Estudio biosistemático de *Eragrostis mexicana*, *E. neomexicana*, *E. orcuttiana* y *E. virescens* (Gramineae: Chloridoideae)¹

ISIDORO SÁNCHEZ VEGA² Y STEPHEN D. KOCH³

RESUMEN. Se ha revisado la variación morfológica de las especies *Eragrostis mexicana* (Hornem.) Link, *E. neomexicana* Vasey, *E. orcuttiana* Vasey y *E. virescens* Presl. Con base en la altura de la planta, el color de la espiguilla, la distribución de glándulas en la planta, el ancho de la espiguilla, la longitud de la gluma inferior y la correlación entre estos dos últimos caracteres, se concluyó que el grupo estudiado constituye una sola especie, diferenciada en dos subespecies. Las especies reconocidas tradicionalmente son transferidas a *E. mexicana* subsp. *mexicana* (*E. mexicana* y *E. neomexicana*) y *E. mexicana* subsp. *virescens* (Presl) S.D. Koch et I. Sánchez V. (*E. orcuttiana* y *E. virescens*). Se reporta por primera vez el número cromosómico de *E. mexicana* subsp. *virescens* como $2n = 60$.

ABSTRACT. The morphological variation of the species *Eragrostis mexicana* (Hornem.) Link, *E. neomexicana* Vasey, *E. orcuttiana* Vasey and *E. virescens* Presl has been re-examined. On the basis of plant height, spikelet color, the distribution of glands, spikelet width, length of the lower glume, and correlations between the last two characters, it has been concluded that the plants studied comprise only one species, made up of two subspecies. The species recognized traditionally are transferred to *E. mexicana* subsp. *mexicana* (*E. mexicana* and *E. neomexicana*), and *E. mexicana* subsp. *virescens* (Presl) S.D. Koch et I. Sánchez V. (*E. orcuttiana* and *E. virescens*). The chromosome number of *E. mexicana* subsp. *virescens* is reported for the first time as $2n = 60$.

El género *Eragrostis* Beauv. incluye cerca de 300 especies de las regiones templado-cálidas del mundo, principalmente de África (Bews, 1929). A pesar del tamaño o importancia ecológica de este género en África no ha sido monografiado, aunque existe una tesis doctoral sobre las especies de Norte y Centroamérica (Harvey, 1948) y tratamien-

¹ Este trabajo forma parte de la tesis con que obtuvo el primer autor el grado de maestro en Ciencias del Colegio de Postgraduados, Chapingo, México.

² Dirección actual: Departamento de Biología, Universidad Nacional de Cajamarca, Cajamarca, Perú.

³ Centro de Botánica, Colegio de Postgraduados, 56230 Chapingo, México.

tos regionales en varias floras. Además, recientemente se han realizado estudios de grupos reducidos del género (Koch, 1974; Witherspoon, 1975).

Entre los representantes del género en el Nuevo Mundo, se puede distinguir un grupo de cuatro especies, *E. mexicana* (Hornem.), Link (incluyendo *E. limbata* Fourn.), *E. neomexicana* Vasey, *E. orcuttiana* Vasey y *E. virescens* Presl con base en: 1) ciclo biológico anual, 2) cariopsis reticulado y dorsalmente surcado, 3) tres estambres por flósculo, 4) número cromosómico $2n = 60$, y 5) comportamiento arvense.

En conjunto el grupo está distribuido desde el suroeste de Estados Unidos, a lo largo de México, Centro y Sudamérica, hasta Argentina y Chile. *E. mexicana* y *E. neomexicana* tienen distribuciones coincidentes, desde Arizona, Nuevo México y Texas en Estados Unidos, hasta el norte de Sudamérica. Las otras dos están más restringidas: *E. orcuttiana* se conoce únicamente en California y la parte occidental de Nevada en Estados Unidos, y *E. virescens* que se encuentra en Sudamérica, al sur de la línea ecuatorial. Dentro del área los miembros del grupo habitan principalmente zonas semiáridas. Debido a su comportamiento como arvenses, no es raro encontrar representantes del grupo fuera del área o hábitat, pero aparentemente no persisten.

Según el concepto tradicional, las cuatro especies son muy distintas (Harvey, 1948; Burkart, 1969; Cabrera, 1970; Hitchcock, 1950, y Rosengurt, *et al.*, 1970). Entre *E. mexicana* y *E. neomexicana*, los caracteres más relevantes son la altura de la planta, el color de la espiguilla y la presencia de depresiones glandulares (glándulas) (Harvey, 1948). Según lo anterior, la primera está constituida por plantas de 15 a 50 cm de alto, con espiguillas púrpuras, y frecuentemente sin glándulas en los culmos; la segunda por plantas de 75 a 120 cm de alto, con espiguillas verde-grisáceo, y con glándulas debajo de los nudos de los culmos. Entre *E. orcuttiana* y *E. virescens*, las diferencias son la distribución geográfica y el número de flósculos por espiguilla (Harvey, 1948), siendo ocho flósculos el límite inferior de la primera y el superior de la segunda. El ancho de la espiguilla es utilizado para distinguir dentro del grupo a *E. mexicana* y *E. neomexicana* de *E. orcuttiana* y *E. virescens* (Harvey, 1948).

