núñez 631* (MEXU).
- MEXICO. Morelos: Tepoztlán, Sierra de Tepoztlán, 7500 f, 4 Nov 1900, *C. G. Pringlei 8361* (ENCB).
- MEXICO. Morelos: Cuernavaca, 2460 m. 8 Feb 1984, *Manrique y Beetle, et.al. 736* (MEXU).

- MEXICO. Morelos: Cuernavaca, 2120 m. 21 Oct 1983, *Luna, Almeida y Lorenzo 345* (MEXU).
- MEXICO. Morelos: Tlanepantla, 400 m al Oeste de Tlanepantla. 2060m. 24 Mar 1981. *R. Martínez 70* (MEXU).
- MEXICO. Morelos: Valle del Tepeite, dic 1932. *E. Lyonnet 972* (MEXU).
- MEXICO. Morelos: Valle del Tepeite, 16 oct 1937. *E. Lyonnet 1803* (MEXU).
- MEXICO. Nayarit: Tepic, 13.5 Km al suroeste del Izote, brecha al cuarentena. 1430m, 5 Dic 1989, *P. Tenorio L. 16953* (MEXU).
- MEXICO. Veracruz: Parque Francisco Javier Clavijero, por la carretera vieja Xalapa-Coatepec, 21 Feb 1981, *R. Guzmán. 1162* (MEXU).
- MEXICO. Oaxaca: Santiago Juxtlahuaca, 17°16'N 98°05'W, 2130 m, 2130 m, 20 Dec 1995, *J.I. Calzada 20692* (MO).
- MEXICO. Oaxaca: Santiago Juxtlahuaca, 1 km. Del poblado El Manzanal, carretera a Infiernillo, 17°13'N 98°03'W, 2120 m, 14 Dic 1995, *J.I. Calzada 20609* (MO, MEXU).
- MEXICO. Oaxaca: Miahuatlan, 17°00'N 96°30'W, 1900 m, 25 Dic 1981, *Gary J. Martin 272* (MO, MEXU).
- MEXICO. Oaxaca: Santiago Juxtlahuaca, Mpio. San Juan Mixtepec, Segunda Cañada a 3 km al E de Tres Cruces. 2200 m, 17 Mar 1989, *J. Reyes S. 1472* (MEXU).
- MEXICO. Oaxaca: Santiago Juxtlahuaca, 17°17'N 98°12'W, 2455 m, 31 Oct 1994, *J.L. Panero y I. Calzada 5316* (ENCB, MEXU).
- MEXICO. Oaxaca: Santiago Lachiguirí, Tehuantepec, 16°45'N 95°30'W, 27 Oct 1991, *A. Campos V. y R. Torres 4076* (MEXU).
- MEXICO. Oaxaca: San Sebastián Tecomaxtlahuaca, Distr. Santiago Santiago Juxtlahuaca, 17°16'N 98°05'W, 2130 m, 20 Dic 1995, *J. I. Calzada 20692* (MEXU).
- MEXICO. Oaxaca: Santiago Juxtlahuaca, 17°13'N 98°03'W, 2120 m, 14 Dic 1995, *J. I. Calzada 20609* (MEXU).
- MEXICO. Oaxaca: San Martín Peras, 17°17'N 98°13'W, 2430 m, 3 Dic 1992, *R. Torres C., I. Calzada y A. Campos 14083* (MEXU).
- MEXICO. Oaxaca: Santiago Juxtlahuaca, San Juan Mixtepec, 2200 m, 17 Mar 1989, *J. Reyes S. 1472* (MEXU).
- MEXICO. Chiapas: Unión Juárez, 16°30'N 92°30'W, 2200 - 2400 m, 6 Feb 1987, *E. Martínez S., A. Márquez, G. Urquijo y M. Ramírez 19637* (MO).
- MEXICO. Chiapas: Unión Juárez, 16°30'N 92°30'W, 2200 m, 23 Nov 1980, *D.E. Breedlove y F. Almeda 47742* (MEXU).
- MEXICO. Chiapas: Motozintla, 16°30'N 92°30'W, 2100 m, 30 Jan 1982, *D.E. Breedlove y F. Almeda 58142* (MEXU).

### *Zeugites sagittata* Hartley

- MEXICO. Mexico: Valle de Bravo, 19°20'N 99°30'W, 1800 m, 17 Sept 1952, *E. Matuda 27238* (MEXU, US).
- MEXICO. Mexico: Zacazonapan, 1410 m, 4 Ago 1981, *R. Guzmán 4160* (MEXU).
- MEXICO. Mexico: Zacazonapan, Otzoloapan, 1410 m, 4 Ago 1981, *R. Guzmán 4160* (MEXU).

