

# Revisión del género monotípico *Llavea* (Cryptogrammoideae: Pteridaceae)

Mónica Palacios-Ríos<sup>1,2,\*</sup>, Marcelo D. Arana<sup>3</sup> & Gonzalo Márquez<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Instituto de Ecología, A.C., Red de Biodiversidad y Sistemática, Xalapa, Veracruz, 91000, México; monicapalaciosrios@gmail.com

<sup>2</sup>Instituto de Biotecnología y Ecología Aplicada, Universidad Veracruzana, Zona Universitaria, Xalapa, Veracruz, 91090, México

<sup>3</sup>Orientación Plantas Vasculares, Departamento de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales, Universidad Nacional de Río Cuarto, Ruta 36 km 601, X5804ZAB Río Cuarto, Córdoba, Argentina; marana@exa.unrc.edu.ar

<sup>4</sup>Cátedra de Palinología, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP, Paseo de Bosque s.n., 1900, La Plata, Argentina; cosme@fcnym.unlp.edu.ar

Recibido: 8-VI-2015; Aceptado: 1-VI-2016; Publicado on line: 16-XII-2016

## Resumen

Palacios-Ríos, M., Arana, M.D. & Márquez, G. 2016. Revisión del género monotípico *Llavea* (Cryptogrammoideae: Pteridaceae). *Anales Jard. Bot. Madrid* 73(2): e044.

*Llavea* Lag. es un género monotípico de Cryptogrammoideae (Pteridaceae), cuya única especie se distribuye desde el sur de Estados Unidos y México hasta Guatemala y Costa Rica, aunque vive, sobre todo, en Mesoamérica, en hábitats preferentemente calcícolas y asociada a bosques de montaña. El género es fácilmente reconocible por la presencia de hojas fértiles hemidimórficas, con la porción apical fértil con segmentos más largos y angostos que los estériles, de borde muy revoluto y con escamas del rizoma bicoloras, lustrosas, negras, que contrastan con un color estramíneo. En este trabajo se brinda una revisión del género, se resuelven cuestiones nomenclaturales y se reexaminan la diversidad morfológica y palinológica, la distribución, la fenología, la ecología y los usos basados en estudios de campo y de especímenes de herbario. Además, se lectotifican *Allosorus karwinskii* Kunze y *Ceratodactylis osmundioides* J. Sm., dos nombres relacionados con *Llavea*.

**Palabras clave:** *Allosorus karwinskii*, *Ceratodactylis osmundioides*, Cryptogrammoideae, esporas, helechos, *Llavea cordifolia*, MEB, palinología, Pteridaceae, taxonomía.

## Abstract

Palacios-Ríos, M., Arana, M.D. & Márquez, G. 2016. Revision of monotypic genus *Llavea* (Cryptogrammoideae: Pteridaceae). *Anales Jard. Bot. Madrid* 73(2): e044.

*Llavea* Lag. is a genus of Cryptogrammoideae (Pteridaceae), whose only species is distributed from southern United States and Mexico to Guatemala and Costa Rica, although it lives mainly in Mesoamerica, inhabiting preferably calcicolous habitats associated with forests and mountains. The genus is easily recognized by the presence of fertile leaves hemi-dimorphic, with the fertile apical portion with longer and narrower segments than the sterile ones, with strongly revolute margin, and rhizome scales bicolorous, shiny, and black. This paper presents a revision of the genus, nomenclatural issues are resolved, and palynological morphological diversity are reviewed, as well as its distribution, phenology, ecology, and applications, based on field and herbarium specimens studies. In addition, two names related to *Llavea*, *Allosorus karwinskii* Kunze and *Ceratodactylis osmundioides* J. Sm., were lectotypified.

**Keywords:** *Allosorus karwinskii*, *Ceratodactylis osmundioides*, Cryptogrammoideae, Ferns, *Llavea cordifolia*, Palynology, Pteridaceae, SEM, spores, Taxonomy.

**Copyright:** © 2016 CSIC. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution (CC-by) Spain 3.0 License.

## INTRODUCCIÓN

*Llavea* Lag. es un género monotípico descrito por Lagasca (1816) y basado en la especie *Llavea cordifolia* Lag., dedicada a Pablo de la Llave (1773-1833), sacerdote católico y político mexicano, que sobresalió como naturalista en zoología, botánica y entomología y estuvo vinculado, en especial, con Geoffroy Saint-Hilaire y José María Mociño, con quien realizó la clasificación de las aves del Real Gabinete de Historia Natural de Madrid (Jaramillo, 1999). Este género se distribuye desde Norteamérica —sur de EE.UU.— hasta Mesoamérica —México, Guatemala y Costa Rica— (Roviroso, 1909; Stolze, 1981; Smith, 1981; Tryon & Tryon, 1982; Mickel & Beitel, 1988; Lellinger, 1989; Kramer & Green, 1990; Tryon & al., 1990; Palacios-Ríos, 1992; Díaz-Barriga & Palacios-Ríos, 1992; Pacheco, 1995; Mickel & Smith, 2004; O’Kennon & Diggs, 2011). Es destacable que Roviroso (1909), en su obra sobre la pteridología del sur de México, registró esta especie para el estado de Chiapas y describió su hábito, su distribución, su preferencia de clima y sustrato y la ilustró con gran detalle (Fig. 1).

Desde mediados del siglo XIX, esta especie fue dada a conocer en Europa con el nombre de “helecho florido mexicano” a través de Linden, que en uno de sus viajes a México la llevó a Bruselas, y se le relacionaba con el género *Osmunda* L. Esta especie fue considerada como uno de los más bellos helechos en cultivo y, a pesar de considerarlo escaso en aquel tiempo en las colecciones europeas, era muy admirado y buscado por sus frondes gráciles, con segmentos glaucos, donde destacan sus segmentos fértiles péndulos que lucen como una panícula, así como por su elegante porte, que la ubicaban en un lugar destacado entre las especies llamadas “helechos floridos” (Schneider, 1894). Estas características, además de la facilidad con que se lleva a cabo su multiplicación a partir de esporas, posibilitan reconsiderar *L. cordifolia* como una especie potencialmente ornamental digna de ser reconocida como planta ornamental y cuyo cultivo debería extenderse, ya que raramente es cultivada en la actualidad (Hoshizaki & Moran, 2001).

Los estudios filogenéticos, morfológicos y moleculares dedicados al clado de los llamados “helechos pteridoideos”, al que pertenece *Llavea*, han generado

\* Corresponding author.