A pesar de lo anterior, existe un gran número de ejemplares identificados equivocadamente, debido a que en realidad existe variación continua en los caracteres mencionados. Probablemente esto condujo a Harvey (1975), y luego Beetle (1977) y McVaugh (1983), a unir a *E. mexicana* y *E. neomexicana* y motivó el presente trabajo.

Se plantea una revisión del grupo con base en: 1) una revisión detallada de la morfología de las especies, buscando caracteres contrastantes, y 2) un estudio de la variación basado en especímenes de herbario y complementado con estudios de variación dentro de poblaciones, observaciones de representantes cultivados en el invernadero y recuentos cromosómicos, con el objeto de encontrar discontinuidades que ayuden a diferenciar unidades biológicas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se han examinado cerca de 1 300 especímenes de herbario incluyendo aquellos del Herbario-Hortorio del Colegio de Postgraduados (CHAPA) y los obtenidos por medio de préstamos de las instituciones que se mencionan en los agradecimientos. El examen se hizo con base en 16 caracteres seleccionados previamente. Estos provienen de diferen-

tes partes de la planta e incluyen los utilizados en la literatura y otros considerados después del examen de muestras piloto de cada especie.

A continuación se formó una muestra al azar de cada especie. Las dificultades para identificar a *E. mexicana* y *E. neomexicana*, condujeron a tomar una muestra de 280 especímenes sin diferenciar entre éstas, en una u otra especie. La muestra de las otras dos especies, distinguidas por la distribución geográfica, estuvo formada por 100 especímenes de cada una. En todos los casos las muestras incluyeron especímenes de toda el área de distribución de cada especie.

Para los estudios de la variación a través de un área geográfica, se procedió a: 1) dividir el área de distribución en territorios, tomando como base las coordenadas geográficas; 2) en Norteamérica, sobre el área comprendida entre 125° y 100° longitud W y 40° y 3) elaborar un histograma de frecuencias de cada área. En el caso del estudio de la variación de frecuencias de plantas glandulosas, el territorio estudiado quedó comprendido entre 40° longitud N y 40° latitud S y dividido en territorios de 10° cada uno. La investigación de la variación del ancho de la espiguilla se realizó: 1) en Sudamérica, entre los 10° latitud N y 40° latitud S, utilizando la muestra de *E. virescens* y aquellos miembros de la muestra de *E. mexicana* y *E. neomexicana* procedentes de esta área, y 2) en Norteamérica, sobre el área comprendida entre 125° y 100° longitud W y 40° y 25° latitud N. En este caso se emplearon las muestras de *E. orcuttiana* y los especímenes de la muestra de *E. mexicana* y *E. neomexicana* colectados en el área delimitada.

Catorce poblaciones fueron muestreadas según el método de transecto. Solamente las poblaciones de *E. mexicana* y *E. neomexicana* y mezclas de éstas fueron accesibles. Cada población fue tratada individualmente según los caracteres utilizados en los especímenes de herbario. Para ejemplificar la variación se tomaron tres poblaciones, una de cada tipo mencionado.

El cultivo en invernadero incluyó seis individuos de *E. mexicana*, tres de *E. neomexicana*, tres indefinidos entre estas especies, tres de *E. orcuttiana* y cinco de *E. virescens*. Las plantas fueron sembradas en macetas de plástico, utilizando suelo preparado y dismínulos obtenidos de los especímenes de herbario y de la colección de Koch. No se aplicaron fertilizantes. La temperatura dentro del invernadero fue de 20°C en promedio.

Los recuentos cromosómicos se efectuaron sobre microsporocitos. El material procedente del invernadero y del campo fue fijado en una solución de una parte de ácido acético glacial y tres partes de etanol al 95% y conservado en etanol al 70% al que se le adicionaron pequeñas cantidades de cloruro férrico. Se utilizó la técnica del aplastado en carmín acético. En algunos casos se dibujaron los cromosomas con la ayuda de una cámara clara, marca Zeiss.

Las plantas del invernadero, las muestras de las poblaciones y los ejemplares de respaldo para los recuentos cromosómicos están depositados en el Herbario-Hortorio del Colegio de Postgraduados de Chapingo (CHAPA).

RESULTADOS

Análisis de caracteres

No se encontraron caracteres morfológicos cualitativos que fueran distintivos entre las especies. Por esta razón fue necesario analizar detalladamente la variación de caracte-

res cuantitativos. Éstos fueron seleccionados de los 16 considerados inicialmente.

