



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS  
DE HIDALGO**

---

**PROGRAMA INSTITUCIONAL DE MAESTRÍA EN  
CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**Caracterización estructural de la cariósida de  
*Gynerium sagittatum* (Aubl.) P. Beauv. y  
*Lecomtella madagascariensis* A. Camus  
(Gynerieae, Lecomtelleae, Panicoideae)**

**TESIS**

**Que presenta:**

**Biól. JESÚS CONTRERAS LEÓN**

**PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE: MAESTRO EN CIENCIAS  
BIOLÓGICAS (ECOLOGÍA Y CONSERVACIÓN)**

**Directora de tesis**

**Dra. Sabina Irene Lara Cabrera**

**Co-Director de tesis**

**Dr. Jorge Gabriel Sánchez Ken**

**Morelia, Michoacán**

**Julio de 2021**



## **Dedicatoria:**

A mis padres: María del Lirios León Valentín y  
Jesús Contreras Meza

A mis hermanos: Rosa, Verónica, Guadalupe,  
Yuridia, Antonio y Norberto

Por qué con su amor, su alegría y apoyo he  
logrado realizar mis metas.

## **Agradecimientos:**

Al Programa Institucional de Maestría en Ciencias Bilógicas (PINCB) de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, por brindarme las bases académicas para mi formación profesional en la 13va generación del posgrado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca de Posgrado otorgada para la realización de este proyecto (No. de becario 736209) y así poder continuar con mis estudios.

A mi asesora de tesis interna Dra. Sabina Irene Lara Cabrera, que además de su asesoría y contribución académica, me brindo su confianza y el espacio en el laboratorio de sistemática molecular.

A mi asesor de tesis Dr. Jorge Gabriel Sánchez Ken por aceptar este reto académico, su asesoría y la atención brindada para lograr este proyecto, en conjunto con el Instituto de Ecología Regional del Bajío A. C.

A mi comité sinodal integrado por la Dra. Teresa Terrazas Salgado, Dra. Deneb García Ávila y el Dr. Juan Carlos Montero Castro por su valiosa participación y disponibilidad en este proyecto. Sin duda con su experiencia y sus comentarios que hicieron mejorar el presente proyecto de tesis.

A la Dra. Maria S. Vorontsova y al herbario Royal Botanical Gardens, Kew por su donación de un ejemplar de *Lecomtella*.

A los encargados de los herbarios IEB, EBUM, MEXU y XAL por las facilidades brindadas en la revisión de los ejemplares de *Gynerium*.

A mi amigo Alberto Esteban Pérez Pedraza, Javi, Paco y Domi por sus facilidades brindadas para la recolecta de *Gynerium* en campo.

A mis compañeros de laboratorio Diego, Pedro, Dagoberto, Daniel, Adán, Karina y Luz por su amistad y apoyo brindado durante este proceso.

A mis amig@s Beto, Pedro, Diego, Dago, Karen y Daniela, un agradecimiento a todos ellos que me acompañaron durante este proceso, personas que estimo y que tienen mi más sincero apoyo y amistad.

A mis compañeros y amigos del club de futbol Aguacateros de Michoacán por su apoyo incondicional durante este proceso académico.

## Contenido

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	2
INTRODUCCIÓN.....	3
OBJETIVO GENERAL.....	10
Objetivos particulares.....	10
MATERIALES Y MÉTODOS.....	11
Revisión de ejemplares de herbario y muestreo.....	11
Técnica de anatomía vegetal.....	11
Caracteres morfológicos y embrionarios .....	12
Análisis filogenéticos.....	13
RESULTADOS.....	15
Descripción estructural de la cariósida de las tribus Gynerieae y Lecomtelleae.....	15
Análisis filogenético por método de máxima verosimilitud para los genes <i>matK</i> , <i>ndhF</i> , <i>rbcL</i> y concatenado <i>matK+ndhF+rbcL</i> .....	19
Relaciones filogenéticas de las tribus Gynerieae y Lecomtelleae.....	20
Mapeo de caracteres.....	24
DISCUSIÓN.....	31
CONCLUSIONES.....	35
BIBLIOGRAFÍA.....	36

<b>Índice de cuadros, figuras y apéndices</b>	Página
Cuadro 1. Fórmula embrionaria de las subfamilias de Poaceae basada en la clasificación GPWG (2001).....	5
Figura 1. Estados de carácter del hilio.....	6
Cuadro 2. Clasificación de los granos de almidón del endospermo.....	7
Figura 2. Cariósida de <i>Gynerium sagittatum</i> .....	15
Figura 3. Corte transversal de la cariósida de <i>Gynerium sagittatum</i> .....	15
Figura 4. Corte longitudinal de la cariósida de <i>Gynerium sagittatum</i> .....	16
Figura 5. Descripción de la cariósida de la tribu Lecomtelleae.....	17

Figura 6. Corte longitudinal de la carióspside y embrión de Lecomtelleae.....	18
Figura 7. Granos de almidón en el endospermo de Lecomtelleae.....	19
Cuadro 3. Parámetro Gamma (G) y sitios invariables (I).....	20
Figura 8. Análisis de máxima verosimilitud de las secuencias concatenadas de <i>matK+ndhF+rbcL</i> en la subfamilia Panicoideae.....	22
Figura 9. Análisis bayesiano de las secuencias concatenadas de <i>matK+ndhF+rbcL</i> en la subfamilia Panicoideae.....	23
Figura 10. Mapeo de los estados de carácter del hilio.....	25
Figura 11. Mapeo de los estados de carácter del mesocotilo.....	26
Figura 12. Mapeo de los estados de carácter del epiblasto.....	27
Figura 13. Mapeo de los estados de carácter de la hendidura entre el escutelo y la coleoriza.....	28
Figura 14. Mapeo de los estados de carácter de la hoja embrionaria.....	29
Figura 15. Mapeo de los granos de almidón en el endospermo.....	30
Figura 16. Mapeo de caracteres morfológicos y embrionarios de la subfamilia Panicoideae.....	34
Apéndice 1. Lista de taxa utilizados y código en Gene Bank.....	44
Apéndice 2. Tabla de inserciones y deleciones en las secuencias de <i>matK</i> , <i>ndhF</i> y <i>rbcL</i> .....	49
Apéndice 3. Análisis de máxima verosimilitud de la subfamilia Panicoideae.....	51
Apéndice 4. Análisis de inferencia bayesiana de la subfamilia Panicoideae.....	54
Apéndice 5. Descripción taxonómica de las especies.....	57

## RESUMEN

Poaceae es uno de los grupos de plantas más diversos de las angiospermas y reconocido por su importancia económica. Uno de los caracteres más importantes de las gramíneas son las cariósides, constituidas por el endospermo, embrión y el pericarpio fusionado al tegumento. Los estudios anatómicos, embriológicos y del endospermo han contribuido a aclarar las relaciones filogenéticas de las gramíneas. De las 13 tribus que conforman a la subfamilia Panicoideae (1/3 de la diversidad de especies de la familia) se han caracterizado las cariósides para diez; en este trabajo se presenta el estudio anatómico de las cariósides para Gynerieae y Lecomtelleae ambas monogénicas y monoespecíficas, quedando pendiente Steyermarkochloae. Los caracteres anatómicos se mapearon en un cladograma de secuencias *matK*, *ndhF* y *rbcL* concatenadas. Gynerieae presenta una cariósida elipsoide, con hilio punteado, los caracteres embrionarios permanecen desconocidos, debido a que los frutos no eran fértiles. La cariósida en Lecomtelleae es obovada, con un embrión pequeño, hilio punteado, granos de almidón simples en el endospermo, y una fórmula embrionaria P-P?. En el mapeo de caracteres en la filogenia de cloroplasto, el mesocotilo alargado y la hendidura entre el escutelo y la coleoriza se presenta en todas las tribus de la subfamilia, también en el grupo hermano (Aristidoideae) y externo (Micrairoideae), representando caracteres plesiomórficos; la hoja embrionaria aparentemente es un carácter sinapomórfico, aún a pesar de ser desconocido para Lecomtelleae. Los diferentes estados de carácter del hilio, epiblasto y de los granos de almidón se presentan en diferentes clados de la topología. Sin embargo, el bajo soporte bootstrap y la falta de resolución, impide inferir la dirección evolutiva de los caracteres de la cariósida, probablemente se resolverán hasta que se incorporen análisis de genoma completo de cloroplasto y núcleo.

Palabras claves: Aborción, Caña flecha, filogenia, Máxima verosimilitud y Pasto

## ABSTRACT

The Poaceae is one of the most diverse angiosperm families, recognized too, for its economic importance. The anatomic and embryologic study of the caryopsis. Including a characterization of the endosperm, embryo and fusion of the pericarp teguments have contributed to clarify the grass phylogeny. Caryopsis for ten of the thirteen Panicoideae tribes (1/3 of grass species diversity) have already been characterized. Here I evaluate two monogenetic and monospecific tribes, the Gynerieae and Lecomtelleae, pending only tribe Steyermarkochloaeae. Anatomic character states were latter mapped to a chloroplast phylogenetic tree of concatenated sequences *matK*, *ndhF* and *rbcL*. Gynerieae have an elliptic caryopsis, punctuated hilum, however embryologic characters were not evaluated due to fruit infertility. Lecomtelleae has ovate caryopsis, with a small embryo and punctuated hilum, simple starch grains, and P-P? embryo formula. Two anatomical characters mapped to the phylogeny (mesocotyl internode elongated and scutellar cleft present) appear to be plesiomorphic, due to its presence in all subfamily tribes, sister group (Aristidoideae) and outgroup (Micrairoideae); the embrionary leaf could be synapomorphic, despite being uncharacterized for Lecomtelleae and the hilum, epiblast and starch grains did not show a clear ancestral or derived pattern. However, the phylogeny lack of resolution and low bootstrap support, impeded dilucidate the evolutionary caryopsis direction, this will probably be solved until a better supported chloroplast or nuclear phylogeny is available.

Key words: Abortion, Caña flecha, Grass, Maximum likelihood, Phylogeny

## INTRODUCCIÓN

La familia Poaceae fue fundamental en el establecimiento y desarrollo de las primeras civilizaciones, basándose en la domesticación y cultivo de algunas especies de gramíneas. En Asia y Medio Oriente las diversas culturas se desarrollaron alrededor de cultivos de sorgo, cebada, avena y arroz, en Nueva Guinea fue la de caña de azúcar, en Europa el trigo y en Mesoamérica el maíz (Ponl, 1886).

Las gramíneas además de ser importantes en la dieta de los humanos, de los animales herbívoros domésticos y para fauna silvestre, brindan diferentes servicios ecosistémicos donde destacan por ser pioneras en la formación y retención de suelo o bioindicadores de disturbio. Las gramíneas también se utilizan en la elaboración de productos farmacéuticos, diversos utensilios, artesanías y en la construcción (Clark & Sánchez-Ken, 1999; Valdés, 2015).

Poaceae de distribución cosmopolita, es la cuarta familia más grande de las angiospermas, con alrededor de 11,506 especies, 768 géneros y 12 subfamilias (Soreng et al., 2017). Para México se reconocen 215 géneros 1,312 especies y 207 categorías infraespecíficas (Sánchez-Ken, 2019). Habitan en zonas de alta montaña, áridas, semiáridas y ambientes acuáticos, en clima templado, cálido y húmedo, aunque son dominantes en los pastizales y sabanas (Clark & Sánchez-Ken, 1999; Valdés, 2015).

Debido a la importancia de la familia, siempre ha habido interés en establecer las relaciones evolutivas entre sus taxa y por eso se busca resolver la posición incierta de algunos taxa. En la actualidad la filogenia de las gramíneas está definida, con dos grupos BOP, (Bambusoideae, Oryzoideae y Pooideae), PACMAD (Panicoideae, Arundinoideae, Chloridoideae, Micrairoideae, Arundinoideae y Danthonioideae) y los linajes basales (Anomochlooideae, Pharoideae y Puelioideae). Sin embargo, existen algunos taxa con posición incierta o inestable, además de la falta de un soporte absoluto en las relaciones entre algunas subfamilias (GPWG, 2001; Zuloaga et al., 2007; Sánchez-Ken & Clark, 2010; Teerawatananon et al., 2011; Soreng et al., 2017; Saarela et al., 2018).

La subfamilia Panicoideae es la más diversa dentro de Poaceae, consta de 3,241 especies clasificadas en 247 géneros y 13 tribus, en México la subfamilia está representada por 515 especies, 82 géneros y 9 tribus (Sánchez-Ken, 2019). Las tribus Andropogoneae, Arundinelleae,



Gynerieae, Lecomtelleae, Paniceae, Paspaleae, Tristachyideae y Thysanolaeneae se caracterizan por presentar espiguillas biflosculares, con el flósculo proximal estéril y el distal generalmente hermafrodita, mientras que las tribus Centotheceae, Chasmanthieae, Cyperochloae, Steyermarkochloae y Zeugiteae tienen espiguillas multiflosculares (Sánchez-Ken & Clark, 2007, 2010; Soreng et al., 2017).

Históricamente se reconocían como verdaderas panicoides a las tribus Andropogoneae, Arundinelleae (incluyendo Tristachyideae) y Paniceae (incluyendo Paspaleae), que se definían como un grupo natural por la presencia de una espiguilla con dos flósculos, el inferior estéril o estaminado, rara vez ausente, el superior generalmente hermafrodita y la falta de una extensión de la raquilla (GPWG, 2001). En la clasificación GPWG (2001) la tribu Isachneae formaba parte de la subfamilia, sin embargo, en el estudio de Sánchez-Ken et al. (2007), la tribu fue reclasificada en la subfamilia Micrairoideae. La relación de las subfamilias Centothecoideae y Panicoideae fue evaluada por Sánchez-Ken & Clark (2010), resultando en una expansión del concepto para incluir a las dos subfamilias debido a la ausencia de soporte, apoyado también por Soreng et al. (2017).

La interpretación de la evolución de la morfología de las espiguillas, así como de otros caracteres morfológicos y anatómicos de los frutos (cariópsides) en la subfamilia Panicoideae, en la actualidad representan un gran reto. Debido a que en el interior de la subfamilia las relaciones entre algunas tribus no están resueltas, además de, la gran variabilidad morfológica y la falta de información de algunos grupos, se dificulta establecer la historia evolutiva de estos caracteres por lo tanto se desconoce si alguno de ellos representa alguna sinapomorfia.

En la familia se presentan cinco tipos de frutos la cariópside, aquenio, nucoide, utrículo y baya, mientras que la cariópside es el fruto más común en las gramíneas, es monospermo, seco e indehiscente, derivado de un ovario súpero, constituido por el endospermo, embrión y el pericarpio delgado, fusionado al tegumento seminal (Filgueiras, 1986). La variación, forma y tamaño del grano, el hilio, la anatomía de los granos de almidón en el endospermo, así como los caracteres embrionarios pueden ser importantes para la interpretación evolutiva de las gramíneas (Harz, 1880; Reeder, 1957).

Con respecto al embrión, en las primeras investigaciones enfocadas a la descripción de caracteres embriológicos se distinguieron dos tipos de embriones, panicoides y festucoides en referencia al grupo de pastos que conformaban a la familia Poaceae (Bruns, 1892). El embrión tipo

panicoide (P), se caracteriza por presentar una hendidura entre el escutelo y la coleorriza, además el coleoptilo se inserta por encima del escutelo. Por otro lado, el embrión tipo festucoide (F) no hay hendidura entre el escutelo y la coleorriza y no se presenta diferencia en la inserción del coleoptilo y escutelo (Bruns, 1892; Tieghem, 1897). Posteriormente se incorporaron la presencia o ausencia del epiblasto, la longitud del mesocotilo y la forma en como se encuentra la primera hoja embrionaria, ya sea convoluta o involuta. El resultado fue el desarrollo de la fórmula embrionaria, para las Panicoideae fue P-PP y F+FF para las Festucoideae (Reeder, 1957).

Reeder (1957), basándose en la clasificación de tribus del manual de los pastos de los Estados Unidos (Hitchcock, 1950), definió las fórmulas embrionarias para la familia Poaceae en cinco grandes grupos: Festucoide (F+FF), Panicoide (P-PP), Chloridoide-Eragrostoide (P+PF), Oryzoide-Olyroide (F-PP, F+PP, F+PF) y Arundinoide-Danthonioide (P-PF). Posteriormente en una clasificación filogenética GPWG (2001) presentan las fórmulas embrionarias más actualizadas para diez subfamilias (Cuadro 1).

<b>Caracteres de la fórmula embrionaria</b>					
<b>Subfamilia</b>	<b>Mesocotilo</b>	<b>Epiblasto</b>	<b>Hendidura entre escutelo y coleorriza</b>	<b>Hoja embrionaria</b>	<b>Fórmula</b>
Anomochlooideae	F	+ /-	F	P/F	(F+FP)/ (F-FF)
Pharoidaeae	F	+	F	P	F+FP
Bambusoideae	F	+	P	P	F+PP
Ehrhartoideae	F	+	P	P	F+PP
Pooideae	F	+	F	F	F+FF
Aristidoideae	P	-	P	F	P-PF
Arundinoideae	P	-	P	F	P-PF
Danthonioideae	P	-	P	F	P-PF
Panicoideae	P	-/+	P	P	(P-PP)/ (P+PP)
Chloridoideae	P	+	P	F	P+PF

Cuadro 1. Fórmula embrionaria de las subfamilias de Poaceae basada en la clasificación GPWG, (2001). Estados de los caracteres. Mesocotilo: P = alargado; F = no alargado; Epiblasto: - = ausente; + = presente; hendidura entre el escutelo y la coleorriza: P = presente; F = ausente; Hoja embrionaria primaria: P = convoluta; F = involuta.

Con respecto a los otros caracteres, el hilio representa la cicatriz de la unión de la carióspside con el funículo, del cual se observan dos caracteres, basados en la forma (Figura 1) que puede ser punteada o linear y su longitud proporcional respecto a la carióspside (Reeder, 1957). Por otro lado, los granos de almidón del endospermo que representan el tejido nutricional de la semilla tienen una morfología variable con respecto a su forma, tamaño, ya sea si son simples o compuestos y que tipo de granos compuestos. En el Cuadro 2 se observa como se han modificado las clasificaciones de los tipos de granos de almidón (ej. Harz, 1880; Tateoka, 1962; Soreng & Davis, 1998).

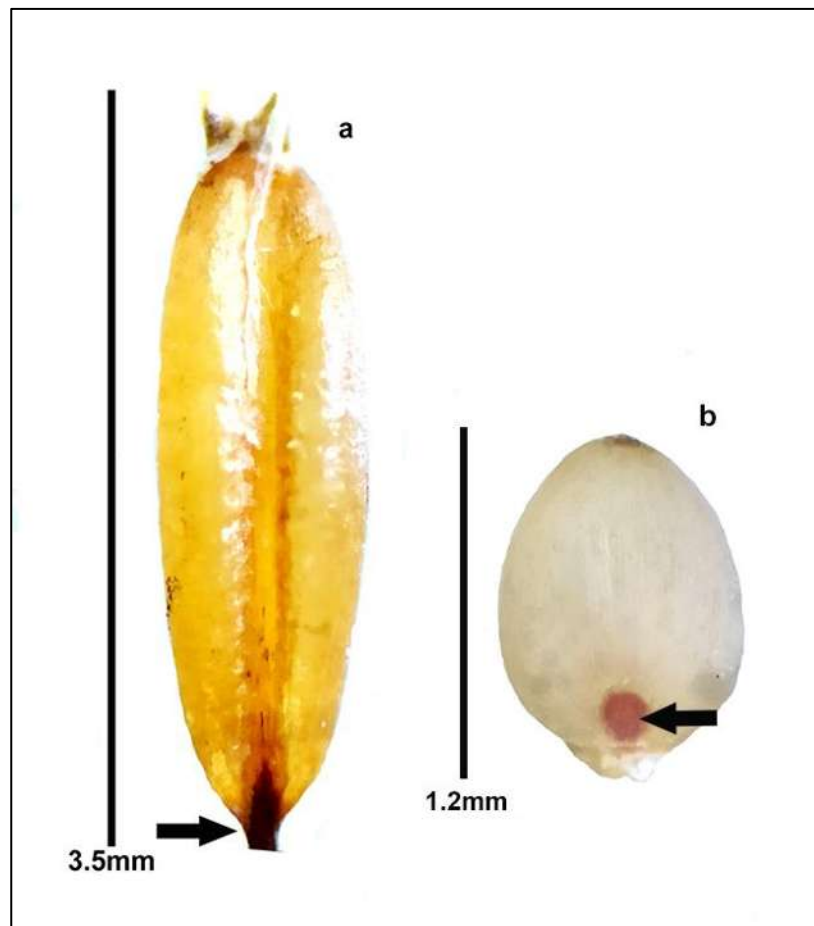


Figura 1. Estados de carácter del hilio. a. Hilio linear, la flecha señala donde empieza el hilio. b. Hilio punteado la flecha indica al hilio.