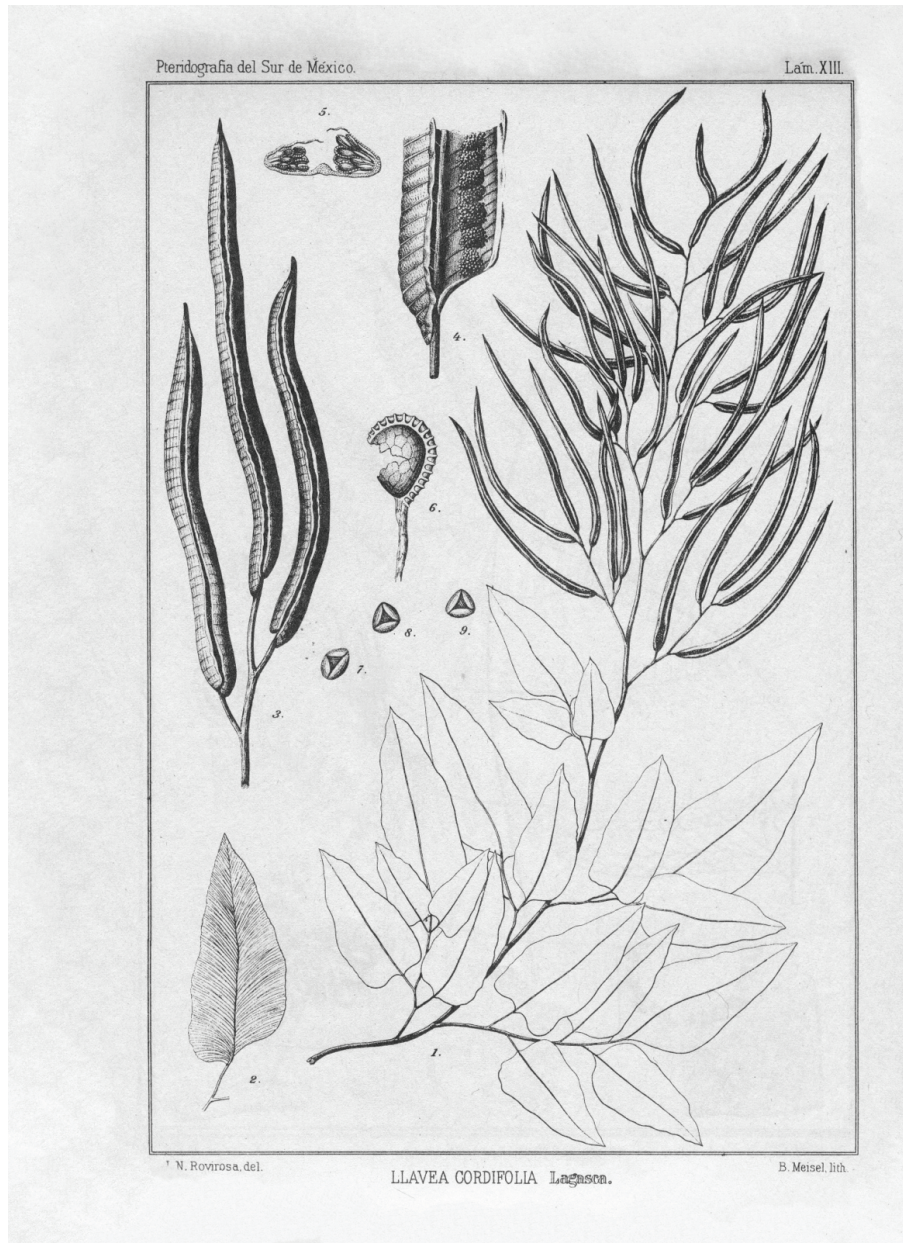


Fig. 1. *Llavea cordifolia* Lag. (Roviroso, 1909).

importantes cambios en los límites de los géneros implicados, ya que constituye uno de los linajes más heterogéneos morfológicamente de los helechos (Hasebe & al., 1995; Pryer & al., 2004; Smith & al., 2006; Zhang & al., 2005; Prado & al., 2007; Schuettpelz & al., 2007; Zhang & al., 2007). Un caso especialmente interesante es precisamente la ubicación filogenética de *Llavea*, ya que sus afinidades con otros géneros del grupo ha sido motivo de controversia (Vaganov & al., 2011); por ejemplo, Copeland (1947) consideraba que este género es derivado de *Pellaea* Link. Más tarde, Pichi-Sermolli (1963) lo relacionó con *Cryptogramma* R.Br. de la tribu *Cryptogrammeae* Pic. Serm. y, junto con *Onychium* Kaulf., lo incluyó en la familia *Cryptogrammaceae* Pic. Serm. Posteriormente Tryon & Tryon (1982) lo vincularon con el género *Lygodium* Sw. por sus hojas fértiles parcialmente

dimorfas, aunque reconocieron que había profundas diferencias, en especial debidas a los caracteres de las esporas y el número cromosómico. Kramer (1990) lo ubicó en la familia *Pteridaceae* E.D.M. Kirchn. y reconocía que el estatus de *Llavea* en la subfamilia *Cheilanthoideae* era incierto. En el primer análisis molecular de los “helechos cheilantoideos” (Gastony & Rollo, 1995), tanto *Llavea* como *Coniogramme* Fée fueron removidos de este grupo, una decisión ratificada por análisis posteriores (Gastony & Rollo, 1998; Zhang & al., 2005); aunque la ubicación dentro de *Pteridaceae* esté sustentada por características morfológicas, como por ejemplo las esporas tetraedro-globosas (Tryon & Lugardon, 1991; Arreguín-Sánchez & Aguirre-Claverán, 1990), la forma cordada y la falta de tricomas en los prótalos y la germinación de sus esporas tipo-*Vittaria* (Nayar & Kaur, 1971; Reyes & al., 2000).



Finalmente Zhang & al. (2005) y Schuettpelz & Pryer (2008) aportaron pruebas que indican que *Llavea*, junto con los géneros *Cryptogramma* y *Coniogramme*, conforman un linaje monofilético que corresponde a la subfamilia Cryptogrammoideae (Pic. Serm.) S. Linds., taxon basal de la familia Pteridaceae (Christenhusz & al., 2011), que comprende alrededor de 23 especies (Schuettpelz & al., 2007). Este linaje, delimitado con criterios moleculares, agrupa plantas con frondes monomórficas (*Coniogramme*), hemidimórficas (*Llavea*) o completamente dimórficas (*Cryptogramma*); con esporangios dispuestos formando líneas sorales dispuestas sobre las nervaduras secundarias; esporas tetraedroglabras, triletas, con ángulos prominentes y tuberculadas o verrucosas. Independientemente de las relaciones con los otros géneros, el estatus monotípico del género *Llavea* no ha cambiado y constituye, en los sistemas de clasificación filogenéticos actuales, el linaje hermano del clado formado por los géneros *Coniogramme* y *Cryptogramma*. Hasta el momento, no hay un tratamiento integral del género, por lo que el presente trabajo tiene como objetivo la revisión de *Llavea* y aporta su descripción morfológica y datos distribucionales y de hábitat detallados, aclaraciones nomenclaturales, tipificaciones de los nombres relacionados con el género, así como sus aplicaciones etnobotánicas.

## TRATAMIENTO TAXONÓMICO

***Llavea* Lag., Gen. Sp. Pl.: 33 (1816). TIPO: *L. cordifolia* Lag.**

*Ceratodactylis* J. Sm. in Hook., Gen. Fil., tab. 36 (1839). TIPO: *Ceratodactylis osmundioides* J. Sm.

*Botryogramme* Fée, Mém. Foug. 5: 166 (1850-1852). TIPO: *Allosorus karwinskii* Kunze.