1. **Altura de la planta y color de la espiguilla.** Con base en estos caracteres se pueden distinguir las formas más extremas de *E. mexicana* y *E. neomexicana*. Para demostrar su utilidad en esta distinción, se construyó un histograma de frecuencias en la muestra de *E. mexicana* - *E. neomexicana* (fig. 1). Esto demuestra que los caracteres se distribuyen normalmente y que el color de la espiguilla no está estrechamente asociado a un tipo determinado de altura de la planta, aunque existe la tendencia de que las plantas pequeñas posean espiguillas púrpuras y las grandes verde-grisáceo. La falta de una discontinuidad definitiva en estos caracteres impide la separación de *E. mexicana* y *E. neomexicana* y explica la confusión en cuanto a la identificación de estas especies.

Fig. 1. Distribución de frecuencias de *E. mexicana* y *E. neomexicana* según altura de la planta y color de la espiguilla. N = 280.

2. **Glándulas.** Las especies estudiadas muestran gran variación en cantidad y distribución de glándulas. En un extremo existen plantas completamente eglandulosas y en otros ejemplares con glándulas en el culmo (debajo de los nudos), sobre las nervaduras de la vaina y lámina, y sobre los ejes ramas y pedicelos de la panícula. De las cuatro especies, *E. mexicana* y *E. neomexicana* son las más glandulosas y las plantas poseen típicamente glándulas en una o más partes; las plantas completamente eglandulosas son raras. *E. orcuttiana* y *E. virescens* presentan glándulas únicamente en el culmo (muy rara vez en otras partes) o bien las plantas son eglandulosas.

La presencia o ausencia de glándulas debajo de los nudos se ha utilizado como característica secundaria para separar *E. mexicana* y *E. neomexicana* (Harvey, 1948). Por esta razón se estudió la distribución de glándulas sobre la planta en estas dos especies. Se encontró una amplia variación en la cantidad y distribución de glándulas en las plantas, pero no hubo correlación con ningún otro carácter.

Para ver si hay una diferencia geográfica entre plantas glandulosas y eglandulosas, se examinó la distribución geográfica de las primeras. La figura 2, elaborada con base en la muestra de *E. mexicana* - *E. neomexicana*, indica la variación del porcentaje de plantas glandulosas de estas especies a través del área de distribución. En ésta se observa una variación gradual, existiendo un alto porcentaje de plantas glandulosas en Arizona, Nuevo México y Texas, en Estados Unidos, y en Sonora, Chihuahua y Coahuila, en México (40° - 30° latitud N), que disminuye hacia el sur, siendo Centroamérica y el norte de Sudamérica donde se observa el menor porcentaje. Éste vuelve a incrementarse en el sur de Sudamérica (20°-40° latitud S).

Lo anterior muestra que existe una correlación entre la latitud y la frecuencia de plantas con glándulas, pero el patrón no permite la definición de dos entidades taxonómicas.

Fig. 2. Porcentaje de plantas glandulosas de *E. mexicana*, *E. neomexicana* a través de Norte, Centro y Sudamérica. N = 280; n = número de ejemplares por territorio.

3. **Ancho de la espiguilla.** Los resultados muestran la importancia de este carácter y son coincidentes con la literatura. La figura 3, elaborada con base en las muestras de *E. mexicana* - *E. neomexicana*, *E. orcuttiana* y *E. virescens*, indica que: 1) la distribución de las frecuencias de *E. mexicana* - *E. neomexicana* es unimodal y las distribuciones de *E. orcuttiana* y *E. virescens* coinciden; 2) la distribución de las frecuencias de *E. orcuttiana* y los especímenes de *E. mexicana* - *E. neomexicana* procedentes de Norte y Centroamérica es bimodal, aunque existe un traslape entre las curvas, y 3) la distribución de *E. mexicana* - *E. neomexicana* y *E. virescens* en Sudamérica es unimodal.

Entonces, según este carácter, en Norte y Centroamérica se puede distinguir en la mayoría de los casos entre *E. orcuttiana* y *E. mexicana* - *E. neomexicana*. En Sudamérica la distinción no es clara, aunque la variación total de la distribución es casi igual a la observada en Norte y Centroamérica. Esto indica un incremento de intermedios en Sudamérica, comparado con lo que ocurre en Norteamérica.

Un examen más detallado de la situación en Sudamérica revela que el ancho de la espiguilla muestra una variación gradual desde el norte hacia el sur (*cline*) (fig. 4). En

Fig. 3. Distribución de frecuencias de *E. orcuttiana*, *E. mexicana* y *E. neomexicana* en Norte y Centroamérica, y de *E. virescens*, *E. mexicana* y *E. neomexicana* en Sudamérica, según el ancho de la espiguilla.

Fig. 4. Variación del ancho de la espiguilla de *E. mexicana*, *E. neomexicana* y *E. virescens* en Sudamérica. Círculos = localización de los ejemplares.

Fig. 5. Variación del ancho de la espiguilla de *E. mexicana*, *E. neomexicana* y *E. orcuttiana* en Norteamérica entre 100° y 125° longitud Oeste y 25° y 40° latitud Norte.

