

CONSIDERACIONES FILOGENETICAS Y BIOGEOGRAFICAS PRELIMINARES DEL GENERO *SORGHASTRUM* (POACEAE; ANDROPOGONEAE)

PATRICIA DAVILA ARANDA

Departamento de Botánica
Instituto de Biología, UNAM
Apartado Postal 70-233
Delegación Coyoacán, 04510 México, D.F.

RESUMEN

Por medio de un análisis filogenético utilizando cladogramas, se plantea una hipótesis preliminar sobre las relaciones filogenéticas entre el género *Sorghastrum* y géneros afines, así como las relaciones existentes entre las especies de este género. Además, con base en el análisis filogenético, así como patrones de distribución actuales y pasados, se hacen algunas consideraciones biogeográficas y se propone una hipótesis de trabajo explicando el posible lugar de origen del género.

ABSTRACT

By means of a phylogenetic analysis using cladograms, a preliminary hypothesis pointing out relationships between the genus *Sorghastrum* and related genera, as well as among the species of the genus is suggested. In addition, based on the phylogenetic analysis, as well as present and past distribution patterns, a working hypothesis explaining a possible place of origin of the genus is proposed.

INTRODUCCION

El género *Sorghastrum* pertenece a la tribu Andropogoneae de la familia Poaceae. Dentro de esta tribu se incluyen alrededor de 85 géneros y más de 1000 especies (Clayton y Renvoize, 1986), distribuidos especialmente en zonas tropicales, particularmente en regiones de pastizales, aunque en ocasiones se infiltran en zonas templadas.

Las características más importantes que distinguen a esta tribu son la presencia de espiguillas con glumas rígidas, alargadas y casi del mismo tamaño y las espiguillas dispuestas en pares, las cuales nacen generalmente sobre un raquis frágil. Esta modificación morfológica sugiere que la función de dispersión ha sido transferida de las espiguillas individuales a un segmento del raquis (entrenudo + 2 espiguillas) (Clayton, 1972). A su vez, en las Andropogoneae, existe una tendencia hacia la reducción en las ramas primarias de la inflorescencia, aunada a la proliferación de ramas axilares.

En términos generales, existe poca dificultad en definir o reconocer los límites de las Andropogoneae, no así los límites de la mayoría de sus géneros. En gran parte, esto se debe a la modificación morfológica tan importante que ha tenido la espiguilla pedicelada, así como la reducción en las ramas primarias de la inflorescencia y la consecuente proliferación de sus ramas axilares.

Taxonómicamente, el género *Sorghastrum* está incluido, como se mencionó anteriormente, en la tribu Andropogoneae y más particularmente se ubica dentro de la subtribu Sorghineae. *Sorghastrum* fue inicialmente propuesto por Nash (1901) como un segregado del género *Sorghum* Moench. Según Dávila (1988), el género comprende 17 especies (ver Apéndice) que habitan principalmente en el Nuevo Mundo, sin embargo, hay dos especies que se encuentran presentes en África.

Dada la distribución disyunta de *Sorghastrum*, el estudio filogenético y biogeográfico de sus especies representa un paso interesante e importante hacia el entendimiento de este género, así como de la tribu Andropogoneae.

ANTECEDENTES

Existen pocos estudios relacionados con el conocimiento de la filogenia y biogeografía de las Andropogoneae. Esto no es sorprendente, dada la escasez de trabajos monográficos dentro de este grupo de pastos. Sin embargo, se considera correcto visualizar como probable centro de origen de las Andropogoneae a la región de Indonesia y Malasia (Hartley, 1958), en donde la tribu presenta mayor diversidad y número de taxa primitivos. En el Nuevo Mundo, los géneros de este grupo son menos numerosos; probablemente ello se debe a que las Andropogoneae no han alcanzado un desarrollo completo (procesos de diversificación y radiación) en América (Hartley, 1958).

Con respecto al género *Sorghastrum*, no existe ningún estudio relacionado con la filogenia y biogeografía del mismo. Sin embargo, tomando en cuenta los datos existentes sobre la morfología, anatomía y citología del género (Dávila, 1988), existe la infraestructura suficiente para llevar a cabo el primer intento hacia el entendimiento filogenético y biogeográfico de *Sorghastrum*.

Dado que uno de los principales objetivos del taxónomo vegetal es entender las relaciones filogenéticas del taxon o conjunto bajo estudio y a pesar de que generalmente es casi imposible recopilar e integrar una historia evolutiva completa de cualquier grupo vegetal, la elaboración de un esquema filogenético basado en la información existente actualizada es indudablemente útil e importante.

METODOLOGIA

Diferentes tipos de enfoques filogenéticos se han desarrollado en los últimos 20 años. Uno de estos, la cladística, estudia los conceptos y métodos interesados en estimar las relaciones de parentesco de los organismos y especialmente en la elaboración de árboles filogenéticos (Funk y Stuessy, 1978).