Harz (1880)	Tateoka (1962)	Soreng y Davis (1998)
Granos esféricos simples con o sin ángulos	Tipo 1. Granos simples cuya forma es ampliamente, elíptica redondeada, o raramente reniforme	Tipo <i>Triticum</i> . Solo granos simples, dimórficos en tamaño redondos o lenticulares
Granos planos simples con forma redonda o elíptica	Tipo 2. Granos simples con forma hexagonal, pentagonal, redonda o raramente rectangular.	Tipo <i>Panicum</i> . Únicamente granos simples, de tamaños uniforme, pequeños a medianos, angulares o a veces de paredes lisas, densamente empaquetados
Granos compuestos	Tipo 3. Granos simples y compuestos en el mismo endospermo, los granos simples por lo general redondos, los granos compuestos con pocos, generalmente de dos a cuatro gránulos. Tipo 4. Granos compuestos	Tipo <i>Andropogon</i> . Granos simples y compuestos dentro del mismo endospermo, los compuestos pocos  Tipo <i>Brachyelytrum</i> . Únicamente simples de tamaño grande Tipo <i>Festuca</i> . Granos compuestos con o sin granos simples

Cuadro 2. Clasificación de los granos de almidón del endospermo.

A mediados del siglo XIX la fórmula embrionaria y la morfología de los granos de almidón de la subfamilia Panicoideae se había definido como P-PP, con granos de almidón Tipo 3 (Tateoka, 1962; Clayton & Renvoize, 1986; Kellogg & Campbell, 1987). En el concepto actual, la subfamilia se caracteriza por presentar fórmula embrionaria P-PP, ocasionalmente P+PP, con granos de almidón simples o menos frecuentemente compuestos (Sánchez-Ken & Clark, 2010); sin embargo, esta información es desconocida para tres de las 13 tribus, entre ellas Gynerieae y Lecomtelleae. Este trabajo se centra en las tribus Gynerieae y Lecomtelleae, con la finalidad de contribuir al conocimiento de los caracteres anatómicos y embriológicos de la cariósida para la subfamilia Panicoideae.

Gynerieae es una tribu monogénica con una sola especie, *Gynerium sagittatum* (Aubl.) P. Beauv (Sánchez-Ken & Clark, 2001). Distribuida desde el sur de México hasta el noroeste de Argentina y de hábitat ribereño (Sánchez-Ken & Clark, 2001). La posición filogenética de *G. sagittatum* ha sido controversial, originalmente con base en su morfología fue ubicada en Arundineae Dumort (Kunth, 1833; Renvoize, 1981; Clayton & Renvoize, 1986; Conert, 1987; Dallwitz et al., 1999), después en Festuceae Dumort (Hitchcock, 1914), Cortaderieae Zotov (Caro, 1982) y en Danthonieae Zotov (Watson & Dallwitz, 1992). En estudios modernos, basados en secuencias de espaciadores transcritos internos de ribosomas nucleares (ITS) Hsiao et al. (1999) la ubicaron dentro de la subfamilia Arundinoideae, sin embargo, la monofilia de la subfamilia no fue resuelta debido a la ausencia de grupos hermanos y externos. En estudios filogenéticos más recientes (Sánchez-Ken & Clark, 2010; Soreng et al., 2017), la tribu Gynerieae es incluida en el concepto expandido de la subfamilia Panicoideae, aunque se presenta en una posición filogenética incierta.

La tribu Lecomtelleae, también incluye un único género y una sola especie, *Lecomtella madagascariensis* A. Camus, que se distribuye en el macizo de Andringitra en el sur de Madagascar (Camus, 1925). El género inicialmente fue incluido como *incertae sedis* dentro de la tribu Paniceae (Camus, 1925; Stapf, 1927), aunque Pilger et al., (1940) propusieron que fuera tratada como una tribu dentro de la subfamilia Panicoideae o una subtribu en Paniceae. Basados en caracteres morfológicos y en la secuencia *ndhF*, *Lecomtella* fue clasificado en la subtribu Paspalineae (Morrone et al., 2012). En los estudios más recientes, con evidencia nuclear Besnard et al. (2013), determinaron que Lecomtelleae aparece relacionada con las Paniceae con secuencias *ppc-al2* y *phyB*, o con Paniceae + Paspaleae con las secuencias ITS y *ppc-aR*. Por otro lado, con secuencias de cloroplasto Christin et al. (2013) relacionaron a Lecomtelleae con Paspaleae + Sacchareae en análisis de *rbcL*, *ndhF* y *trnK-matK* y en análisis de genoma de cloroplasto completo Saarela et al. (2018) lo relacionaron con Paniceae. Los resultados de los análisis de secuencias de cloroplasto no son congruentes con los del genoma nuclear, por lo que la posición filogenética de la tribu permanece incierta.

El objetivo principal de este estudio es obtener los caracteres anatómicos y embriológicos de las cariósides de *G. sagittatum* y *L. madagascariensis*. Los estados de los caracteres posteriormente serán mapeados en el cladograma con mejor resolución del análisis de tres

secuencias de cloroplasto. El mapeo de los caracteres permitirá proponer la dirección de los mismos en la subfamilia Panicoideae.

## **OBJETIVO GENERAL**

Conocer las características estructurales de la cariósida, de los granos de almidón y fórmula embrionaria de *Gynerium sagittatum* y *Lecomtella madagascariensis*.

### **Objetivos particulares:**

- Describir la morfología de la cariósida para cada taxon.
- Determinar la fórmula embrionaria de cada taxon.
- Identificar la morfología de los granos de almidón de ambos taxa.
- Mapear los caracteres obtenidos en la filogenia de la subfamilia Panicoideae y sugerir una interpretación de la evolución de estos caracteres.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Revisión de ejemplares de herbario y muestreo

Para definir la fenología de la especie y las localidades más accesibles para colecta de *Gynerium*, se consultaron las bases de datos con o sin imágenes de especímenes de *G. sagittatum* de cinco herbarios del país CICY (Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C.) CH (Colegio de la Frontera Sur), XAL (Instituto de Ecología A.C.), EBUM (Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo) y MEXU (el Herbario Nacional de México) y cuatro extranjeros MO (Missouri Botanical Garden), US (Smithsonian Institution), NY (The New York Botanical Garden) y MICH (University of Michigan) (acrónimos de acuerdo a Thiers, 2021).

Con la información se planeó una salida al campo a los municipios Yajalón, Tenejapa, Ocosingo y la Concordia en el estado de Chiapas. De la visita a estos municipios, sólo se encontraron plantas en el municipio de la Concordia. Se recolectaron seis muestras de *Gynerium* en dos sitios separados por 1.5 km (México, Chiapas, Municipio de la Concordia rumbo a la Finca Arroyo Negro, 15.8355°N, 93.0025°O, 852 m, y 15.8466°N, 93.0072°O, 845 m, 17 Feb 2020, *Jesús Contreras León, F. Hernández Najarro y A. E. Pérez Pedraza* 498 y 499 (EBUM)).

Con respecto a *Lecomtella* se obtuvo un ejemplar de obsequio (Madagascar: Fianarantsoa, Riambayy waterfall, 22.1458°S, 46.8912°E, 1736 m, 27 Nov 2013, *M.S Vorontsova, M. Cleave, O.P. Nanjarioa & F. Rakotonosolo* 1207 (IEB, K)) por parte de la Dra. Maria S. Vorontsova del herbario Kew (Royal Botanical Gardens, Kew).

Adicionalmente se recabó información bibliográfica para 11 de las 13 tribus que conforman a la subfamilia Panicoideae, utilizando a la subfamilia Aristidoideae como grupo hermano y Micrairoideae como el grupo externo.

### Técnica de anatomía vegetal

Se aplicó la técnica de inclusión en parafina estandarizada a las muestras de cariósides de *Gynerium sagittatum* y *Lecomtella madagascariensis*. La técnica consiste en lavar con agua durante dos horas las cariósides que fueron fijadas en FAA (Formaldehído, Alcohol, Acético), para posteriormente iniciar el proceso de deshidratación.



La deshidratación consiste en tratar a las cariósides en una serie de soluciones en concentraciones de 30%, 50%, 70% y 95% por volumen a etanol absoluto durante 30 minutos en cada concentración. Posteriormente las cariósides deshidratadas se colocaron en diferentes concentraciones de la solución etanol absoluto-xileno, en proporciones y secuencias de 1:1, 0:1, durante dos horas en cada cambio para prepararlas para la imbibición de parafina. Posteriormente se pasaron a mezclas de xileno-parafina en proporciones y secuencias 2:1, 1:1, 1:2 durante 12 horas y finalmente en parafina pura durante 24 horas (Sandoval, 2005).

Después de la imbibición de la parafina, mientras estaba líquida se vertió en moldes, donde se acomodaron las cariósides en las posiciones correctas para realizar los cortes transversales y sagitales. Una vez que la parafina solidificó se procedió a realizar los cortes. En el caso de *Lecomtella* sólo se realizó el corte longitudinal ya que se contó sólo con una cariósida; usando un micrótopo (American Optical Corp., Buffalo, New York) con navajas American Optical a un grosor de 10 µm. Los cortes se pegaron en portaobjetos con gelatina glicerinada. Para la desparafinación los portaobjetos se colocaron en canastillas de metal y fueron introducidos en el horno durante 30 minutos, una vez transcurrido el tiempo fueron colocados en xileno por 20 minutos, para después pasarlos a mezclas de xileno-etanol en proporción 1:1 por 15 minutos, para finalizar el proceso de desparafinación los portaobjetos se colocaron en una serie de etanol con concentraciones graduales 100%, 95%, 70%, 50% y 30% durante 15 minutos en cada cambio. Para la tinción de las estructuras del embrión se utilizó safranina “O” y verde rápido. Una vez teñidas las muestras se añadió Bálsamo de Canadá para las preparaciones permanentes. Posteriormente fueron analizadas en un microscopio de campo claro, siguiendo las observaciones de Reeder (1957) y Tateoka (1962).

### **Caracteres morfológicos y embrionarios**

A partir de la selección de taxa se elaboró una matriz de datos en Mesquite v. 3.61 (Maddison et al., 2019) que incluye seis caracteres. Carácter 1: forma del hilio (0 = ausente, 1 = presente); 2: epiblasto (0 = ausente, 1 = presente); 3: mesocotilo (0 = acortado, 1 = alargado); 4: hendidura entre el escutelo y la coleoriza (0 = ausente, 1 = presente); 5: hoja embrionaria (0 = involuta, 1 = convoluta); 6: tipo de grano de almidón del endospermo (0 = tipo *Festuca*, 1 = tipo *Panicoides* 2 = tipo *Andropogon*). Los estados de caracteres se obtuvieron a partir de la revisión bibliográfica y los aquí generados para las tribus Gynerieae y Lecomtelleae.

## Análisis filogenéticos

Para realizar los análisis filogenéticos se descargaron las secuencias de los genes de cloroplasto *matK*, *ndhF* y *rbcL* del GenBank ([www.ncbi.nih.gov](http://www.ncbi.nih.gov)) de la subfamilia Panicoideae, (Hilu et al., 1999; Giussani et al., 2001; Sánchez-Ken & Clark, 2007, 2010; Sasaki et al., 2007; Leseberg & Duvall, 2009; Young et al., 2011; Besnard et al., 2013, 2014; Forrestel et al., 2014; Mariac et al., 2014; Ye et al., 2014; Cotton et al., 2015, Lundgren et al., 2015; Wang & Gao, 2015, 2016; Burke et al., 2016; Vorontsova et al., 2016; Saarela et al., 2018; Bianconi et al., 2020) subfamilia Aristidoideae (Besnard et al., 2014; Cotton et al., 2015; Burke et al., 2016b; Piot et al., 2017) y Micrairoideae (Aliscioni et al., 2012; Cotton et al., 2015; Duvall et al., 2017), la lista de los taxa y código de acceso se muestran en el Apéndice 1. Posteriormente las secuencias se alinearon utilizando la herramienta “ClustalW Multiple alignment” de Bioedit v. 7.2 (Hall, 2011). En el alineamiento las inserciones y deleciones fueron incluidos. Además de los análisis filogenéticos individuales para cada secuencia, se realizó la consolidación de *matK+ndhF+rbcL* en una sola matriz de datos en Mezquite v. 361 (Maddison et al., 2019) para el análisis concatenado.

Se realizaron análisis filogenéticos de Máxima Verosimilitud e Inferencia Bayesiana para cada gen y para las secuencias concatenadas *matK+ndhF+rbcL*. En Mega X se buscó el modelo de sustitución molecular para los tres genes y se aplicó un modelo general para los genes concatenados utilizando la herramienta “models (find best DNA/Protein models (ML))” (Kumar et al., 2018). Los modelos moleculares permiten describir, mediante una serie de parámetros la forma en que se producen las sustituciones de nucleótidos en las secuencias. Se utilizaron los modelos Tiempo general reversible (GTR) y Tamura 3 parámetros (T92), el parámetro gamma (G), permitiendo que algunos sitios fueran invariantes (I).

En los análisis de Máxima Verosimilitud, las inserciones y deleciones (Apéndice 2) se trataron como caracteres no informativos. Cada matriz (*matK*, *ndhF*, *rbcL* y consolidado *matK+ndhF+rbcL*) se cargó en el programa Mega X (Kumar et al., 2018). Posteriormente se seleccionó el modelo de sustitución molecular. Se seleccionó el método heurístico “subtree-pruning-regrafting-extensive (SPR level 3)”. Los árboles iniciales para la búsqueda heurística se obtuvieron automáticamente aplicando los algoritmos Neighbour-Joining y BioNJ a una matriz de distancias por pares, estimadas utilizando el enfoque de máxima probabilidad compuesta (MCL),

para posteriormente seleccionar la topología de mayor probabilidad logarítmica. Se incluyeron las posiciones de codón 1<sup>a</sup> + 2<sup>a</sup> + 3<sup>a</sup> como codificantes. Las ramas correspondientes a las particiones reproducidas en menos del 50% de las réplicas de bootstrap fueron colapsadas. El árbol de consenso bootstrap fue inferido a partir de 1000 réplicas (Felsenstein, 1985).

Los análisis de Inferencia Bayesiana se llevaron a cabo en el programa MrBayes v. 3.3.2 (Huelsenbeck & Ronquist, 2001). Las inserciones y deleciones se trataron como “missing data”. Se ejecutaron dos análisis independientes Monte Carlo en cadena de Markov, durante diez millones de generaciones, cada una comenzando en un árbol aleatorio, con una cadena fría y tres calientes (temp. = 0,2). Se descartó el 25% de las primeras generaciones, después de lo cual se tomaron muestras de cadena cada 1000 generaciones. La topología y las probabilidades posteriores (pp) se presentan en el árbol de consenso.

Para mapear los estados de carácter se utilizó la matriz de caracteres morfológicos y el árbol obtenido del análisis de Inferencia Bayesiana de la matriz concatenada. La reconstrucción de caracteres se realizó por el método “Likelihood Ancestral States” en el programa Mesquite v. 3.61 (Maddison et al., 2019).

## RESULTADOS

### Descripción estructural de la cariósida de las tribus Gynerieae y Lecomtelleae

Se obtuvieron 52 cariósidas de la tribu Gynerieae; la cariósida presenta forma elipsoide de 1 mm de largo con 0.5 mm de ancho, la cariósida de *Gynerium* presenta el hilio punteado marcado con una flecha en la Figura 2c. De las 52 cariósidas, 20 fueron seccionadas en plano transversal (Figura 3) y 32 en plano longitudinal (Figura 4), desafortunadamente, todas las cariósidas resultaron estériles y, por lo tanto, no fue posible obtener la información de los caracteres planteados.

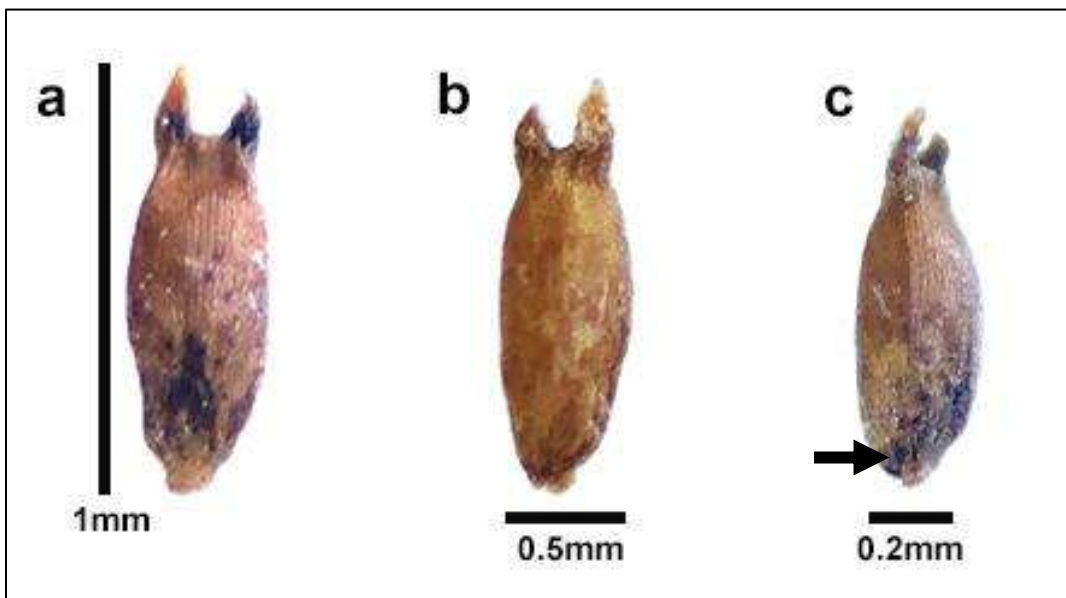


Figura 2. Cariósida de *Gynerium sagittatum* (Aubl.) P. Beauv, a. En vista dorsal. b. Ventral. c. Lateral, la flecha señala el hilio punteado.

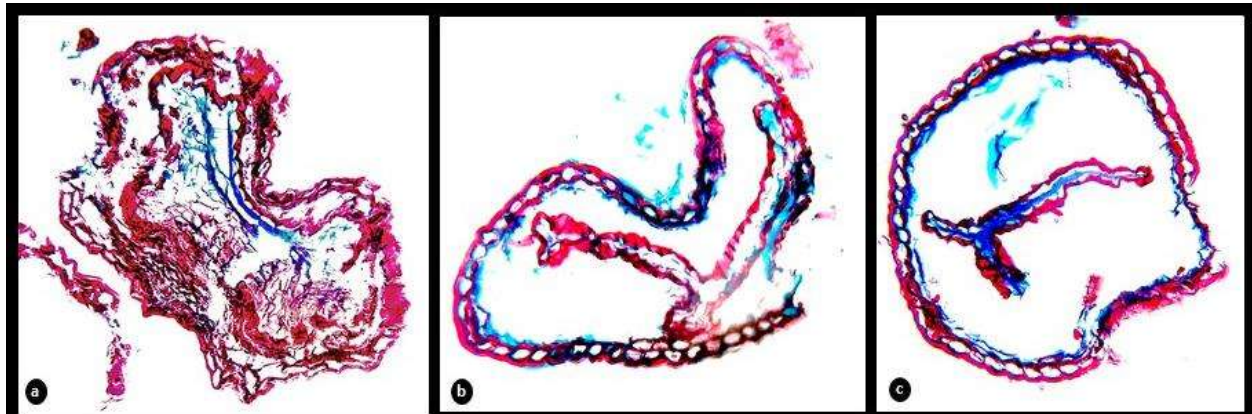


Figura 3. Corte transversal de la cariósida de *Gynerium sagittatum* (Aubl.) P. Beauv, mostrando la pared de la cariósida. a. Zona basal. b. Zona media. c. Zona superior.