ésta se evidencia que el territorio más al norte (10° - 0° latitud N) este carácter conserva los mismos intervalos de variación que en las muestras de *E. mexicana* - *E. neomexicana* de Norte y Centroamérica. Hacia el sur del continente, disminuye gradualmente, hasta culminar con el ancho típico de *E. virescens*. Esto explica las dificultades para diferenciar a *E. mexicana* - *E. neomexicana* de *E. virescens* y que esta última es el resultado de una variación continua.

Esta gradual variación del ancho de la espiguilla no ha podido demostrarse en Norteamérica entre *E. orcuttiana* y las poblaciones de *E. mexicana* - *E. neomexicana* (fig. 5). En el territorio enmarcado entre 115° y 120° longitud W en esta figura, el intervalo es mucho más amplio, pero el histograma es bimodal y las modas coinciden con las de los territorios más orientales y occidentales, que corresponden a *E. mexicana* - *E. neomexicana* y *E. orcuttiana*, respectivamente.

4. Longitud de la gluma inferior. Aunque la literatura ha dado poca importancia, este carácter resultó ser tan importante como el ancho de la espiguilla. La figura 6 indica que la distribución de la longitud de la gluma inferior en ambos pares es unimodal y simétrica. A pesar del traslape que se observa entre los pares de especies, éstas constitu-

Fig. 6. Distribución de frecuencias de las cuatro especies según la longitud de la gluma inferior.

yen poblaciones distintas respecto de este carácter. Por tanto, la longitud de la gluma inferior apoyará la separación del grupo en dos poblaciones, como sucedió con el ancho de la espiguilla en Norte y Centroamérica.

5. **Correlación entre la longitud de la gluma inferior y el ancho de la espiguilla.** Con el objeto de sustentar los resultados precedentes, con base en caracteres correlacionados, se elaboró el diagrama de dispersión mostrado en la figura 7. Ésta demuestra que: 1) existe una correlación positiva entre el ancho de la espiguilla y la longitud de la gluma inferior; 2) la distribución de las intersecciones evidencian que se trata de dos poblaciones traslapantes, las cuales corresponden a *E. mexicana* - *E. neomexicana* y *E. orcuttiana* - *E. virescens*, y 3) aunque existe un traslape entre los pares de especies, la gran mayoría de ejemplares puede identificarse fácilmente si se usan como límite de ancho de la espiguilla 1.45 mm y como límite de longitud de la gluma inferior 1.35 mm.

Por otro lado, se ha encontrado que la suma de los valores de estos caracteres constituye un parámetro que sirve para los mismos propósitos (fig. 8). En efecto, la distribución bimodal de este parámetro evidencia la presencia de dos poblaciones que se traslapan parcialmente.

Observaciones en el invernadero

Bajo condiciones de invernadero, las plantas de *E. mexicana*, *E. neomexicana* y los tipos indefinidos de éstas alcanzaron entre 80 y 100 cm de alto, aun aquéllas provenientes de progenitores del tipo *E. mexicana* (tabla 1). En cuanto al color de la espiguilla, la mayoría de los descendientes progenitores con espiguillas púrpuras no desarrollaron este color. Hubo una sola excepción en la altura de la planta y dos en el color de la espiguilla, pero estas últimas no fueron muy contrastantes. Se puede concluir que los caracteres de color de la espiguilla y la altura de la planta son bastante plásticas respecto a condiciones ambientales.

En cuanto al patrón de distribución de glándulas, algunos descendientes fueron como el progenitor [Correll 34090 (TEX)], y otros, a partir de eglanduloso, nacieron con y sin glándulas [McVaugh 19706 (MICH)]. En general la descendencia de *E. mexicana* - *E. neomexicana* se presenta más glandulosa que la de *E. orcuttiana* y *E. virescens*.

La longitud de la gluma inferior de *E. mexicana* y *E. neomexicana* fue similar a la de sus progenitores. En conjunto alcanzó un promedio de 1.5 mm, longitud que es similar al promedio de la muestra de *E. mexicana* - *E. neomexicana*. En *E. orcuttiana* y *E. virescens* el promedio de los descendientes fue de 1.2 mm, lo cual está muy próximo al promedio típico de estas dos especies.

En cuanto al ancho de la espiguilla y la longitud de la gluma inferior, se encontró la misma correspondencia entre los progenitores y los descendientes.

Observaciones en el campo

Por razones de accesibilidad, se estudiaron solamente poblaciones de *E. mexicana* y *E. neomexicana*. Los especímenes de las poblaciones fueron estudiados en base a varios caracteres, habiendo resultado de importancia la altura de la planta y el color de la espiguilla. La variación de estos caracteres dentro de una población representativa de *E. me-*

Fig. 7. Diagrama de dispersión entre la longitud de la gluma inferior y el ancho de la espiguilla en las cuatro especies $N = 480$

Fig. 8. Distribución de frecuencias de las cuatro especies según la suma de la longitud de la gluma inferior y el ancho de la espiguilla. $N = 480$.

