

ESTUDIO ANATOMICO COMPARATIVO DE LA LAMINA FOLIAR DE *ERAGROSTIS*
(POACEAE: CHLORIDOIDEAE) DE MEXICO

MARICELA GOMEZ SANCHEZ

Escuela de Biología
Facultad de Ciencias Naturales
Universidad Autónoma de Querétaro
Cerro de las Campanas s/n
76010 Querétaro, Qro.

Y

STEPHEN D. KOCH

Especialidad en Botánica
Instituto de Recursos Naturales
Colegio de Postgraduados
56230 Montecillo, Edo. de México

RESUMEN

Se comparan anatómicamente 41 especies mexicanas de *Eragrostis*. Con base en la estructura de la epidermis abaxial en vista superficial y la estructura interna vista en sección transversal de la lámina foliar, se ubican las especies estudiadas en diez grupos, uno de ellos dividido en tres subgrupos. Se encontraron diferencias sustantivas en la presencia de papilas; forma de estomas, micropelos y cuerpos de sílice; posición de los haces vasculares; presencia de una extensión adaxial de la vaina externa de los haces vasculares; distribución del esclerénquima abaxial y adaxial costal; distribución del esclerénquima abaxial intercostal; arreglo de las células buliformes e incoloras; y forma, arreglo y disposición del clorénquima, entre otras. *Eragrostis obtusiflora* y *E. spicata* son especies tan distintas entre las estudiadas que su ubicación genérica es dudosa.

ABSTRACT

Forty-one Mexican species of *Eragrostis* are compared anatomically. On the basis of the structure of the abaxial epidermis as seen in surface view and the inner structure as seen in cross section of the leaf blade, ten groups are recognized, one with three subgroups. Important differences were found in the presence of papillae; shape of the stomata, microhairs, and silica bodies; position of the vascular bundles; shape of the outer bundle sheath; presence of an adaxial extension of the outer bundle sheath; distribution of the costal abaxial and adaxial sclerenchyma; distribution of the intercostal abaxial sclerenchyma; distribution of the bulliform and colorless cells; and the arrangement and distribution of the chlorenchyma cells. *Eragrostis obtusiflora* and *E. spicata* are so distinctive among the species studied that their inclusion in *Eragrostis* is uncertain.

INTRODUCCION

Eragrostis Wolf (Chloridoideae: Eragrostideae) es uno de los géneros más diversos de la familia Poaceae. Comprende alrededor de 350 especies (Clayton y Renvoize, 1986) con una distribución mundial en las regiones tropicales y templadas y con su centro de diversidad en el sur de Africa (Harvey, 1948; Koch, 1978; Renvoize, 1983).

Este género, además de ser muy amplio, taxonómicamente es complejo y carece de una clasificación subgenérica que facilite su estudio. Todas las que se han presentado (Bentham, 1870; Clayton y Renvoize, 1986; Pilger, 1956; y otras) se basan en la morfología externa de la espiguilla y su manera de desarticularse. El resultado es que todas son similares e incluyen a más de la mitad de las especies en una sola sección (secc. *Eragrostis*, antes *Pteroessa* Doell) con una distribución mundial. Las demás se encuentran en varias secciones, típicamente con pocos componentes y de distribución más restringida.

Existen algunos trabajos que mencionan brevemente ciertos caracteres anatómicos del género (Brown, 1977; Ellis, 1977 y 1987; Koch, 1974; Ohoto-Omana, 1983; Palmer et al., 1985; Roy, 1964; Watson y Dallwitz, 1992), pero estas observaciones son fragmentarias y aisladas. Así, no existe en la literatura algún trabajo que exponga descriptiva y comparativamente la anatomía foliar de *Eragrostis* y sus especies.

En esta contribución se estudió la anatomía de la lámina foliar como herramienta adicional a la morfología externa, para ver si es factible usar tales caracteres para establecer agrupaciones y parentescos entre las más de 40 especies de *Eragrostis* de México, sobre todo aquellas ubicadas en la sección *Eragrostis*.

MATERIALES Y METODOS

Se elaboraron preparaciones anatómicas de epidermis abaxial en vista superficial y de la estructura interna vista en sección transversal, de dos o más especímenes de herbario de cada una de las 41 especies estudiadas (Apéndice). Se seleccionaron láminas basales maduras y, de su parte media, se tomó un fragmento de 1 cm de largo aproximadamente.

Para la preparación de la epidermis abaxial, se pusieron las muestras en hipoclorito de sodio a 6% (blanqueador comercial para uso doméstico) para ablandar el mesófilo y aclarar los tejidos; el tiempo de sumersión varió de 5 a 30 minutos, dependiendo de la consistencia de la lámina. Después de lavar la muestra en agua, se colocó sobre vidrio con la epidermis abaxial hacia abajo y se hizo un raspado directo con una navaja de afeitar bajo el estereomicroscopio, para separar la epidermis adaxial y los demás tejidos. La epidermis abaxial aislada se montó en jalea glicerizada, sin tinción, y con la superficie externa hacia arriba. La epidermis adaxial no se aisló debido a la presencia de surcos.

En el caso de las secciones transversales, las muestras se rehidrataron hirviéndolas en agua hasta 3 minutos. Se realizaron cortes manuales con una navaja de afeitar bajo el estereomicroscopio para obtener secciones tan finas y completas como fuese posible. Para aclarar los tejidos, se pusieron en hipoclorito de sodio (6%) durante 5 a 30 minutos. Se seleccionaron los mejores, se lavaron en agua, y se montaron en jalea glicerizada, sin tinción.

Los dibujos se elaboraron por observación directa en el microscopio compuesto o con ayuda de un microproyector. En el caso de la epidermis, están orientados de tal forma que el eje longitudinal de la lámina foliar aparece en posición horizontal en la ilustración, y la punta de la hoja hacia la derecha.

Se siguió la terminología de Ellis (1976, 1979) con algunas modificaciones.

El número de los taxa tratados aquí difiere del señalado por Beetle (1987), ya que no se consideraron las subespecies y variedades. También se eliminaron algunos sinónimos y aquellas especies que sólo se encuentran cultivadas.

RESULTADOS Y DISCUSION

La anatomía de la lámina foliar es útil, sobre todo en sección transversal, para lograr una clasificación de las especies mexicanas del género *Eragrostis* (incluso aquellas de la sección *Eragrostis*). El arreglo así obtenido está dado en diez grupos y uno de ellos está dividido en tres subgrupos (Cuadro 1). Esta disposición subgenérica se basa en caracteres anatómicos de la epidermis abaxial (Cuadro 2) y de la sección transversal (Cuadros 3 y 4) de la lámina foliar, los cuales se ilustran en las figuras 1-24.

Cuadro 1. Agrupación de las especies de *Eragrostis* de México de acuerdo con la anatomía foliar.

GRUPO I	GRUPO II	<i>E. tephrosanthos</i>
Subgrupo A	<i>E. glomerata</i>	<i>E. pringlei</i>
<i>E. acutiflora</i>		<i>E. cilianensis</i>
<i>E. secundiflora</i>	GRUPO III	<i>E. barrelieri</i>
<i>E. elliotii</i>	<i>E. sessilispica</i>	GRUPO VI
<i>E. maypurensis</i>		<i>E. hypnoides</i>
<i>E. spectabilis</i>	GRUPO IV	<i>E. contrerasii</i>
<i>E. simpliciflora</i>	<i>E. hirta</i>	GRUPO VII
<i>E. silveana</i>	<i>E. erosa</i>	<i>E. reptans</i>
<i>E. curtipedicellata</i>	<i>E. hirsuta</i>	GRUPO VIII
<i>E. plumbea</i>	<i>E. intermedia</i>	<i>E. spicata</i>
<i>E. bahiensis</i>	<i>E. guatemalensis</i>	GRUPO IX
<i>E. yucatanana</i>	<i>E. lugens</i>	<i>E. obtusiflora</i>
Subgrupo B	<i>E. palmeri</i>	
<i>E. ciliata</i>	<i>E. prolifera</i>	GRUPO X
<i>E. viscosa</i>	<i>E. excelsa</i>	<i>E. tenuifolia</i>
<i>E. tenella</i>	<i>E. curvula</i>	
Subgrupo C	GRUPO V	
<i>E. atrovirens</i>	<i>E. mexicana</i>	<i>E. swollenii</i>
	<i>E. pectinacea</i>	<i>E. tenuifolia</i>
	<i>E. pilosa</i>	

El grupo I incluye 15 especies en tres subgrupos, las cuales son muy similares entre sí. El carácter más destacado que las une es el ensanchamiento de dos de las células de la vaina externa del haz y la reducción en tamaño de las dos células que se orientan hacia la cara abaxial de la lámina y que están entre las ensanchadas. Esto permite la forma triangular de la vaina en los haces vasculares secundarios (Figs. 13-15). La epidermis es igual entre todos los componentes de los tres subgrupos, a excepción de *E. silveana* (Figs. 1-3).

El subgrupo A lo integran 11 especies, que se caracterizan por la existencia de una extensión adaxial de la vaina externa del haz; las células de parénquima por lo general faltan, o de estar presentes, son 1 ó 2 debajo de las células buliformes, el esclerénquima abaxial y adaxial se distribuye en trabas y las células del clorénquima son de forma alargada (Cuadro 4, Fig. 13). Entre las especies de este subgrupo A, *Eragrostis silveana* es excepcional ya que muestra algunos cuerpos de sílice en forma de cruz (Fig. 1); fuera de ello, es muy similar a las demás, sobre todo a *E. spectabilis* (Fig. 2) y a *E. curtipedicellata* (Fig. 3). Lo anterior apoya la hipótesis de que *E. silveana* es producto de hibridación entre los dos últimos taxa mencionados (Harvey, 1975).

Las especies del subgrupo B se distinguen por carecer de una extensión adaxial de la vaina externa del haz y de células incoloras, por tener el esclerénquima adaxial en trabas sobre los haces vasculares primarios y en pequeñas hebras sobre los haces vasculares secundarios, así como por tener las células del clorénquima alargadas (Cuadro 4; Fig. 14). *Eragrostis atrovirens* define el subgrupo C; éste se diferencia del subgrupo A por la ausencia de células incoloras y del B por la distribución del esclerénquima adaxial en trabas solamente. Asimismo, difiere de A y B, porque en el clorénquima unas células son alargadas y aquellas que están debajo de las células buliformes, son grandes y redondas (Cuadro 4; Fig. 15).