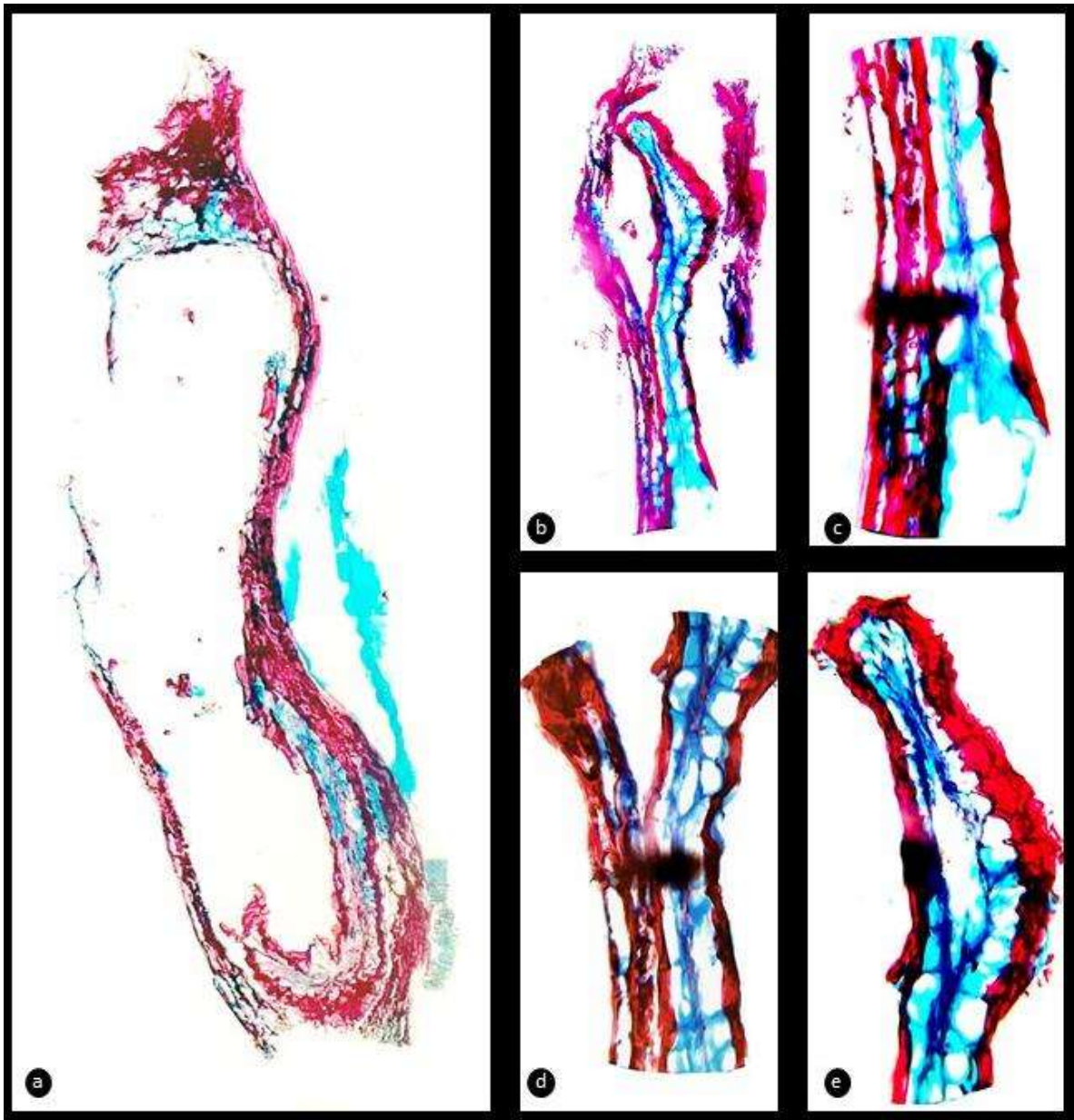


Figura 4. Corte longitudinal de la cariósida de *Gynerium sagittatum* (Aubl.) P. Beauv, a. Pared de la cariósida. b. c y d. Sección media. e. Zona superior de la cariósida.

En el caso de *L. madagascariensis* se obtuvo una sola cariósida, por lo que sólo fue posible realizar cortes longitudinales. La cariósida es de forma obovada, comprimida dorsiventralmente, de 4 mm de largo y 1.8 mm de ancho, con un embrión pequeño de 1/3 de la longitud de la cariósida y el hilio punteado (Figura 5).

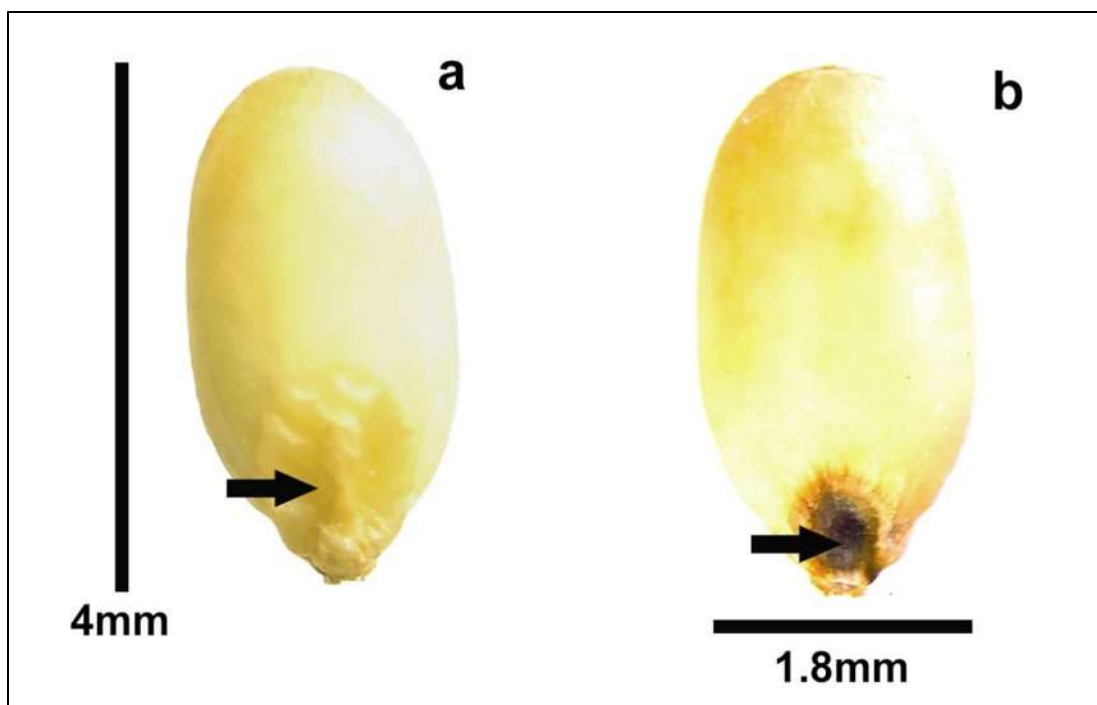


Figura 5. Cariópside de *Lecomtella madagascariensis* A. Camus. a. En vista dorsal, la flecha muestra el embrión. b. Vista ventral, la flecha señala el hilo punteado.

En los cortes sagitales se observa el mesocotilo alargado, ausencia de epiblasto, y la presencia de una hendidura entre el escutelo y la coleoriza (Figura 6). Debido a que sólo se contó con una sola cariópside, no se realizaron cortes transversales, por lo que el cuarto carácter de la primera la hoja embrionaria no se obtuvo. La fórmula embrionaria que se obtiene es P-P?. Adicionalmente los granos de almidón en el endospermo son simples, con forma angular de tamaño pequeño generalmente entre 5-7 (8)  $\mu\text{m}$  (Figura 7).

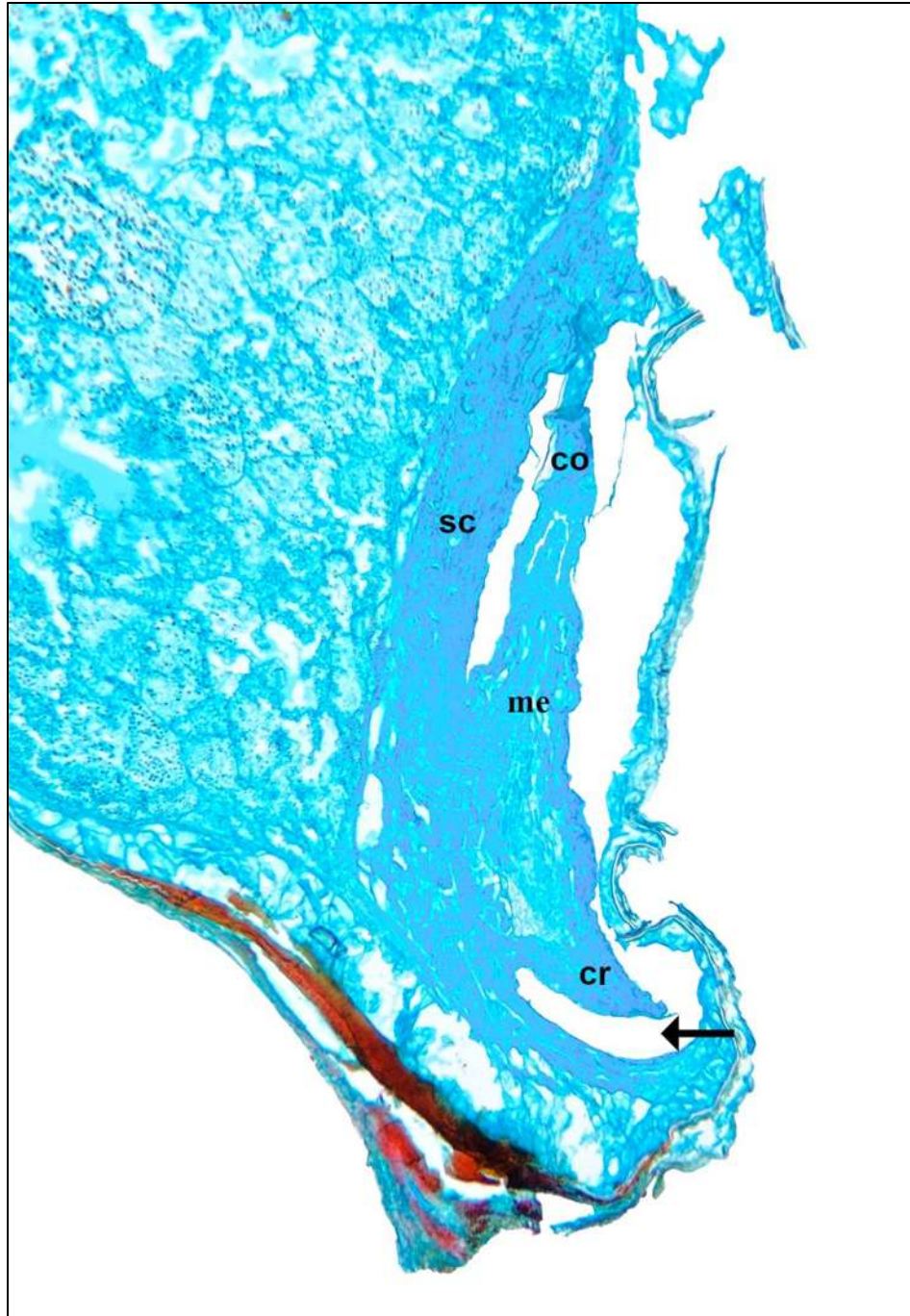


Figura 6. Corte longitudinal de la carióspside y embrión de *Lecomtella madagascariensis* A. Camus. co. Coleóptilo. sc. Escutelo. me. Mesocotilo. cr. Coleorriza, la flecha señala la hendidura entre el escutelo y la coleorriza.

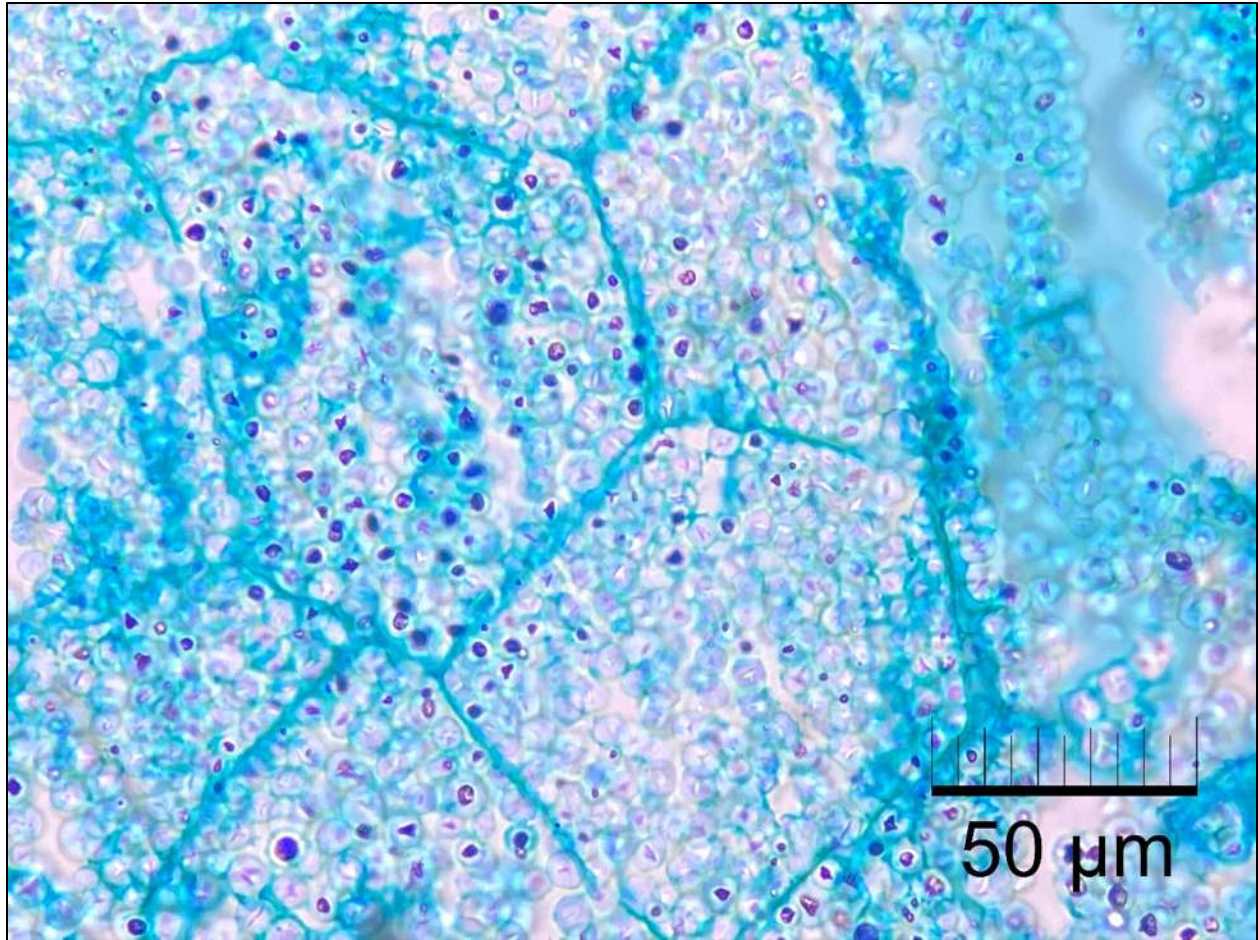


Figura 7. Granos de almidón en el endospermo de *Lecomtella madagascariensis* A. Camus.

### **Análisis filogenéticos por el método de máxima verosimilitud para los genes *matK*, *ndhF*, *rbcL* y concatenado *matK+ndhF+rbcL***

Los análisis filogenéticos incluyen 83 especies, de las cuales 75 representan a 11 de las 13 tribus de la subfamilia Panicoideae; la tribu Andropogoneae con 24 especies, Paniceae 21, Paspaleae 12, Tristachyideae 5, Zeugiteae 4, Jansenelleae, Chasmanthieae y Centotheceae con dos especies cada una, Lecomtelleae, Gynerieae y Thysanolaeneae con una especie cada una; el grupo hermano Aristidoideae incluye cinco especies y el grupo externo Micrairoideae tres. Las particiones incluyen 1,566 pb de *matK*, 2,280 pb de *ndhF*, 1,446 pb de *rbcL* y 5,295 pb de las secuencias concatenadas. Se obtuvo el modelo evolutivo GTR para las secuencias *matK*, *ndhF* y el consolidado *matK+ndhF+rbcL* y el modelo T92 para la secuencia *rbcL*. El Cuadro 3 muestra la



topología con probabilidad superior, el parámetro gamma y el porcentaje de sitios invariantes para cada partición.

<b>Gen</b>	<b>Modelo evolutivo</b>	<b>Logaritmo de la verosimilitud</b>	<b>+ G</b>	<b>+ I</b>
<i>matK</i>	GTR	-10122.96	0.3207	30.78%
<i>ndhF</i>	GTR	-13874.64	0.2746	34.30%
<i>rbcL</i>	T92	-6195.34	0.63.09	40.84%
Concatenado	GTR	-30601.75	0.2343	35.05%

Cuadro 3. Modelos seleccionados para las diferentes particiones analizadas con sus parámetros Gamma (G) y sitios invariantes (I).

### **Relaciones filogenéticas de las tribus Gynerieae y Lecomtelleae**

En los análisis individuales de Máxima Verosimilitud (Apéndice 3) para las secuencias *matK* y *ndhF* la posición de la tribu Gynerieae aparece como grupo hermano de Lecomtelleae, Paniceae y del clado Paspaleae + Jansenelleae + Andropogoneae. Sin embargo, el soporte bootstrap es bajo en ambas secuencias analizadas, 63% y 59% BS, respectivamente. El cladograma resultante del análisis de la secuencia de *rbcL* no es concluyente ya que no hay soporte para las relaciones filogenéticas entre las tribus Tristachyideae, Thysanolaeneae, Centotheceae, Chasmanthieae y Zeugiteae. En los análisis individuales las tribus Lecomtelleae y Paniceae se encuentran en politomía con el clado Paspaleae + Jansenelleae + Andropogoneaede. Finalmente, la mejor topología con soporte alto fue la del análisis concatenado *matK+ndhF+rbcL* (Figura 8), la monofilia de la subfamilia Panicoideae se ve apoyada por 99% BS. Se observa una politomía entre las tribus basales (Tristachyideae + Thysanolaeneae + Centotheceae, Zeugiteae + Chasmanthieae) y el clado mayor (Gynerieae + Lecomtelleae + Paniceae + Paspaleae + Jansenelleae + Andropogoneae), donde Gynerieae se ubica como grupo hermano de Lecomtelleae + Paniceae + Paspaleae + Jansenelleae + Andropogoneae con soporte alto de 94% BS y Lecomtelleae como grupo hermano de Paniceae + Paspaleae + Jansenelleae + Andropogoneae, aunque con bajo soporte 57% BS.

Respecto a los análisis por Inferencia Bayesiana (Apéndice 4), en los tres análisis de las secuencias individuales la posición de la tribu Gynerieae aparece como grupo hermano de Lecomtelleae, Paniceae, Paspaleae + Jansenelleae + Andropogoneae con probabilidad posterior 1 y menor probabilidad (0.63 pp) en *rbcL*. La ubicación de la tribu Lecomtelleae en los árboles resultó más variable, en *ndhF* se encuentra en un clado con Paniceae (1 pp), con *matK* aparece como grupo hermano de Jansenelleae + Andropogoneae, mientras que en *rbcL* no hay una resolución y se encuentra en politomía con Paspaleae + Jansenelleae + Andropogoneae. La topología con mayor probabilidad posterior corresponde a la matriz de secuencias concatenadas (Figura 9), donde la monofilia de subfamilia Panicoideae es apoyada por 1 pp; en este árbol también hay una politomía entre las tribus basales (Chasmanthieae + Zeugiteae, Tristachyideae + Centotheceae + Thysanolaeneae) y el clado mayor (Gynerieae, Lecomtelleae + Paniceae, Paspaleae + Jansenelleae + Andropogoneae), donde Gynerieae se ubica como grupo hermano de Lecomtelleae + Paniceae y Paspaleae + Jansenelleae + Andropogoneae (1 pp) y Lecomtelleae hermana de Paniceae y Paspaleae + Jansenelleae + Andropogoneae (0.89 pp).