TABLA 1. Altura de planta y color de espiguilla de progenitores (especímenes de herbario) y descendientes (invernadero)

Colección (herbario)	Altura de la planta (cm)			Color de la espiguilla	
	Proge- nitor	Descendiente* $\bar{x}$	(N)	Proge- nitor	Descen- diente**
<i>E. mexicana</i>					
Bustos y Villa s.n. (CHAPA)	46	78	(2)	G-P	V
Gould y Hatch 14354 (CHAPA)	17	82	(5)	P	V
Ventura 9928 (CHAPA)	42	80	(9)	P	PP
González 152 (CHAPA)	36	45	(2)	P	V
Torke y Dunn 495 (MO)	35	94	(4)	P	PP
Rzedowski 17543 (MICH)	43	53	(5)	P	V
Indefinidos					
Rzedowski 26109 (MICH)	69	80	(4)	P	V
Koch 75309 (CHAPA)	98	94	(3)	P	V
McVaugh 19706 (MICH)	70	88	(3)	P	V
<i>E. neomexicana</i>					
Koch 771 (CHAPA)	48	82	(2)	VG	V
Correll 34990 (TEX)	75	29	(5)	VG	V
McGregor et al. (KANU) 494	—	93	(1)	VG	V

* $\bar{x}$ = promedio; (N) = número de descendientes.

** P = púrpura; PP = púrpura pálida; V = verde; VG = verde-grisáceo.

— = desconocido.

xicana, de *E. neomexicana* y de una mixta se representa en la figura 9. En ésta se nota que: 1) en las poblaciones puras existe un amplio traslape en el rango de variación de altura de la planta y ésta coincide con la variación dentro de la población mixta y 2) por lo general las plantas con espiguillas púrpuras son más pequeñas que aquéllas con espiguillas verde-grisáceo, observación que coincide con la figura 1.

En todos los casos, las poblaciones ocuparon áreas modificadas; *E. mexicana* ocupó sitios sobrepastoreados y con suelos someros y compactos, en tanto que *E. neomexicana* se encontró entre cultivos o en los bordes de éstos, donde las condiciones son más favorables. Las poblaciones mixtas ocuparon los bordes de parcelas cultivadas, o bien, terrenos cultivados recientemente y abandonados.

Número cromosómico

Se ha confirmado el número cromosómico de *E. mexicana* y *E. neomexicana* con el que reporta la literatura, es decir $2n = 60$ (Moore, 1973; Federov, 1969). Los recuentos de cromosomas de *E. orcuttiana* y *E. virescens*, aún no reportados, coinciden con las especies anteriores (fig. 10). Estos resultados indican el carácter hexaploide del grupo estudiado.

Fig. 9. Tres poblaciones de *E. mexicana* y *E. neomexicana*. Distribuciones de frecuencias de altura de la planta y color de la espiguilla. Rayado = espiguillas púrpuras; blanco = espiguillas verde-grisáceo.

Fig. 10. Diacinesis tardía y metafase en microsporocitos. a) *E. mexicana* (Koch y Sánchez 7867); b) *E. virescens* (Sánchez 1036); c) *E. orcuttiana* (Koch 69133A). Línea = 20μ.

DISCUSIÓN

Los conceptos de *E. mexicana* y *E. neomexicana* se han basado principalmente en la altura de la planta y el color de la espiguilla. Sin embargo, la distribución unimodal de altura de la planta y la falta de una estrecha correlación entre ésta y el color de la espiguilla (fig. 1) no permite una diferenciación segura. Por otro lado, las evidencias obtenidas en el invernadero, en el sentido de que no obstante el fenotipo del progenitor todos los descendientes son semejantes a la forma robusta (*E. neomexicana*), indican que los estados de aquellos caracteres no resultan de diferencias genotípicas.

El análisis de la variación de altura de la planta y color de la espiguilla en las poblaciones de *E. mexicana*, *E. neomexicana* y las mixtas evidencia una cierta correlación entre altura de la planta y color de la espiguilla, en el sentido de que existen poblaciones puras de los dos fenotipos y la correlación entre color de la espiguilla y altura de la planta se mantiene en las poblaciones mixtas. Esto último implica que no hay intercambio genético entre los dos fenotipos. Sin embargo, si se consideran los hábitat de los fenotipos (*E. mexicana* en sitios pobres y secos, *E. neomexicana* en sitios favorables) y los resultados del invernadero, se puede entender que: 1) el color púrpura de las espiguillas y la altura reducida de *E. mexicana* son respuestas a malas condiciones ecológicas; 2) las dos características están correlacionadas porque ambas son respuestas fenotípicas a la misma situación, y 3) no hay intercambio genético en las poblaciones mixtas porque las características son netamente fenotípicas, es decir, no están bajo control genético.