A su vez, han surgido diferentes enfoques cladísticos, dentro de estos, en esencia, el propuesto por Hennig (1950, 1966) se escogió para llevar a cabo este análisis filogenético. El método requiere de la determinación de los estados tanto primitivos como derivados o avanzados de cada carácter examinado (polarización). Esto quiere decir que, con base en la información disponible, deben llevarse a cabo suposiciones acerca del estado primitivo o derivado del rasgo en cuestión.

El análisis cladístico se llevó a cabo siguiendo dos caminos diferentes. Primero, un análisis manual en donde se incluyen cinco pasos principales: 1. Selección de los géneros supuestos dentro del mismo grupo filogenético. 2. Selección del grupo externo. 3. Selección de los caracteres. 4. Determinación de los estados de cada carácter. 5. Agrupamiento de los taxa con base en los estados avanzados de los caracteres.

El segundo camino se llevó a cabo usando el paquete computarizado denominado PHYLIP (Phylogeny Inference Package, version 2.8). Dentro de este paquete se utilizaron aquellos programas relacionados con el análisis de información discreta: MIX (Métodos de Parsimonia de Wagner y Camin-Sokal), DOLLOP (Métodos de Polimorfismo y Parsimonia), CLIQUE (Métodos de Compatibilidad), BOOTM (Intervalos de confianza en los métodos de parsimonia de MIX) y BOOTDOL (Intervalos de confianza en DOLLOP).

Con el fin de aclarar algunos términos utilizados en este trabajo, a continuación se dá una breve explicación de los mismos:

- APOMORFIA.- Estado derivado o avanzado de un carácter.
- HOMOPLASIA.- Estado derivado del carácter compartido por dos o más taxa en diferentes "ramas" del cladograma.
- PARSIMONIA.- Principio importante en el cladismo que busca minimizar las condiciones homoplásicas o el número de cambios en el estado del carácter. Es decir, de todos los cladogramas posibles, se enfatiza aquel que implica menor número de regresiones o convergencias.
- PLESIOMORFIA.- Estado primitivo de un carácter.
- POLARIZACION.- Determinación de los estados plesiomórficos y apomórficos de un carácter.
- SINAPOMORFIA.- Estado derivado del carácter (=apomorfia) compartido por dos o más taxa.

RESULTADOS

Los caracteres seleccionados en este análisis son aquellos distintivos de ciertas especies o grupos de especies. Sus respectivas polarizaciones están basadas en el acervo de información conocido para las gramíneas, las Andropogoneae y especialmente en la información obtenida en la revisión taxonómica del género *Sorghastrum* (Dávila, 1988). A pesar de que en ocasiones el valor adaptativo de algunos caracteres no puede ser identificado, tal desconocimiento no disminuye su validez en la interpretación filogenética.

Filogenia del género *Sorghastrum*

Sorghastrum ha sido asociado taxonómicamente a diferentes géneros (*Sorghum*, *Andropogon*, *Chrysopogon*, *Poranthera*, etc.). Por lo tanto, uno de los propósitos principales de esta sección es el de situar al género *Sorghastrum* como una entidad taxonómica real.

En este trabajo se considera que la tribu Andropogoneae representa un grupo monofilético que comparte los siguientes estados derivados: presencia de una sola vaina parenquimática rodeando a cada haz vascular, fotosíntesis del tipo Kranz-MS y espiguillas pareadas, formando ramérulos.

Con respecto a la selección del grupo externo, que a menudo representa uno de los problemas críticos en cladística (Duncan y Stuessy, 1984), se escogió al género *Saccharum*. Dicho género se considera primitivo dentro de la subtribu Saccharinae, la cual probablemente es la más primitiva dentro de la tribu Andropogoneae (Clayton y Renvoize, 1986). Aun cuando se reconoce que *Saccharum* no es plesiomórfico para todos sus caracteres, el género provee, para los fines de este trabajo, un buen punto de inicio y referencia en la polarización de los caracteres incluidos.

El resto de los géneros considerados en este análisis filogenético se seleccionaron con base en su relación aparente con *Sorghastrum*, así como en la información morfológica disponible para cada género. Definitivamente el análisis filogenético ideal sería la comparación de todos los elementos de este nivel taxonómico incluidos en la tribu Andropogoneae; sin embargo, la falta de información sistemática sobre muchos de estos taxa impide este análisis ideal.