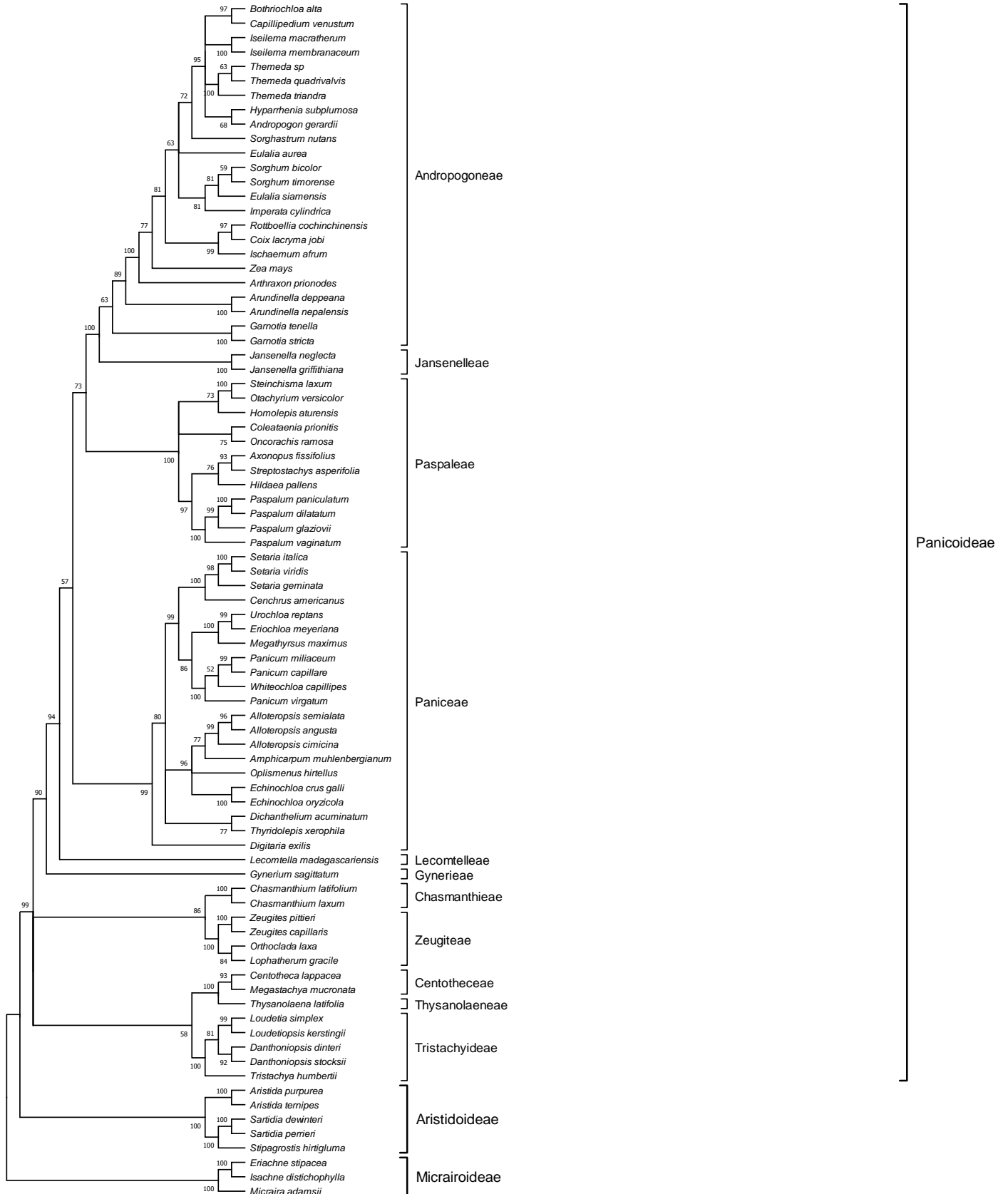


Figura 8. Inferencia filogenética obtenida con máxima verosimilitud de las secuencias concatenadas de *matK+ndhF+rbcL* en la subfamilia Panicoideae.

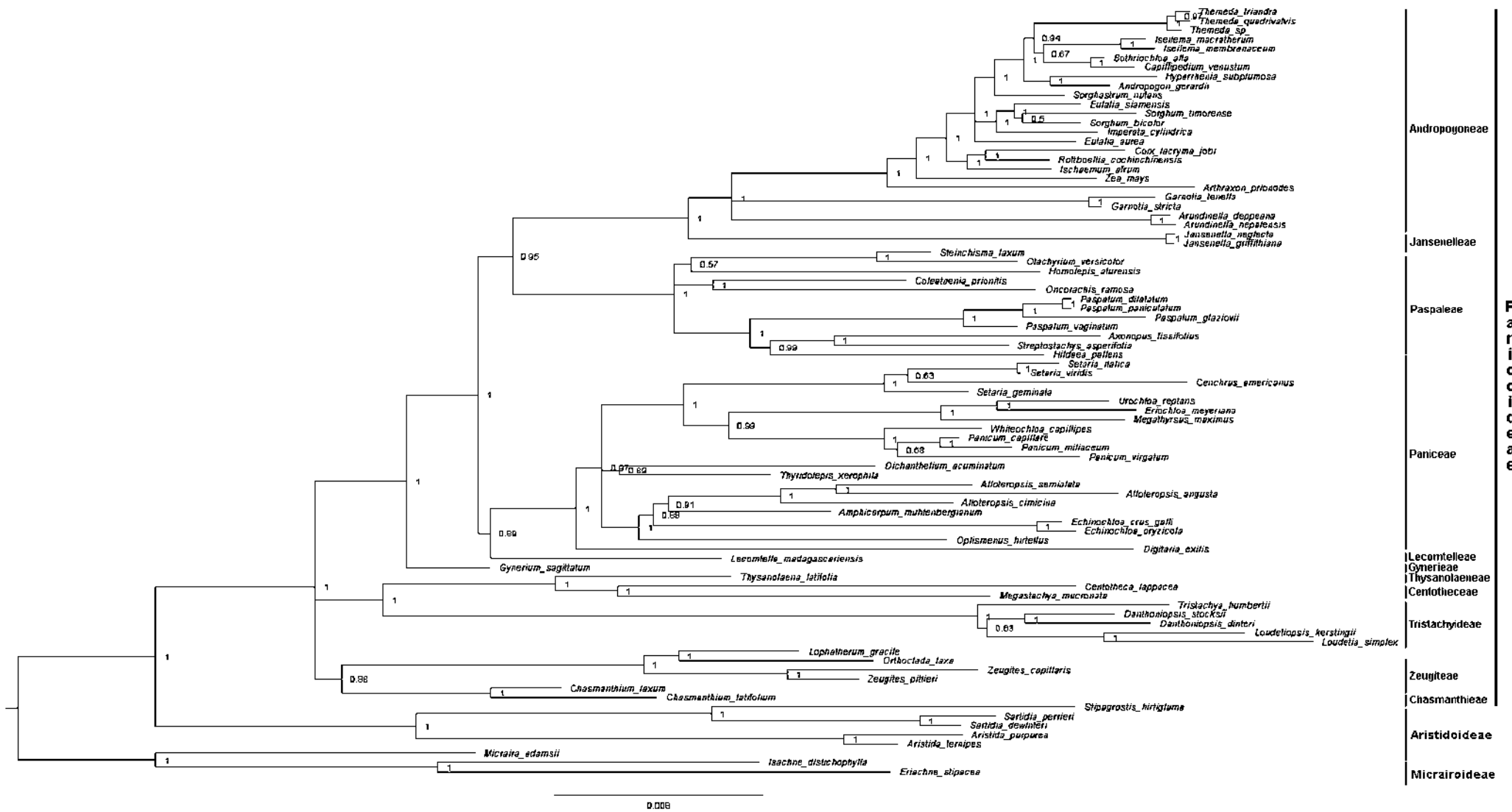


Figura 9. Inferencia filogenética obtenida con un análisis bayesiano de las secuencias concatenadas de *matK+ndhF+rbcL* en la subfamilia Panicoideae.

## Mapeo de caracteres

Como se mencionó anteriormente, las cariópsides de *Gynerium* resultaron estériles, por lo que no fue posible incorporar los caracteres embrionarios ni los granos de almidón de esta especie al mapeo de estados de carácter. Para el mapeo de los estados de carácter se utilizó el árbol de Inferencia Bayesiana de la matriz concatenada *matK+ndhF+rbcL*, tomando en cuenta que es el árbol con mayor soporte.

El hilio punteado (Figura 10) se presenta en la mayoría de las tribus de la subfamilia Panicoideae a excepción en la tribu Tristachyideae en la cual el estado es lineal, al igual que en el grupo hermano Aristidoideae y en el grupo externo Micrairoideae.

El mesocotilo alargado (Figura 11) se presenta en todas las tribus de la subfamilia Panicoideae, también se observa en el grupo hermano Aristidoideae y en el grupo externo Micrairoideae.

La ausencia de epiblasto (Figura 12) caracteriza a las tribus Andropogoneae, Jansenelleae, Lecomtelleae, Paspaleae, Paniceae, Tristachyideae y al grupo hermano Aristidoideae y externo Micrairoideae. Sin embargo, en Panicoideae la presencia de epiblasto caracteriza a los clados Centotheceae + Thysanolaeneae y Chasmanthieae + Zeugiteae.

La presencia de hendidura entre el escutelo y la coleoriza (Figura 13) se observa en todas las tribus de la subfamilia Panicoideae, además en el grupo hermano Aristidoideae y en el grupo externo Micrairoideae.

La hoja embrionaria convoluta (Figura 14) se presenta en todas las tribus de la subfamilia Panicoideae a excepción de Lecomtelleae donde no fue posible observarla, mientras que el estado involuto se presenta en el grupo hermano Aristidoideae y grupo externo Micrairoideae.

Los granos de almidón en el endospermo (Figura 15) tipo *Panicoide* se encuentran en las tribus Lecomtelleae, Paspaleae, Paniceae, Centotheceae, Chasmanthieae y el grupo externo Micrairoideae. El tipo *Andropogon* se observan en las tribus Andropogoneae y Jansenelleae, por otra parte, el tipo *Festuca* se presentan en las tribus Tristachyideae, Zeugiteae, además en el grupo hermano Aristidoideae.

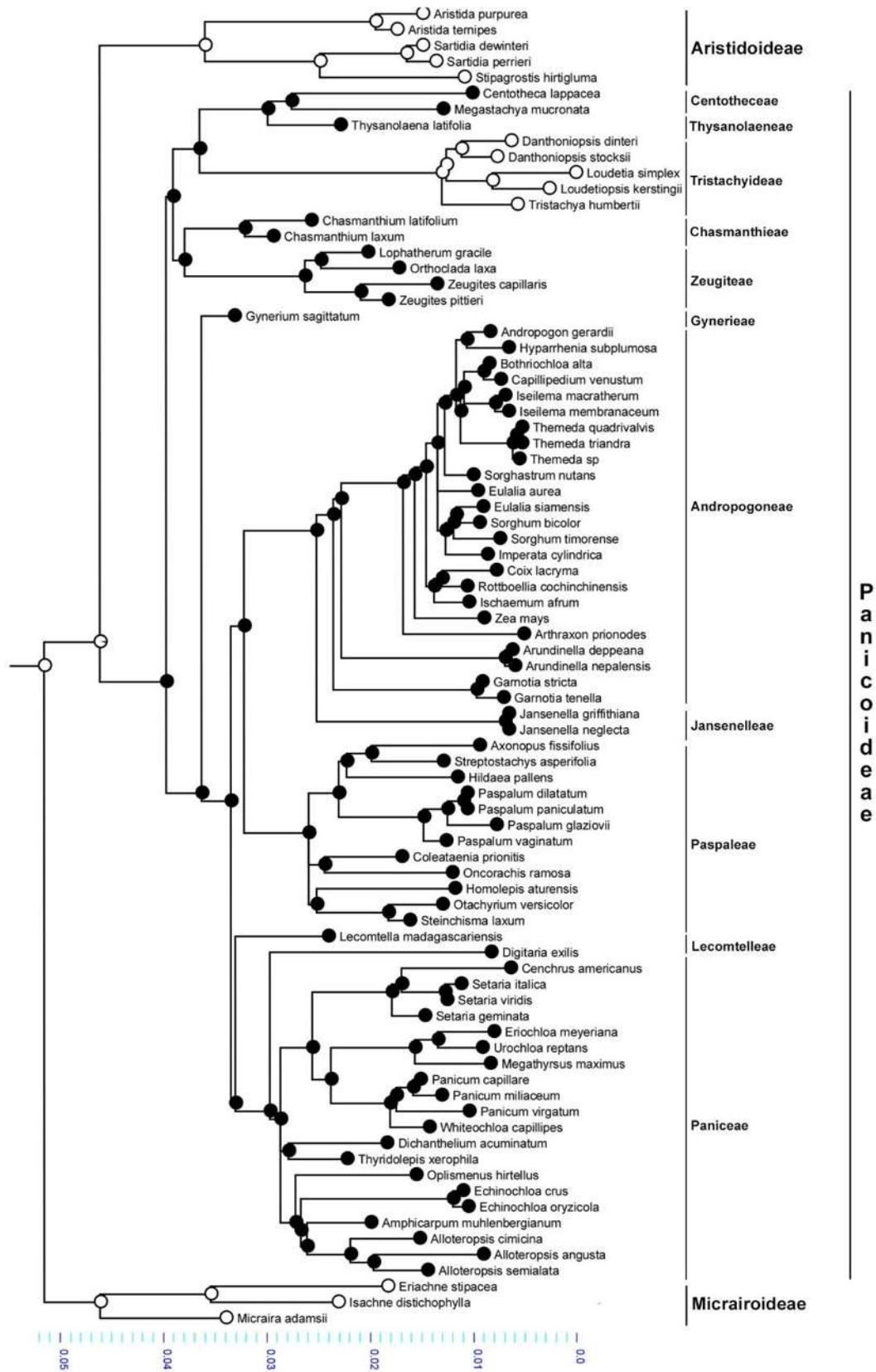


Figura 10. Mapeo de los estados del carácter hilio, el círculo negro en las ramas indica el estado punteado y el blanco estado lineal.

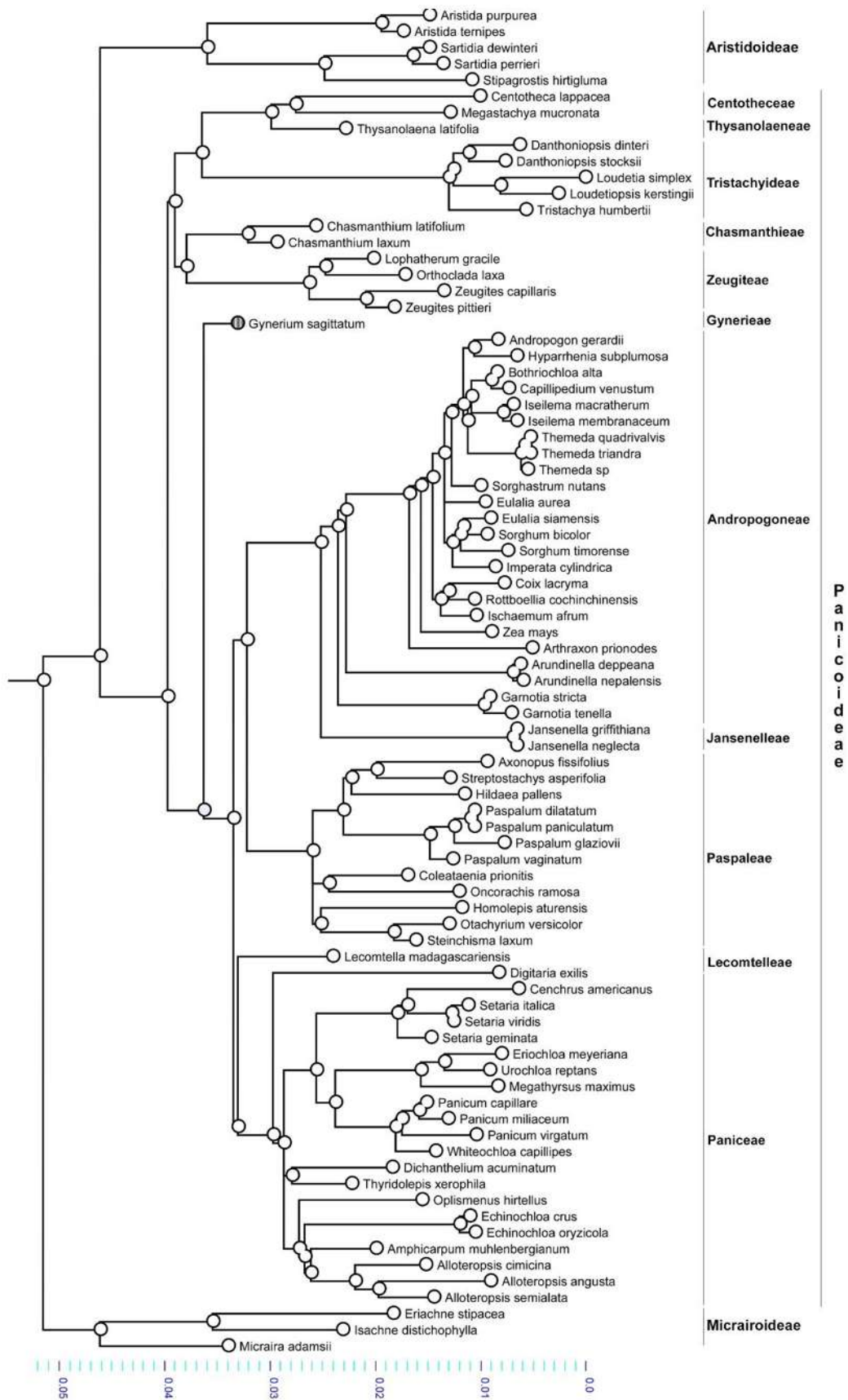


Figura 11. Mapeo de los estados del carácter mesocotilo, el círculo blanco en las ramas indica el estado alargado.

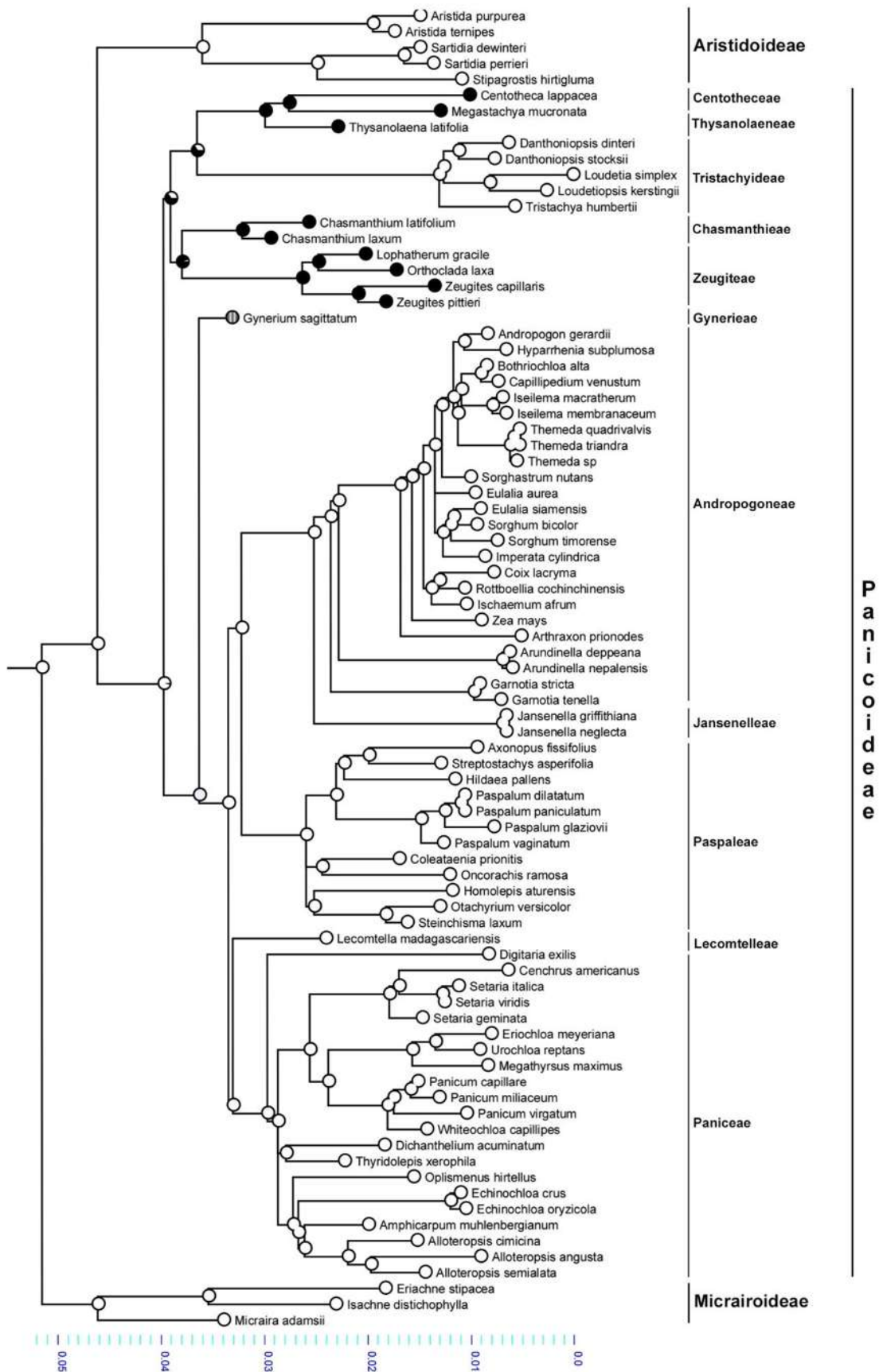


Figura 12. Mapeo de los estados del carácter epiblasto, el círculo negro en las ramas indica el estado presente y el blanco ausente.