Además, la distribución unimodal de las frecuencias de ancho de la espiguilla (fig. 3), la longitud de la gluma inferior (fig. 6), la correlación entre estos caracteres (fig. 7) y la variación gradual del porcentaje de plantas glandulosas a través del área de distribución (fig. 2) confirman la hipótesis de que *E. mexicana* y *E. neomexicana* son miembros de una sola entidad biológica.

La distribución disyunta y el número de flósculos por espiguilla en *E. orcuttiana* y *E. virescens* han sido los principales caracteres para distinguir estas especies (Harvey 1948). Los estudios iniciales demostraron que, en las plantas de California, el número de flósculos por espiguilla varía entre 5 y 15 y en Sudamérica el intervalo es de 5 a 12. Según éstos, no existe correlación estrecha entre este carácter y la distribución. Además, no se encontró otro carácter morfológico que pueda servir para distinguir estas especies. En efecto, la similitud de la distribución de frecuencias del ancho de la espiguilla (fig. 3), la longitud de la gluma inferior (fig. 6) y la correlación de éstos (fig. 7) indican que *E. orcuttiana* y *E. virescens* son idénticas morfológicamente y que deben ser tratadas como una sola unidad.

La discusión precedente demuestra que el grupo estudiado está formado por dos unidades diferenciadas por muy pocos caracteres cuantitativos, lo cual explica las grandes dificultades para delimitar las especies. No obstante, es posible diferenciar dos entidades, *E. mexicana* - *E. neomexicana* y *E. orcuttiana* - *E. virescens*, con base en el uso simultáneo de ancho de la espiguilla y longitud de la gluma inferior, y quedan algunos ejemplares, principalmente de Sudamérica, que no son identificables por la existencia de una zona de traslape. Para tomar en cuenta estos dos caracteres simultáneamente, la medida más conveniente es la suma de ambos.

Geográficamente se observa (fig. 11) que *E. mexicana* - *E. neomexicana* se extiende desde el suroeste de Estados Unidos (Arizona, Nuevo México y Texas) hasta Sudaméri-

Fig. 11. Distribución geográfica de los ejemplares examinados. En algunos casos un círculo representa varios ejemplares.

ca. Pero aproximadamente de la línea ecuatorial hacia el sur se observa una transición gradual (*cline*), hasta llegar a Chile, Argentina y Uruguay, donde predomina *E. orcuttiana* - *E. virescens*. Esta misma población aparece de nuevo en el norte (California).

Existen dos hipótesis que pueden explicar la distribución disyunta de *E. orcuttiana* - *E. virescens*. Por un lado es posible que las dos se diferenciaron de las poblaciones cercanas de *E. mexicana* - *E. neomexicana* y la similitud morfológica es una respuesta convergente a condiciones ambientales semejantes. Por otro lado, *E. orcuttiana* - *E. virescens* podría haber evolucionado en una de las áreas y haber sido introducida en la otra.

Dos hechos se argumentan contra la primera hipótesis. No se ha podido evidenciar una transición gradual entre las poblaciones de *E. orcuttiana* - *E. virescens* de California y aquellas de *E. mexicana* - *E. neomexicana* de Arizona, Nuevo México y Texas (fig. 5). Aun en el área de traslape de distribuciones, la distribución es bimodal. Por otra parte, las poblaciones de *E. mexicana* - *E. neomexicana* en Arizona, Nuevo México y Texas son las más glandulosas de todas, en comparación con las poblaciones de *E. orcuttiana* - *E. virescens* en California, las cuales son muy poco glandulosas, al igual que aquellas de Sudamérica. Si las poblaciones de *E. orcuttiana* - *E. virescens* de California se hubieran

originado de *E. mexicana* y *E. neomexicana* más cercanas, se esperaría que hubiera algunas "huellas" de su antecesor, es decir, que las poblaciones de *E. orcuttiana* - *E. virescens* del suroeste de los Estados Unidos fueran más glandulosas que aquellas de Sudamérica.

Si se descarta la posibilidad de que las poblaciones de *E. mexicana* y *E. neomexicana* de Norteamérica originaron a *E. orcuttiana* y *E. virescens*, esto constituye otro ejemplo del patrón de disyunción entre las partes occidentales de Norteamérica y Sudamérica. Este fenómeno ha sido muy discutido (Good, 1974; Solbrig, 1972; Raven, 1972), especialmente el aspecto del mecanismo de dispersión, que todavía se desconoce. En el caso particular, el comportamiento arvense, el fruto pequeño y la autofecundación de las plantas, sugiere la posibilidad de introducción a California de Sudamérica por el hombre, posiblemente en tiempos de la Colonia.

CONCLUSIONES

1. Las similitudes morfológicas, citológicas, ecológicas y geográficas entre *E. mexicana*, *E. neomexicana*, *E. orcuttiana* y *E. virescens* conceptuadas tradicionalmente hacen inconsistentes sus delimitaciones como entidades biológicas distintas y apoyan la conclusión de que constituyen una unidad biológica a nivel de especie.