Atendiendo a la morfología externa, estas especies del grupo I también son muy similares entre sí. Harvey (1948) las ubica en las subsecciones *Spectabilis* y *Oxylepides* de la sección *Eueragrostis* (sic).

El grupo II está representado por *E. glomerata*, en la cual las regiones costal e intercostal de la epidermis no se distinguen claramente, las células largas son mucho más largas que anchas, los cuerpos de sílice son solamente en forma de pesa, los micropelos bicelulares están ausentes y las células cortas costales se encuentran en pares o hileras, mientras que las intercostales faltan (Fig. 4); su estructura interna también es única. La mayor parte del clorénquima está dispuesto en forma irregular y sus células son de forma y tamaño variables. Hay poco desarrollo de esclerénquima abaxial y adaxial y sus células tienen paredes delgadas (Fig. 16).

En función de su hábitat acuático, esta especie tiene hojas muy suaves, lo que dificultó la obtención de las preparaciones anatómicas y el montaje de las mismas. Por ello, y por la escasez de colectas de México, no fue posible contar con más especímenes disponibles y en buenas condiciones.

Eragrostis sessilispica es el único integrante del grupo III. La planta tiene en su epidermis abundantes ganchos y los cuerpos de sílice son escasos (Fig. 5). En su estructura interna los haces vasculares terciarios siempre están presentes alternando con los primarios y secundarios. La vaina externa del haz tiene forma de herradura en algunos haces vasculares; el esclerénquima es copioso y en la cara adaxial las trabas toman forma de "T". Las células buliformes se presentan en dos grupos por cada surco adaxial (Fig. 17).

Cuadro 2. Comparación de los caracteres diferenciales de epidermis abaxial, en los grupos de especies de *Eragrostis*. Guión = ambos estados de carácter presentes en la misma especie. Coma = ambos estados de carácter presentes en el grupo pero en diferentes especies. B=D = célula basal casi igual a la distal. B>D = célula basal más larga que la distal.

Carácter	GRUPOS									
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Forma de estomas	elíptica-rómbica	elíptica	elíptica	elíptica-rómbica	elíptica-rómbica	elíptica-rómbica	rómbica	elíptica-rómbica	elíptica	rómbica
Forma de las células cortas intercostales	alta y estrecha-cuadrada	ausentes	alta y estrecha-cuadrada	alta y estrecha-cuadrada	alta y estrecha-cuadrada	alta y estrecha-ausente	alta y estrecha-ausente	alta y estrecha	alta y estrecha	alta y estrecha-cuadrada
Papilas intercostales	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	presentes	ausentes
Púas costales	presentes, ausentes	presentes	ausentes	presentes, ausentes	presentes, ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes
Distribución de ganchos	ausentes	ausentes	costales	intercostales, ausentes	intercostales, ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes
Forma de micropelos	alargada, claviforme	ausentes	alargada, inflada	claviforme	alargada, claviforme	claviforme	claviforme, alargada	claviforme	ausentes	alargada-claviforme
Longitud proporcional de la célula basal del micropelo	B>D, B=D	ausentes	B=D	B=D, B>D	B>D	B>D	B>D	B>D	ausentes	B>D
Forma de los cuerpos de sílice	silla de montar, pesa, cruz	pesa	silla de montar (escasos)	silla de montar	silla de montar, pesa	silla de montar, pesa	pesa	silla de montar	silla de montar	silla de montar
Macropelos intercostales	ausentes	ausentes	ausentes	presentes, ausentes	ausentes, presentes	presentes	presentes	ausentes	ausentes	ausentes
Disposición de las células cortas costales	pares-hilera	pares-hilera	pares	pares-hilera	pares-hilera	pares-hilera	pares-hilera	pares-hileras	pares-hileras	pares-hileras
Diferenciación de las regiones intercostal y costal	clara	no clara	clara	clara	clara	clara	clara	clara	clara	clara

Cuadro 3. Comparación de los caracteres diferenciales en sección transversal, en los grupos de especies de *Eragrostis*. HV = haces vasculares. HVP = haces vasculares primarios. HVS = haces vasculares secundarios. Guión = ambos estados de carácter presentes en la misma especie. Coma = ambos estados de carácter presentes en el grupo pero en diferentes especies. Doble asterisco = haces vasculares secundarios ausentes.

Carácter	GRUPOS									
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Posición de los HV en la lámina	centro	centro	centro	centro	centro	hacia la cara abaxial	centro	centro	centro	centro
Haces vasculares terciarios	ausentes, presentes	presentes, ausentes	presentes	ausentes, presentes	ausentes, presentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes, presentes
Forma de la vaina externa en HVP	"U" invertida, redonda, triangular	"U" invertida	"U" invertida-herradura	"U" invertida	redonda	semicircular	redonda	"U" invertida	ovada	redonda
Forma de la vaina externa en HVS	triangular	triangular	herradura	ovada	redonda	semicircular	redonda	ovada	**	ovada
Interrupción de la vaina externa en HVP	abaxial	abaxial	abaxial	abaxial, abaxial y adaxial	abaxial	abaxial	abaxial	abaxial	ausente	abaxial
Interrupción de la vaina externa en HVS	ausente	ausente	abaxial	abaxial-ausente	ausente	abaxial	ausente	abaxial	**	ausente
Extensión de la vaina externa del haz	adaxial-ausente	adaxial	adaxial-ausente	adaxial-ausente	ausente	ausente	ausente	adaxial	adaxial	ausente
Distribución del esclerénquima abaxial en HVS	traba	traba	traba	traba	hebra-traba	traba	traba	traba	**	traba-hebra
Distribución del esclerénquima abaxial intercostal	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente	hebra	ausente	ausente
Distribución del esclerénquima adaxial en HVP	traba	traba	traba	traba	traba	hebra	traba	traba	traba	traba-hebra
Distribución del esclerénquima adaxial en HVS	traba-hebra	traba-hebra	traba	traba	hebra	hebra-ausente	hebra	traba	**	traba-hebra
Disposición del clorénquima	radial, irregular	irregular	radial	radial	radial	radial	radial	radial	radial	radial
Forma de las células del clorénquima	alargada, redonda-irregular	alargada-redonda-irregular	alargada	alargada-irregular	alargada	alargada	alargada	alargada	alargada	alargada
Continuidad del clorénquima entre HV	continuo	continuo	continuo	continuo	continuo	continuo	continuo	interrumpido	interrumpido	continuo
Arreglo de las células incoloras	1-2 células	ausentes	1-2 células	1-2 células	ausentes-1-2 células	ausentes	ausentes	en columna	en columna	ausentes, 1-2 células
Grupos de células buliformes en el surco adaxial	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1

De acuerdo con el estudio morfológico de Harvey (1948), esta especie se ubica en la sección *Acantocladus* al lado de *E. obtusiflora*; sin embargo, los resultados de nuestra investigación anatómica no apoyan tal opinión.

Cuadro 4. Comparación de los caracteres diferenciales en los subgrupos del grupo I de especies de *Eragrostis*. Guión = ambos estados de carácter presentes en la misma especie. Coma = ambos estados de carácter presentes en el grupo, pero en diferentes especies.

Carácter	SUBGRUPOS		
	A	B	C
Extensión adaxial de la vaina externa del haz	presente	ausente	presente
Células incoloras	presentes, ausentes	ausentes	ausentes
Disposición del esclerénquima adaxial	traba	traba- hebra	traba
Forma de las células del clorénquima	alargada	alargada	alargada- redonda

El grupo IV con 10 especies se distingue entre otros caracteres porque las células de la vaina externa de los haces vasculares tienen aspecto y tamaño uniformes, de tal manera que la vaina es ovada en los haces secundarios (Fig. 18). La epidermis presenta, entre otras características, micropelos claviformes, los cuerpos de sílice en forma de silla de montar, los estomas son elípticos o rómbicos, y puede o no tener ganchos intercostales y púas costales (Figs. 6, 7).

Eragrostis intermedia y *E. hirta* se trataron sin considerar sus variedades. En lo que se refiere a *E. guatemalensis*, se revisaron dos especímenes citados por Witherspoon (1975). Uno de ellos (*Ventura 1729*, CHAPA, ENCB) es muy similar a *E. intermedia* (Fig. 7). El otro (*Sohns 540*, US), de la misma localidad que el anterior, se distingue por la presencia de púas, ganchos y macropelos en la epidermis (Fig. 6). Esta diferencia, no obstante, carece de mayor significado, pues es bien conocido que dichas estructuras son notablemente plásticas en función de las condiciones ambientales.

A las especies del grupo IV también se les ha asociado considerando su morfología externa y se les ha incluido en la subsección *Hirsutae* (Harvey, 1948) o en el complejo denominado *E. intermedia* (Witherspoon, 1975). *E. excelsa* y *E. prolifera* se separan del resto y se incluyen en la subsección *Excelsae* (Harvey, 1948). Sin embargo, las características anatómicas indican que no hay una discrepancia sobresaliente que las aleje del conjunto.

El grupo V reúne a siete especies, en todas las cuales la epidermis es muy similar (Fig. 8). *E. barrelieri* y *E. cilianensis* divergen del resto porque tienen glándulas y los

micropelos bicelulares son más largos (Fig. 9). Estos últimos no son de suficiente importancia para indicar su separación, pues la diferencia no es cualitativa. En su estructura interna, el grupo se distingue porque la vaina externa del haz es redonda y está completa en los haces vasculares secundarios, mientras que en los primarios está interrumpida por células de esclerénquima abaxial. Este último, al igual que el adaxial se distribuyen en pequeñas hebras frente y sobre los haces vasculares secundarios. Las células incoloras por lo general faltan y, de existir, se presentan en número de 1 ó 2, la vaina externa del haz carece de una extensión adaxial, y las células del clorénquima son todas alargadas y estrechas (Fig. 19).