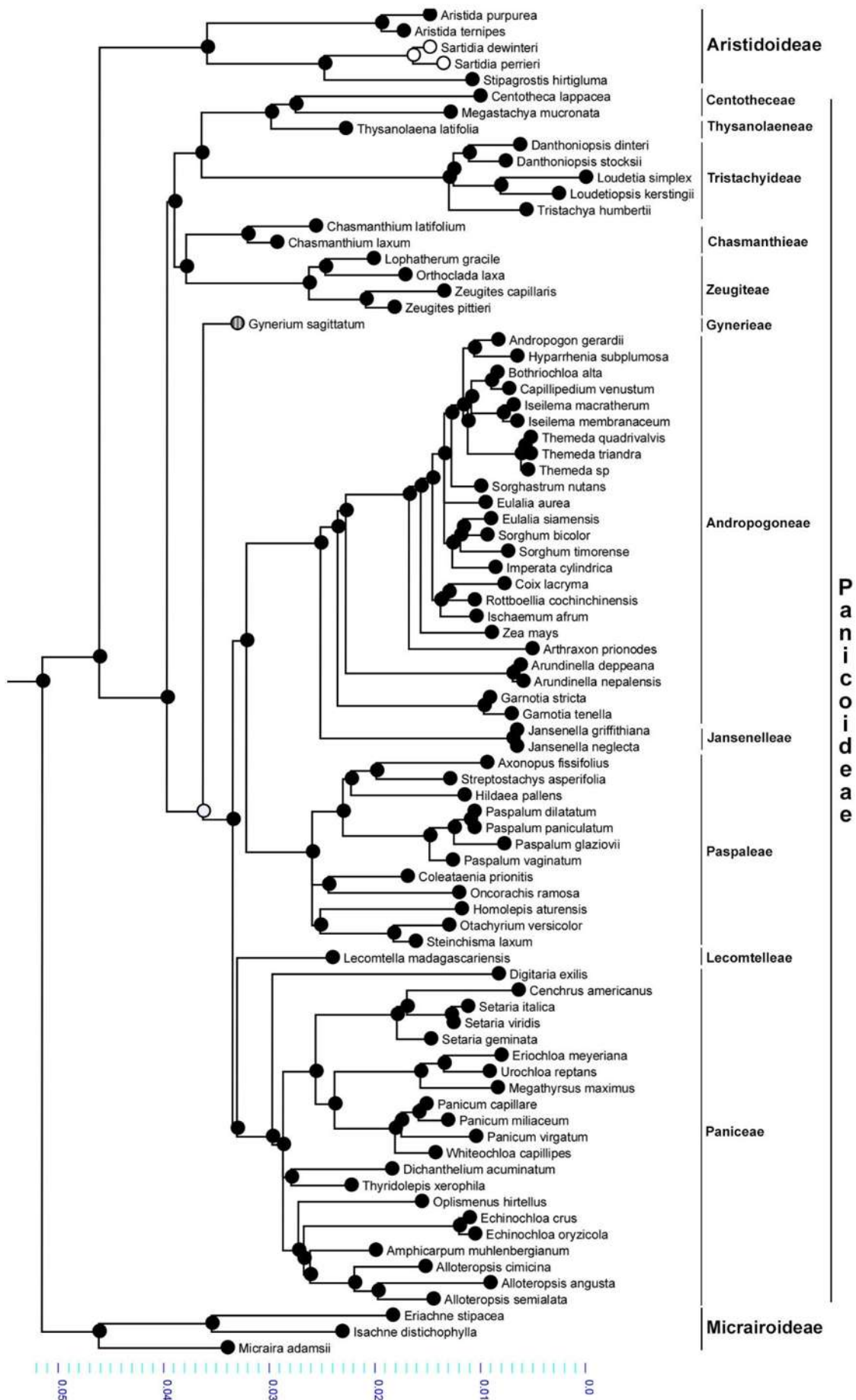


Figura 13. Mapeo de los estados del carácter hendidura entre el escutelo y la coleorriza, el círculo negro en las ramas indica el estado presente y blanco ausente.

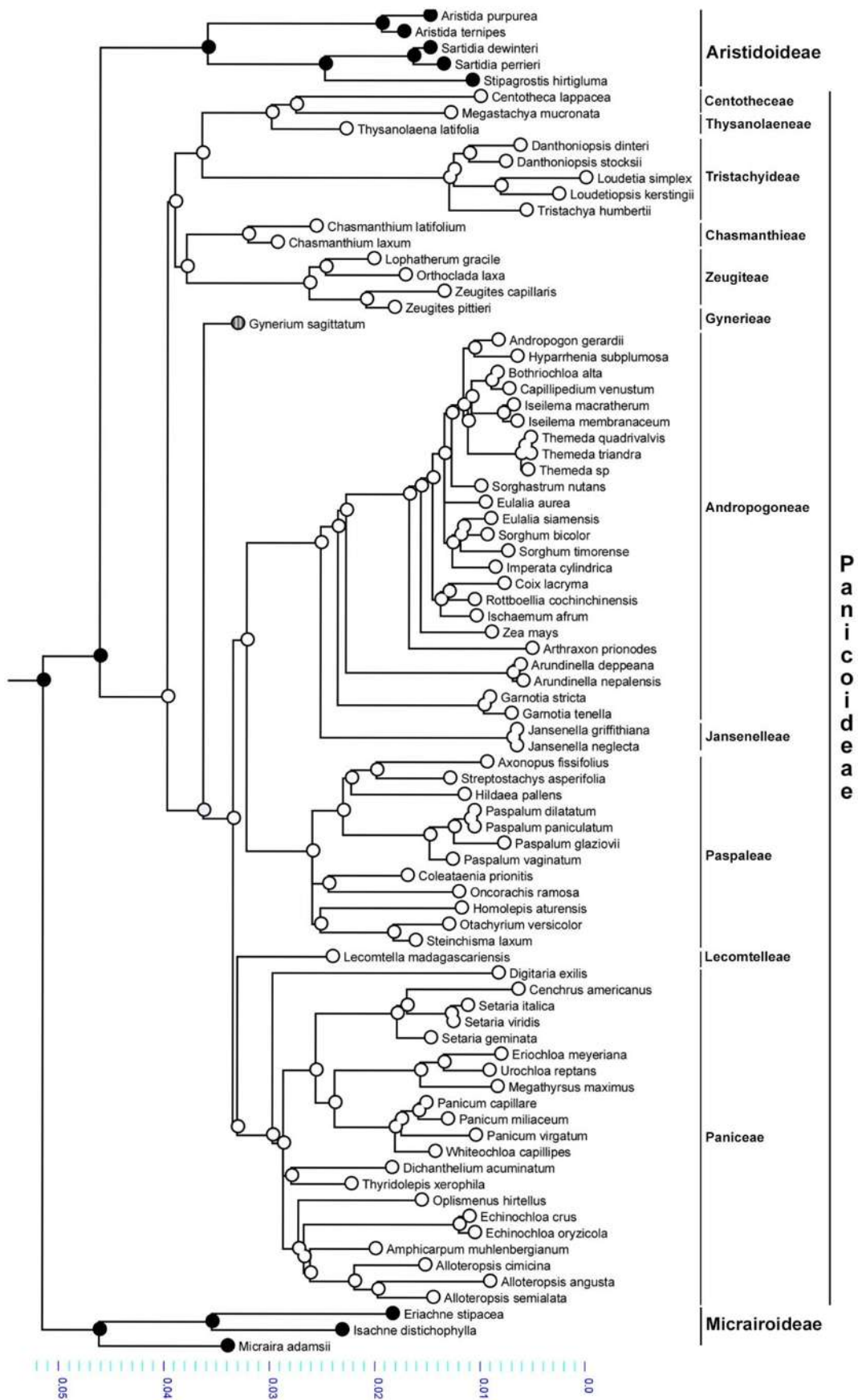


Figura 14. Mapeo de los estados del carácter hoja embrionaria, el círculo negro en las ramas indica el estado involuto y el blanco convoluto.

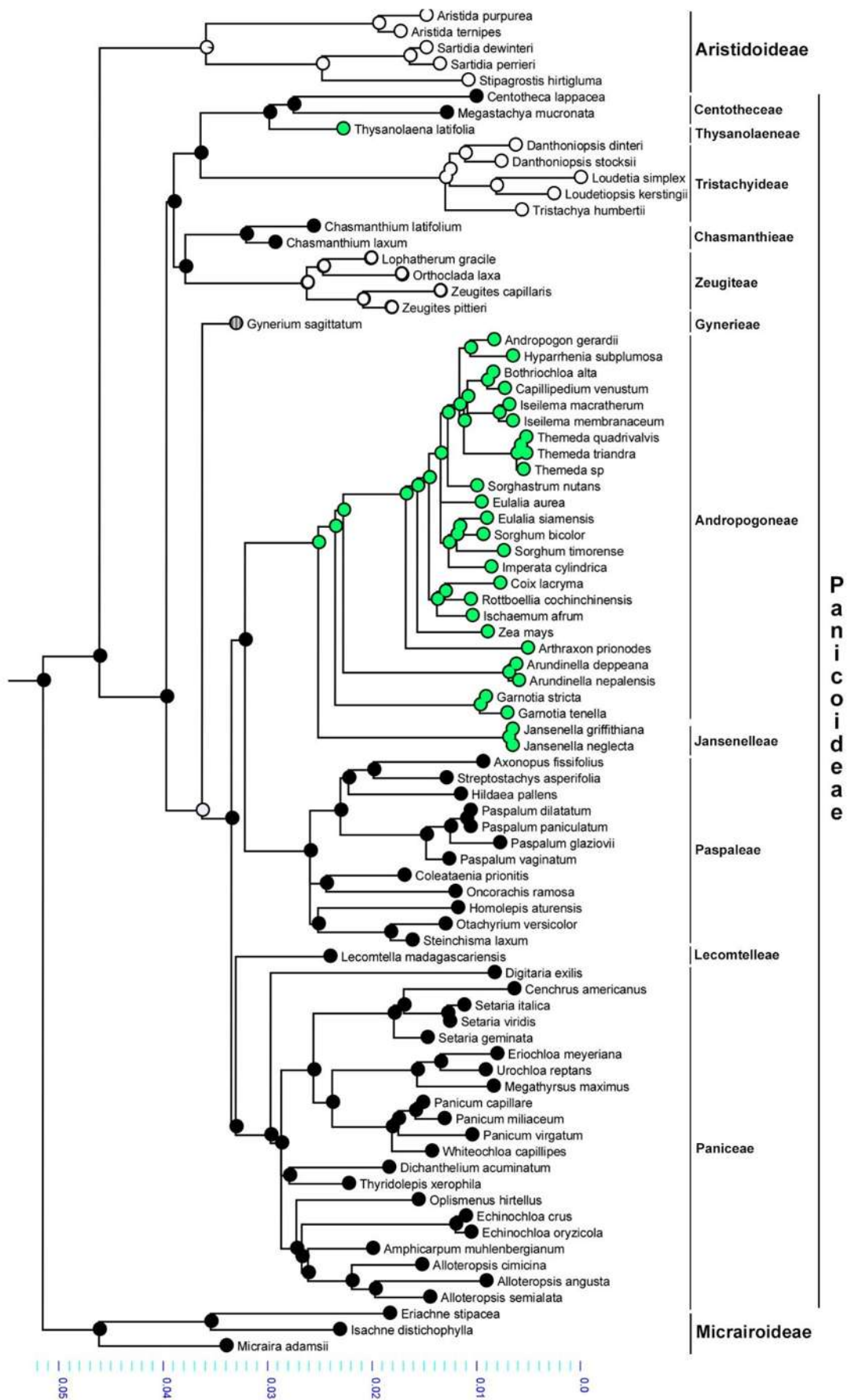


Figura 15. Mapeo de los estados del carácter granos de almidón en el endospermo, el círculo blanco en las ramas indica el estado *Festuca*, el verde el estado *Andropogon* y el negro el estado *Panicoide*.

## DISCUSIÓN

En este estudio se presenta el análisis de secuencias *matK*, *ndhF* y *rbcL* previamente generadas y se realizó el estudio embrionario de las carióspsides de Gynerieae y Lecomtelleae. Aquí se evalúan 11 tribus de la subfamilia Panicoideae, incluyendo secuencias de ADN de los genes *matK*, *ndhF* y *rbcL* para 75 especies, constituyéndose así en el estudio que integra más tribus y el análisis de tres genes, dado que análisis anteriores habían utilizado 181 especies para *matK*, del total 141 especies corresponden a la tribu Paniceae (Morrone et al., 2012), para *ndhF* 34 (Sánchez-Ken & Clark, 2007) y 41 (Sánchez-Ken & Clark, 2010) mientras que, para *rbcL* 41 (Sánchez-Ken & Clark, 2010) y 79 especies (Piot et al., 2018).

En el árbol de las secuencias concatenadas de *matK+ndhF+rbcL* del análisis de Máxima Verosimilitud, la tribu Gynerieae es grupo hermano de Lecomtelleae + Paniceae + Paspaleae + Jansenelleae + Andropogoneae, siendo congruente con el estudio de genoma completo de cloroplasto de Bianconi et al. (2020). Sin embargo, en los análisis individuales *matK* y *ndhF*, Gynerieae es grupo hermano de Paniceae + Paspaleae + Jansenelleae + Andropogoneae aunque con bajo soporte bootstrap (BS = 59-63%), a pesar de haber incrementado el número de taxa que en investigaciones previas (Sánchez-Ken & Clark 2010; Morrone et al., 2012). El análisis de *rbcL* no resuelve las relaciones filogenéticas para las tribus basales con el clado mayor (Lecomtelleae + Paniceae y Paspaleae + Jansenelleae + Andropogoneae) de la subfamilia Panicoideae, ninguno de los clados recibe soporte alguno. Adicionalmente, el análisis de Inferencia Bayesiana es congruente con los análisis de genoma completo con la posición de Gynerieae como grupo hermano del clado Lecomtelleae + Paniceae y Paspaleae + Jansenelleae + Andropogoneae (Bianconi et al., 2020) y en la posición de Lecomtelleae como grupo hermano de Paniceae y Paspaleae + Jansenelleae + Andropogoneae (Besnard et al., 2013; Burke et al., 2016; Saarela et al., 2018).

La ausencia de carióspsides desarrolladas o sin desarrollo de embrión y endospermo en *G. sagittatum* puede ser el producto de múltiples factores pre y postcigóticos; como el desarrollo anormal de las anteras, baja productividad de polen, aborto de óvulos, la proporción de plantas masculinas y femeninas, así como la distribución de las poblaciones (Whitehead, 1968; Player, 1979; Spencer et al., 2007; Korbecka et al., 2008; Zafar et al., 2019). La reproducción sexual en *G. sagittatum* es rara, siendo la reproducción vegetativa la más importante, cuando los rizomas y

tallos son arrastrados en sedimentos con la crecida de agua en la temporada de lluvia (Killiola et al., 1992; Aramendiz et al., 2005; Suárez et al., 2009).

El estado del carácter anatómico hilio punteado observado en las tribus Gynerieae y Lecomtelleae (Apéndice 5), coincide con lo reportado para el clado Panicoideae (GPWG, 2001; Sánchez-Ken & Clark, 2007; 2010). Esto indica que el carácter punteado es probablemente sinapomórfico para la subfamilia, con una posible reversión o paralelismo en la tribu Tristachyideae, en la cual el hilio es lineal.

En el caso de Lecomtelleae hay coincidencia de los estados de caracteres embrionarios descritos para el clado PACMAD (Sánchez-Ken & Clark, 2010), es decir, el mesocotilo alargado, ausencia del epiblasto y presencia de la hendidura entre el escutelo y la coleorriza. Aunque aún se desconoce la hoja embrionaria en Lecomtelleae, se podría suponer que el estado embrionario es convoluto, por la forma y ancho de las láminas de la hoja, como es el caso para las Panicoideae (Sánchez-Ken & Clark, 2010). También hay coincidencia para los granos de almidón tipo *Panicoide*, como en las tribus Centotheceae, Chasmanthieae, Paspaleae y Paniceae (Sánchez-Ken & Clark, 2010).

Los estados de caracteres analizados (Figura 16), no constituyen caracteres sinapomórficos para la subfamilia Panicoideae; tres de ellos (mesocotilo alargado, epiblasto ausente y la hendidura entre el escutelo y la coleorriza) se consideran sinapomorfias para el clado PACMAD (GPWG 2001). Se ha propuesto, que la presencia de epiblasto en los clados basales Centotheceae + Thysanolaeneae y Chasmanthieae + Zeugiteae se obtuvo a través de una convergencia evolutiva (GPWG 2001). En el estudio desarrollado aquí, la hoja embrionaria convoluta podría ser una convergencia evolutiva o reversión en la subfamilia Panicoideae, ya que también se registra en los linajes basales *Streptochaeta* y *Pharus* (GPWG 2001). Los múltiples estados de carácter para los granos de almidón en el endospermo y la falta de apoyo en los clados dificultan inferir de una manera inequívoca el estado plesiomórfico, derivado o cuando podría tratarse de una reversión; por ejemplo, el tipo *Festuca* se considera el estado plesiomórfico de la familia Poaceae (GPWG 2001) y su presencia en las tribus Tristachyideae y Zeugiteae podría deberse a una reversión o una convergencia evolutiva. Por otro lado, los granos de almidón tipo *Andropogon* hasta la fecha únicamente se registran en la subfamilia Panicoideae, representando una sinapomorfia para el clado Jansenelleae + Andropogoneae; sin embargo, este estado en realidad podría sugerir que es

una reversión o convergencia evolutiva debido a que también se presenta en tribu Thysanolaeneae, mientras que, los granos tipo *Panicoide* se presentan en Lecomtelleae, Paspaleae, Paniceae, Centotheceae, Chasmanthieae y el grupo externo Micrairoideae podrían representar una convergencia evolutiva (GPWG 2001).

En este trabajo, se contribuye con observaciones morfológicas-anatómicas para dos de las tres tribus de la subfamilia Panicoideae en las que se desconocían, lamentablemente al carecer de cariósides fértiles en *Gynerium*, los caracteres del mesocotilo, epiblasto, hendidura entre el escutelo y la coleorriza, hoja embrionaria y los granos de almidón en el endospermo permanecerán desconocidos. La direccionalidad de los estados de carácter aquí evaluados, son congruentes con lo reportado para el clado PACMAD. La inestabilidad de la tribu Lecomtelleae observado en las historias de los genes de cloroplasto aquí evaluados, podría resolverse en análisis futuros con genes nucleares o con análisis de secuenciación masiva.