### *Zeugites smilacifolia* Scribn.

- MEXICO. Jalisco: Talpa, 1180 m, 14 Oct 1971, *R. González T 488* (ENCB).
- MEXICO. Jalisco: Cuautitlan, 1650 m, 7 Dic 1984, *F. J. Santana Michel 1471* (ENCB).
- MEXICO. Jalisco: Autlán de Navarro, 4200f, 15 Oct 1972, *Le Roy H Harvey y J. T. Witherspoon 9371* (ENCB).



- MEXICO. Jalisco: San Sebastián, 2 Feb 1983, *R. Guzmán M. 6112 (MEXU)*.
- MEXICO. Jalisco: San Sebastián, 1600 m, 27 Dic 1981, *F. J. Santana Michel 939 (ENCB)*.
- MEXICO. Jalisco: La Hierbabuena, 12 Sep 1980, *R. Guzmán. 971 (MEXU)*.
- MEXICO. Jalisco: Etzatlán, 20°44'N 104°04'W, 1450 m, 22 Oct 1996, *V.W. Steinmann y L. Varela E. 1138 (MEXU)*.
- MEXICO. Guerrero: La Unión, 1550 m, 24 Oct 1982, *S. D. Koch y P. A. Fryxell 82180 (MEXU)*.
- MEXICO. Guerrero: Cd. Altamirano: 30 Nov 1985, *R. Torres C., T.P. Ramamoorthy y Gregg. 7765 (MEXU)*.
- MEXICO. Guerrero: Iguala, 18°23'N 100°01'W, 1500 m, 1 Oct 1982, *H. Illis, B. Benz y M. Burd 28660 (MEXU)*.
- MEXICO. Morelos: Tepoztlán, 18°45'N 99°00'W, 12 Oct 1971, *W. Boege 1974 (MEXU)*.
- MEXICO. Morelos: Tepoztlán, Cerro del Tepozteco, 12 Oct 1966, *M. Mitastein 197 (ENCB)*.
- MEXICO. Mexico: Temascaltepec, 19°20'N 99°30'W, 770 m, 10 Ago 1932, *Geo. B. Hinton 2023 (MO)*.
- MEXICO. Mexico: Valle de Bravo, 19°20'N 99°30'W, 1 - 2 Nov 1949, *H.E. Moore, Jr. y Max Cetto 5462 (MEXU)*.
- MEXICO. Mexico: Temascaltepec, 19°20'N 99°30'W, 1900 m, 26 Oct 1952, *E. Matuda et al. 26609 (MEXU, MO)*.
- MEXICO. Mexico: Temascaltepec, 19°20'N 99°30'W, 7 Sept 1933, *Geo. B. Hinton 4713 (MEXU)*.
- MEXICO. Mexico: Temascaltepec, 19°20'N 99°30'W, 21 Nov 1933, *Geo. B. Hinton 5238 (MEXU)*.
- MEXICO. Mexico: Nanchititla, 1930 m, 27 Oct 1983, *Manrique, Jaramillo y Nuñez 485 (MEXU)*.
- MEXICO. Mexico: Tejupilco, 1750 m, 20 Nov 1973, *González Medrano 6469 (MEXU)*.
- MEXICO. Mexico: Temascaltepec, 1830 m, 1 Dic 1983, *Manrique, Jaramillo y Nuñez 596 (MEXU)*.
- MEXICO. Mexico: Tejupilco, 25 Feb 1974, *González Medrano F. 6675 (MEXU)*.
- MÉXICO. Michoacán: Zinapécuaro, 2000 m, 14 Dic 1985, *J. Santos Martínez 1143 (ENCB)*.
- MÉXICO. Michoacán: Cupatitzio, 7 Dic 1980, *A. A. Beetle, Grez Harding y R. Guzmán M. M-6382 (ENCB)*.
- MEXICO. Colima: Comala, 1400 m, 13 Nov 1986, *R. Flores. 96 (MEXU)*.
- MEXICO. Oaxaca: Santiago Juchtlahuaca, 17°11'N 97°59'W, 1845 m, 23 Oct 1994, *J.L. Panero y I. Calzada 5250 (MEXU)*.
- MEXICO. Oaxaca: San Juan Mixtepec, 1900-2000 m, 9 Nov 1988, *J. Reyes S. 1104 (MEXU)*.
- MEXICO. Oaxaca: San Pablo Coatlán, 16°11'N, 96°49'W, 1760 m, 11 Dic 1987, *R. Torres C. y A. Campos 10764 (MEXU)*.