Los caracteres y estados del carácter considerados en este análisis cladístico son:

1. Células cortas pareadas vs. células cortas solitarias.
2. Nervadura central formada por varios o muchos haces vasculares (sección transversal) vs. nervadura central, al menos en algunas especies, formada por un solo haz vascular (sección transversal).
3. Clorénquima inconspicuo o incompletamente radiado vs. clorénquima completamente radiado.
4. Células largas rectangulares vs. células largas cuadrangulares.
5. Ambas vainas parenquimáticas (interna y externa) presentes vs. solamente vaina parenquimática externa presente.
6. Espiguillas sésil y pedicelada similares vs. espiguillas sésil y pedicelada diferentes.
7. Espiguilla pedicelada reducida vs. espiguilla pedicelada ausente.
8. Espiguilla pedicelada ausente, pero el pedicelo presente vs. espiguilla pedicelada y pedicelo ausentes.
9. Espiguillas pareadas (ramérulos) arregladas en forma de panícula vs. espiguillas pareadas (ramérulos) arregladas de cualquier otra forma.
10. Espiguillas pareadas (ramérulos) arregladas en racimos vs. espiguillas pareadas (ramérulos) arregladas digitalmente.
11. Espiguillas pareadas (ramérulos) sin espatas vs. espiguillas pareadas (ramérulos) con espatas.

Con base en la polarización de los caracteres se obtuvo la siguiente matriz (Cuadro 1). El estado plesiomórfico de los caracteres esta representado por el "0", mientras que el estado apomórfico se expresa por el número "1".

Dos clades principales se observan en el cladograma (Fig. 1). El primero incluye a *Sorghum*, *Sorghastrum* y *Cleistachne*. Estos géneros comparten la sinapomorfía

Cuadro 1. Distribución de los estados de los caracteres en algunos géneros de la tribu Andropogoneae.

TAXA	CARACTER										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Grupo Externo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sorghum</i>	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Sorghastrum</i>	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0
<i>Cleistachne</i>	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Dichanthium</i>	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0
<i>Bothriochloa</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Andropogon</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1

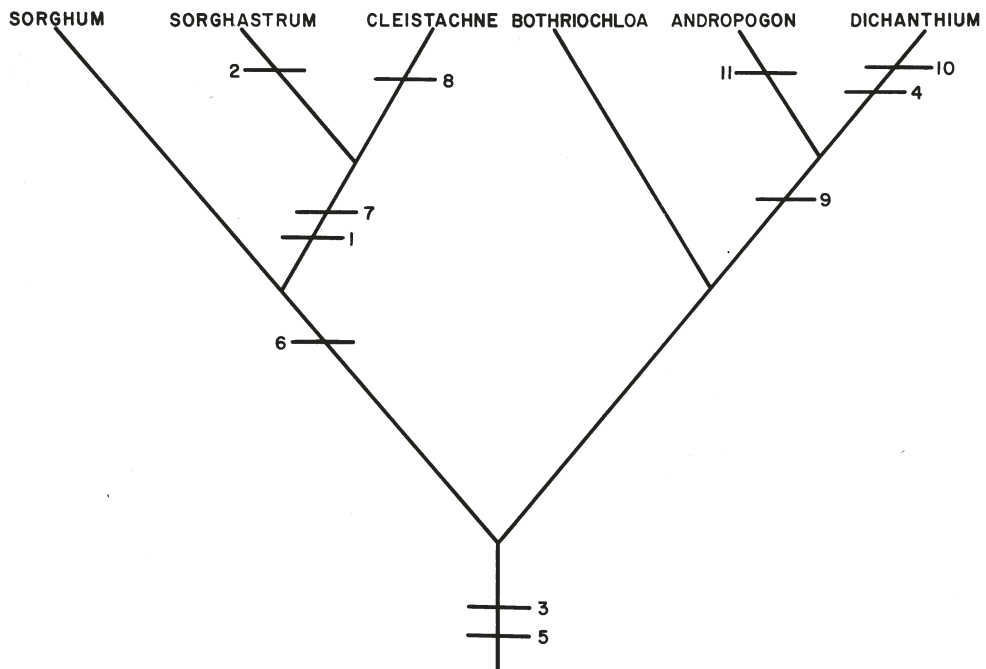


Fig. 1. Cladograma que muestra algunos géneros selectos de la tribu Andropogoneae. Barra sencilla = apomorfia, barra doble = homoplasia.

"espiguillas pediceladas ausentes", que de acuerdo con lo sugerido, representa una tendencia evolutiva muy importante en las *Andropogoneae*.

Sorghastrum y *Cleistachne* son grupos hermanos, ya que comparten dos sinapomorfias, "presencia de células cortas solitarias" y "espiguilla pedicelada ausente". Esta última, representa otro paso, en la tendencia hacia la reducción de la unidad pareada de las *Andropogoneae*. En apoyo a esta información Celarier (1959) sugirió una misma línea evolutiva para *Cleistachne* y *Sorghastrum*.

Cleistachne muestra la apomorfia "espiguilla pedicelada y pedicelo ausentes". Con este género, la tendencia evolutiva hacia la reducción y supresión de la espiguilla pedicelada en las *Andropogoneae*, probablemente ha llegado a su fin.

Sorghastrum, a su vez, muestra la apomorfia "nervadura central, al menos en algunas especies, formada por un solo haz vascular". Ya que las *Panicoidae* generalmente desarrollan nervaduras compuestas (formadas de varios haces vasculares) (Metcalfé, 1960), este estado avanzado puede representar un importante paso evolutivo. Se sugiere tentativamente, que la reducción en el número y complejidad del tejido vascular representa una innovación reciente en las *Andropogoneae*, hacia la adaptación a zonas más secas.