Plantas terrestres o rupícolas; rizoma erecto a cortamente rastrero; escamas del rizoma bicoloras, de un color estramíneo en el borde y negro lustroso en el centro. Hojas subdimórficas, la parte distal fértil, con las pinnas apicales fértiles y la parte proximal estéril; pecíolo de un color estramíneo, escamoso, con escamas pajizas, adaxialmente acanalado; lámina 2 o 3 veces pinnada, ovada a deltada, subcoriácea, glabra; raquis semejante al pecíolo; pinnas ascendentes, pediculadas; costa canaliculada adaxialmente, las costillas continuas en el raquis; nervaduras libres. No hay indusio; esporangios dispuestos en líneas sorales cortas a lo largo de las venas, parcialmente protegidos por el margen del segmento reflexo, algo modificado, pero confluentes en la madurez; no hay parafisos; esporas triletas, tetraédricoglabras.  $x = 29$ .

**Observaciones.**—*Llavea* se distingue de otras Cryptogrammoideae por sus frondes hemidimórficas, los segmentos apicales fértiles con margen recurvado, los segmentos estériles elípticos y las escamas del rizoma bicoloras, de un color estramíneo y negro lustroso. Tiene una sola especie que vive en Mesoamérica y el sur de Norteamérica.

***Llavea cordifolia* Lag., Gen. Sp. Pl.: 33 (1816). *Allantodia cordifolia* (Lag.) Desv., Mém. Soc. Linn. Paris 6: 265 (1827). TIPO: “Nova Hispania”, *M. Sessé s.n.* [lectotipo: MA 485063!], designado por Bellot & Ron (1972: 606); Fig. 2].**

*Ceratodactylis osmundioides* J. Sm. in Hook., Gen. Fil., tab. 36 (1839). TIPO: [México:] México, *W.F. Karwinski s.n.*, 1835 (lectotipo: BM 001019816!, aquí designado; Figs. 3 y 4).

*Allosorus karwinskii* Kunze, Linnaea 13: 138 (1839). *Botryogramme karwinskii* (Kunze) Fée, Mém. Foug. 5: 166, tab. 15 C (1852).

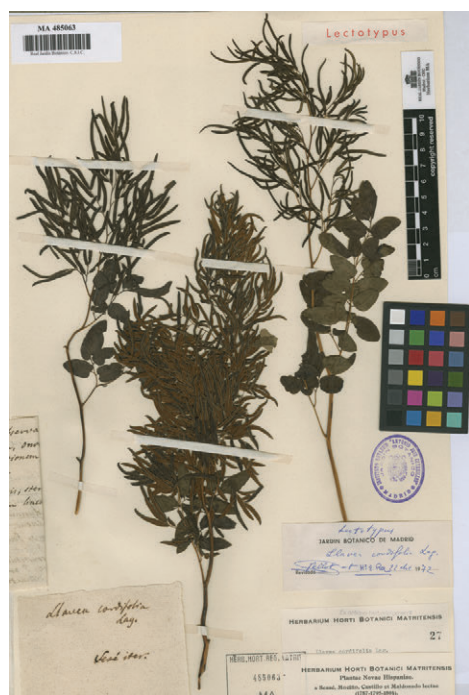
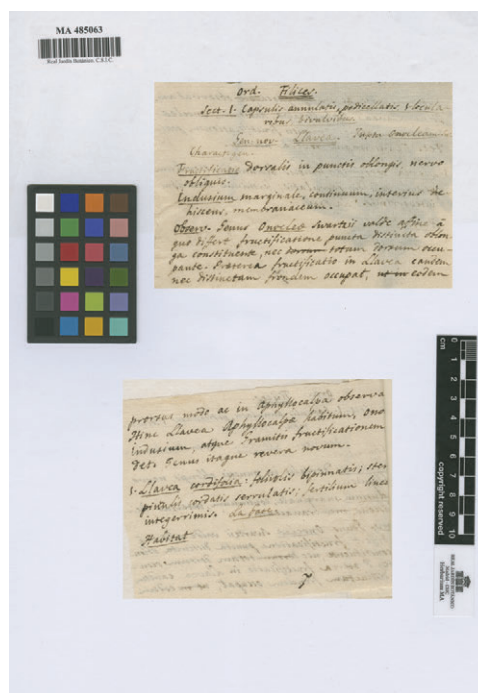
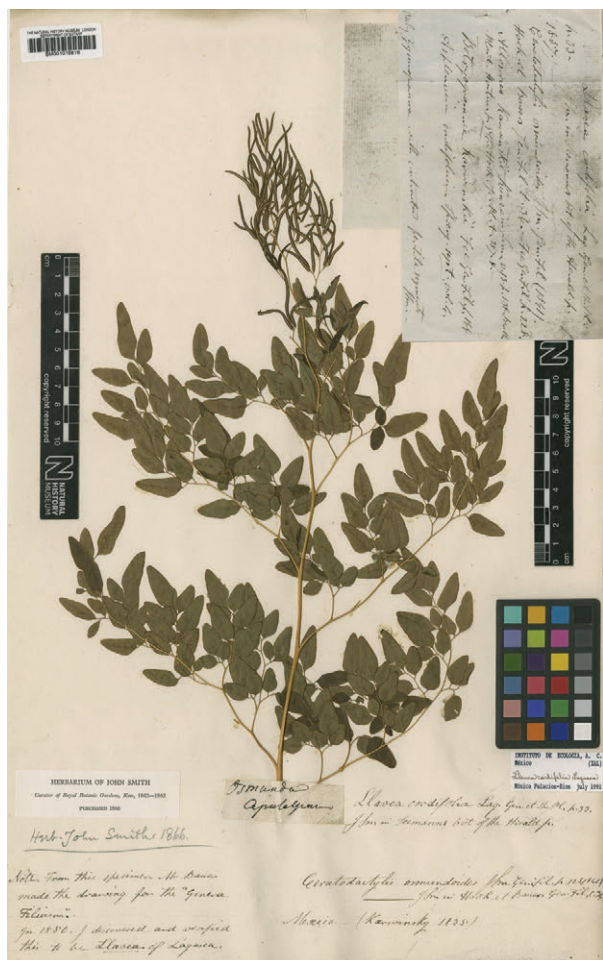


Fig. 2. *Llavea cordifolia* Lag.: fotografía del lectotipo (MA 485063).





**Fig. 3.** *Ceratodactylis osmundioides* J. Sm.: fotografía del lectotipo (BM 001019816).

TIPO: [México:] Oaxaca, Ixtlán, 17°19' 50" N, 96°29' 14" O, W.F. Karwinski s.n. (lectotipo: M 0274801!, aquí designado; Figs. 5 y 6; la localidad se ha tomado del protólogo, no de la etiqueta del pliego).