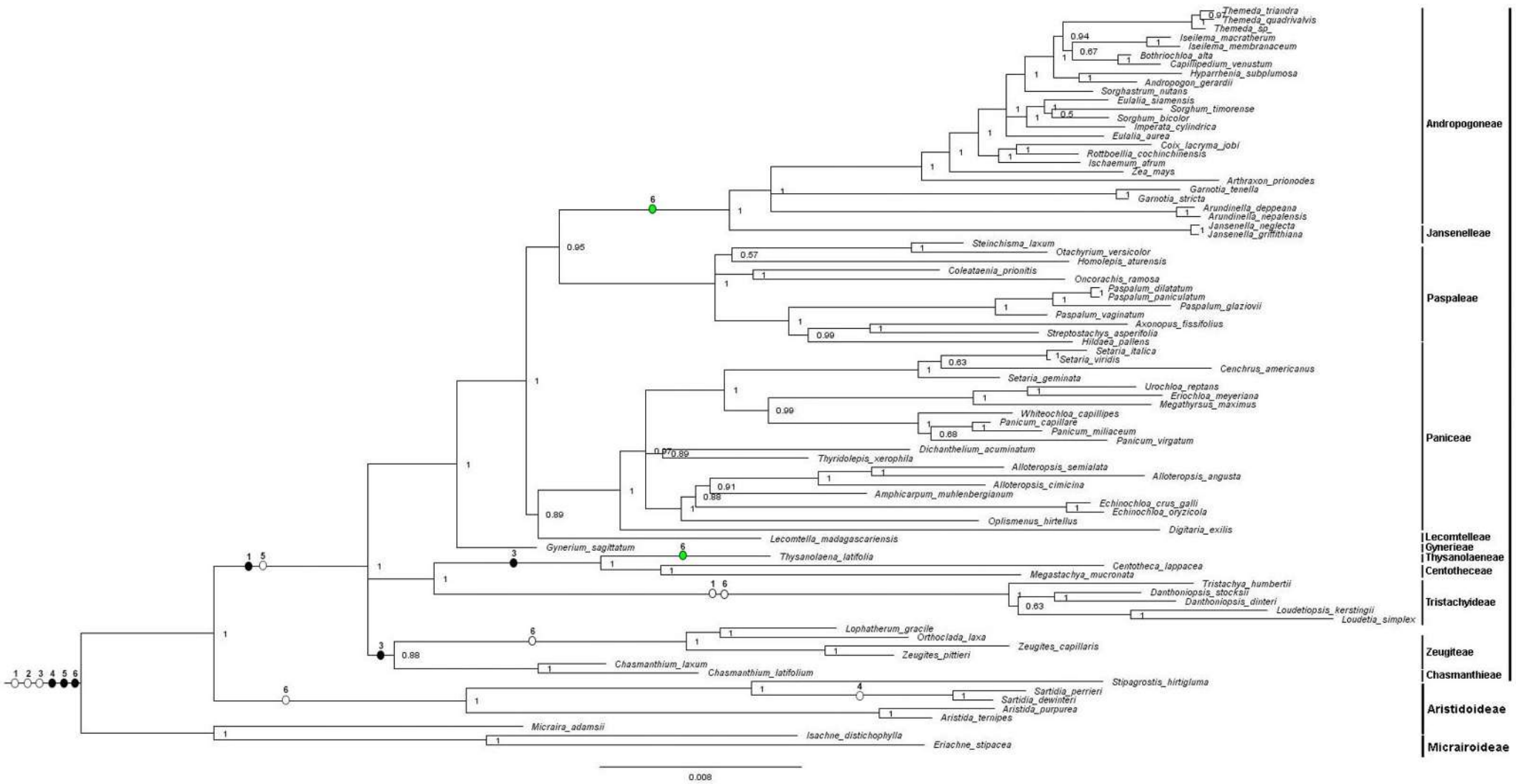


Figura 16. Mapeo de los estados de caracteres morfológicos y embrionarios de la subfamilia Panicoideae, carácter 1: Hilio, punto negro estado punteado, blanco lineal; 2: Mesocotilo punto blanco estado alargado; 3: Epiblasto punto blanco estado ausente y negro presente; 4: Hendidura entre el escutelo y la coleoriza, punto negro estado presente y blanco ausente; 5: Hoja embrionaria, punto negro estado involuta, blanco convoluta; 6: Granos de almidón en el endospermo punto negro estado *Panicoide*, verde *Andropogon* y blanco *Festuca*.

## CONCLUSIONES

La tribu Gynerieae se posiciona como grupo hermano de Lecomtelleae, Paniceae, Paspaleae + Jansenelleae + Andropogoneae. Mientras que la posición de Lecomtelleae es inestable al estar en politomía con las tribus anteriormente mencionadas.

La posición se podría resolver en trabajos futuros en análisis combinados de cloroplasto y núcleo, así mismo, integrando a las tribus Cyperochloae que fue excluida en este trabajo por la falta de información de la secuencia *matK* y Steyermarkochloae excluida por falta de secuencias *ndhF* y *rbcL*, además de información de caracteres anatómicos, embrionarios y del endospermo.

Para tener la certeza de los posibles factores que causan la infertilidad de las cariósides en *Gynerium*, es necesario desarrollar trabajos enfocados a la distribución y reproducción; que permitan inferir los factores que limitan o impidan la producción de cariósides completas.

La presencia de mesocotilo alargado y la hendidura entre el escutelo y la coleoriza en Lecomtelleae concuerda con la sugerencia de que estos caracteres son potencialmente sinapomórficos para el clado PACMAD (Panicoideae, Aristidoideae, Chloridoideae, Micrairoideae, Arundinoideae y Danthonioideae).



## BIBLIOGRAFÍA

Aliscioni, S., H. L. Bell, G. Besnard, P. A. Christin, J. T. Columbus, M. R. Duvall, E. J. Edwards, L. Giussani, K. Hasenstab-Lehman, K. W. Hilu, T. R. Hodkinson, A. L. Ingram, E. A. Kellog, S. Mashayekhi, O. Morrone, C. P. Osborne, N. Salamin, H. Schaefer, E. Spriggs, S. A. Smith & F. Zuloaga. 2012. New grass phylogeny resolves deep evolutionary relationships and discovers C<sub>4</sub> origins. *New Phytologist* 193: 304–312. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03972.x>

Aramendiz, T. H., M. Espitia & J. Robles. 2005. Colección, conservación, caracterización morfoagronómica y producción de semillas de caña flecha (*Gynierium sagittatum* (Aubl.) P. Beauv. del Caribe colombiano. Universidad de Córdoba, Facultad de Ciencias Agrícolas, Programa de Ingeniería Agronomica Cordoba, Montería 118 p.

Besnard, G., P. A. Christin, P. J. G. Malé, E. Coissa, H. Ralimanana & M. S. Vorontsova. 2013. Phylogenomics and taxonomy of Lecomtelleae (Poaceae), an isolated panicoid lineage from Madagascar. *Annals of Botany* 112: 1057–1066. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mct174>

Besnard, G., P. A. Cristin, P. J. G. Malé, E. Lhuillier, C. Lauzeral, E. Coissac & M. S. Vorontsova. 2014. From museums to genomics: old herbarium specimens shed light on a C<sub>3</sub> to C<sub>4</sub> transition. *Journal of Experimental Botany* 65: 6711–6721. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/eru395>

Bianconi, M. E., J. Hackel, M. S. Voronstsoma, A. Alberti, W. Arthan, S. V. Burke, M. R. Duvall, E. A. Kellogg, S. Lavergne, M. R. McKain, A. Meunier, C. P. Osborne, P. Traiperm, P. A. Christin & G. Besnard. 2020. Continued adaptation of C<sub>4</sub> photosynthesis after an initial burst of changes in the Andropogoneae Grasses. *Systematic Biology* 006. ISSN 1063–5157. DOI: <https://doi.org/10.1093/sysbio/syz066>

Bruns, E. 1892. Der Grasembryo. *Flora* 76: 1–33.

Burke, S. V., L. Choun-Sea, W. P. Wysocki, L. G. Clark & M. R. Duvall. 2016b. Phylogenomics and plastome evolution of tropical forest grasses (*Leptaspis Streptocharta*: Poaceae). *Frontiers in Plant Science* 7: 1–7. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01993>

Burke, S. V., W. P. Wysocki, F. O. Zuloaga, J. M. Craine, J. C. Pires, P. P. Edger, D. Mayfield-Jones, L. G. Clark, S. A. Kelchner & M. R. Duvall. 2016. Evolutionary relationships in panicoid

grasses based on plastome phylogenomics (Panicoideae; Poaceae). *BMC Plant Biology* 16: 1–11. DOI: 10.1186/s12870-016-0823-3

Camus, A. 1925. Genre nouveae de graminées malgaches. *Comptes Hebdomadaires des Séances de Académie des Sciences, Paris* 181: 567–568.

Caro, J. A. 1982. Sinopsis taxonómica de las gramíneas argentinas, *Dominguezia* 4: 1–51.

Christin, P. A., C. P. Osborne & D. S. Chatelet. 2013. Anatomical enablers and the evolution of C<sub>4</sub> photosynthesis in grasses. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110: 1381–1386. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1216777110>

Clark, L. G. & J. G. Sánchez-Ken. 1999. Filogenia y evolución de las Poaceae. *Arnaldoa* 6(2): 29–44.

Clayton, W. D. & S. A. Renvoize. 1986. *Genera Graminum, grasses of the world*. Kew Bulletin Additional Series 13: 1–389.

Conert, H. J. 1987. Current concepts in the systematics of the Arundinoideae. Pp. 239-250 in T. R. Soderstrom, K. W. Hilu, C. S. Campbell y M. E. Barkworth, *Grass Systematics and Evolution*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Cotton, J. L., W. P. Wysocki, L. G. Clark, S. A. Kelchner, J. C. Pires, P. P. Edger, D. Mayfield-Jones & M. R. Duvall. 2015. Resolving deep relationships of PACMAD grasses: a phylogenomic approach. *BMC Plant Biology* 15: 1–11. DOI: 10.1186/s12870-015-0563-9

Dallwitz, M. J., T. A. Paine & E. J. Zurcher. 1999. *Onward. User's Guide to the DELTA Editor*. <http://biodiversity.uno.edu/delta/>.

Duvall, M. R., S. R. Yadav, S. V. Burke & W. P. Wysocki. 2017. Grass plastomes reveal unexpected paraphyly with endemic species of Micrairoideae from India and new haplotype markers in Arundinoideae. *American Journal of Botany* 104: 286–295. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.1600285>

Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783–791.

- Filgueiras, T. S. 1986. O conceito de fruto em gramíneas e seu uso na taxonomía da família. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 21: 93–100.
- Forrestel, E. J., M. J. Donoghue & M. D. Smith. 2014. Convergent phylogenetic and functional responses to altered fire regimes in mesic savanna grasslands of North America and South Africa. *New Phytology* 203 (3): 1000–1011. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.12846>
- Giussani, L. M., H. Cota-Sánchez, F. O. Zuloaga & E. A. Kellogg. 2001. A molecular phylogeny of the grass subfamily Panicoideae (Poaceae) shows multiple origins of C<sub>4</sub> photosynthesis. *American Journal of Botany* 88(11): 1993–2012. DOI: <https://doi.org/10.2307/3558427>
- Grass Phylogeny Working Group. 2001. Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (Poaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 88(3): 373–457. DOI: <https://doi.org/10.2307/3298585>
- Hall, T. 2011. BioEdit: an important software for molecular biology. *GERF Bulletin of Biosciences*. 2(1): 60–61.
- Harz, Dr. C. O. 1880. Beiträge zur systematic der gramineen. *Linnaea* 43:1—554.
- Hilu, K. W., L. A. Alice & H. Liang. 1999. Phylogeny of Poaceae inferred from matK sequences. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86 (4) 835–851. DOI: <https://doi.org/10.2307/2666171>
- Hitchcock, A. S. 1914. *A Text-Book of Grasses*. MacMillan, New York. 306 p.
- Hitchcock, A. S. 1950. *Manual of the grasses of the United States*. United States Department of Agriculture, Washington, D. C. 1052 p.
- Hsiao, C., S. W. L. Jacobs, N. J. Chatterton & K. H. Asay. 1999. A molecular phylogeny of the grass family (Poaceae) based on the sequences of nuclear ribosomal DNA (ITS). *Australian Systematic Botany* 11: 667–688. DOI: <https://doi.org/10.1071/SB97012>
- Huelsenbeck, J. P. & F. Ronquist. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17: 754–755.
- Kellogg, E. A. C. S. Campbell. 1987. Phylogenetic analyses of the Gramineae. In T. Soderstrom, K. Hilu, C. Campbell, & M. Barkworth (eds.), *Grass systematics and evolution*, 310–322. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C., USA.

- Kellogg, E. A. 2015. Flowering plants. Monocots: Poaceae. In: Kubitzki K, ed. The families and genera of vascular plants. Cham, Switzerland: Springer International Publishing. 13.
- Killiola, R., M. Puhakka & J. Salo. 1992. Intraspecific variation, and the distribution and ecology of *Gynerium sagittatum* (Poaceae). *Flora* 186: 153–162 Doi: 10.1016/50367-2530(17)30531-5
- Korbecka, G., P. G. L. Klinkhamer & K. Vrieling. 2008. Selective embryo abortion hypothesis revisited—A molecular approach. *Plant Biology* 4: 298–310 DOI: <https://doi.org/10.1055/2002-32331>
- Kumar, S., G. Stecher, M. Li, C. Knyaz & K. Tamura. 2018. MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution* 35: 1547–1549. DOI: <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- Kunth, C. S. 1833. *Enumeratio Plantarum. Vol. I Agrostographia Synoptica. Enumeratio Graminum.* J. G. Cotta, Stuttgart and Tübingen.
- Leseberg, C. H. & M. R. Duvall. 2009. The complete chloroplast genome of *Coix lacryma-jobi* and a comparative molecular evolutionary analysis of plastomes in cereals. *Journal of Molecular Evolution* 69: 311–318. DOI: 10.1007/s00239-009-9275-9
- Lundgren, M. R., G. Besnard, B. S. Ripley, C. E. R. Lehmann, D. S. Chatelet, R. G. Kynast, M. Namaganda, M. S. Vorontsova, R. C. Hall, J. Elia, C. P. Osborne & P. A. Christin. 2015. Photosynthetic innovation broadens the niche within a single species. *Ecology Letters* 18: 1021–1029. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.12484>
- Maddison, W., D. R. Maddison, P. Midford, D. Mandel, J. Oliver & D. Huang. 2019. Mesquite: A modular system for evolutionary analysis. Version 3.61. [www.Mesquite project.org](http://www.Mesquite project.org).
- Mariac, C., N. Scarcelli, J. Pouzadou, A. Barnaud, C. Billot, A. Faye, A. Kougbéadjou, V. Maillol, G. J. Martin, F. Sabot, S. Santoni, Y. Vigouroux & T. L. Couvreur. 2014. Cost-effective enrichment hybridization capture of chloroplast genomes at deep multiplexing levels for population genetics and phylogeography studies. *Molecular Ecology Resources* 14 (6): 1103–1113. DOI: <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12258>

- Morrone, O., L. Aagesen & M. A. Scatagliani. 2012. Phylogeny of the Paniceae (Poaceae: Panicoideae): Integrating plastid DNA sequences and morphology into a new classification. *Cladistics* 28: 333–356. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2011.00384.x>
- Pilger, R., A. Engler & K. Prantl. 1940. Gramineae III: Unterfamilie Panicoideae, Die Natürlichen Pflanzenfamilien. EdnLeipzig Engelmann 1–208.
- Piot, A., J. Hackel, P. A. Christin & G. Besnard. 2017. One-third of the plastid genes evolved under positive selection in PACMAD grasses. *Planta* 247: 255–266. DOI: <https://doi.org/s00425-017-2781-x>
- Player, G. 1979. Pollination and wind dispersal of pollen in *Arceuthobium*. *Ecological Society of America* 49: 73–87 DOI: <https://doi.org/10.2307/1942573>.
- Pohl, R. 1986. Man and the grasses: a history. In Soderstrom, T. 1986. *Grass Systematics and Evolution*. Smithsonian Institution Press, Washinton D.C. 473 p.
- Reeder, J. R. 1957. The embryo in grass systematics. *American Journal of Botany* 44 (9): 756–768. DOI: <https://doi.org/10.2307/2438397>
- Renvoize, S. A. 1981. The subfamily Arundinoideae and its position in relation to a general classification of the Gramineae. *Kew Bull* 36: 85–102. DOI: <https://doi.org/10.2307/4119008>
- Saarela, J. M., S. V. Burke, W. P. Wysocki, M. D. Barrett, J. M. Craine, P. M. Peterson, R. J. Soreng, M. S. Vorontsova & M. R. Duvall. 2018. A 250 plastome phylogeny of the grass family (Poaceae): topological support under different data partitions. *PeerJ* 6: e4299. DOI: <https://doi.org/10.7717/peerj.4299>
- Sánchez-Ken, J. G. & L. G. Clark. 2001. Gynerieae, a new neotropical tribe of grasses (Poaceae). *Novon. Journal of botanical nomenclature from the Missouri Botanical Garden* 11: 350–352. DOI: <https://doi.org/10.2307/3393044>
- Sánchez-Ken, J. G. & L. G. Clark. 2007. Phylogenetic relationships within the Centothecoideae + Panicoideae clade (Poaceae) based on *ndhF* and *rpl16* intron sequences and structural data. *Aliso: A Journal of systematic and Evolutionary Botany* 23(38): 487–502.

- Sánchez-Ken, J. G. & L. G. Clark. 2010. Phylogeny and a new tribal classification of the Panicoideae S. I. (Poaceae) based on plastid and nuclear sequence data and structural data. *American Journal Botany* 97(10): 1732–1748. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.1000024>
- Sánchez-Ken, J. G. 2019. Riqueza de especies, clasificación y listado de las gramíneas (Poaceae) de México. *Acta Botanica Mexicana* 126: 1–73. DOI: <https://doi.org/10.21829/abm126.2019.1379>
- Sánchez-Ken, J. G., L. G. Clark, E. A. Kellogg & E. E. Kay. 2007. Reinstatement and emendation of subfamily Micrairoideae (Poaceae). *Systematic Botany* 32(1): 71–81. DOI: <https://doi.org/10.1600/036364407780360102>
- Sandoval, L. E. 2005. Técnicas aplicadas al estudio de la anatomía vegetal. Instituto de biología, Universidad Autónoma de México 38: 1–277.
- Saski C., S-L. Lee, S. Fjellheim, C. Guda, R. Jansen, H. Luo, J. Tomkins, O. Rognli, H. Daniell & J. Clarke. 2007. Complete chloroplast genome sequences of *Hordeum vulgare*, *Sorghum bicolor* and *Agrostis stolonifera*, and comparative analyses with other grass genomes. *TAG Theoretical and Applied Genetics* 115: 571–590.
- Soreng, R. J. & J. I. Davis. 1998. Phylogenetics and character evolution in the grass family (Poaceae): Simultaneous analysis of morphological and chloroplast DNA restriction site character sets. *The Botanical Review* 1 (64):2–85.
- Soreng, R. J., P. M. Peterson, K. Romaschenko, G. Davidse, J. K. Teisher, L. G. Clark, P. Barbéra, L. J. Gillespie & F. O. Zuloaga. 2017. A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae) II: An update and a comparison of two 2015 classification. *Journal of Systematics and Evolution* 55 (4): 229–290. DOI: <https://doi.org/10.1111/jse.12262>
- Spencer, C., H. Barrett, R. I. Colautti & C. G. Eckert. 2007. Plant reproductive systems and evolution during biological invasion. *Molecular Ecology* 17: 373–383 DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03503.x>
- Stapf, O. 1927. *Lecomtella Madagascariensis* A. Camus, Hooker's icomes Plantarum, Tabula 3123

- Suárez, P. I. E., H. T. Araméndiz & J. I. V. Pastrana. 2009. Micropropagación de caña flecha (*Gynerium sagittatum* (Aubl.) P. Beauv). *Revista facultad Nacional de Agronomía-Medellín* 62: 5135–5143.
- Tateoka, T. 1962. Starch grains of endosperm in grass systematic. *Botanical Magazine* 5: 377–383.
- Teerawatananon, A., W. L. Sorrey & T. R. Hodgkinson. 2011. Phylogenetics of Panicoideae (Poaceae) based on chloroplast and nuclear DNA sequences. *Telopea* 13(1-2): 115–142.
- Thiers, B. 2021. Continuously updated. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. New York, USA. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (consultado marzo de 2021).
- Tieghem, P. V. 1897. Morphologie de l'embryon et de la plantule chez les Graminées et les Cypéracées. *Annales des Sciences Naturelles Botanique*. VIII. 3: 259–309.
- Valdés, R. J. 2015. Gramíneas de Coahuila. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México, D. F., México. 555 p.
- Vorontsova, M. S., G. Besnard, F. Forest, P. Malakasi, J. Moat, W. D. Clayton, P. Ficinski, G. M. Savva, O. P. Nanjarisoa, J. Razanatsoa, F. O. Randriatsara, J. M. Kimeu, W. R. Q. Luke, C. Kayombo & H. P. Linder. 2016. Madagascar's grasses and grasslands: anthropogenic or natural?. *Proceedings of the Royal Society B* 283: 1–8. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2262>
- Wang, S. & L-Z. Gao. 2015. The complete chloroplast genome of an irreplaceable dietary and model crop, foxtail millet (*Setaria italica*). *Mitochondrial DNA Part A: DNA Mapping, Sequencing, and Analysis* 27 (6): 4442–4443. DOI: <https://doi.org/10.3109/19401736.2015.1089562>
- Wang, S. & L-Z. Gao. 2016. Complete chloroplast genome sequences of green foxtail (*Setaria viridis*). *Mitochondrial DNA Part A: DNA Mapping, Sequencing, and Analysis* 27 (6): 3707–3708. DOI: <https://doi.org/10.3109/19401736.2015.1079867>
- Watson, L. & M. J. Dallwitz. 1992. *The Grass Genera of the World*. C. A. B. International. Wallingford, Oxon, England.