Como se muestra en el cladograma, *Sorghum* probablemente representa parte del grupo genómico ancestral de donde se originaron *Sorghastrum* y *Cleistachne*. Además, se observa que *Cleistachne* constituye una entidad taxonómica más avanzada que *Sorghastrum*, pero que probablemente se originó a partir de esta última.

El segundo clade está representado por los géneros *Dichanthium* y *Andropogon*. Con base en este análisis, estos dos géneros representan un grupo monofilético que comparte la sinapomorfia "inflorescencia no paniculada". Clayton y Renvoize (1986) afirman que las panículas terminales están presentes en algunos de los géneros más primitivos de las *Andropogoneae* y que, además, existe una clara tendencia hacia la reducción de la inflorescencia (formación de racimos simples o digitados). Esta reducción de la inflorescencia es evidente en *Dichanthium* y *Andropogon* pues ninguno de los dos presenta un arreglo en panícula. *Dichanthium* muestra la apomorfia "inflorescencia digitada", en donde se pone de manifiesto una fuerte multiplicación de ramas axilares (Clayton y Renvoize, 1986). Por su parte, *Andropogon* denota la condición avanzada de "inflorescencia cubierta por una espata". Con respecto a este punto, se sugiere que la espata representa una protección externa y secundaria de los elementos reproductivos de las plantas.

Con base en la información obtenida y el resultado del cladograma, se observa que no existe una relación filogenética estrecha entre *Bothriochloa* y el resto de los géneros estudiados.

Filogenia de las especies del género *Sorghastrum*

A partir de los resultados del análisis filogenético del género *Sorghastrum* y algunos géneros relacionados, el entendimiento de las relaciones evolutivas de las especies de *Sorghastrum* es el siguiente paso. Este análisis representa el primer intento en organizar todas las especies del género *Sorghastrum* dentro de un marco filogenético.

Con respecto a la selección del grupo externo, se escogió el género *Sorghum*. Tal decisión se basa en la estrecha relación de este último con *Sorghastrum*, así como por ser el posible tronco principal de la subtribu *Sorghineae* o su rango taxonómico equivalente (Clayton y Renvoize, 1986, Hartley, 1958 y Keng, 1939), a donde pertenece *Sorghastrum*.

Los caracteres y estados de carácter considerados en este análisis cladístico son:

1. Espiguilla pedicelada presente vs. espiguilla pedicelada ausente.
2. Arista geniculada vs. arista no geniculada.
3. Largo de la arista hasta 6 cm de largo vs. largo de la arista de más de 6 cm de largo.
4. Segunda gluma glabra vs. segunda gluma pubescente.
5. Espiguillas claras vs. espiguillas oscuras.
6. Inflorescencia bilateral vs. inflorescencia unilateral.
7. Hábito erecto o ligeramente decumbente vs. hábito trepador.
8. Plantas perennes vs. plantas anuales.
9. Células intercostales cortas, angulares vs. células intercostales cortas, redondeadas.
10. Células intercostales cortas y angulares, más largas que anchas vs. células intercostales cortas y angulares, cuadrangulares.
11. Aguijones presentes vs. aguijones ausentes.
12. Aguijones de un solo tipo vs. aguijones de dos tipos.
13. Aguijones con la base tan larga, más corta o ligeramente más larga que los estomas vs. aguijones con la base al menos dos veces más larga que los estomas.
14. Pelos unicelulares ausentes vs. pelos unicelulares presentes.
15. Zona de la costa formada por más de una hilera de células vs. zona de la costa formada por una sola hilera de células.
16. Tamaño del estoma en la cara abaxial mayor de 3 μm vs. tamaño del estoma en la cara abaxial menor de 3 μm .
17. Cuerpos de sílice alargados verticalmente, presentes en la zona intercostal vs. cuerpos de sílice alargados verticalmente ausentes en la zona intercostal.
18. Nervio central compuesto (formado por varios haces vasculares) vs. nervio central simple (formado por un solo haz vascular).
19. Período de floración en otoño vs. período de floración en primavera.
20. Habitat terrestre vs. habitat pantanoso o de turbera.
21. Habitat correspondiente a climas templados (bosque de pino-encino) vs. habitat correspondiente a climas secos.
22. Habitantes del hemisferio sur vs. habitantes del hemisferio norte.

En la siguiente matriz (Cuadro 2) se incluyen todos los estados de los caracteres para cada una de las especies de *Sorghastrum*.

Tres clades principales se observan en el cladograma (Fig. 2). El primero (clade A) contiene ocho especies sudamericanas, una presente en México, Centro y Sudamérica y una última que habita en África. Todos estos taxa pertenecen a un solo grupo, definido por el estado derivado del carácter 21 (presentes en climas secos). Además el clade está formado por tres conjuntos, así como por cuatro especies que no pudieron ser ensambladas.