Rizoma de 2-2,5 cm de diámetro, de erecto a cortamente rastrero o decumbente y algo erecto, firme, dictiostélico; escamas del rizoma 1-1,5 × 0,1 cm, bicoloras, de color estramíneo y negro, lustrosas, más oscuras con la edad y desde el ápice, lanceoladas, rígidas, estrechamente agudas, con el margen entero. Frondes (20)45-147 × 8-35 cm, las fértiles subdimórficas, la parte distal fértil, con las pinnas apicales fértiles y los segmentos contraídos, la parte proximal estéril; pecíolo 10-87 × 0,2-0,4 cm, de un color estramíneo, con un haz vascular cerca de la base, acanalado por la parte adaxial, con escamas de c. 2,5 cm, lanceoladas, amarillentas, más densas en la base, en número progresivamente menor hacia el raquis; lámina 38-60 cm, 2 o 3 veces pinnada, ovada a deltoide, subcoriácea, glabra, anádroma, con un segmento terminal impar; raquis semejante al pecíolo; pinnas 12-22 × 5,5-15,5 cm, ascendentes, pediculadas, con nervio principal canaliculado en la parte adaxial; últimos segmentos pediculados, el segmento terminal de la misma forma que los laterales; segmentos estériles 2,5-9 × 0,8-3 cm, lanceolados, ovados, de un color glauco en el envés, la base cuneada a



**Fig. 4.** *Ceratodactylis osmundioides* J. Sm.: dibujo original (Hooker, 1842).

truncada, equilátero o inequilátero, el margen entero, serulado, algo cartilaginoso, el ápice agudo o subagudo, a menudo de un color glauco en la parte abaxial; segmentos fértiles 2-8,5 × 0,1-0,5 cm, lineares, contraídos, apiculados, la base de truncada a cordiforme, el margen muy enrollado; a menudo glandulares o blancos, de apariencia harinosa, en la parte abaxial; nervaduras libres, varias veces bifurcadas, que se extienden hasta el margen, con terminaciones no alargadas. Esporangios parcialmente protegidos por el margen del segmento reflexo —indusio marginal algo modificado—, dispuestos a lo largo de las nervaduras pero confluentes en la madurez, pedicelados, que aparentan ser acrosticoides; sin parafisos. Esporas de un color pardo claro, trilettes, tetraédrico-globosas, con lesuras de las 3/4 partes del diámetro de la espóra, con diámetro ecuatorial de 35-40 μm y polar de 27-32 μm, de superficie verrucosa a tuberculada —los elementos de la ornamentación pueden estar fusionados—.  $x = 29$ ,  $2n = 58$ , 60 (Knobloch, 1967) (Figs. 7 y 8).

**Nombres vernáculos.**—ch'aben wamal, chay ne wamal, helecho de la Llave, k'ixin wamal (tzeltal).

**Distribución.**—Costa Rica, Estados Unidos —Texas—, Guatemala y México —Chiapas, Coahuila, Distrito Federal, Durango, México, Guerrero, Guanajuato, Hidalgo, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas y Veracruz—. No se conocían citas previas para los estados de Coahuila y Guerrero (Fig. 9).



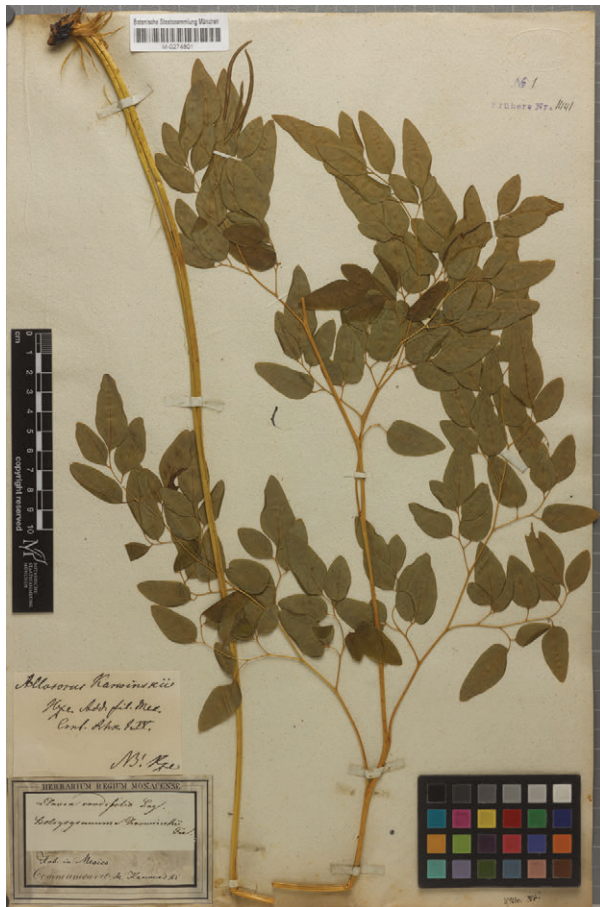


Fig. 5. *Allosorus karwinskii* Kunze: fotografía del lectotipo (M 0274801).

Lellinger (1989) menciona la presencia de *L. cordifolia* para Costa Rica sobre la base de un espécimen recolectado en el estado de Chiapas (México). Posteriormente se ha podido revisar en el Museo Nacional de San José de Costa Rica el ejemplar L.D. Gómez 3112 (CR) que, efectivamente, constata la cita. El ejemplar proveniente de San Cristóbal (Chiapas, México), G. Münch 81 (US), es un ejemplar cuyas características morfológicas se desvían de las generales para la especie.

**Observaciones.**—En cuanto al desarrollo de la fase gametofítica, la germinación de las esporas frescas se lleva a cabo a los 7 días, corresponde al tipo *Vittaria*; el desarrollo protálico corresponde al tipo *Adiantum*, el gametofito maduro es de cordiforme-espatulado a cordiforme, con escasos rizomas, los gametangios se forman en la región media central y la cubierta de la espora perdura hasta la maduración de los gametangios (Nayar & Kaur, 1969; Reyes & al., 2000).

En cuanto al hábitat, *L. cordifolia* es terrestre y tiene preferencia por los terrenos inclinados y rocosos, los acantilados, las cañadas húmedas, las laderas de cerro y, ocasionalmente, aparece en orillas de camino; habita en diferentes tipos de formaciones vegetales, tales como bosques caducifolios, bosques de escuamifolios, pinares, bosques de quercíneas, bosques mixtos, matorrales submontanos, raramente en selvas altas perennifolias, en la vegetación secundaria derivada de estas formaciones, por



Fig. 6. *Allosorus karwinskii* Kunze: dibujo original (Kunze, 1840).

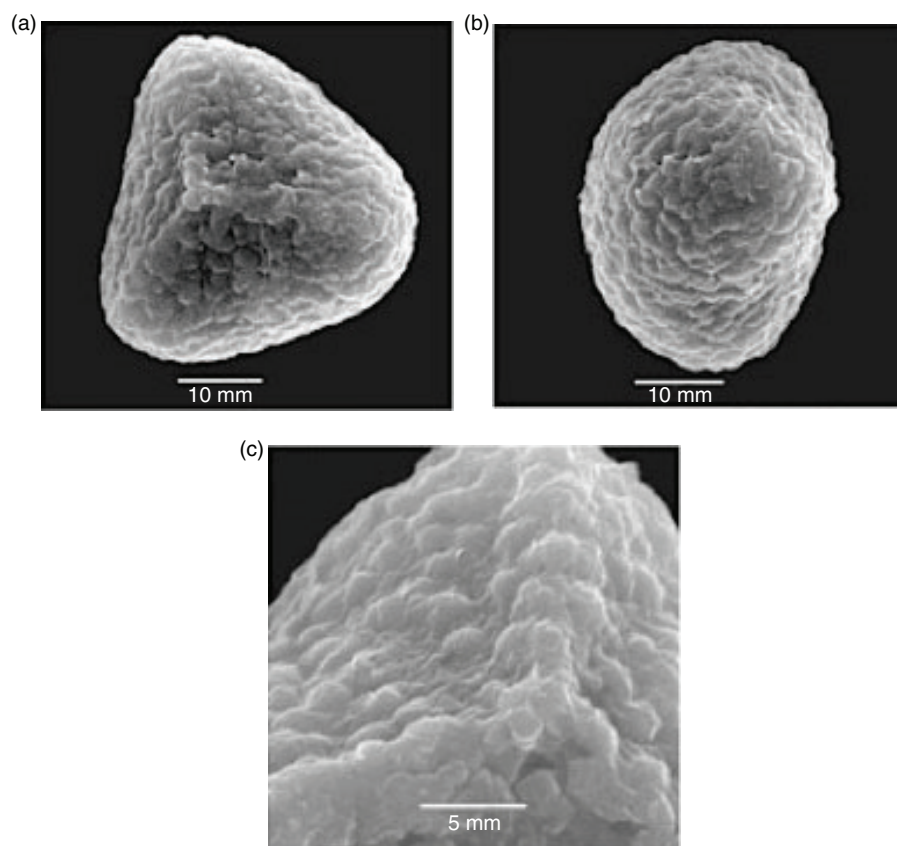
lo general en sustratos calizos, en zonas entre (300)700 y 3.700 m de altitud sobre el nivel del mar.