La morfología externa de tales especies las ubica en las subsecciones *Cilianenses* y *Pectinaceae* de la sección *Eueragrostis* de Harvey (1948) o en las subsecciones *Leptostachyae* y *Megastachya*, según Pilger (1956). Koch (1974), las trata en el llamado complejo *E. pectinacea-pilosa*, con la salvedad de *E. barrelieri*, *E. cilianensis* y *E. mexicana*. Aunque estas tres son morfológicamente distintas, no encontramos evidencias anatómicas que las separen.

Eragrostis hypnoides y *E. contrerasii* se reconocen como grupo VI. Su epidermis tiene las características comunes del género. Los macropelos se observaron en la parte abaxial de la lámina en ambas especies antes de proceder a la obtención de la epidermis. Sin embargo, posiblemente fueron removidos durante el proceso y por ello no resultaron evidentes en las preparaciones (Fig. 10). Este grupo se destaca porque la sección transversal de la lámina muestra los haces vasculares asentados hacia la cara abaxial sobre unas cuantas células de esclerénquima con paredes delgadas, la vaina externa del haz es semicircular, la distribución del esclerénquima adaxial se observa en pequeñas hebras y a veces no es evidente, faltan las células incoloras, y las buliformes son pequeñas (Fig. 20).

Algunos autores asocian a las dos especies con *E. reptans* porque las tres se desarrollan generalmente en ambientes húmedos y son fuertemente estoloníferas. No obstante, las características anatómicas muestran una clara separación de *E. reptans* con respecto a *E. hypnoides* y *E. contrerasii*.

Eragrostis reptans se distingue como grupo VII. Su epidermis muestra una clara diferencia entre las regiones costal e intercostal, presenta micropelos bicelulares muy largos (140-220 μm), macropelos unicelulares abundantes, células cortas costales en pares o en hileras de hasta 14 células y cuerpos de sílice en forma de pesa solamente (Fig. 11). En su estructura interna presenta los haces vasculares situados al centro de la lámina, su vaina externa es redonda y está completa (excepto en los haces primarios donde se interrumpe por el esclerénquima abaxial) (Fig. 21).

Nicora (1962) revalida esta especie como perteneciente a *Neeragrostis*, considerando la condición dioica y el ovario con dos estilos muy largos al igual que estigmas grandes y plumosos que emergen del ápice del antecio durante la antesis. Asimismo señala la presencia de pelos epidérmicos con la célula basal cilíndrica y muy alargada, mientras que la apical es oblonga y glandulosa.

Las características anatómicas que nosotros encontramos coinciden en parte con lo que señala Nicora, sin embargo, no es justificable separar a *E. reptans* como género independiente. Su estructura interna es similar a la del grupo V (Fig. 19) y los micropelos bicelulares tan largos posiblemente tienen relación con su función como glándulas (Koch, 1978; Metcalfe, 1969).

El grupo VIII está representado por *E. spicata* cuya epidermis tiene las características comunes del género. En su estructura interna se distingue porque la vaina externa en los haces vasculares secundarios es ovada, se observa interrumpida en el lado abaxial y es evidente la presencia de una vaina interna. Además, el clorénquima está dispuesto estrictamente en forma radial y las células de parénquima incoloro se disponen en una columna que atraviesa el mesófilo y se conecta con pequeñas hebras intercostales de esclerénquima abaxial (Fig. 22).

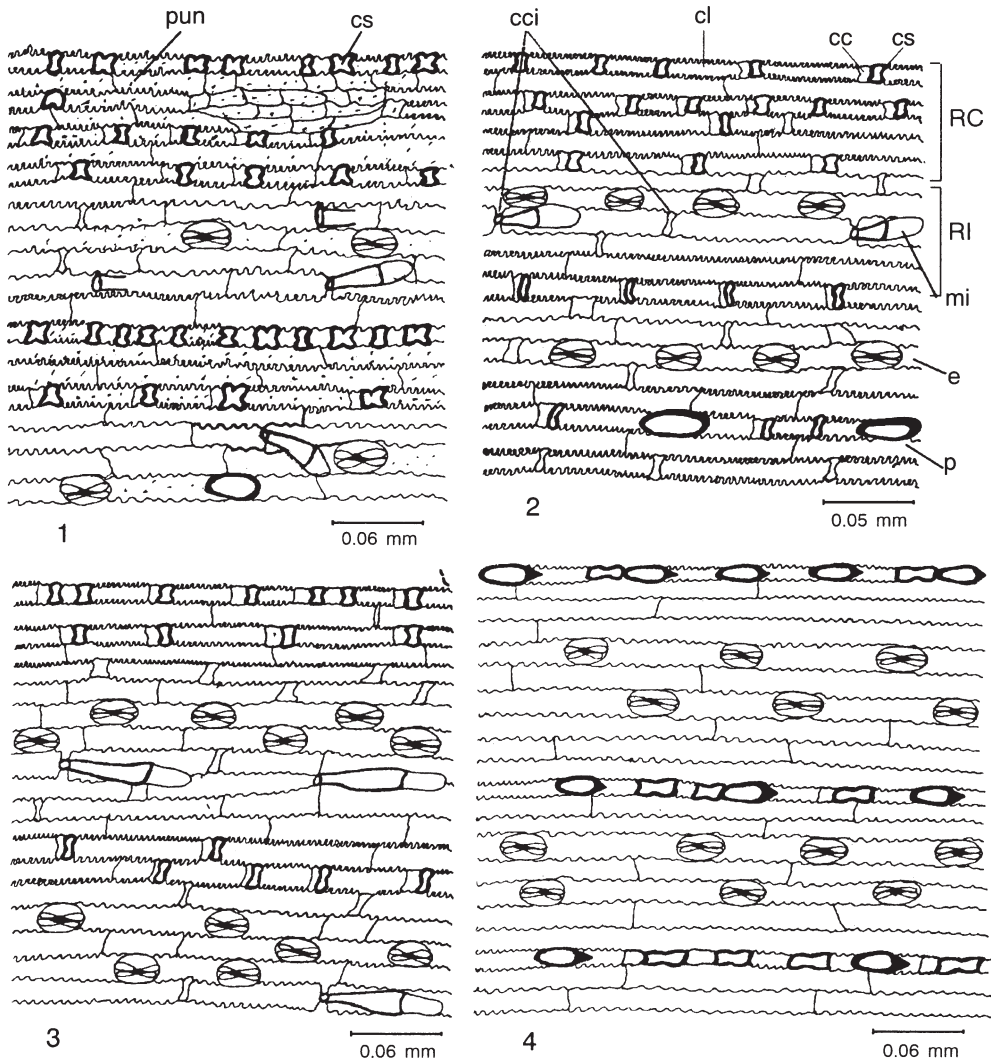
Estas características anatómicas alejan a *E. spicata* del resto de las especies mexicanas. En el aspecto morfológico se conoce que *Eragrostis* está relacionado con el género *Sporobolus* R. Br. Harvey (1948) separa a *E. spicata* en su sección *Sporoboloides*; Burkart (1969) reconoce en ésta una panícula espiciforme similar a la de *Sporobolus indicus* (L.)R. Br. y con caracteres anatómicos totalmente distintos de los de las demás especies argentinas de *Eragrostis*. Todo esto parece indicar que *E. spicata* está mal ubicada, por lo que consideramos que requiere de más estudio.

Eragrostis obtusiflora se reconoce como grupo IX. Esta especie llama la atención porque presenta una epidermis con numerosas papilas redondas en las células largas intercostales y 2-4 papilas oblicuas que cubren los estomas (Fig. 24A). Los micropelos bicelulares tal vez están hundidos (Gould y Shaw, 1983) y por ello no son evidentes en la preparación anatómica. En su sección transversal se observa únicamente la presencia de haces vasculares primarios, la vaina externa del haz es ovada y está completa, el clorénquima se dispone estrictamente en forma radial, y las células incoloras están en columnas intercostales que atraviesan el mesófilo. También es importante notar la presencia de una extensión adaxial de la vaina externa del haz, la cual consta de células de parénquima incoloro y no de esclerénquima, como en los otros casos, de forma y tamaño irregulares (Fig. 24B).

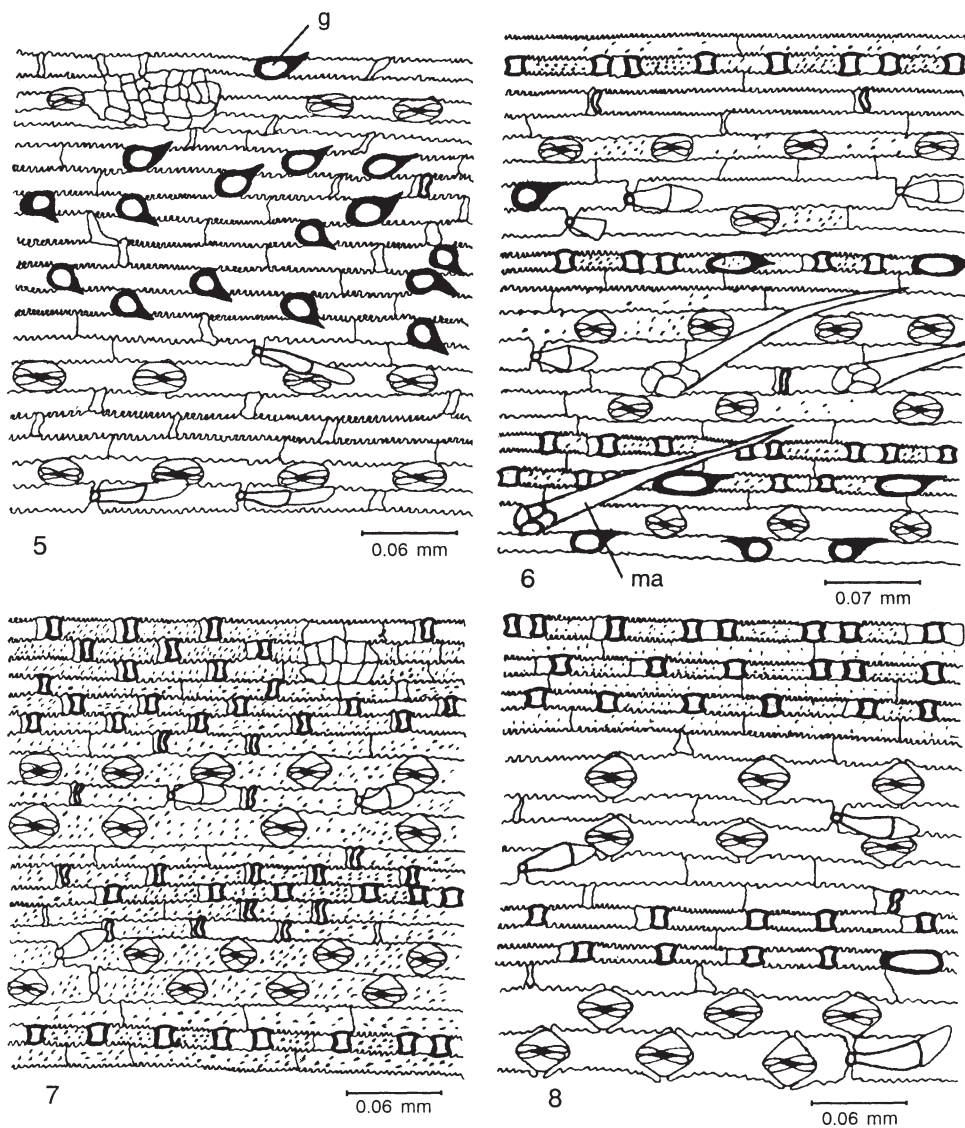
Tales características anatómicas separan a *E. obtusiflora* de las restantes especies mexicanas de *Eragrostis* e indican al mismo tiempo similitudes con casi todos los géneros de la tribu Aeluropodeae o subtribu Monanthochloinae (Ogden, 1897; Renvoize, 1983; Clayton y Renvoize, 1986). Además de las características anatómicas, se asocia a dicha tribu por su condición fuertemente rizomatosa y su desarrollo en ambientes secos y salinos (Gould y Shaw, 1983). Nuestros resultados sugieren que la ubicación genérica de *E. obtusiflora* es incierta. Esta opinión es relevante si consideramos los criterios de Clifford y Watson (1977) y Watson y Dallwitz (1992), quienes señalan que el género *Eragrostis* carece de papilas mientras que en la mayoría de las especies de la subtribu Monanthochloinae tales estructuras están presentes.