Cuadro 2. Distribución de los estados de los caracteres en las especies del género *Sorghastrum*.

TAXON	CARACTER																					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Grupo Ext.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>balansae</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0
<i>brunneum</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1
<i>chaseae</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0
<i>contractum</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>elliottii</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1
<i>incompletum</i>	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0
<i>minarum</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0
<i>nudipes</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1
<i>nutans</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1
<i>pellitum</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0
<i>rigidifolium</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0
<i>scaberrimum</i>	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0
<i>secundum</i>	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1
<i>setosum</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0
<i>stipoides</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>trichopus</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0
<i>viride</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1

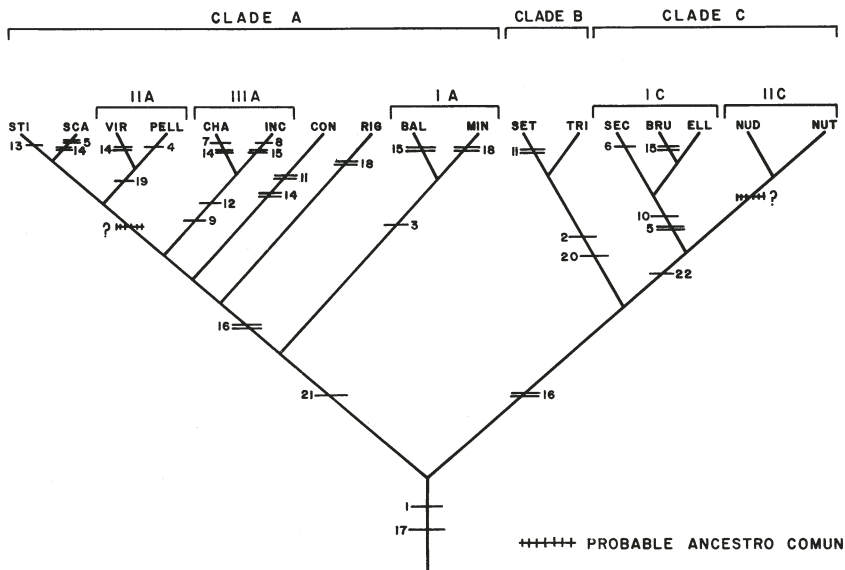


Fig. 2. Cladograma que muestra las especies de *Sorghastrum*. Barra sencilla = apomorfia, barra doble = homoplasia.

El primer grupo (IA) corresponde a *S. minarum* y *S. balansae* y está definido por la sinapomorfía "largo de la arista de más de 6 cm". A su vez, este grupo monofilético queda excluido del resto de las especies de *Sorghastrum* debido a la carencia de la sinapomorfía "tamaño del estoma en la cara abaxial menor de 30 μm ".

El segundo grupo monofilético (IIA) está formado por *S. pellitum* y *S. viride*. Ambas especies comparten la sinapomorfía "período de floración en primavera", además de muchas similitudes y evidencias (formas intermedias) que sugieren posiblemente procesos de hibridación entre estas dos especies (Dávila, 1988). *S. pellitum* muestra la apomorfía "segunda gluma pubescente".

El tercer grupo (III A) que se observa en este cladograma está constituido por *S. chaseae* y *S. incompletum*. Se considera monofilético por compartir las sinapomorfías "aguijones de dos tipos" y "células intercostales cortas, redondeadas". Estas dos especies poseen características singulares y distintivas dentro del género. *S. chaseae* es la única especie en *Sorghastrum* que muestra un hábito trepador. Por otro lado, *S. incompletum* es la sola especie en *Sorghastrum* de duración anual. En ambos casos, sus características peculiares representan sus respectivas apomorfías.

El cuarto y último agregado del clade A, está formado por *S. stipoides*, *S. scaberrimum*, *S. rigidifolium* y *S. contractum*. Estas especies, de acuerdo con la información disponible, no comparten ninguna condición derivada o sinapomorfía.

El segundo clade (Clade B) es un grupo muy especializado y definido. Está formado por *S. setosum* y *S. trichopus*, que comparten las sinapomorfías "arista recta" y "habitat pantanoso o de turbera". Se sugiere que este clade representa una línea evolutiva muy avanzada que se ha establecido venturosamente en lugares cenagosos.

El tercer y último clade (Clade C) está formado por cinco especies primordialmente americanas y se considera un grupo distinto, por compartir la sinapomorfía "habitando en el hemisferio norte". Es importante tomar en cuenta que todas estas especies se distribuyen en Norteamérica. En este clade se distinguen dos grupos. El primero (IC), está formado por *S. elliotii*, *S. brunneum* y *S. secundum*. Con base en la apomorfía "inflorescencia unilateral" se define a *S. secundum* como un taxon más apartado de *S. elliotii* y *S. brunneum*. Finalmente, el último grupo (IIC) está formado por *S. nutans* y *S. nudipes* que probablemente comparten alguna condición derivada (desconocida en este trabajo). Además, estas dos especies son morfológicamente similares y quizá constituyen un grupo diferente, pero emparentado con el resto de las especies norteamericanas.