La información obtenida sobre los usos de *L. cordifolia* proviene de los datos de las etiquetas de los ejemplares de herbario. En el estado de Chiapas se utiliza como planta medicinal para la remediar la sarna (sak'al chin); la parte usada son las hojas (yabenal), que se machacan (tenbil) y se administran como emplasto (pak'el), tres veces al día durante dos días [cf. M. Gómez-López 460 (HECH, IEB)]. Otra aplicación remedia el conocido como “el aire” — cuando se siente una molestia en la espalda provocada por un cambio brusco de temperatura— (jajko ik’); se utiliza la planta entera (skotlejal) en manojos que se hierven en una olla (paybil oxeb manoja ta jun p'in) y se administran en bañado (atinbil) una vez al día (jun) durante muchos días (bayal) [cf. M. Gómez-López 391 (NY)]. Por último, también se utiliza para remediar el ‘edema’ (sij'tubel); se utiliza también la planta entera, hervida (paybil) y mezclada (taj) con pino y se administra por “bañado” (atinal), dos veces al día (cheb) durante muchos días (bayal) [cf. M. Gómez-López 245 (CHAPA, HECH)].

En el protólogo de *Ceratodactylis osmundioides* J. Sm. —algunas veces erróneamente escrito “*osmundoides*”—, se indica “*The above character is drawn up from a single specimen of a Fern from Mexico, given to me by Mr Lambert*”. Luego de una infructuosa búsqueda de ejemplares de Lambert en BM y otros herbarios (B, BR, BRIT, CAS, CHAPA, CHIP, CORU, CR, DS, ENCB, F, FCME, GH,

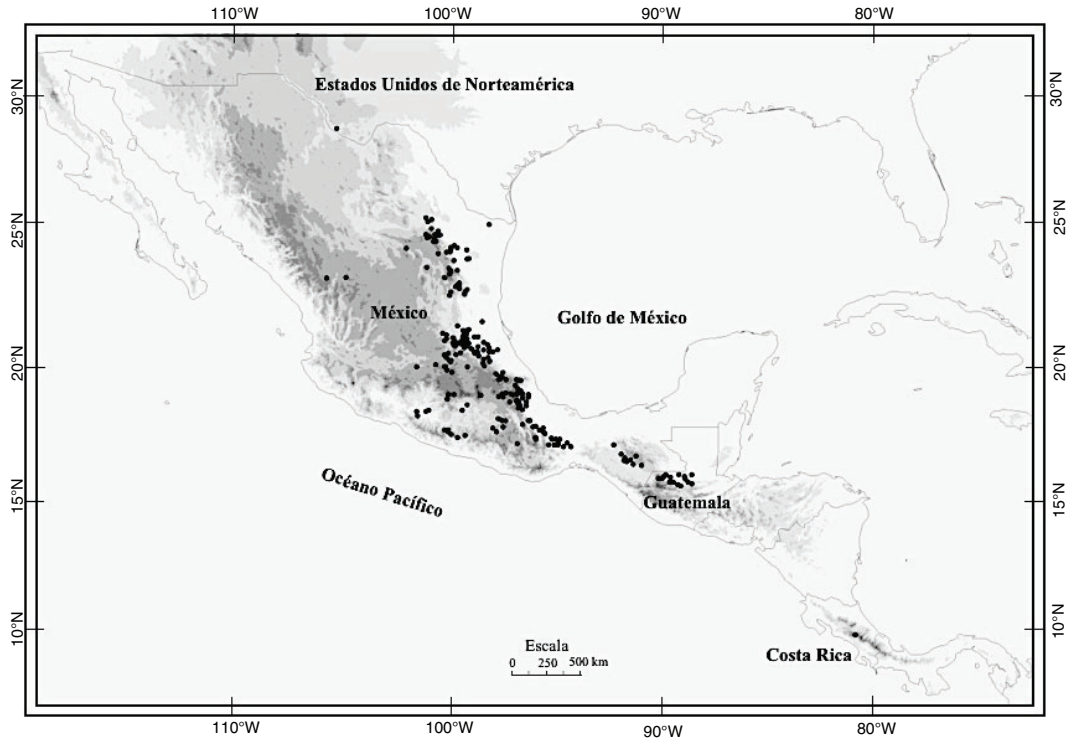


**Fig. 7.** *Llavea cordifolia* Lag.: a, hábito; b, detalle de las pinnas estériles; c, detalle de las escamas del rizoma; d, detalle de las pinnas fértiles. [a, b, d, Ixhuacán, Veracruz, México, fotos de M. Palacios-Rios y S. Shebs; c, porción del espécimen M 0274801].



**Fig. 8.** Fotomicrografías de las esporas de *Llavea cordifolia* Lag. tomadas al MEB: a, vista polar; b, vista ecuatorial; c, detalle de la superficie tuberculada [P.F. Franco 244 (XAL)].





**Fig. 9.** Mapa de distribución de *Llavea cordifolia* Lag. en Estados Unidos de Norteamérica, México, Guatemala y Costa Rica. Se señala un punto por cada recolección registrada.

HECH, IEB, K, MEXU, MICH, MO, NY, P, UAMIZ, UC, US, WIS, XAL y XALU), no se ha podido localizar ejemplar alguno de este autor que corresponda a *L. cordifolia*. Sin embargo, en BM Alison Paul encontró y nos hizo llegar un ejemplar de esta especie con la siguiente inscripción manuscrita de Smith: “*from this specimen Mrs. Bauer made the drawing for the Genera Filicum*”, por lo que es verosímil suponer que este ejemplar fue probablemente el observado por Smith y, tal cual está expresado en el protólogo y en la etiqueta del espécimen, el utilizado para elaborar el dibujo original (Fig. 4), el ejemplar recolectado por Karwinski y, tal vez, llevado a BM por Lambert; por todo lo dicho, se designa este ejemplar como lectotipo de *Ceratodactylis osmundioides*.