Eragrostis swallenii y *E. tenuifolia* integran el grupo X. Presentan una epidermis común en el género (Fig. 12). En su estructura interna se observa la vaina externa del haz redonda en los haces vasculares primarios, ovada en los secundarios y falta la extensión adaxial de la vaina externa del haz. Las células incoloras a veces están presentes y el esclerénquima se dispone en trabas o en pequeñas hebras frente o sobre los haces vasculares secundarios (Fig. 23).

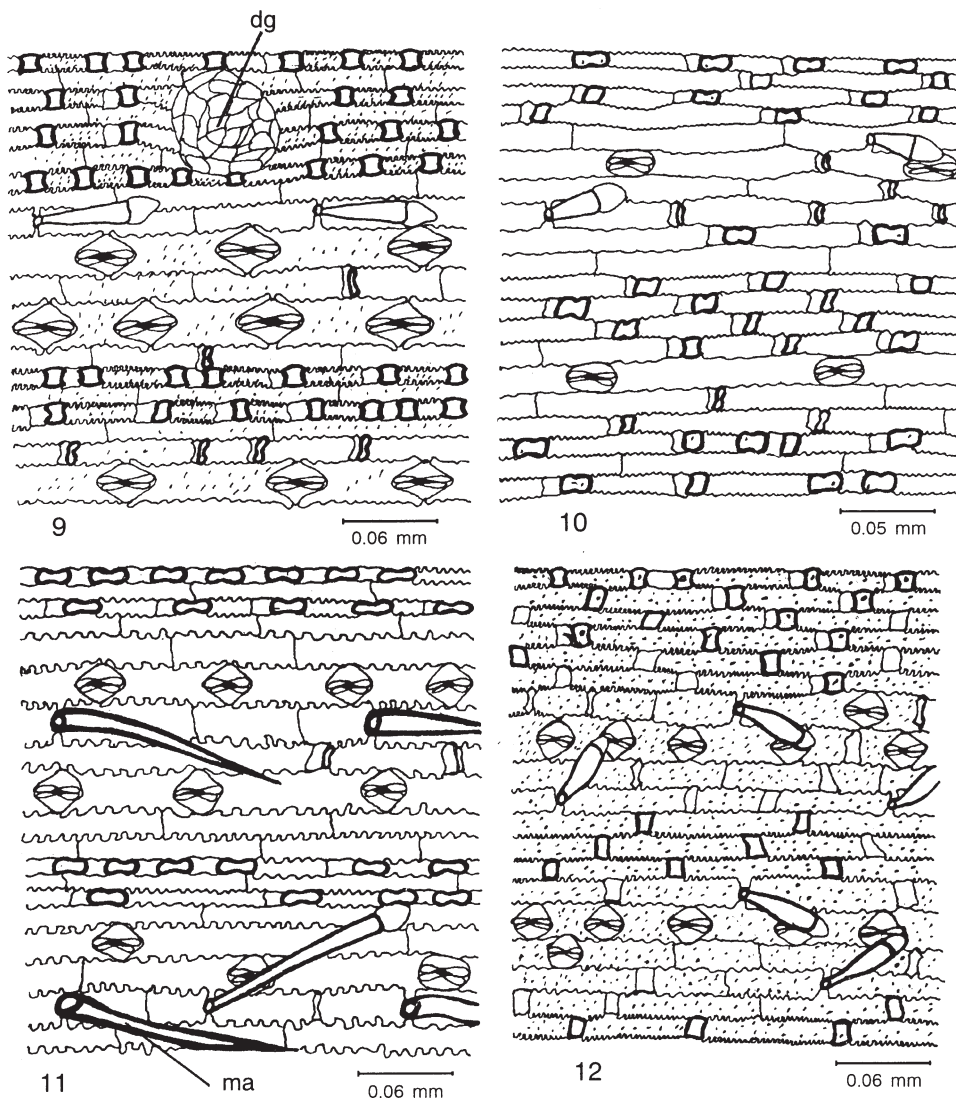
Es sorprendente la relación tan estrecha que estas dos especies manifiestan en sus características anatómicas. Morfológicamente, las espiguillas son muy diferentes entre sí, y por otra parte, *E. swallenii* es nativa de México y el sur de Texas (Harvey, 1975) mientras que *E. tenuifolia* es una introducción reciente de África o la India (Pohl, 1980).



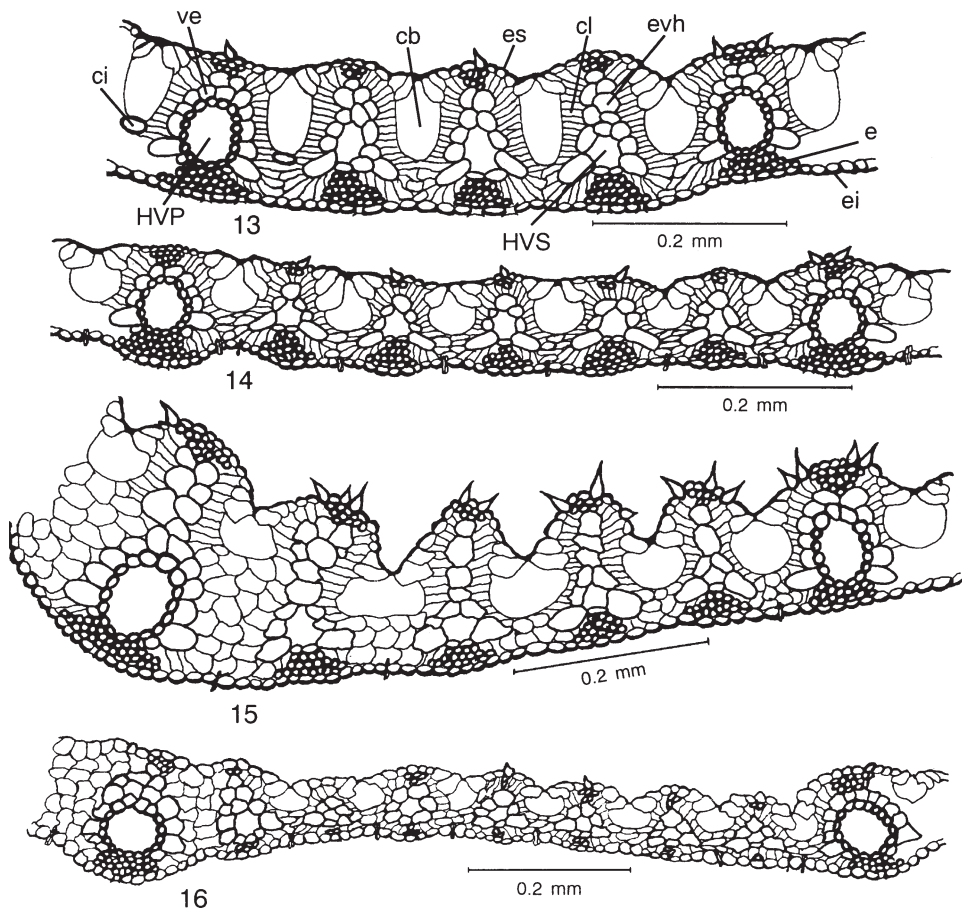
Figs. 1-4. Epidermis abaxial de la lámina foliar de *Eragrostis*. 1. *E. silveana*. (J. Brunken y C. Perino 182, CHAPA). 2. *E. spectabilis* (H. E. Ahles 69879, CHAPA). 3. *E. curtipedunculata* (E. F. Owens 153, CHAPA). 4. *E. glomerata* (R. D. Thomas et al. 82037, CHAPA). RC = Región costal, RI = Región intercostal, cc = célula de corcho, cci = célula corta intercostal, cl = célula larga, cs = célula de sílice, e = estoma, mi = micropelo, p = púa, pun = punteadura.