DISCUSION

Con toda esta información extraída del cladograma con más parsimonia, se propone la siguiente hipótesis de trabajo: *Sorghastrum minarum* y *S. balansae* (Clade IA) representan los taxa con menos condiciones apomórficas, por lo que estos taxa se consideran los más primitivos dentro de *Sorghastrum*. Es un grupo monofilético, en donde probablemente un taxon se originó a partir del otro. Parece ser que *S. balansae* probablemente se generó a partir de una línea evolutiva de *S. minarum*.

Dentro de este mismo clade, las especies *S. minarum* de Sudamérica y *S. rigidifolium* de África presentan la misma homoplasia. Tal condición homoplásica puede

interpretarse desde dos puntos de vista. En primer lugar la condición homoplásica puede expresar que la estrecha relación filogenética de *S. minarum* y *S. rigidifolium* es sólo aparente, debido a procesos evolutivos de paralelismo y convergencia principalmente. La segunda interpretación sugiere una real y estrecha relación filogenética entre la planta sudamericana y la africana. Cladísticamente, este último punto de vista resulta con más parsimonia y sugiere que *S. minarum* representa el linaje americano que está más relacionado a *S. rigidifolium*, que a su vez se reconoce como la más primitiva entre las dos especies africanas.

Con respecto a las especies americanas *S. chaseae* y *S. incompletum* (III A), se les considera estrechamente relacionadas. Con base en el probable lugar de origen del género *Sorghastrum* (ver Consideraciones Biogeográficas), *S. chaseae* posiblemente representa una línea evolutiva más primitiva que *S. incompletum*, de donde esta última especie eventualmente pudo haber surgido.

Los dos últimos grupos por mencionar, incluidos dentro del clade A son: el formado por *S. viride* y *S. pellitum* (II A) y uno posible constituido por *S. stipoides* y *S. scaberrimum*, aunque con la información disponible no hay evidencias que confirmen esta sugerencia. Estas especies son estrictamente sudamericanas y parecen formar un grupo de entidades bastante relacionadas, quizá hermanas.

El tercer clade (Clade C) está formado principalmente por especies norteamericanas. Se considera un grupo distinto por compartir la sinapomorfia "habitando en el hemisferio norte". Además en términos generales, todo este grupo de especies parecen mejor adaptadas a ambientes templados.

Por último tenemos al clade más distintivo de los tres existentes (Clade B), que está formado por las especies *S. setosum* y *S. trichopus*. Se sugiere que representa una línea evolutiva reciente y muy diferente del resto de las líneas evolutivas en *Sorghastrum*. La estrategia de este grupo parece haber estado encaminada a su establecimiento en lugares de suelo húmedo y pantanoso.

CONCLUSIONES

Sorghastrum minarum y *S. balansae* (IA) representan los taxa con el menor número de estados derivados. Por lo tanto, se consideran las especies más primitivas del género *Sorghastrum*. Este grupo es monofilético y probablemente *S. minarum* se originó a partir de alguna línea evolutiva de *S. balansae*. Dentro del mismo clade, *S. minarum* del continente americano y *S. rigidifolium* de Africa, muestran igual condición homoplásica. Se sugiere en este trabajo que *S. minarum* es la especie del Nuevo Mundo más relacionada con *S. rigidifolium*, la cual, a su vez, se considera como la más primitiva del Viejo Mundo.

Las especies americanas *S. chaseae* y *S. incompletum* están muy relacionadas. Se sugiere que *S. chaseae* posiblemente representa una condición más primitiva que *S. incompletum*. Consecuentemente, se considera que a partir de una línea evolutiva emergente de *S. chaseae*, se formó *S. incompletum*.

Las especies *S. viride* y *S. pellitum* están estrechamente relacionadas. Son muy similares en su morfología y se sugiere que comparten un antecesor común relativamente reciente. Por otro lado, *S. stipoides* y *S. scaberrimum* también parecen ser filogenética-

mente cercanas, sin embargo no se ha encontrado ninguna sinapomorfia en apoyo a esta hipótesis. En términos generales, estas cuatro especies están más relacionadas entre sí que con el resto de los taxa. En el cladograma, la línea punteada indica que a pesar de la carencia de alguna sinapomorfia que muestre la condición monofilética de estos cuatro elementos, se sugiere un antecesor común y reciente para todas ellas.

El tercer clade está formado por las plantas norteamericanas y se le considera como un grupo evolutivo más reciente que el anterior. Esto coincide con el patrón general de origen, radiación y migración de la tribu Andropogoneae, en el cual a excepción de algunos taxa, los géneros con especies distribuidas en ambos hemisferios, las pertenecientes al Nuevo Mundo, especialmente aquellas ubicadas en Norteamérica son de origen reciente. Sin embargo, no ha sido posible definir el punto de "unión" entre las especies sudamericanas y las norteamericanas. Con base en las áreas de distribución y en comparaciones morfológicas, la línea evolutiva perteneciente a *S. stipoides* parece ser la conexión más plausible con el hemisferio norte.