2. Dentro de esta especie, con base en la variación del ancho de la espiguilla y de la longitud de la gluma inferior, se diferencian dos taxa que incluyen a *E. mexicana* y *E. neomexicana* por una parte, y a *E. orcuttiana* y *E. virescens* por la otra. A estos taxa se les reconoce la categoría de subespecies.

TAXONOMÍA

La revisión nomenclatural de la presente investigación está restringida a los nombres que están bajo discusión y sus basónimos. La nomenclatura de las especies del Nuevo Mundo requiere de una revisión completa, la cual será posible cuando se haga un estudio de todas las que existen en el área.

La figura 11 (distribución geográfica) está basada en los ejemplares examinados. Por esta razón y debido a que todos los ejemplares examinados fueron anotados, no se incluye la lista de los ejemplares citados, cuyas copias pueden solicitarse directamente a los autores.

Eragrostis mexicana (Hornem.) Link, *Hort Berol.* 1:190. 1827.

Anual. Culmos de 10-130 cm de alto, frecuentemente con un anillo parcial o total de depresiones glandulares debajo de los nudos. Vainas más cortas que los entrenudos, con depresiones glandulares o no, papiloso-pilosas en los márgenes y ápices. Láminas planas, lanceoladas, rara vez con depresiones glandulares sobre la nervadura principal, de 5-25 cm de longitud, 3-7 mm de ancho. Panícula amplia a estrechamente ovoide, abierta, frecuentemente muy florida (5-)10-40 cm de largo, 2-18 cm de ancho, algunas veces con depresiones glandulares en los nudos, ramas y pedicelos; ramas hasta de tercer orden,

algunas veces pilosas en las axilas. Espiguillas ovoides, linear a linear-lanceoladas, de color verde-grisáceo a púrpura, de 4.0-9.6 mm de largo y 0.7-2.4 mm de ancho, con 5-13(-15) flósculos. Raquillas persistentes. Glumas lanceoladas, caducas, la inferior de 0.7-2.0(-2.3) mm de largo, la superior de 1.0-2.3 mm de largo, escabrosas sobre las quillas. Lemas ovadas, caducas, de 1.2-2.5 mm de largo, a veces con unos pocos pelos en el ápice y entre los nervios laterales y sobre el margen. Pálea escabroso-ciliadas sobre las quillas, persistentes, de 1.0-1.8 mm de largo. Estambres 3, anteras de 0.2-0.4 mm de longitud, de color púrpura en la madurez. Cariopsis ovoides a rectangular-prismático, profundamente surcados sobre la cara adaxial, de color castaño, de 0.5-1.0 mm de largo. Número cromosómico $2n = 60$.

Hábitat: Arvense de lugares perturbados en zonas semihúmedas a semisecas, de clima templado.

Clave para las subespecies

- A. Espiguillas ovoides a oblongas, mayores de 1.4 mm de ancho, gluma inferior de 1.2-2.3 mm de longitud..... subsp. *mexicana*.
- AA. Espiguillas lineares a linear-lanceoladas, menores de 1.5 mm de ancho, gluma inferior de 0.7-1.7 mm de longitud..... subsp. *virescens*.

Eragrostis mexicana (Hornemann) Link subsp. *mexicana*

Poa mexicana Hornemann, *Hort. Hafn.* 2:953. 1815. Ejemplar tipo desconocido. En la descripción original se cita "Hab. in Mexico?" Harvey (1948) supone que el ejemplar fue derivado de semillas enviadas a Madrid por Sessé en 1804, y utiliza un ejemplar derivado de los envíos de Sessé en MA como tipo.

Eragrostis mexicana (Hornem.) Link, *Hort. Berol.* 1:190. 1827. *Eragrostis limbata* Fourn., *Mex. Pl.* 2:116. 1886. *Eragrostis neomexicana* Vasey, *Contr. U.S. Natl. Herb.* 2:542. 1894. TIPO: EUA: New Mexico: Organ Mountains, in 1881, G.R. Vasey s.n. (LECTOTIPO: US Natl. Herb. núm. 1761631, US!; ISOLECTOTIPOS: US Natl. Herb. núm. 822049 y 909912, US!).

Planta frecuentemente con depresiones glandulares sobre uno o más de los culmos, vainas y láminas foliares, y en el raquis, ramas y pedicelos de la panícula. Espiguillas ovoides a oblongas, de 1.4-2.4 mm de ancho; gluma inferior de 1.2-2.3 mm de longitud; suma del ancho de la espiguilla y longitud de gluma inferior de 2.6-4.7 mm.

Distribución geográfica: De amplia distribución en América, desde Arizona, Nuevo México, Texas y el extremo sureste de California en los Estados Unidos, a través de México, Centro y Sudamérica, hasta aproximadamente la línea ecuatorial, excepto en la cuenca amazónica. Introducida en Hawai (Rotar, 1968) y en Canberra, Australia [McKee 8953 (UC)].