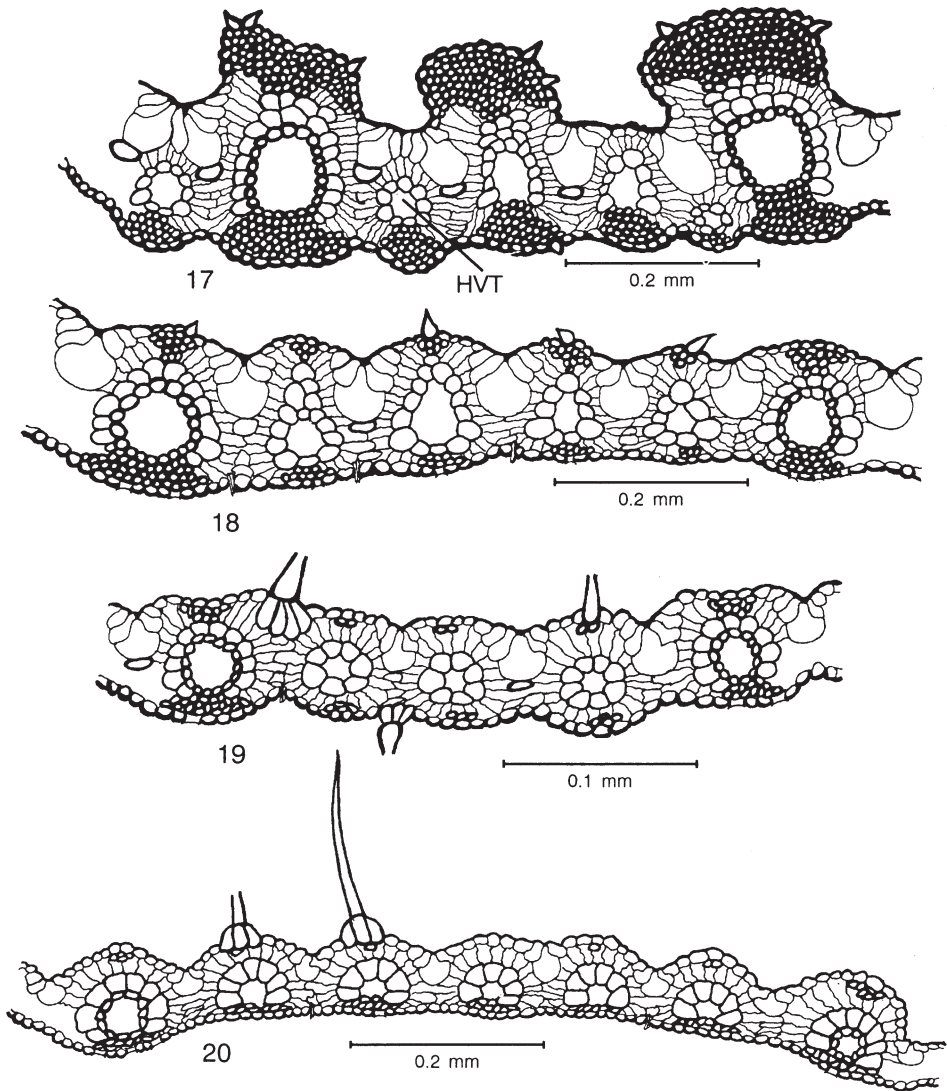
Figs. 5-8. Epidermis abaxial de la lámina foliar de *Eragrostis*. 5. *E. sessilispica* (S. Stephens 50562, CHAPA). 6. *E. guatemalensis* (E. R. Sohns 540, US). 7. *E. intermedia* (A. Jaimés B. 7, CHAPA). 8. *E. pectinacea* (C. Rodríguez et al. 1195, CHAPA). g = gancho, ma = macropelo. Para otros tipos de células ver Fig. 2.



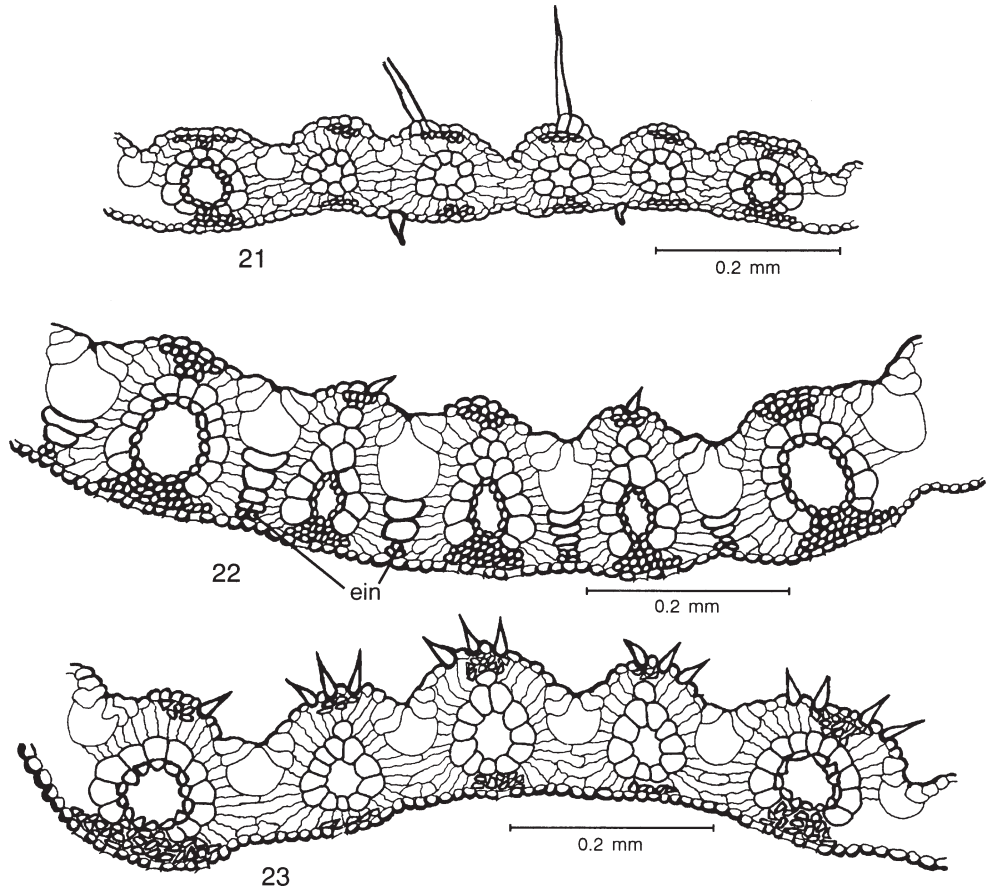
Figs. 9-12. Epidermis abaxial de la lámina foliar de *Eragrostis*. 9. *E. cilianensis* (S. D. Koch e I. Sánchez Vega 78113, CHAPA). 10. *E. hypnoides* (C. Tapia y F. Martínez SE-11484, CHAPA). 11. *E. reptans* (D. S. Correll y H. B. Correll 38861, CHAPA). 12. *E. tenuifolia* (S. D. Koch 8113, CHAPA). dg = depresión glandular, ma = macropelo. Para otros tipos de células ver Fig. 2.



Figs. 13-16. Sección transversal de la lámina foliar de *Eragrostis*. 13. *E. curtipedicellata* (E. F. Owens 153, CHAPA). 14. *E. viscosa* (D. E. Breedlove y R. F. Thorne 20521, CHAPA). 15. *E. atrovirens* (A. Suárez F. 54, CHAPA). 16. *E. glomerata* (R. D. Thomas et al. 82037, CHAPA). HVP = haz vascular primario, HVS = haz vascular secundario, cb = células buliformes, ci = célula incolora, cl = clorénquima, e = esclerénquima, ei = epidermis inferior o abaxial, es = epidermis superior o adaxial, evh = extensión de la vaina externa del haz, ve = vaina externa del haz.



Figs. 17-20. Sección transversal de la lámina foliar de *Eragrostis*. 17. *E. sessilispica* (S. Stephens 50562, CHAPA). 18. *E. intermedia* (A. Jaimes B. 7, CHAPA). 19. *E. pringlei* (L. H. Harvey y J. T. Witherspoon 9351, ENCB). 20. *E. contrerasii* (J. A. Steyermark 46019, F). HVT = haz vascular terciario. Para otros tipos de células ver Fig. 13.



Figs. 21-23. Sección transversal de la lámina foliar de *Eragrostis*. 21. *E. reptans* (D. S. Correll y H. B. Correll 38861, CHAPA). 22. *E. spicata* (R. Lonard 4962, TAES). 23. *E. swallenii* (R. Cruz Cisneros 2195, CHAPA). ein = esclerénquima intercostal. Para otros tipos de células ver Fig. 13.

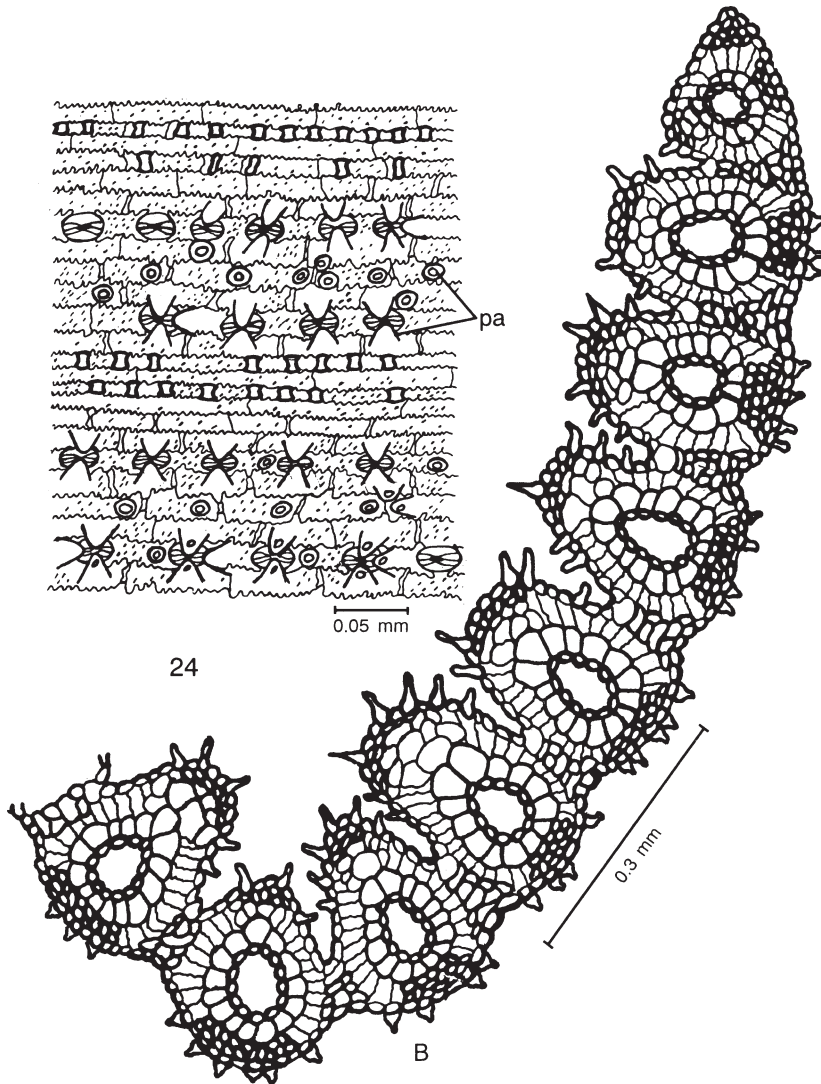


Fig. 24. Anatomía de la lámina foliar de *Eragrostis obtusiflora* (J. R. Reeder et al. 3489, CHAPA). A. Epidermis abaxial. B. Sección transversal. pa = papila. Para otros tipos de células ver Figs. 2 y 13.