Sorghastrum nutans, especie ampliamente distribuida en el hemisferio norte del Nuevo Mundo, posiblemente se originó a partir de la línea evolutiva de *S. stipoides*. El cladograma obtenido muestra que *S. nudipes* es probablemente una línea relativamente reciente que emerge a partir del acervo genómico de *S. nutans*.

Un grupo monofilético bien definido es el formado por *S. elliotii*, *S. brunneum* y *S. secundum*. Las primeras dos especies están más relacionadas entre sí que con *S. secundum*. Esta última es probablemente de origen reciente y vive principalmente en Florida. Por otro lado, *S. elliotii* tiene un área de distribución más amplia, se localiza en el sureste de los Estados Unidos, rodeando a los Apalaches, pero está ausente en Florida. Finalmente, *S. brunneum* se localiza principalmente en la vertiente oriental de México, así como en el norte de Centro América. Se sugiere que posiblemente *S. brunneum* o algún grupo muy cercano a esta especie, fueron la fuente genética a partir de la cual se formaron *S. elliotii* y *S. secundum*.

Sorghastrum setosum del continente americano y *S. trichopus* de África parecen estar filogenéticamente muy relacionadas. Tales taxa representan el conjunto más avanzado dentro del género *Sorghastrum*. Sin embargo, no se vislumbra claramente el posible antecesor de este grupo, así como su relación con el resto de las especies.

CONSIDERACIONES BIOGEOGRAFICAS

Sorghastrum comprende 17 especies localizadas tanto en África como en América (Fig. 3). Ocho entidades son estrictamente sudamericanas (*S. minarum*, *S. balansae*, *S. contractum*, *S. chaseae*, *S. pellitum*, *S. viride*, *S. scaberrimum* y *S. stipoides*). Dos especies sólo se conocen de África (*S. rigidifolium* y *S. trichopus*). Dos se distribuyen en México, Centroamérica y Sudamérica (*S. incompletum* y *S. setosum*). Una especie se localiza en México y Centroamérica (*S. brunneum*). Finalmente, cuatro taxa están restringidos a Norteamérica (*S. elliotii*, *S. secundum*, *S. nudipes* y *S. nutans*).

No es posible ofrecer por el momento una explicación razonable de las rutas de migración del género, así como de los patrones de distribución de cada una de las especies. Sin embargo, con base en los resultados del análisis filogenético anterior, así como la



Fig. 3. Distribución del género *Sorghastrum* en el mundo.

actual y posible distribución pasada de los taxa, se intentan a este respecto algunas consideraciones.

En primer término, *Sorghastrum* probablemente se originó a partir de un grupo ancestral, que bien pudo ser *Sorghum* o algún linaje cercano a este género. El surgimiento de *Sorghastrum* pudo haber ocurrido en lo que actualmente corresponde al este de Sudamérica y/o el oeste de África. Esta hipótesis se basa en los resultados del análisis filogenético, indicador del hecho de que las especies más primitivas, *S. minarum* y *S. balansae* (que habitan el este de Sudamérica), están estrechamente relacionadas con *S. rigidifolium* (que vive en el oeste de África).

Como segundo punto se propone que a raíz de ulteriores movimientos de migración y consecuente radiación de *Sorghastrum* en Sudamérica, se formó un nuevo acervo de especies en esa masa continental. Como se ve en el cladograma, *S. stipoides*, *S. scaberrimum*, *S. viride*, *S. pellitum* y *S. contractum* están filogenéticamente relacionadas, además de que muy frecuentemente presentan áreas de distribución sobrepuestas. De ahí cabe deducir que, probablemente, la zona donde habitan estos taxa sudamericanos representa un antiguo centro de especiación para el género *Sorghastrum*.

En tercer término, se observa que algunas especies estrechamente ligadas entre sí presentan patrones de distribución disyuntos. *S. setosum*, planta ampliamente distribuida en el continente americano, está filogenéticamente relacionada con la especie africana, *S. trichopus*. También, *S. chauseae* de Sudamérica está muy vinculada a *S. incompletum*, que habita en México y Centroamérica. Estas disyunciones de taxa emparentados, sugieren

que habita en México y Centroamérica. Estas disyunciones de taxa emparentados, sugieren tres hipótesis. En primer término que los posibles antecesores tuvieron que habitar en lugares geográficamente intermedios con respecto a los actuales sitios de distribución de estas especies. También puede pensarse que el área fue originalmente continua para interrumpirse con posterioridad. Finalmente, también existe la posibilidad de dispersión a larga distancia. Por las características del grupo y la historia geológica del área en cuestión, la segunda y tercera hipótesis parecen menos plausibles, por lo tanto, aquella que sugiere la existencia de antecesores en lugares geográficamente intermedios parecería más adecuada. En consecuencia, este razonamiento dirige la atención hacia problemáticas ligadas con la tectónica de placas. Desafortunadamente, debido a la falta de información comparativa no se puede llegar a mayores inferencias con respecto a este tema.