Whitehead, R. D. 1968. Wind pollination in the angiosperms: Evolutionary and environmental considerations. *Evolution* 23: 28–35 DOI: <https://doi.org/10.2307/2406479>

Ye C-Y., Z. Lin, G. Li, Y-Y. Wang, J. Qiu, F. Fu, H. Zhang, L. Chen, S. Ye, W. Song, G. Jin, J. Zhu, Y. Lu, L. Guo & L. Fan. 2014. *Echinochloa* chloroplast genomes: insights into the evolution and taxonomic identification of two weedy species. *Plos One* 9 (11): 1–16. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0113657>

Young, H. A., C. L. Lanzatella, G. Sarath & C. M. Tobias. 2011. Chloroplast genome variation in upland and lowland switchgrass. *Plos One* 6: 1–12. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023980>

Zafar, S. A., S. B. Patil, M. Uzair, J. Fang, J. Zhao, T. Guo, S. Yuan, M. Uzair, Q. Lou, J. Shy, L. Schreiber & X. Li. 2019. Degenerated panicle and partial sterility 1 (DPS1) encodes a cystathionine  $\beta$ -synthase domain containing protein required for anther cuticle and panicle development in rice. *New Phytologist* 225: 356–375 DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.16133>.

Zuloaga, O. F., O. Morrone, G. Davidse & Pennington. 2007. Classification and biogeography of Panicoideae (Poaceae) in the New World. *Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany* 23: 503–529.



Apéndice 1. Lista de taxa utilizados y código en Gene Bank.

Descarga de secuencias del Gene Bank subfamilia Panicoideae (Hilu et al., 1999; Giussani et al., 2001; Sánchez-Ken y Clark, 2007, 2010; Saski et al., 2007; Leseberg y Duvall, 2009; Young et al., 2011; Besnard et al., 2013, 2014; Forrestel et al., 2014; Mariac et al., 2014; Ye et al., 2014; Cotton et al., 2015, Lundgren et al., 2015; Wang y Gao, 2015, 2016; Burke et al., 2016; Vorontsova et al., 2016; Saarela et al., 2018; Bianconi et al., 2020) subfamilia Aristidoideae (Besnard et al., 2014; Cotton et al., 2015; Burke et al., 2016b; Piot et al., 2017) y Micrairoideae (Aliscioni et al., 2012; Cotton et al., 2015; Duvall et al., 2017).

<b>Taxa</b>	<b><i>rbcL</i></b>	<b><i>ndhF</i></b>	<b><i>matK</i></b>
<b>Subfamilia Panicoideae</b>			
<b>Tribu Andropogoneae</b>			
<i>Bothriochloa alta</i> (Hitc.) Henrard	NC_030621	NC_030621	NC_030621
<i>Capillipedium venustum</i> (Thwaites) Bor	KU291493	KU291493	KU291493
<i>Iseilema macratherum</i> Domin	KU291468	KU291468	KU291468
<i>Iseilema membranaceum</i> (Lindl.) Domin	MK593554	MK593554	MK593554
<i>Themeda</i> sp.	KU291484	KU291484	KU291484
<i>Themeda quadrivalvis</i> (L.) Kuntze	NC_035482	NC_035482	NC_035482
<i>Themeda triandra</i> Forssk.	NC_035016	NC_035016	NC_035016
<i>Hyparrhenia subplumosa</i> Stapf	NC_030625	NC_030625	NC_030625
<i>Eulalia aurea</i> (Bory) Kunth	KU291499	KU291499	KU291499
<i>Eulalia siamensis</i> Bor	NC_035031	NC_035031	NC_035031
<i>Andropogon gerardii</i> Vitma	AJ784818	AF117391	AF144577
<i>Sorghastrum nutans</i> Nash	EF125121	KU291482	KU291482
<i>Sorghum timorense</i> Buse ex de Vriese	NC_023800	NC_023800	NC_023800
<i>Sorghum bicolor</i> (L.) Moench	NC_008602	NC_008602	NC_008602
<i>Imperata cylindrica</i> (L.) P. Beauv.	MF998298	KU291466	KU291466
<i>Coix lacryma-jobi</i> L.	NC_013273	NC_013273	NC_013273
<i>Rottboellia cochinchinensis</i> (Lour.) Clayton	KU291481	KU291481	KU291481
<i>Ischaemum afrum</i> (J.F.Gmel.) Dandy	KU291467	KU291467	KU291467

<b>Taxa</b>	<b><i>rbcL</i></b>	<b><i>ndhF</i></b>	<b><i>matK</i></b>
<i>Zea mays</i> L.	NC_001666	NC_001666	NC_001666
<i>Arthraxon prionodes</i> (Steud.) Dandy	KU291471	KU291471	KU291471
<i>Arundinella nepalensis</i> Trin	MK593545	MK593545	MK593545
<i>Arundinella deppeana</i> Nees	NC_030620	NC_030620	NC_030620
<b>Tribu Jansenelleae</b>			
<i>Garnotia tenella</i> Janowski	NC_035051	NC_035051	NC_035051
<i>Garnotia stricta</i> Brongn.	MK593551	MK593551	MK593551
<i>Jansenella neglecta</i> S. R. Yadav, Chivalkar & Gosavi	MK593556	MK593556	MK593556
<i>Jansenella griffithiana</i> (Müll.Hal.) Bor	MK593555	MK593555	MK593555
<b>Tribu Paspaleae</b>			
<i>Steinchisma laxum</i> (Sw) Zuloaga	KU291483	KU291483	KU291483
<i>Otachyrium versicolor</i> (Döll ex Mart.) Henrard	KU291474	KU291474	KU291474
<i>Homolepis aturensis</i> Chase	NC_036125	NC_036125	NC_036125
<i>Coleataenia prionitis</i> (Nees) Soreng	KJ920228	KJ920228	KJ920228
<i>Oncorachis ramosa</i> (Zuloaga & Soderstr.) Morrone & Zuloaga	KU291472	KU291472	KU291472
<i>Streptostachys asperifolia</i> Desv.	MF563369	MF563369	MF563369
<i>Hildaeda pallens</i> (Sw.) C. Silva & R. P. Oliveira	NC_036124	NC_036124	NC_036124
<i>Paspalum paniculatum</i> L.	NC_036114	NC_036114	NC_036114
<i>Paspalum vaginatum</i> Sw.	MK593559	MK593559	MK593559
<i>Paspalum dilatatum</i> Poir.	AM849371	KU291477	KU291477
<i>Paspalum glaziovii</i> (A. G. Burm.) S.Denham	KU291479	KU291479	KU291479
<i>Axonopus fissifolius</i> (Raddi) Kuhlman	NC_030501	NC_030501	NC_030501
<b>Tribu Paniceae</b>			
<i>Setaria itálica</i> (L.) P. Beauv.	MK348605	NC_022850	NC_022850
<i>Setaria viridis</i> (L.) P. Beauv.	NC_028075	NC_028075	NC_028075

<b>Taxa</b>	<i>rbcL</i>	<i>ndhF</i>	<i>matK</i>
<i>Cenchrus americanus</i> (L.) Morrone	NC_024171	NC_024171	NC_024171
<i>Setaria geminata</i> (Forssk.) Veldkamp	MF998267	MF998498	MF998835
<i>Urochloa reptans</i> Stapf	KU291486	KU291486	KU291486
<i>Eriochloa meyeriana</i> (Nees) Pilg	KU291498	KU291498	KU291498
<i>Megathyrus maximus</i> (Jacq.) B. K. Simon & S. W. L. Jacobs	KU291470	KU291470	KU291470
<i>Whiteochloa capillipes</i> (Benth.) Lazarides	KU291487	KU291487	KU291487
<i>Panicum capillare</i> L.	KU291475	KU291475	KU291475
<i>Panicum miliaceum</i> L.	AM849333	AY188472	KC123416
<i>Panicum virgatum</i> L.	NC_015990	NC_015990	NC_015990
<i>Dichantherium acuminatum</i> (Sw.) Gould & C. A. Clark	KU291496	KU291496	KU291496
<i>Thyridolepis xerophila</i> (Domin) S. T. Blake	KU291485	KU291485	KU291485
<i>Alloteropsis semialata</i> Hitchc.	NC_027824	NC_027824	NC_027824
<i>Alloteropsis angusta</i> Stapf	NC_027951	NC_027951	NC_027951
<i>Alloteropsis cimicina</i> (L.) Stapf	NC_027952	NC_027952	NC_027952
<i>Amphicarpum muhlenbergianum</i> (Schult.) Hitchc.	KU291489	KU291489	KU291489
<i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) P. Beauv var. <i>crus-galli</i>	KR822685	KR822685	KR822685
<i>Echinochloa oryzicola</i> (Vasinger) Vasinger in Kom.	KJ000048	KJ000048	KJ000048
<i>Oplismenus hirtellus</i> (L.) P. Beauv.	KU291473	KU291473	KU291473
<i>Digitaria exilis</i> Stapf	KJ513091	KJ513091	KJ513091
<b>Tribu Lecomtelleae</b>			
<i>Lecomtella madagascariensis</i> A. Camus	NC_024106	NC_024106	NC_024106
<b>Tribu Zeugiteae</b>			
<i>Lophatherum gracile</i> Brongn.	HM167472	AY847129	AF164415
<i>Orthoclada laxa</i> (Rich) P. Beauv.	HM167471	AY847128	AF164416

<b>Taxa</b>	<i>rbcL</i>	<i>ndhF</i>	<i>matK</i>
<i>Zeugites capillaris</i> (Hitchc.) Swallen	HM167476	AY847133	HE575875
<i>Zeugites pittieri</i> Hack.	KU291488	KU291488	KU291488
<b>Tribu Chasmanthieae</b>			
<i>Chasmanthium laxum</i> var. <i>sessiliflorum</i> (Poir.) Wipff & S. D. Jones	KU291494	KU291494	KU291494
<i>Chasmanthium latifolium</i> (Michx.) H. O. Yates	DQ006115	AY029694	HM363069
<b>Tribu Thysanolaeneae</b>			
<i>Thysanolaena latifolia</i> (Roxb. ex Hornem) Honda	KJ920236	KJ920236	KJ920236
<b>Tribu Centotheceae</b>			
<i>Megastachya mucronata</i> (Poir) P. Beauv.	HM167466	AY847123	HE586085
<i>Centotheca lappacea</i> Desv.	KJ920225	KJ920225	KJ920225
<b>Tribu Tristachyideae</b>			
<i>Danthoniopsis dinteri</i> (Pilg.) C. E. Hubb.	KU291495	KU291495	KU291495
<i>Danthoniopsis stocksii</i> (Boiss.) C. E. Hubb.	MK593548	MK593548	MK593548
<i>Loudetiopsis kerstingii</i> (Pilg.) Conert	KU291469	KU291469	KU291469
<i>Loudetia simplex</i> (Nees) C. E. Hubb.	MF563366	MF563366	MF563366
<i>Tristachya humbertii</i> A. Camus	NC_036115	NC_036115	NC_036115
<b>Tribu Gynerieae</b>			
<i>Gynerium sagittatum</i> (Aubl.) P. Beauv.	MK593553	MK593553	MK593553
<b>Subfamilia Aristidoideae</b>			
<i>Stipagrostis hirtigluma</i> (Steud.) De Winter	MF563365	MF563365	MF563365
<i>Sartidia perrieri</i> (A. Camus) Bourreil	NC_027146	NC_027146	NC_027146
<i>Sartidia dewinteri</i> Munday & Fish	NC_027147	NC_027147	NC_027147
<i>Aristida purpurea</i> Nutt.	KJ920224	KJ920224	KJ920224
<i>Aristida ternipes</i> Cav.	MF460978	MF460978	MF460978
<b>Subfamilia Micrairoideae</b>			
<i>Eriachne stipacea</i> F.Muell.	NC_034791	NC_034791	NC_034791

<b>Taxa</b>	<b><i>rbcL</i></b>	<b><i>ndhF</i></b>	<b><i>matK</i></b>
<i>Isachne distichophylla</i> Munro ex Hillebr.	NC_025236	NC_025236	NC_025236
<i>Micraira adamsii</i> Lazarides	HE575838	HE575789	KC123414

Apéndice 2. Tabla de inserciones (I) y deleciones (D) en las secuencias de *matK*, *ndhF* y *rbcL*.

	<i>matK</i>								<i>ndhF</i>														<i>rbcL</i>						
	D: 46-48	I: 116-121	I: 154-56	D: 372-377	I: 607-612	D: 806-811	D: 1431-1433	I: 1461-1466	I: 942-947	I: 1410-1412	I: 1504-1509	I: 1549-1554	I: 1549-1560	I: 1574-1579	I: 1609-1610	I: 1609-1611	I: 1611	I: 1611-1612	I: 1611-1616	I: 1612-1616	I: 1614-1616	I: 1621-626	D: 1748-1753	I: 1964-1969	I: 1999-2000	D: 2083-2127	I: 2275-2280	I: 1405-1407	
<b>Tribu Andropogoneae</b>																													
<i>Bothriochloa alta</i>	-	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I
<i>Capillipedium venustum</i>	-	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I
<i>Iseilema macratherum</i>	-	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I
<i>Iseilema membranaceum</i>	-	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I
<i>Themeda triandra</i>	-	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I
<i>Themeda quadrivalvis</i>	-	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I
<i>Themeda sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I
<i>Hyparrhenia subplumosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	I
<i>Eulalia aurea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I
<i>Eulalia siamensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I
<i>Sorghastrum nutans</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I
<i>Sorghum timorense</i>	-	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I
<i>Sorghum bicolor</i>	-	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I
<i>Imperata cylindrica</i>	-	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I
<i>Coix lacryma-jobi</i>	-	-	-	-	-	-	-	I	-	I	-	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I
<i>Rottboellia cochinchinensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I
<i>Ischaemum afrum</i>	-	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I
<i>Zea mays</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I
<i>Arthraxon prionodes</i>	-	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I
<i>Arundinella nepalensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I
<i>Arundinella deppeana</i>	-	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I
<b>Tribu Jansenelleae</b>																													
<i>Jansenella neglecta</i>	-	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Jansenella griffithiana</i>	-	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Tribu Paspaleae</b>																													
<i>Steinchisma laxum</i>	D	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Oncorachis ramosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-
<i>Otachyrium versicolor</i>	D	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-



Apéndice 3. Análisis de máxima verosimilitud de la subfamilia Panicoideae.

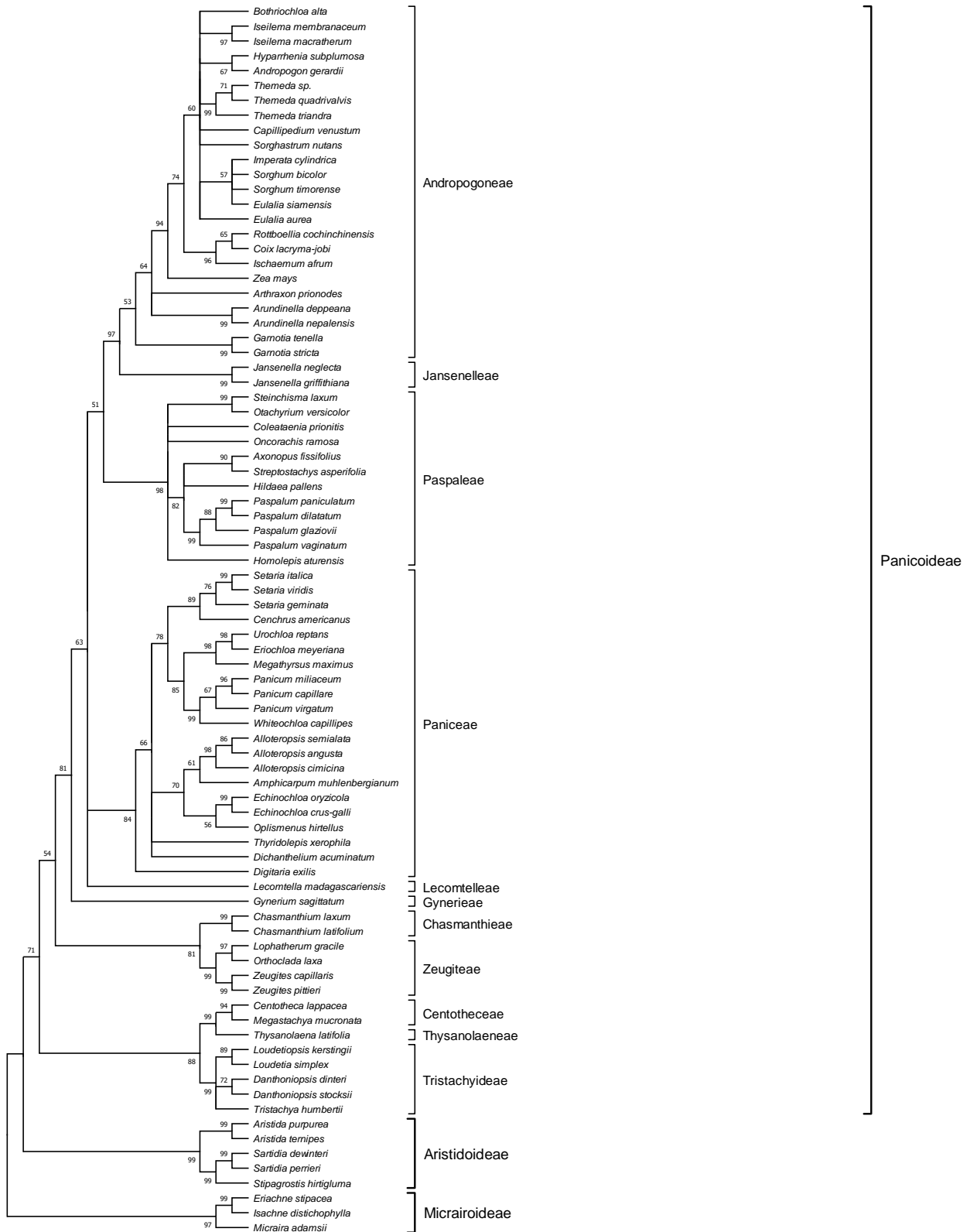


Figura A1. Análisis de máxima verosimilitud de la Subfamilia Panicoideae basado en *matK*.



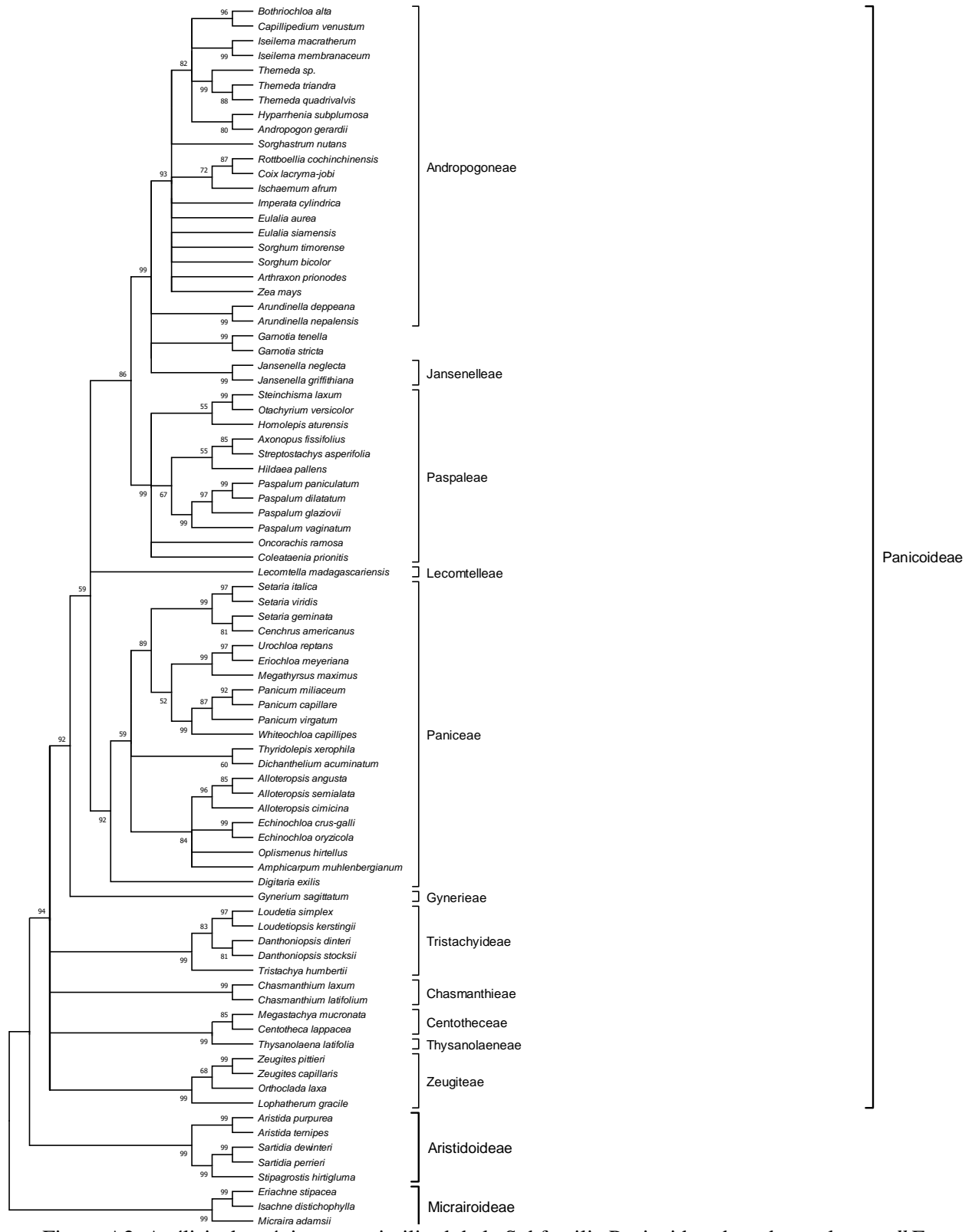


Figura A2. Análisis de máxima verosimilitud de la Subfamilia Panicoideae basado en el gen *ndhF*.