## AGRADECIMIENTOS

A C. Aedo del Herbario del Real Jardín Botánico de Madrid (MA), por el envío del material de herbario, así como, por la minuciosa revisión de la primera versión que entregamos para publicar. Se desea agradecer especialmente a los revisores anónimos sus comentarios y atinadas sugerencias. A los conservadores de los herbarios B, BM, BR, BRIT, CAS, CHAPA, CHIP, CORU, CR, DS, ENCB, F, FCME, GH, HECH, IEB, K, M, MA, MEXU, MICH, MO, NY, P, UAMIZ, UC, US, WIS, XAL y XALU por las facilidades otorgadas para la revisión de los ejemplares, ya sea durante las visitas realizadas a dichos herbarios o por medio de los préstamos enviados. A R. Noya y a P. Blanco del Herbario del Real Jardín Botánico de Madrid (MA), su envío del material digital del lectotipo de *L. cordifolia* Lag. A A. Paul (BM), el envío de material, así como la imagen del ejemplar original tomado como base para el dibujo realizado por Bauer para ilustrar la obra de Hooker. A H. Esser (M), la reproducción de la imagen del lectotipo de *Allosorus karwinski* y a A. Haigh (K) la búsqueda de los ejemplares originales de *Ceratodactylis osmundioides*. A T. Lács su gran apoyo en la toma de fotografías en el microscopio electrónico, a P.F. Franco permitimos tomar esporas de su ejemplar de *L. cordifolia*, a E. Martínez y a J.A. Carrillo, la obtención de algunos de los datos que aquí se presentan. A V. Rico-Gray su invaluable e incondicional apoyo. A A. Valencia su apoyo logístico. A la

familia Müller su hospitalidad durante la estancia de la primera autora en San José para visitar los herbarios de Costa Rica. A O.M. Montiel su gran apoyo durante las estancias en MO y el envío de literatura. Se agradece el apoyo de las siguientes instituciones o fundaciones que financiaron parcialmente las visitas a diferentes herbarios en donde se pudo revisar el material de referencia que se cita en este trabajo: British Council, CONABIO J009, V039 y W041, CONACYT (6141-07-4400-G000-9-09), CONACYT 1360-N9206, 4102P-N9607, CONACYT-NSF (Primavera'93), 35123-V, POSGR0210722, Idea Wild, Deutscher Akademischer Austauschdienst (DAAD), Herbarium, Botanischer Garten und Botanisches, Museum Berlin-Dahlem, Mellon Foundation, Missouri Botanical Garden; New York Botanical Garden-Fern Committee, Smithsonian Institution Fellowships y The Linnean Society of London.

## BIBLIOGRAFÍA

- Arreguín-Sánchez, M.L. & Aguirre-Claverán, R. 1990. Morfología de las esporas isosporas triletas de pteridofitas de Nuevo León, México. *Palytology et Paleobotany* 2: 19, lám. IX, Figs. 3-6.
- Bellot Rodríguez, F. & Ron Álvarez, M.E. 1972. Tipificación de taxones en el herbario del Jardín Botánico de Madrid. *Anales de la Real Academia Nacional de Farmacia* 38(4): 585-610.
- Christenhusz, M.J.M., Zhang, X.-C. & Schneider, H. 2011. A linear sequence of extant families and genera of lycophytes and ferns. *Phytotaxa* 19: 7-54. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.19.1.2>
- Copeland, E.B. 1947. Genera Filicum: the genera of ferns. *Annales Cryptogamici et Phytopathologici* 5: 1-270.
- Díaz-Barriga, H. & Palacios-Ríos, M. 1992. Listado preliminar de especies pteridofitas de los estados de Guanajuato, Michoacán y Querétaro, México. In: Rzedowski, J. & De Rzedowski, G.C. (eds.), *Flora del Bajío y de regiones adyacentes. Fascículo Complementario III*: 1-58.
- Gastony, G.J. & Rollo, D.R. 1995. Phylogeny and generic circumscriptions of cheilanthoid ferns (Pteridaceae: Cheilantheoideae) inferred from *rbcL* nucleotide sequences. *American Fern Journal* 85: 341-360. <http://dx.doi.org/10.2307/1547814>
- Gastony, G.J. & Rollo, D.R. 1998. Cheilanthoid ferns (Pteridaceae: Cheilantheoideae) in the southwestern United States and adjacent Mexico - A molecular phylogenetic reassessment of generic lines. *Aliso* 17: 131-144.