Las especies anuales incluidas en los grupos I-B, V y VI (Cuadro 1) coincidentemente tienen pocas fibras del esclerénquima y sus células tienen paredes delgadas, carecen de células incoloras y de una extensión de la vaina externa del haz (Figs. 14, 19, 20). Esto, acaso es un reflejo de su condición de planta efímera que evita la necesidad de sobrevivir en la temporada seca. En contraste, los grupos I-A, III, IV y VIII (Cuadro 1) incluyen principalmente especies perennes (excepto *E. maypurensis*) y de ambientes secos que por el contrario presentan esclerénquima copioso, células incoloras conspicuas y una extensión adaxial de la vaina externa del haz de tamaño variable (Figs. 13, 17, 18, 22). Estas características proporcionan mayor rigidez a la lámina foliar y evitan así su colapso cuando se presentan condiciones de estrés hídrico.

Por otra parte, se observa una correlación parcial entre la presencia de células cortas costales en la epidermis y el esclerénquima. Cuando hay un incremento en las dimensiones de la traba de esclerénquima, también lo hay tanto en el número de hileras como en el número de células cortas en la epidermis, sobre todo en el nervio central (Figs. 3, 13, 7, 18). Asimismo, cuando el esclerénquima se reduce a unas cuantas células, también hay una disminución en la cantidad de células cortas y de hileras de las mismas (Figs. 4, 11, 16, 21).

CONCLUSIONES

La anatomía de la lámina foliar, sobre todo vista en sección transversal, arrojó características útiles para el acomodo de las especies mexicanas de *Eragrostis*. Todas pudieron ser ubicadas claramente, de tal forma que las características anatómicas de la lámina foliar permitieron establecer en el género diez grupos, uno de ellos con tres subgrupos. Cinco de ellas tienen características únicas y forman conjuntos de una especie.

Se identificaron 11 caracteres diagnósticos en epidermis abaxial y 16 en la estructura interna vista en sección transversal. Las características anatómicas que tuvieron relevancia para la agrupación de las especies fueron la forma de estomas, micropelos y cuerpos de sílice; presencia de papilas; diferenciación entre las regiones costal e intercostal; presencia y distribución de ganchos y púas y presencia de macropelos en la epidermis. En la estructura interna destacaron la posición de los haces vasculares; forma de la vaina externa de los haces vasculares y la interrupción de la misma; presencia y tipo de extensión de la vaina del haz; distribución del esclerénquima abaxial y adaxial costal; presencia de esclerénquima abaxial intercostal; forma y disposición de las células de clorénquima; presencia y arreglo de las incoloras y el número de grupos de las buliformes por cada surco adaxial.

Las diferencias encontradas entre *E. obtusiflora* y el resto de las especies estudiadas denotan que su ubicación genérica es dudosa. Lo mismo ocurre con *E. spicata*, especie muy similar a *Sporobolus indicus*. En ambos casos se presenta la necesidad de integrar otras fuentes de características como la estructura de la lema y quizás algunos aspectos de biología molecular.

Nuestros resultados no apoyan la segregación de *E. reptans* como un género distinto (*Neeragrostis*). La anatomía es del tipo cloridoide como en todas las especies y las estructuras especiales que muestra no son lo suficientemente significativas para separarla. La longitud de los micropelos está relacionada con su función como glándulas y los estilos largos y los estigmas grandes y exertos son un reflejo de su condición de especie cleistógama.

La agrupación subgenérica que presentamos aquí se basa únicamente en las características anatómicas de la lámina foliar. No obstante y aunque con algunas excepciones, hay una correlación estrecha de ésta con las clasificaciones que se han presentado anteriormente con base en estudios morfológicos.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los curadores de los siguientes herbarios por facilitar la revisión y préstamo de ejemplares: COCA, ENCB, F, LL, MEXU, TAES, TEX, y US. Al Dr. E. Mark Engleman le damos las gracias por las facilidades brindadas en su laboratorio para realizar el trabajo anatómico. Este estudio se llevó a cabo con ayuda parcial del Consejo del Sistema Nacional de Educación Tecnológica (COSNET-SEP) y el apoyo económico para su publicación se logró a través del proyecto FOMES/9623-04. A los revisores anónimos se les agradece la revisión crítica del manuscrito.

LITERATURA CITADA

- Beetle, A. A. 1987. Noteworthy grasses from Mexico. XIII. *Phytologia* 63(4): 209-297.
- Bentham, G. 1870. Supplemental papers to Bentham & Hooker's *Genera Plantarum*. Hist. Nat. Class. Tomo 84. Reimpresión por Verlag J. Cramer. Berlin.
- Brown, W. V. 1977. The Kranz syndrome and its subtypes in grass systematics. *Mem. Torrey Bot. Club* 23(3): 1-97.
- Burkart, A. 1969. Flora ilustrada de Entre Ríos (Argentina). Parte 2. Gramíneas. Instituto Nacional de Tecnología Agrícola. Buenos Aires. 624 pp.
- Clayton, W. D. y S. A. Renvoize. 1986. *Genera graminum*. Grasses of the World. *Kew Bulletin*, Add. series 13. Londres. 389 pp.
- Clifford, H. T. y L. Watson. 1977. *Identifying grasses: data, methods and illustrations*. University of Queensland Press. St. Lucía, Queensland. 146 pp.
- Ellis, R. P. 1976. A procedure for standardizing leaf anatomy in the Poaceae. I. The leaf-blade as viewed in transverse section. *Bothalia* 12(1): 65-109.
- Ellis, R. P. 1977. Distribution of the Kranz syndrome in the southern African Eragrostoideae and Panicoideae according to bundle sheath anatomy and cytology. *Agroplantae* 9: 73-110.
- Ellis, R. P. 1979. A procedure for the standardizing leaf anatomy in the Poaceae. II. The epidermis as seen in surface view. *Bothalia* 12(4): 641-671.
- Ellis, R. P. 1987. A review of comparative leaf blade anatomy in the systematics of the Poaceae: The past twenty-five years. In: Soderstrom T. R., K. W. Hilu, C. S. Campell y E. Barkworth (eds.). *Grass systematics and evolution*. Smithsonian Institution. Washington. pp. 3-10.
- Gould, F. W. y R. B. Shaw. 1983. *Grass systematics*. 2a. edición. Texas A & M University Press. College Station, Texas. 397 pp.
- Harvey, L. H. 1948. *Eragrostis* in North and Middle America. Doctoral Thesis, University of Michigan. Xerox University Microfilms, Inc., Ann. Arbor., Michigan. Publ. 967. 270 pp.
- Harvey, L. H. 1975. *Eragrostis*. In: Gould F. W. (ed.). *The grasses of Texas*. Texas A & M University Press. College Station, Texas. pp. 177-201.
- Koch, S. D. 1974. The *Eragrostis pectinacea-pilosa* complex in North and Central America (Gramineae: Eragrostoideae). *Illinois Biological Monographs* 48. Chicago. 74 pp.
- Koch, S. D. 1978. Notes on the genus *Eragrostis* (Gramineae) in the southeastern United States. *Rhodora* 80: 390-403.

- Metcalf, C. R. 1969. Anatomy of the Monocotyledons. I. Gramineae. Clarendon Press. Oxford. 731 pp.
- Nicora, E. G. 1962. Revalidación del género de gramíneas "*Neeragrostis*" de la flora norteamericana. Rev. Argent. Agron. 29(1-2): 1-11.
- Ogden, E. L. 1897. Leaf structure of *Jouvea and Eragrostis obtusiflora*. U. S. Depart. Agric. Div. Agrostology Bull. 8: 12-20, láminas 8 y 9.
- Ohoto-Omana, L. E. 1983. Taxonomie numérique du genre *Eragrostis*. Bothalia 14(2): 189-196.
- Palmer, P. G., S. Gerberth-Jones y S. Hutchinson. 1985. A scanning electron microscope survey of the epidermis of East African grasses. III. Smithsonian Contr. Bot. 55. 136 pp.
- Pilger, R. 1956. Gramineae II. In: Engler y Prantl., Nat. Pflanzenf. 14d: 14. Berlín. 225 pp.
- Pohl, R. W. 1980. Familiy 15. Gramineae. In: Burger W. (ed.). Flora Costaricensis. Fieldiana Botany, n.s., 4. 607 pp.
- Renvoize, S. A. 1983. A survey of leaf-blade anatomy in grasses. IV. Eragrostoideae. Kew Bull. 38(3): 469-478.
- Roy, K. K. 1964. Anatomical studies of some species of *Eragrostis* P. Beauv. Bot. Bull. Acad. Sinica 5(1): 54-62.
- Watson, L. y M. J. Dallwitz. 1992. The grass genera of the world. C. A. C. International. Wallingford. 1081 pp.
- Witherspoon, J. T. 1975. A numerical taxonomic study of the *Eragrostis intermedia* complex (Poaceae). Doctoral Thesis, University of Montana. Xerox University Microfilms, Inc., Ann. Arbor, Michigan. Publ. 76-650. xiv-479 pp.