Figura A3. Análisis de máxima verosimilitud de la Subfamilia Panicoideae basado en el gen *rbcL*.

Apéndice 4. Análisis de inferencia bayesiana de la subfamilia Panicoideae.



Figura A4. Análisis bayesiano de la subfamilia Panicoideae para secuencias de cloroplasto *matK*.

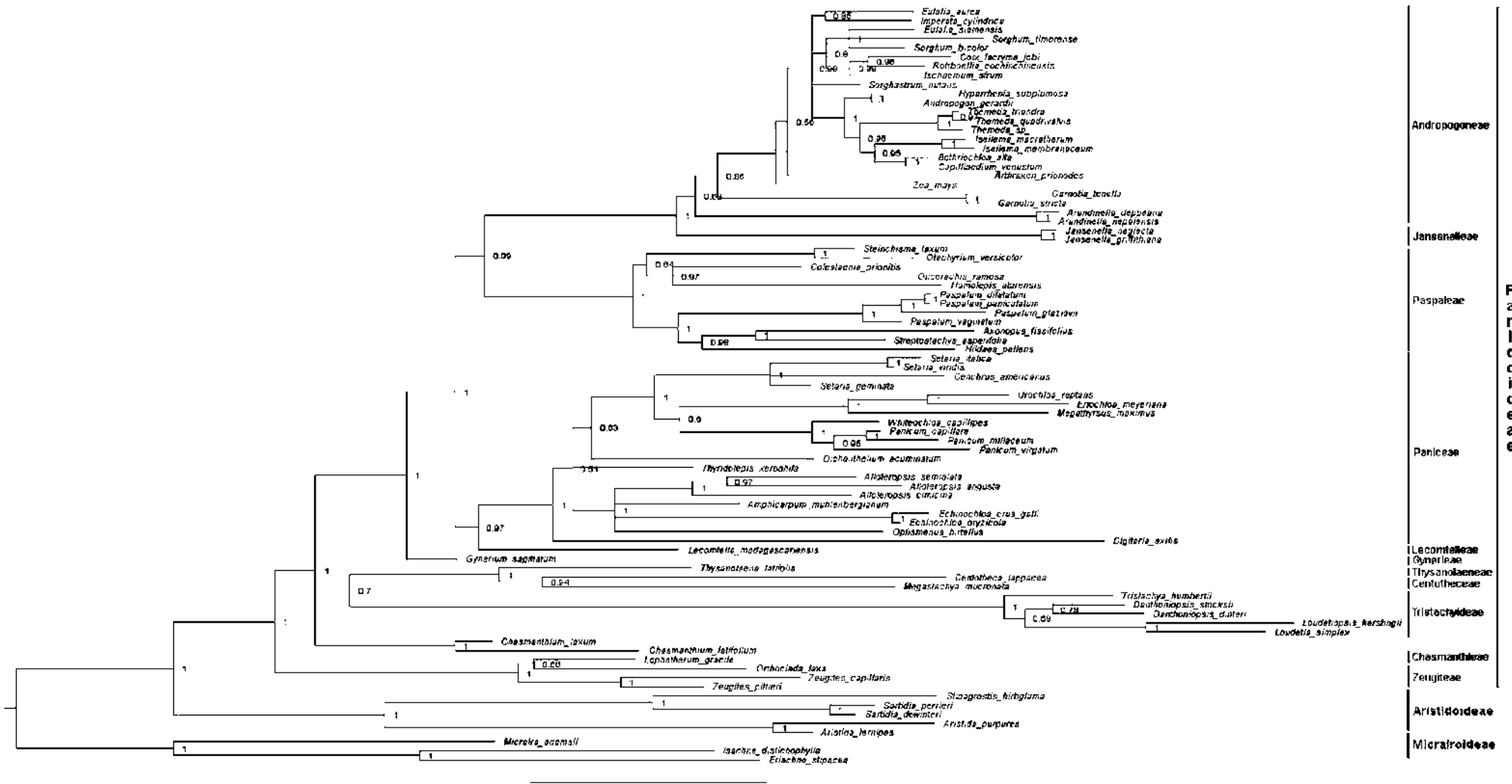


Figura A5. Análisis bayesiano de la subfamilia Panicoideae para secuencias de cloroplasto *ndhF*.

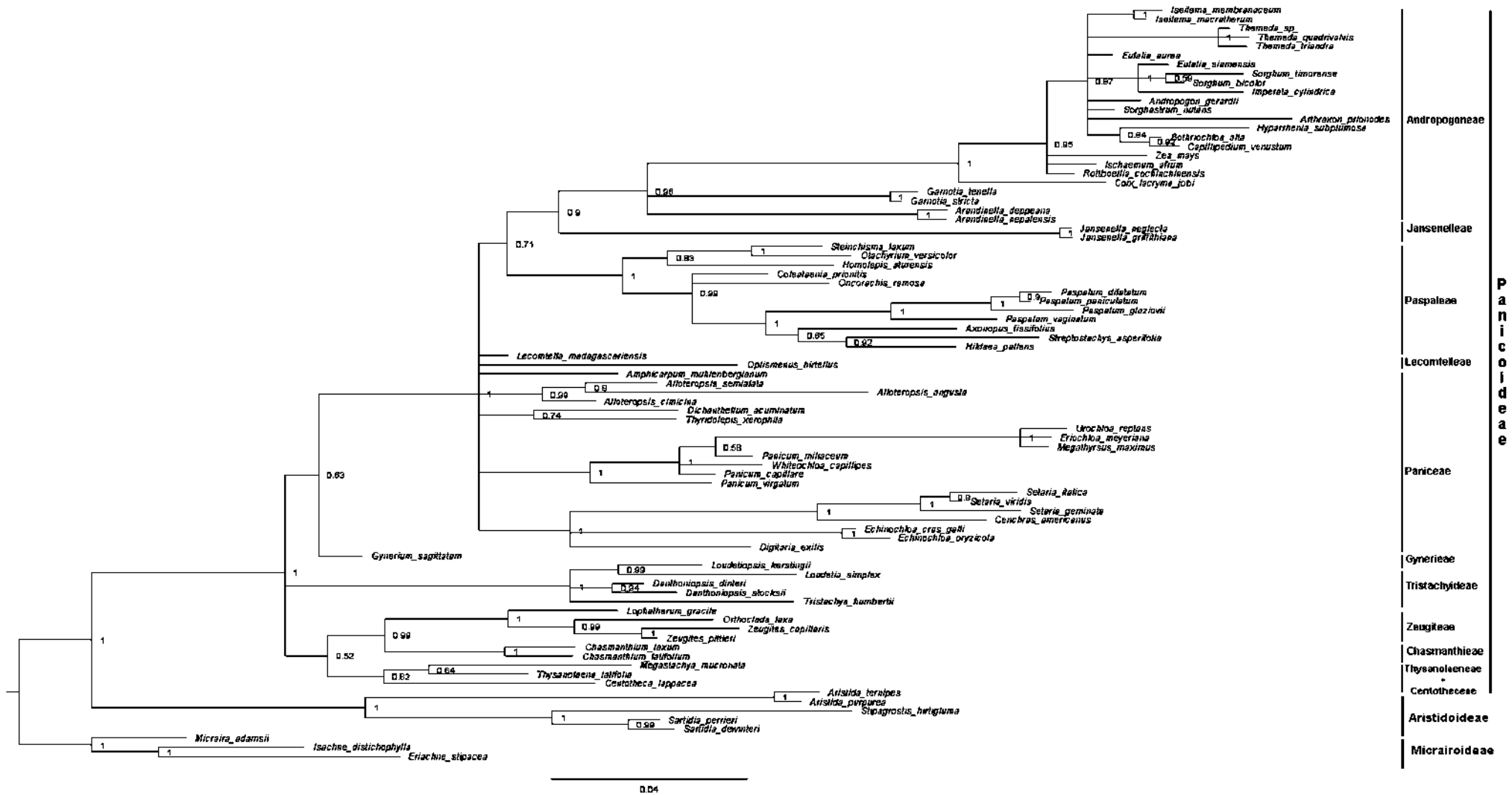


Figura A6. Análisis bayesiano de la Subfamilia Panicoideae para secuencias de cloroplasto *rbcL*.

## Apéndice 5. Descripción taxonómica de las especies

Tribu Gynerieae Sánchez-Ken & L. G. Clark

*Gynerium sagittatum* (Aubl.) P. Beauv.

Plantas perennes, rizomatosas, dioicas; culmos de 2-10 (-15) m de altura incluyendo las sinflorescencias; entrenudos sólidos. Hojas dísticas; vainas más largas que los entrenudos, que encierran estrechamente los entrenudos, persistentes; collar piloso sobre hojas jóvenes; lígulas pilosas; láminas de 4-6 cm de ancho y 1.5-2 m de largo, coriáceas, articuladas con las vainas, desarticulándose hasta la mitad de los tallos, la nervadura central 0.5-1.5 cm de ancho, usualmente conspicuas. Las sinflorescencias en panículas de 0.9-1.30 m de largo, las pistiladas plumosas. Espiguillas pistiladas con 2 flósculos, desarticulándose por encima de las glumas y entre los flósculos; glumas desiguales, 1 a 3 nervadas, primera gluma de 1.2 mm de ancho y 3 mm de largo, la segunda gluma 5 nervada de 1.4-1.8 mm de ancho y 5-7 mm de largo, excediendo los flósculos; callo lineal, glabro; lema de 7 mm largo, sedosas o pilosas en la parte superior, el ápice alargado y angosto, no aristado; lodículas 2, truncadas; estilos 2, libres; sin extensión de la raquilla. Espiguillas estaminadas con 2 a 4 flósculos, desarticulándose debajo del flósculo distal, permaneciendo adheridas las glumas y el flósculo más inferior; glumas subiguales, membranosas, 1 nervada; lemas membranosas, glabras o escasamente cortas pilosas, (0) 1 (3) nervadas; lodículas 2, truncadas; estambres 2; cariósido elipsoide, hilio punteado (Figura A7).

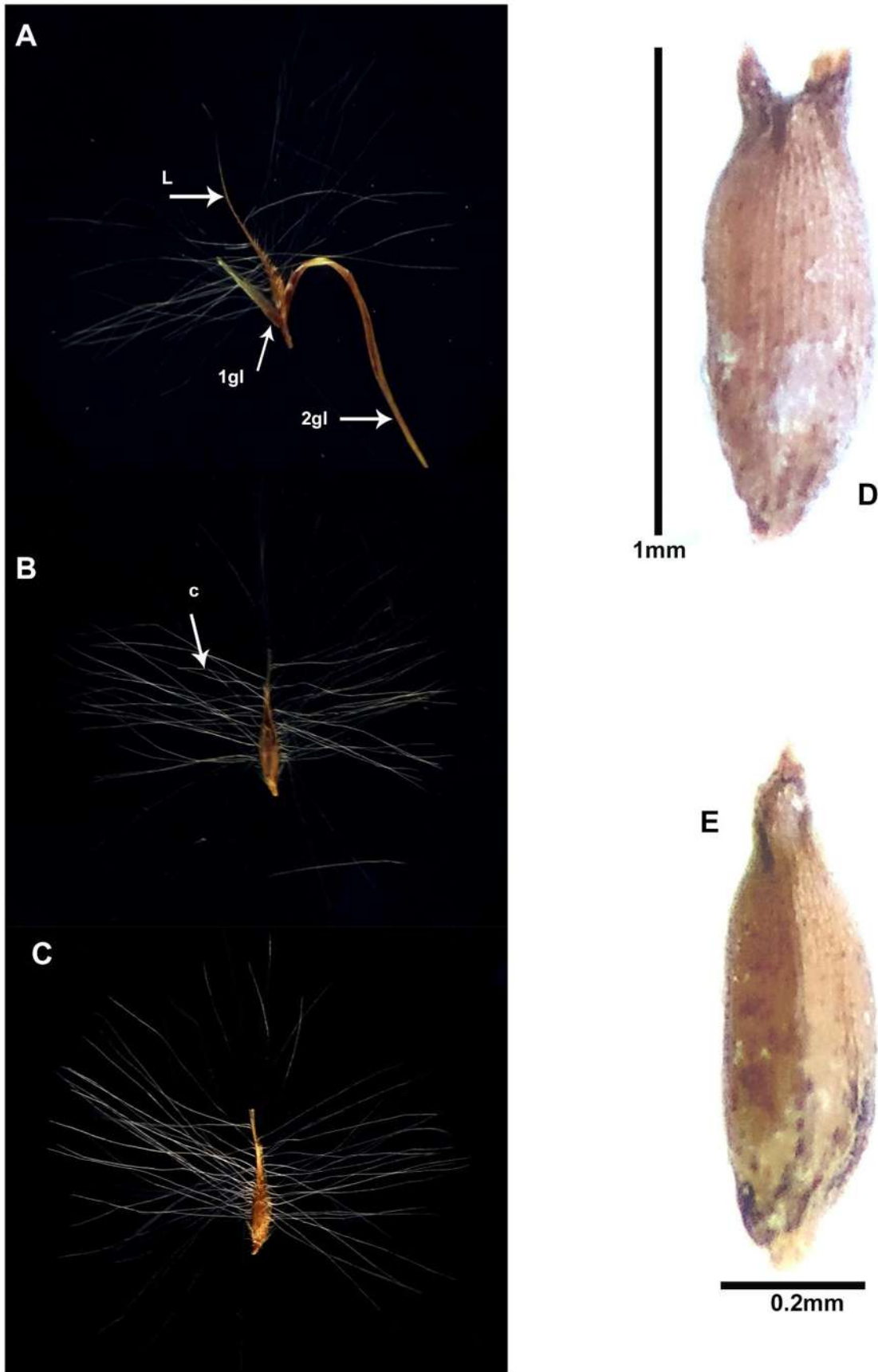


Figura A7. A: Flósculo fértil de *Gynerium* se observa 1gl. Primera gluma. 2gl. Segunda gluma. L. Lema. B. Vista ventral. c. Cerdas. C. Vista dorsal. D. Cariósida en vista dorsal. E. Cariósida en vista

Tribu Lecomtelleae Pilg. ex Potztal

*Lecomtella madagascariensis* A. Camus

Planta rizomatosa, tallos de 1-2 m de largo, vaina glabra, lígula pubescente, laminas lanceoladas o lineares de 12-22 cm, escabrosa, con los márgenes escabrosos, ápice atenuado. Sinflorescencia paniculada, contraída, oblonga, 5-6 cm de largo. Ramas primarias de la panícula con una espiguilla fértil en cada rama inferior, con espiguillas estériles debajo, fértiles en la punta. Espiguillas solitarias, espiguillas fértiles pediceladas. Espiguillas basales estériles bien desarrolladas; 4-6 (por rama), pedicelado, masculino, lanceolado 9-10 mm de largo; igualando al fértil. Glumas de las espiguillas estériles basales membranosas. Glumas similares, la primera; lanceolada 6-7 de ancho y 0.5-0.75 mm de largo, membranosa, glabra, quillada, 3 nervada, con el ápice acuminado. Segunda gluma; 7mm de largo, membranosa, glabra, quillada, 7 nervada, con el ápice acuminado. Lema; lanceolada, 9-10 mm de largo, membranosa, glabro, quillada 5 nervada, ápice acuminado. Lema del flósculo fértil, oblonga, comprimida dorsalmente, 4-5 mm de largo, coriácea, pubescente, sin quilla, 5 nervada, márgenes planos, ápice obtuso, tuberculado. Pálea reflejada en el ápice, coriácea, 2 nervada, ápice tuberculado. Estambres 3, anteras 4 mm de largo. Cariópside obovada, 3 mm de ancho y 4 mm de largo, hilio punteado, embrión pequeño, mesocotilo alargado, sin epiblasto, hendidura entre el escutelo y la coleorriza, hoja embrionaria convoluta (P-P?), granos de almidón en el endospermo simples angulares de tamaño uniforme (Figura A8).



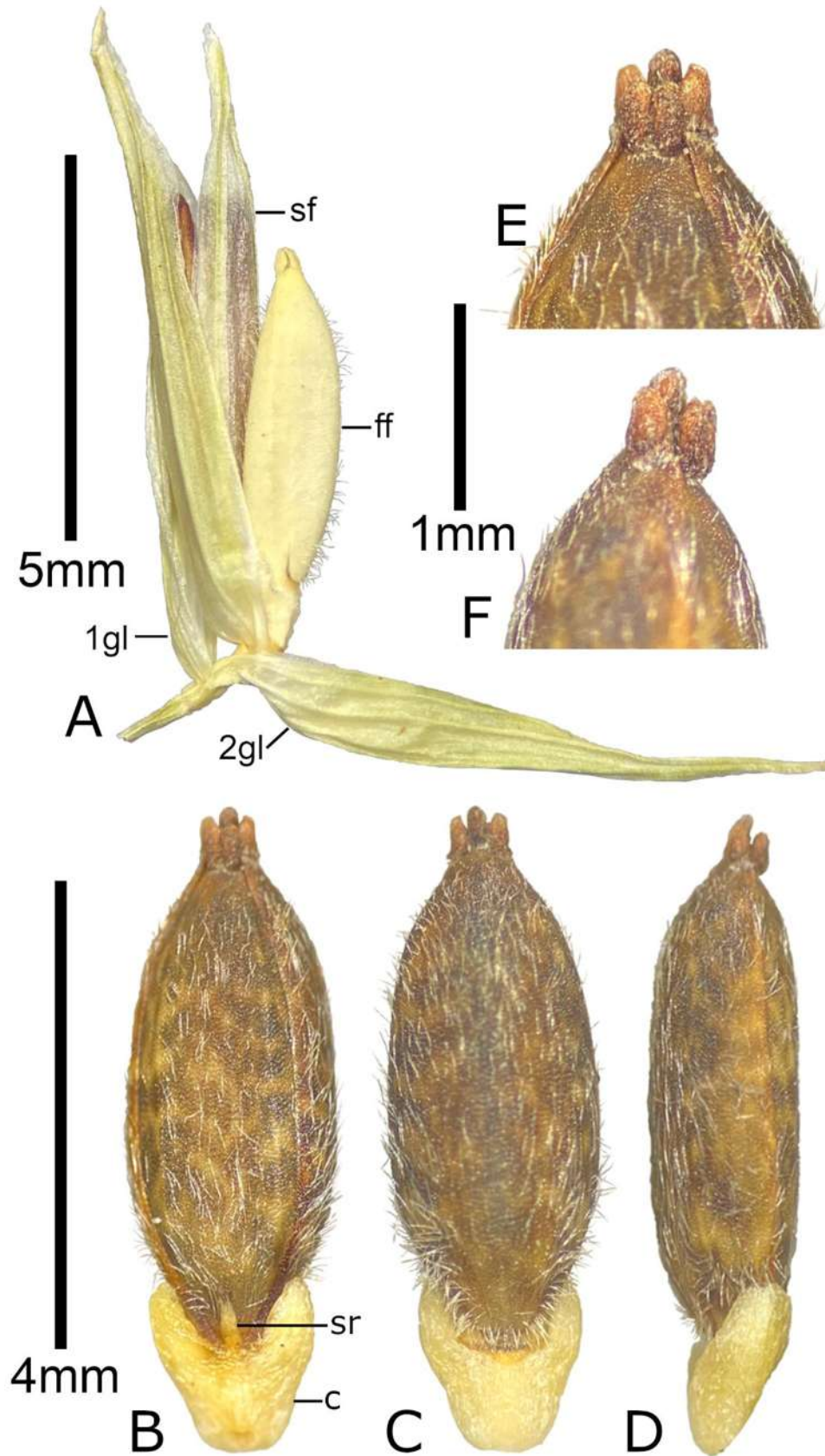


Figura A8. A. Flósculos de *Lecomtella* se observa 1gl. Primera gluma. 2gl. Segunda gluma. Sf. Flósculo estaminado. ff. Flósculo fértil. B. Vista ventral. c. Carúncula. sr. Apéndice. C. Vista dorsal. D. Vista lateral. E. Vista ventral de los apéndices digitados de la lema y la palea. F. Vista lateral de los apéndices.