- Hasebe, M., Wolf, P.G., Pryer, K.M., Ueda, K., Ito, M., Sano, R., Gastony, G.J., Yokoyama, J., Manhart, J.R., Murakami, M., Crane, E.H., Haufler, C.H. & Hauk, W.D. 1995. Fern phylogeny based on rbcL nucleotide sequences. *American Fern Journal* 85: 134-181. <http://dx.doi.org/10.2307/1547807>
- Hooker, W.J. 1842. *Genera Filicum*. Henry G. Bohn, Londres.
- Hoshizaki, B.J. & Moran, R.C. 2001. *Fern grower's manual*. ed. 2. Timber Press, Portland, Oregon.
- Jaramillo, A.M.H. 1999. Pablo de la Llave, un ilustrado entre dos mundos y dos siglos. *Llull* 22: 421-430.
- Knobloch, I.W. 1967. Chromosome numbers in *Cheilanthes*, *Notolaena*, *Llavea* and *Polypodium*. *American Journal of Botany* 54(4): 461-464. <http://dx.doi.org/10.2307/2440837>
- Kramer, K.U. & Green, P.S. 1990. Pteridophytes and Gymnosperms. In: Kubitzki, K. (ed.), *The Families and Genera of Vascular Plants*, vol. 1. Springer-Verlag, Berlín. <http://dx.doi.org/10.1007/978-3-662-02604-5>
- Kunze, G. 1840. *Die Farnkräuter in kolorirten Abbildungen naturgetreu Erläutert und Beschrieben*. E. Fleischer, Schkuhr Filices supp., Lipsia. <http://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.69313>
- Lagasca, M. 1816. *Genera et species plantarum*. Madrid.
- Lellinger, D.B. 1989. The ferns and fern-allies of Costa Rica, Panamá, and the Chocó (Part 1: Psilotaceae through Dicksoniaceae). *Pteridologia* 2A: 1-364.
- Mickel, J.T. & Beitel, J.M. 1988. Pteridophyte Flora of Oaxaca, Mexico. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 46: 1-568.
- Mickel, J.T. & Smith, A.R. 2004. The pteridophytes of Mexico. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 88: 370-371.
- Nayar, B.K. & Kaur, S. 1969. Types of prothallial development in homosporous ferns. *Phytomorphology* 19: 179-188.
- Nayar, B.K. & Kaur, S. 1971. Gametophytes of homosporous ferns. *Botanical Review (Lancaster)* 37: 295-396. <http://dx.doi.org/10.1007/BF02859157>
- O'Kennon, R.J. & Diggs Jr., G.M. 2011. *Llavea cordifolia* (Pteridaceae): new for Texas and the United States. *Journal of Botany Research Institute of Texas* 5: 351-355.
- Pacheco, L. 1995. *Llavea*. In: Davidse, G., Sousa, M. & Knapp, S. (eds.), *Flora Mesoamericana* 1: 133-134.
- Palacios-Rios, M. 1992. *Las Pteridofitas del estado de Veracruz, México*. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Pichi-Sermolli, R.E.G. 1963. Adumbratio Florae Aethiopiae. 9. Cryptogrammeae. *Webbia* 17: 299-315. <http://dx.doi.org/10.1080/00837792.1963.10669747>
- Prado, J., Rodrigues, C., del N., Salatino, A. & Salatino, M.L.F. 2007. Phylogenetic relationships among Pteridaceae, including Brazilian species, inferred from rbcL sequences. *Taxon* 56: 355-368.
- Pryer, K.M., Schuettpelz, E., Wolf, P.G., Schneider, H., Smith, A.R. & Cranfill, R. 2004. Phylogeny and evolution of ferns (Monilophytes) with a focus on the early leptosporangiate divergences. *American Journal of Botany* 91: 1582-1598. <http://dx.doi.org/10.3732/ajb.91.10.1582>
- Reyes, J.I., Pérez-García, B. & Mendoza, A. 2000. Fase gametofítica del helecho *Llavea cordifolia* (Pteridaceae). *Revista de Biología Tropical* 48(1): 19-23.
- Rovirosa, J.N. 1909. *Pteridografía del sur de México*. Imprenta de Ignacio Escalante, México D.F.
- Schuettpelz, E., Schneider, H., Huiet, L., Windham, M.D. & Pryer, K.M. 2007. A molecular phylogeny of the fern family Pteridaceae: Assessing overall relationships and the affinities of previously unsampled genera. *Molecular Phylogeny and Evolution* 44: 1172-1185. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2007.04.011>
- Schuettpelz, E. & Pryer, K.M. 2008. *Fern phylogeny*. In: Ranker, T.A. & Haufler, C.H. (eds.), *Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes* 15: 395-416. Cambridge University Press, Cambridge. <http://dx.doi.org/10.1017/cbo9780511541827.016>
- Schneider, G. 1894. *The book of Choice Ferns for the garden, conservatory, and stove*. L. Upcott Gill, London & County Printing Works, Londres.
- Smith, A.R. 1981. *Pteridophytes*. In: Breedlove, D.E. (ed.), *Flora of Chiapas* 2: 1-370. California Academy of Sciences, San Francisco.
- Smith, A.R., Pryer, K.M., Schuettpelz, E., Korall, P., Schneider H. & Wolf, P.G. 2006. A classification for extant ferns. *Taxon* 55: 705-731. <http://dx.doi.org/10.2307/25065646>
- Stolze, R.G. 1981. Ferns and fern allies of Guatemala. II Polypodiaceae. *Fieldiana Botany* n.s. 6: 1-521.
- Tryon, R.M. & Tryon, A.F. 1982. *Ferns and Allied Plants with Special Reference to Tropical America*. Springer-Verlag, Nueva York. <http://dx.doi.org/10.1007/978-1-4613-8162-4>
- Tryon, A. & Lugardon, B. 1991. *Spores of the Pteridophyta*. Surface, wall structure and diversity based on electron microscope studies. Springer-Verlag, Nueva York.
- Tryon, R.M., Tryon, A.F. & Kramer, K.U. 1990. *Pteridaceae*. In: Kubitzki, K. (ed.), *Families and Genera of Vascular Plants* 1: 230-256. Springer-Verlag, Berlín. [http://dx.doi.org/10.1007/978-3-662-02604-5\\_42](http://dx.doi.org/10.1007/978-3-662-02604-5_42)
- Vaganov, A.V., Kuznetsov, A.A. & Shmakov, A.I. 2011. Taxonomy & Morphology *Llavea cordifolia* Lag. (Cryptogrammeae). *Turczaninowia* 14: 19-22.
- Zhang, G., Zhang, X. & Chen, Z. 2005. Phylogeny of cryptogrammoid ferns and related taxa based on rbcL sequences. *Nordic Journal of Botany* 23: 485-493. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1756-1051.2003.tb00421.x>
- Zhang, G.M., Zhang, X.C., Chen, Z.D., Liu, H.M. & Yang, W.L. 2007. First insights in the phylogeny of Asian cheilanthoid ferns based on sequences of two chloroplast markers. *Taxon* 56: 369-378.

## APÉNDICE

### Material adicional estudiado

COSTA RICA: Alto de Morizal, La Palma, L.D. Gómez 3112 (CR). ESTADOS UNIDOS DE AMÉRICA: **Texas:** Presidio County, Big Bend Ranch State Park, ca. 11,1 km from de U.S.-Mexico border, R.J. O'Kennon & B.H. Warnock 10570 (BRIT). GUATEMALA: San Pedro Soloma, K.G. Bernoulli & R. Cario 274 (B). **Alta Verapaz:** San Cristóbal V.R. [Alta Verapaz], M. Lewis 1119 (F, MO); Felsen bei Taitu, H. von Türckheim 1076 (BR, GH), Tactic, 8824 (US); above Finca los Alpes, C.L. Wilson 350 (F). **Huahuatenango:** Sierra de los Cuchumatanes, between Tojiah and San Juan Ixcay at km 323.5 on Ruta Nacional 9 N, J.H. Beaman 3947 (GH, UC, US); Chuchumatane Mtns. road from Huehuetenango to Concepción, 2 km from Concepción, J.D. Boeke 151 (NY, UC); Todos los Santos an Felsblöcken, C. Seler & Ed. Seler 2601 (B, GH, US); Nebaj, ca. 4 km W, E. Contreras 4948 (US); near Chiantla, F.W. Hunnewell s.n. (NY), idem, 17064 (MICH); Tamahú, Alta Verapaz, H. Johnson 986 (US); near Todos Santos, I.E. Melhus & G.J. Goodman 3614 (F); El Quiché, NE of Nebaj, M.J. Metzler 43 (ISU, MO); Río Blanco, A. Molina R. & A.R. Molina 26574 (F, NY, US); San Juan Ixcay, Sierra Cuchumatanes, A. Molina & al. 16448 (BM, F, GH, NY, US), Chermal, Sierra Cuchumatanes to San Juan Ixcay, 16557 (NY, US), Sierra de los Cuchumatanes between Paquix and San Juan Ixcay, 30042 (K), a tributary of Río Blanco, 5 km. W above Aguacatán, 30042 (MO); between Jacaltenango & San Martín, E.W. Nelson 3597 (US); Finca Quesil, Valley of Río Cocolá, A.F. Skutch 1079 (GH, MICH [E.B. Copeland], MICH, P); Sierra de los Cuchumatanes, above Chiantla, P.C. Standley 65636 (F, GH, NY, US); trail between Tunimá and Quisil, Sierra de los Cuchumatanes, J.A. Steyermark 48429 (F, UC), between Xoxlac and Nucapuxlac, Sierra de los Cuchumatanes, 48954 (UC), above San Juan Ixcay, Sierra de los Cuchumatanes, 49985 (US), Cumbre Papal between summit and La Libertad, J.A. Steyermark 50953 (F, US); tributary of Río Blanco, about 5 km W of Aguacatán, L.O. Williams & al. 22350 (NY, US). **Quiché:** 7.5 mi from Sacapulas on road to Cunén, 2000 m, J. Hawkes 1740 (F, K); Guatemala, H.T. Heyde 218 (US); San Miguel Uspantán, H.T. Heyde et Lux 3192 (B, GH, K, NY, P, US); 10 km NE of Sacapulas, L.O. Williams & al. 41189 (GH, NY, US). MÉXICO: probablemente México, *Herbarium A. Engler s.n.* (US); México, sin datos (NY); México, H.B. Basil (NY); México, K.H. Berendt 235 (MO); México, E. Fournier s.n. (B); México, very rare, F.E. Liebold s.n. (BM, K, P); México, I.C. Martindale 2423 (MO). **Chiapas:** San Cristóbal de las Casas, R. Alava 1330 (DS, MICH, NY, UC); idem, 1311A (MEXU, UC); idem, D.E. Breedlove & P.H. Raven 8291 (DS, MICH, US); idem, San Felipe, M.C. Carlson 1633 (GH, US); Chiapas, A.B. Ghiesbreght 235 (BM, GH, K, NY); Mpio. Zinacantán, D.E. Breedlove 7286 (DS, MICH, US), idem, Paraje Navenchuk, D.E. Breedlove 28696 (DS, MEXU), Mpio. Tenejapa, 12658 (US), Mpio. San Andrés Larráinzar, D.E. Breedlove 29250 (DS, F, MEXU, NY), idem, NE of Bochil, D.E. Breedlove 34658 (DS, MEXU, MICH, MO, NY); Mpio. Venustiano Carranza, D.E. Breedlove & P.H. Raven 13468 (DS, MICH, US); Mpio. of La Trinitaria, D.E. Breedlove & A.R. Smith 22339 (DS, MEXU, MO, NY), Mpio. Zinacantán, Paraje Navenchuk, 22406 (DS, F, MEXU, NY), Mpio. Cintalapa, 31426 (CHAPA, DS, F, MICH), Mpio. de Bochil, 32309 (DS, MICH); Mpio. of La Trinitaria, D.E. Breedlove & R.F. Thorne 21204 (DS, F, MEXU, MICH, MO, NY); San Vicente, M. Gómez-López 245 (CHAPA, HECH), Amatenango, Ch'en Mol, 391 (HECH, NY), Xakiltik, 460 (HECH, IEB, ); km 1145 on Hwy 190, west of San Cristóbal, M.E. Hale Jr. & T.R. Soderstrom 20188 (US); km 54, of Hwy 190 between