Acceptado para publicación en marzo de 1998.

APENDICE

Ejemplares estudiados. Asterisco = especie aún no colectada en México, pero es de esperarse su existencia en el país. Doble asterisco = ejemplares de México no disponibles o no en buenas condiciones para preparaciones anatómicas.

- E. acutiflora* (H.B.K.) Nees. MEXICO. Chiapas: mpio. of Villa Corzo, 58 km S of Mexican Highway 190 on road to Nueva Concordia, 11.IX.1974, *D. E. Breedlove 37623* (CHAPA); km 116 Villahermosa-Escárcega, orilla de la carretera, sabana de Balancán, *E. García et al. 211* (CHAPA).
- E. atrovirens* (Desf.) Trin. ex Steud. MEXICO. Tabasco: km 30 del entronque de la carretera Huimanguillo-Francisco Rueda, 26.XII.1981, *S. Suárez F. 54* (CHAPA).
- E. barrelieri* Daveau. MEXICO. Chihuahua: 14 km al S de Cd. Juárez, 3.X.1978, *S. D. Koch e I. Sánchez Vega 78114* (CHAPA); Guanajuato: San Diego de la Unión, 96 km al S de San Luis Potosí, 24.IX.1978, *S. D. Koch e I. Sánchez Vega 7846* (CHAPA).
- E. bahiensis* Schrad. MEXICO. Chiapas: carretera Villahermosa-Francisco Escárcega hacia Palenque, 4.X.1975, *S. D. Koch 75615* (CHAPA). E.U.A. Louisiana: along West side of U.S. 165 two miles North of Oberlin, sec. 2, T55, R4W, 14.XII.1982, *R. D. Thomas et al. 82749* (CHAPA).
- E. cilianensis* (All.) Lutati. MEXICO. Chiapas: norte de Tuxtla, carretera Tuxtla Gutiérrez-Cañón El Sumidero, 12.X.1974, *S. D. Koch 74206* (CHAPA); Chihuahua: 14 km al S de Cd. Juárez, 3.X.1978, *S. D. Koch e I. Sánchez Vega 78113* (CHAPA).
- E. ciliaris* (L.) R. Br. var. *ciliaris*. MEXICO. Oaxaca: 13 km al NE de Tapanatepec, sobre la carretera a Tuxtla Gutiérrez; 11.X.1977, *S. D. Koch y T. R. Soderstrom 77304* (CHAPA); Veracruz: mpio. de Cosamaloapan, 26 km al N de Cd. Alemán sobre la carretera a Tierra Blanca, 9.XI.1978, *S. D. Koch y P. A. Fryxell 78186* (CHAPA, ENCB).
- E. contrerasii* Pohl.* GUATEMALA. Petén: bordering Río Usumacinta, about 9 km West of Lacandon, 8.III.1962, *E. Contreras 3484* (TEX, F); along Río Cancuen, between Santa Amelia and mouth of Río San Juan, 8.IV.1942, *J. A. Steyermark 46019* (F); Along Río Mochaquila, North of El Cambio, 25.IV.1942, *J. A. Steyermark 45965* (F).
- E. curtipedicellata* Buckl.** E.U.A. Texas: on open patch near woods in Hensal Park College Station, 28.III.1981, *J. Ndegwa 10* (CHAPA); highway 77, De Witt Co., near Brushy Crok, in well-drained sandy-clay soil, open places, 28.X.1944, *E. F. Owens 153* (CHAPA).
- E. curvula* (Schrad.) Nees. MEXICO. Michoacán: La Joya, Pátzcuaro, a la orilla del camino, 12 VII.1986, *J. M. Escobedo 1047* (CHAPA). E.U.A. New Mexico: Hidalgo County, road side along Hwy, 10,3 mi. SE Lordsburg, 25.V.1982, *J. M. Thieret y D. M. Brandenburg 52794* (CHAPA).

- E. elliottii* S. Watson. MEXICO. Tabasco: mpio. Huimanguillo, km 10.2 de la desviación de Huimanguillo hacia Francisco Rueda, rancho Júpiter, 26.III.1980, C. Cowan y M. A. Magaña 2833 (ENCB); Veracruz: Arenas, 28.IV.1894, C. G. Pringle 5561 (ENCB, MEXU).
- E. erosa* Scribn. MEXICO. San Luis Potosí: mpio. de Charcas, 12 km al N de la estación El Berrendo, orilla de arroyo, 1.V.1975, J. Rzedowski 6502 (ENCB); mpio. de Charcas, 12 km al N de la estación El Berrendo, orilla de arroyo, 1.V.1975, J. Rzedowski 6582 (ENCB).
- E. excelsa* Griseb. MEXICO. Veracruz: Dunes, 5 mi. NW of Alvarado, 7.VIII.1975, G. y J. Davidse 9321 (CHAPA); Rancho El Capricho, Ejido Alvarado, 29.IX.1982, Brig. Dunas Costeras 989 (CHAPA).
- E. glomerata* (Walt.) L. H. Dewey. MEXICO. Morelos: wet places near Cuernavaca, 3.XI.1896, C. G. Pringle 6605 (ENCB, MEXU); Nayarit: archeological site near Ixtapan, 5.XII.1980, A. A. Beetle y Greg Harding M-6302 (ENCB). E.U.A. Louisiana: sandbar along west bank of Ovachita River east of Copenhagen and La. 849, Sec. 13, T12N, R4E, 3.VIII.1982, R. D. Thomas et al. 82037 (CHAPA); very sandy beach area along Red River in extreme Southwest corner of Winn Parish, Sec. 34, 79N, R6W, 6.IX.1981, K. H. Kessler 1668 (ENCB).
- E. guatemalensis* Witherspoon. MEXICO. Estado de México: mpio. Nicolás Romero, en Progreso Industrial, 20.IX.1953, E. R. Sohns 540 (US); Puebla: mpio. de Mazapiltepec, orilla del camino, 21.VII.1970, F. Ventura A. 1729 (CHAPA, ENCB).
- E. hirsuta* (Michx.) Nees**. E.U.A. Texas: Sandy soils, moist area near drainage, Savory Grazing System TAMU Range area, 21.XI.1981, R. Ullrich 36 (CHAPA); Florida: Marion Co. Along Hwy 301, S of Summerfield, 3 m N of Sumter Co. line, 10.IV.1962, R. W. Pohl 9136 (CHAPA).
- E. hirta* Fourn. var. *hirta*. MEXICO. Veracruz: Al N de la estación experimental Morro de la Mancha, 21.VIII.1981, Brig. Dunas Costeras 248 (CHAPA). GUATEMALA. Baja Verapaz: SE of Salamá, 24.I.1969, L. O. Williams et al. 40019 (F).
- E. hirta* var. *longiramea* (Swallen) Witherspoon. MEXICO. Tamaulipas: Sierra de San Carlos, 19.VII.1930, H. H. Bartlett 10433 (US); rancho Las Yucas a Santa Ma. de los Angeles, Sierra de Tamaulipas, F. Martínez M. y C. Borja L. F-1938 (US).
- E. hypnoides* (Lam.) B. S. P. MEXICO. Chiapas: Pichucalco, X.1974, G. Navarro Chavira s/n (CHAPA); Veracruz: médano, Boca del Río, 8.I.1957, C. Tapia y F. Martínez SE- 1484 (CHAPA); mpio. Coatzacoalcos, tramo Minatitlán-Coatzacoalcos, Popal, 21.VI.1975, E. Hernández X. s/n (CHAPA). E.U.A. Louisiana: seepage area in woods beside 1a. 2a., 0.3 miles west of Gordon and 1a. 161, Sec. 13, T23N, 4W., 15.VIII.1978, R. D. Thomas 60007 (CHAPA).
- E. intermedia* Hitchc. MEXICO. Estado de México: mpio. Tepetlaoxtoc, Clamacas, 9.5 km de la desviación a San Pedro Chautzingo, por la carretera México-Tlaxcala, 27.IX.1980,