Como cuarto y último punto, se sugiere que las especies norteamericanas representan un grupo de formación relativamente reciente. Como se ha indicado anteriormente, no existe indicio que señale a algún taxon como el elemento conectivo entre Norte y Sudamérica.

Las explicaciones más convenientes con respecto a las relaciones biogeográficas de las especies de *Sorghastrum* pueden ser muy variadas. Fenómenos de migración, posibles procesos de dispersión de larga distancia y principalmente tectónica de placas, deben tomarse en cuenta. Sin embargo, la carencia de registros fósiles, aunada a la falta de información comparativa de otros taxa emparentados impiden llegar a conclusiones más precisas.

AGRADECIMIENTOS

Gracias a los Dres. Fernando Chiang Cabrera, Thomas Wendt y Jerzy Rzedowski, así como a los revisores anónimos por su amabilidad en leer y corregir este trabajo.

LITERATURA CITADA

- Celarié, R. P. 1959. Cytotaxonomy of the Andropogoneae IV. Subtribe Sorghaeae. *Cytologia* 24(3): 285-303.
- Clayton, W. D. 1972. The awned genera of Andropogoneae. *Studies in the Gramineae*. Kew Bull. 27(3): 457-474.
- Clayton, W. D. y S. A. Renvoize. 1986. *Genera graminum. Grasses of the World*. Kew Bull. Add. Series XIII. Londres. 389 pp.
- Dávila A., P. 1988. Systematic revision of the genus *Sorghastrum* (Poaceae: Andropogoneae). Tesis Doctoral. Iowa State University. Ames, Iowa. 333 pp.
- Duncan, T. y T. F. Stuessy. 1984. *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history*. Columbia University Press. Nueva York. 312 pp.
- Funk, V. A. y T. F. Stuessy. 1978. Cladistics for the practicing plant taxonomist. *Syst. Bot.* 3: 159-178.
- Hartley, W. 1958. Studies on the origin, evolution and distribution of the Gramineae. I. The tribe Andropogoneae. *Austral. J. Bot.* 6: 111-128.
- Hennig, W. 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag. Berlin.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. D. Dwight Davis and Rainer Zangerl, Tr. University of Illinois Press. Urbana.
- Keng, Y. L. 1939. The gross morphology of Andropogoneae. *Sinesia* 10: 273-343.
- Metcalfe, C. R. 1960. *Anatomy of the monocotyledons*. Vol. I. Gramineae. Clarendon Press. Oxford. 731 pp.

Nash, G. V. 1901. Poaceae (pars.). In: Britton, N. L. Manual of the Flora of the Northern States and Canada. Henry Holt and Co. Nueva York. 638 pp.

APENDICE

Lista y distribución general de las 17 especies reconocidas del género *Sorghastrum*.

1. *Sorghastrum balansae* (Hackel) Dávila Brasil
Paraguay
2. *Sorghastrum brunneum* Swallen México
Centroamérica
3. *Sorghastrum chaseae* Swallen Brasil
4. *Sorghastrum contractum* (Hackel) Kuhl. & Kuhn Brasil
Guyana
5. *Sorghastrum elliottii* (Mohr) Nash Estados Unidos
6. *Sorghastrum incompletum* (Presl) Nash México
Centroamérica
Colombia
Venezuela
7. *Sorghastrum minarum* (Nees) Hitchcock Argentina
Paraguay
Bolivia
Brasil
8. *Sorghastrum nudipes* Nash México
9. *Sorghastrum nutans* (L.) Nash Canadá
Estados Unidos
México
10. *Sorghastrum pellitum* (Hackel) Parodi Argentina
Brasil
Paraguay
Uruguay
11. *Sorghastrum rigidifolium* (Stapf) Chippindall Senegal
Malí
Volta
Nigeria
Rep. Dem. Afr.
Etiopía
Sudáfrica
12. *Sorghastrum scaberrimum* (Nees) Herter Brasil
13. *Sorghastrum secundum* (Elliott) Nash Estados Unidos

14. *Sorghastrum setosum* (Grisebach) Hitch. México
Centroamérica
Caribe
Colombia
Venezuela
Brasil
Uruguay
Paraguay
Bolivia
Argentina
15. *Sorghastrum stipoides* (HBK.) Nash Colombia
Venezuela
Perú
Bolivia
Argentina
Brasil
16. *Sorghastrum trichopus* (Stapf) Pilger Angola
Bechuanalandia
Rodesia
Zambia
Sudáfrica
17. *Sorghastrum viride* Swallen Argentina
Brasil
Paraguay
Uruguay