***Zeugites sylvatica* (= *Calderonella sylvatica* Soderstrom y H.F. Decaer)**

- PANAMÁ. Santa Rita: 9° 24'N 79°39'W, 100-1200 ft, 10 Oct 1980, *K.J. Sytsma 1545 (MEXU)*.
- PANAMÁ. Prov. de Colón, Santa Rita, 5 Oct 1969. *R. L. Dressler and W. H. Lewis 3729 (US)*.
- PANAMÁ. Prov. de Colón, Head waters of Rio Boqueron near fork with Rio Nombre de Diosito, 500 ft. 21 Jul 1978. *B. Hammel 3926 (US)*.
- PANAMÁ. Prov. de Colón, Santa Rita, 9°21'N 79°43'W. 31 Oct 1971. *C.E. Calderón y R. L. Dressler 2141 (US)*.
- PANAMÁ. Prov. Colon, Santa Rita Ridge. 28 Jul 1972. *W. G. y J. J. D'Arcy 6147 (US)*.
- PANAMÁ. Prov de Colón, lower Rio Guanache. 21 Ago 1974. *R. L. Dressler 4686 (US, MO)*.
- PANAMÁ. Prov de Colón, Santa Rita Ridge. 30 Dic 1971. *J. D. Dwyer 9383 A (ENCB, MEXU)*.
- PANAMÁ. Prov. de Colón, Santa Rita, 9 Sep 1975. *J. T. Wither y A. Dwyer 9383 A (US, MO)*.
- PANAMÁ. Prov. de Colón, Santa Rita, 240 m. 19 Ene 1973. *T. R. Soderstrom 2017 (US)*.
- PANAMÁ. Pov. de Colón, Santa Rita, 5 Oct 1969. *T. R. Soderstrom 3729 (US)*
- PANAMÁ. Prov. de Colón: Santa Rita, 5 Mar 1968. *C. E. Calderón 2079a (US, MO)*.
- PANAMÁ. Prov. de Colón, Santa Rita Ridge, 16 Ene 1968. *M.D. Correa A., y R. L. Dressler 643 (US)*.

- 
- PANAMÁ. Prov. de Colon, Guanche, 50 m, 09°30'N 079°40'W, 15 Mar 1986, *B. Hammel y J. Trainer 14783 (MO)*.
- PANAMÁ. Prov. de Colon, Rio Piedras, 600-700 m, 09°25'N 079°38'W, 30 Abr 1981, *K. Sytsma, L. Andersson y R. Dressler 4197 (MO)*.
- PANAMÁ. Prov. de Colon, Santa Rita, 100-1200 f, 10 Oct 1980, *K.J. Sytsma 1545 (MO)*.
- PANAMÁ. Prov. de Colon, Guanche, 20 m, 09°30'00"N 079°39'30"W, 27 Ago 1975, *S. Mori y J. Witherspoon 7962 (MO)*.
- PANAMÁ. Prov. de Colon, Rio Boqueron, 500 f, 09°30'N 079°31'W, 21 Jul 1978 - 21 Jul 1978, *B. Hammel 3926 (MO)*.
- PANAMÁ. Prov. de Colon, Agua Clara, 09°22'N 079°41'W, 9 Sep 1975, *J.T. Witherspoon, F. Witherspoon y R. Dressler 8324 (MO)*.
- PANAMÁ. Prov. de Colon, Agua Clara, 500 m, 09°21'N 079°42'W, 11 Dic. 1973, *A. Gentry, R. Dressler y C. Berg 8821 (MO)*.
- PANAMÁ. Prov. de Colon, Santa Rita, 28 Ene 1968, *J.D. Dwyer 8592 (MO)*.
- PANAMÁ. Prov. de Colon, Santa Rita, 30 Jul 1968, *M.D. Correa A. y R.L. Dressler 919 (MO)*.
- PANAMÁ. Prov. de Colon, Guanche, 400 m, 09°30'N 079°35'W, 5 Jul 1979, *T.M. Antonio 1223 (MO)*.
- PANAMÁ. Prov. de Colon, Guanche, 10-20 m, 09°30'N 079°39'W, 19 Ene 1973, *H. Kennedy y R. Foster 2157 (MO)*.
- PANAMÁ. Prov. de Colon, Santa Rita, 28 Jul 1968, *J.D. Dwyer, R.L. Dressler y B. Lallathin 9041 (MO)*.
- PANAMÁ. Prov. de Colon, Santa Rita, 09°24'N 079°40'W, 2000 f, 8 Mar 1979, *B. Hammel 6317 (MO)*.
- PANAMÁ. Prov. de San Blas: Rio Nergala, 100 m, 09°22'30"N 079°05'00"W, 13 Ene 1985, *Greg de Nevers y H. Herrera 4560 (MO)*.