- A. Jaimes B.* 7 (CHAPA); Coahuila: 2 km SW of Restaurant La Muralla, Saltillo, 18.III.1973, *M. C. Johnston et al.*, 10282 (MEXU); Jalisco: mountains north of Autlán. 3-5 miles above Mina San Francisco, 30.IX.1960, *R. McVaugh* 19672 (CHAPA).
- E. lugens* Nees. MEXICO. Estado de México: mpio. de Texcoco, Cerro Tetzcutzingo, 8 km al E de Texcoco, 19.X.1979, *M. T. Pulido* 338 (CHAPA); km 69 carr. México-Texcoco-Apizaco, Tlaxcala, 9.IX.1962, *E. Hernández X.* 43 (CHAPA); Hidalgo: carretera Pachuca-Tamazunchale, S.L.P., 36 km al SE de Jacala, 25.X.1975, *S. D. Koch* 75665 (CHAPA); Oaxaca: 5 miles NE of Sola de Vega along the road to Oaxaca, 14.VIII.1975, *G. y J. Davidse* 9645 (CHAPA); Puebla: mpio. de Zacapoaxtla, entrada sur de Zacapoaxtla, sobre la carr. Zaragoza-Zacapoaxtla, 5.III.1977, *S. D. Koch y P. A. Fryxell* 776 (CHAPA).
- E. maypurensis* (H.B.K.) Steud. MEXICO. Chiapas: mpio. of Villa Corzo, 56 km South of Mexican Highway 190 near Junction to Jerico on road to Nueva Concordia, 2.XI.1981, *D. E. Breedlove* 54422 (CHAPA); Guerrero: mpio. Acapulco, 4 km al O de Cuarenta y Dos el cual está a 37 km al N de Acapulco (Glorieta Diana), por la carretera a México sobre la terracería a la estación de microondas 42, La Providencia, 1.XI.1979, *S. D. Koch et al.*, 79239 (CHAPA); Oaxaca: mpio. Santo Domingo Armenta, terracería a Santo Domingo Armenta, 1.5 km al S de la carretara Pinotepa Nacional-Acapulco, 29 km al O de Pinotepa Nacional, *S. D. Koch et al.* 79419 (CHAPA).
- E. mexicana* (Hornem.) Link ssp. *mexicana*. MEXICO. Coahuila: mpio. Arteaga, 24 km al sur de Saltillo, sobre la carretera a Matehuala, 25.IX.1978, *S. D. Koch e I. Sánchez Vega* 7859 (CHAPA); Jalisco: precipitous hillsides 10-16 miles northeast of Autlán, on the cuesta above the river bridge at El Corcovado, 2.X.1960, *R. McVaugh* 19763 (CHAPA); Zacatecas: mpio. de Fresnillo, entrada del N a Fresnillo, alrededores del motel La Fortuna, 8.X.1978, *S. D. Koch e I. Sánchez Vega* 78168 (CHAPA).
- E. obtusiflora* (Fourn.) Scribn. MEXICO. Chihuahua: 13 miles north of Parrita, 16.IX.1960, *J. R. Reeder et al.*, 3489 (CHAPA), Rancho Experimental La Campana, 7 km Ote. highway to Cd. Juárez, 11.IX.1973, *J. Valdés* 196 (CHAPA); Estado de México: mpio. Texcoco, ex-Lago de Texcoco, entre Texcoco y México, 17.IV.1974, *S. D. Koch* 7456 (CHAPA); mpio. Texcoco, terrenos del Colegio de Postgraduados, al SW por el camino hacia el ex-Lago de Texcoco, 28.VI.1990, *M. Gómez-Sánchez y M. González-Ledesma* 500 (CHAPA, QMEX).
- E. palmeri* S. Watson. México. Oaxaca: 13.5 miles SW of Sola de Vega along the road to Puerto Escondido, 14.VIII.1975, *G. y J. Davidse* 9663 (CHAPA); Coahuila: mpio. Parras de la Fuente, 2.4 km (1.5 mi) al S del Ejido Colorado, 8.8 km (5.5 mi) al O de Parras, 19.VIII.1982, *C. P. Cowan y A. Rodríguez G.* 3619 (CHAPA).
- E. pectinacea* (Michx.) Nees. MEXICO. Chihuahua: mpio. Meoqui, arvense, en Lázaro Cárdenas, 5.VIII.1974, *C. Rodríguez et al.* 1195 (CHAPA); Estado de México: mpio. Texcoco, en cultivos de maíz, 6 km al SE de Texcoco (ca. km al SE de Huexotla, sobre el camino que va a la mina de arena), 9.IX.1977, *S. D. Koch* 77193 (CHAPA); Tabasco: mpio. H. Cárdenas, 2 km al E de Gutiérrez Gómez, 8.I.1982, *A. Suárez F.* 65 (CHAPA).

- E. pilosa* (L.) Beauv. var. *pilosa*. MEXICO. Oaxaca: Istmo de Tehuantepec, 30 km al N del entronque con la carretera Oaxaca-Tuxtla Gutiérrez Chis., 6.X.1977, S. D. Koch y T. R. Soderstrom 77264 (CHAPA). E.U.A. Texas: 50 mi. South of Marathon, 25.VI.1928, J. Swallen 1140 (CHAPA).
- E. plumbea* Scribn. MEXICO. Jalisco: 15 km east of San Miguel, 22.IX.1980, A. A. Beetle y R. Guzmán M. M-5595 (CHAPA); Zacatecas: 3.X.1974, J. R. Reeder y C. G. Reeder 6444 (ENCB).
- E. pringlei* Mattei. MEXICO. Jalisco: 12.X.1972, L. H. Harvey y J. T. Witherspoon 9352 (ENCB); Western slopes of Sierra de La Campana, 7-8 miles west of Los Volcanes, 10.X.1960, R. McVaugh 20017 (CHAPA); 12.X.1972, L. H. Harvey y J. T. Witherspoon 9352 (ENCB).
- E. prolifera* (Swartz) Steud. MEXICO. Campeche: vegetación de dunas costeras, en Santa Rita, 23.X.1982, Brig. Dunas Costeras 1120 (CHAPA); Quintana Roo: en un jardín de la ciudad de Cancún, 3.V.1982, G. Davidse et al. 20018 (CHAPA).
- E. reptans* (Michx.) Nees. MEXICO. Chiapas: Laguna de Agua Fría, en las cercanías de Emiliano Zapata, 21.VI.1965, F. Sánchez 3434 (ENCB); Veracruz: mpio. Coatzacoalcos, tramo Minatitlán-Coatzacoalcos, popal, 21.VI.1975, E. Hernández X. s/n (ENCB). E.U.A. Texas: Hidalgo Co., Santa Ana National Wildlife Refuge, Old Lake Bed, 5.VI.1970, D. S. Correll y H. B. Correll 38861 (CHAPA); La Salle County, Cañada Verde, 19.VIII.1949, J. R. Swallen 10005 (CHAPA).
- E. secundiflora* Presl ssp. *oxylepis* (Torrey) S. D. Koch. MEXICO. Chihuahua: Rancho Experimental La Campana, área de disturbio, 3.IX.1969, R. Almeida 161 (CHAPA); Veracruz: Paso de Doña Juana, vegetación pionera, 18.VII.1981, Brig. Dunas Costeras 154 (CHAPA).
- E. sessilispica* Buckl.** E.U.A. Kansas: Edwards County, 4.5 mi. E Kinsley, 6.VII.1971, S. Stephens 50562 (CHAPA); Texas: San Patricio County, Welder Wildlife Foundation, fine sandy loam soil, 12.IV.1986, S. P. Riff 40 (CHAPA); 4 miles South of Mathis, on Sinton road at junction with Hwy. 9, 11.V.1962, F. W. Gould 9930 (ENCB).
- E. silveana* Swallen. MEXICO. Nuevo León: mpio. Allende, 9 miles North of Allende on Méx. 85, 30.IX.1986, J. Brunken y C. Perino 182 (CHAPA); San Luis Potosí: 4 miles West of Jct. Canoas along Hwy. 70, 23.X.1978, J. R. Reeder y C. G. Reeder 7032 (ENCB).
- E. simpliciflora* (Presl) Steud. MEXICO. Chiapas: 8 km de la Ciudad B. Juárez en La Tigrilla, arroyo Majagual, 25.XII.1971, J. Chavelas P. ES-4428 (CHAPA). NICARAGUA. Boaco: Along Hwy. 33 ca. 3.1 km N of Hwy 35 intersection, ca. 2.4 km N of Río Las Cañas, W. D. Stevens 5898 (CHAPA).
- E. spectabilis* (Pursh) Steud.** E.U.A. Iowa: Iowa County, 14.IX.1976, M. Jaunzems 20 (CHAPA); Rhode Island: Providence County, SE of East Providence, 30.VIII.1967, H. E. Ahles 69879 (CHAPA).

- E. spicata* Vasey. MEXICO. Tamaulipas: near Santa Martha, 50 miles South of Matamoros, 14.IX.1960, *M. C. Johnston 5495* (US). E.U.A. Texas: sin localidad, 5.X.1984, *R. Lonard 4962* (TAES).
- E. swollenii* Hitchc. MEXICO. Guanajuato: 27 km al S de Dolores Hidalgo, sobre la carr. a San Miguel de Allende, 18.X.1986, *J. Rzedowski 41064* (CHAPA); Oaxaca: Cerro del Camello, 2 km al S de Tepelmeme de Morelos, 5.VIII.1968, *R. Cruz Cisneros 2195* (CHAPA); Puebla: NW of Tehuacán, 1.VIII.1970, *L. H. Harvey 8548* (ENCB); Veracruz: About 14 miles southwest of Mendoza, 17.VIII.1953, *J. R. Reeder y C. G. Reeder 2008* (ENCB).
- E. tenella* Beauv. ex Roem. et Schult. var. *tenella*. MEXICO. Campeche: Intersection of the Río Candelaria and Mex. Hwy 186 (Villahermosa-Escárcega), 10.V.1982, *G. Davidse et al. 20306* (CHAPA); San Luis Potosí: 1.5 km N de Tamazunchale, 24.X.1979, *S. D. Koch y P. A. Fryxell 7952* (CHAPA); Yucatán: mpio. Umán, orilla de carretera, junto a cultivo de henequén, 15.XII.1972, *E. García M. et al. 302* (CHAPA).
- E. tenuifolia* (A. Rich.) Hochst. ex Steud. MEXICO. Estado de México: mpio. Tepetlaoxtoc, entrando al pueblo de Tepetlaoxtoc, área de disturbio, 14.XI.1981, *S. D. Koch 8113* (CHAPA); Yucatán: mpio. Chonkom, zona arqueológica de Chichén Itzá, 12.VII.1986, *S. D. Koch 867* (CHAPA). HONDURAS. Tegucigalpa: predios de Cd. Universitaria, 27.VI.1983, *S. Palma 202* (CHAPA). RUANDA. Route Gitarama-Kibuye, 58 km de Kibuye, 20.V.1970, *G. Bouxin y M. Radoux 2108* (CHAPA); Byumba: Parc National de l'Akagera, bord du lac Mihindi, 12.XII.1969, *G. Bouxin y M. Radoux INRS/1299* (CHAPA).
- E. tephrosanthos* Schult. MEXICO. Estado de México: mpio. Texcoco, 6 km al SE de Texcoco (ca. 0.5 km al SE de Huexotla sobre el camino que va a la mina de arena), 9.IX.1877, *S. D. Koch 77195* (CHAPA); Puebla: mpio. Izúcar de Matamoros, cultivo de caña, 23.XI.1984, *J. J. Hernández A. 35* (CHAPA).
- E. viscosa* (Retz.) Trin. MEXICO. Chiapas: mpio. Cintalapa, 12 km S of Mexican Highway 190 near Rizo de Oro, 16.X.1971, *D. E. Breedlove y R. F. Thorne 20521* (CHAPA); Michoacán: mpio. La Huacana, 114 km NE de Nueva Italia, 13.XI.1977, *S. D. Koch y P. A. Fryxell 77511* (CHAPA); Tamaulipas: 30 mi. S of Cd. Victoria, 28.IX.1976, *F. W. Gould 14820* (CHAPA).
- E. yucatanana* L. H. Harvey. MEXICO. Yucatán: Chichancanab, *G. F. Gaumer 2251* (F), *G. F. Gaumer 2249* (F), *G. F. Gaumer 1207* (F).