Eragrostis mexicana (Hornemann) Link subsp. *virescens* (Presl) S. D. Koch et I. Sánchez V., *Phytologia* 58:380.1985.

Eragrostis virescens Presl. *Reliq. Haenk.* 1:276. 1830. TIPO: CHILE, **Haenke** (HOLOTIPO: PR; fragmentos: US!).

Eragrostis orcuttiana Vasey, *Contr. U.S. Natl. Herb.* 1:269. 1893. TIPO: EUA: California: Chollus Valley, San Diego, Aug 1885, **Orcutt** 1313 (HOLOTIPO: US Natl. Herb. núm. 1761633, US!).

Difiere de la subespecie tipo en la ausencia de glándulas sobre las vainas, láminas y panícula. Espiguilla de forma linear a linear-lanceolada, de 0.7-1.5 mm de ancho; gluma inferior de 0.7-1.7 mm de longitud; suma del ancho de la espiguilla y longitud de la gluma inferior de 1.4-3.2 mm.

Distribución geográfica: Una subespecie de distribución disyunta: en los Estados Unidos, en la parte norte y oeste de California y condados adyacentes de Nevada; en Sudamérica, a lo largo de las vertientes occidentales y en los valles interandinos de Ecuador, Perú, y Chile, y a lo largo de la zona andina de Bolivia y Argentina; en Uruguay, el sur de Brasil y la región adyacente de Argentina.

AGRADECIMIENTOS. Agradecemos a la Organización de los Estados Americanos (OEA) por el apoyo financiero otorgado al primer autor; al Dr. E. M. Engleman y al Ing. E. Hernández X., por sus sugerencias, revisión y corrección de este manuscrito; a los encargados de los herbarios CAS, DS, F, GH, MEXU, MICH, MO, MVFA, POM, RSA, SGO, SMU, TAES, TEX, UC y US, por haber facilitado el material de herbario revisado, y al Centro de Botánica del Colegio de Postgraduados por las facilidades y materiales utilizados en la realización de esta investigación.

LITERATURA CITADA

- BEETLE, A.A. 1977. Noteworthy grasses from Mexico. *Phytologia* 37:317-407.
- BIEWS, J.W. 1929. *The World's grasses*. Reimpresión 1973, Russel y Russel, Nueva York, 408 pp.
- BURKART, A. 1969. Flora ilustrada de Entre Ríos (Argentina). Parte II. *Gramíneas*. INTA, Buenos Aires. xxvi + 551 pp.
- CABRERA, A. 1970. *Flora de la Provincia de Buenos Aires*. Parte II. *Gramíneas*. INTA, Buenos Aires, Argentina. 624 pp.
- FEDEROV, A. A. 1969. *Chromosome numbers of flowering plants*. Reimpresión 1974, Otto Koeltz Science Publishers, Alemania Occidental. 926 pp.
- GOOD, R. 1974. *The geography of the flowering plants*. 4a. ed. Longman Group Limited, Londres. xvi + 57 pp.
- HARVEY, L.H. 1948. *Eragrostis in North and Middle America*. Ph. D. thesis, University of Michigan. Xerox University Microfilms, Inc., Ann Arbor, Michigan. Publ. 967.
- . 1975. *Eragrostis*. En: F. W. Gould, *The Grasses of Texas*. Texas A & M University Press, College Station, Texas, pp. 171-201.
- HITCHCOCK, A. S. 1950. *Manual of the Grasses of the United States*. 2a. ed. Rev. A. Chase. U.S. Dept. Agric. Misc. Publ. 200. Washington, D.C.
- KOCH, S.D. 1974. The *Eragrostis pectinacea - pilosa* complex in North and Central America. (Gramineae: Eragrostoideae.) *Illinois Biol. Monogr.* 48:1-74.

- MCVAUGH, R. 1983. *Flora Novo-Galiciana*. The University of Michigan Press, Ann Arbor, Michigan. Vol. 14, 436 pp.
- MOORE, R.J. 1973. Index to plant chromosome numbers. 1967-1971. *Regnum Veg.* 90:1-539.
- RAVEN P.H. 1972. Plant species disjunctions: a summary. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 59 (2): 234-246.
- ROSENGURTT, B., B. ARRILLAGA DE MAFFEI y P. IZAGUIRRE DE ARTUCIO. 1970. *Gramíneas uruguayas*. Universidad de la República, Montevideo. viii + 490 pp.
- ROTAR, P.R. 1968. *Grasses of Hawaii*. University of Hawaii Press, Honolulu. xii + 352 pp.
- SOLBRIG, O.T. 1972. The floristic disjunctions between the "Monte" in Argentina and the "Sonoran Desert" in Mexico and United States. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 59 (2): 218-223.
- WITHERSPOON, J.T. 1975. *A numerical taxonomic study of the Eragrostis intermedia complex (Poaceae)*. Ph.D. thesis, University of Montana. University Microfilms, Inc., Ann Arbor, Michigan. Publ. pp. 76-650.