Tuxtla and San Cristóbal de las Casas, *R.J. Hickey & D.A. (Russell) Hickey* 963 (UC); Mpio. Ixtapa, km 26 carretera de San Cristóbal de las Casas a Tuxtla Gutiérrez, *F. Hill & C. Cowan* 1564 (DS, MEXU, NY); along route 190, about 14 mi W of San Cristóbal de las Casas, *R.M. King* 3083 (DS, MICH, NY, UC, US); Mpio. San Cristóbal de las Casas, San Cristóbal, *R. Kral* 25343 (ENCB, MICH); idem, ravine near Sumidero in the Valley of San Cristóbal las Casas, *R.M. Laughlin* 95 (BM, CAS/DS), Mpio. Zinacantan, along México 190 at Paraje Sequentik, 95 (BM), idem, 1068 (US); sin localidad, *J.J. Linden* 1522 (BR, GH), Amatenango, Chiapas, 1522 (K, P), provincia de Chiapas, 1522 (P); 3 km E of Ciudad de las Casas (San Cristóbal), Chiapas, *E.L. Little & A.J. Sharp* 9908 (BM, UC, US); Mpio. Amatenango del Valle, Corral, 1 km E de la Cabecera Municipal, *J. López* 214 (IEB); Mpio. Ixtapa, a 20 km al E de San Cristóbal de las Casas camino a Tuxtla Gutiérrez, *E. Martínez* 14263 (ENCB, F, MEXU, MO); Mt. Male, Porvenir, *E. Matuda* 4642 (F, GH, MEXU, MICH, US); Paredones del Cerro Cruz Ch'en, Mpio. de Tenejapa, *A. Méndez* 4787 (IEB, MO); San Cristóbal, *G. Münch* 81 (US); Margaritas, Cimas de Aynmanuel al N de las Margaritas, *E. Palacios* 215 (CAS, CHIP, FCME, XAL); Lagunas de Montebello, Lago Montebello, *R. Riba et al.* 1351 (ENCB, UAMIZ); cercanías San Cristóbal de las Casas, *H. Sánchez Mejorada* 561 (MEXU); Lagunas de Montebello, *W. Schwabe & W. Kailing s.n.* (CAS, MEXU). **Coahuila:** Las Cabritas, Zapolinamé, *Hno. E. Lyonnet* 421000003 (MEXU). **D.F.:** Valle de México, *J.G. Schaffner* 111 (NY). **Durango:** near Palomas, km 300-301 on Federal Hwy 45, *R.L. Houck* 4 (MICH). **Estado de México:** 3 km NE of village of El Zarco, Explored Cueva del Diablo, *M. Butterwick* 52 (NY, UC); Cuernavaca to Mexico, km 62, *M. Carlson* 3147 (F); cerca de Nanchititla, *R. Hernández M.* 1728 (XAL). **Guanajuato:** Mpio. Yuriria, El Coyoncle, orilla S de la Laguna de Yuriria, *H. Díaz-Barriga & S. Zamudio* R. 3482 (MICH); 13 km al W de Xichú, sobre la carretera a San Luis de la Paz, *J. Rzedowski* 41546 (ENCB, IEB, XAL); Rancho Beltrán, 10 km al O de Xichú, *E. Ventura & E. López* 6474 (IEB); Cerro Veracruz, 8 km al S de Atarjea, *E. Ventura & E. López* 7650 (IEB, MO); Arroyo Blanco cerca de Atarjea, *R. Santillán* 622 (IEB). **Guerrero:** Mpio. Chilpancingo de los Bravo, Omiltemi, camino a la cueva del Tigre, *C. González* 396 (FCME); Mpio. Chilpancingo-Chichihualco, aprox. 3.5 km al O de Xocomatlán, *F. Lorea* 1169 (FCME, IEB); 4 km al S de Tetipac, sobre el camino Tetipac-Taxco, *E. Martínez S. & al.* 2874 (MO); Mpio. de Chichihualco, 1 km al SW de Cruz de Ocote, camino Filo de Caballo-Puerto del Gallo, *E. Martínez S. & al.* 4961 (IEB, MO); 11 km al W de Amojileca, camino Chilpancingo-Amojileca, *D. Rodríguez B.* 66 & *E. Martínez S.* (ENCB, MEXU); Mpio. Chichihualco, entre Tres Caminos y Cruz de Ocote, *E. Velázquez* 476 (ENCB, FCME, MEXU). **Hidalgo:** alrededores de Molango, *M.L. Arreguin S.* 1035 (ENCB, MEXU); 32 mi north of Zimapan, *F.A. Barkley* 17M036 (F, MICH, UC); Cañada del río Malilla, *Armando C. s.n.* (FCME); 11 mi N of Jacala, *F.A. Barkley & D.J. Carr* 36241 (MEXU); old abandoned rock house, Hidalgo, *P. Case & al.* 350 (ENCB, MEXU, MO, NY, XAL); Mpio. Jacala, Jacala, *V.H. Chase* 7275 (F, GH, MICH, MO, NY, US); idem, *O.M. Clark* 7027 (NY), idem, north Jacala, *O.M. Clark* 7027a (MO); idem, N of Jacala, *E.B. Copeland s.n.* (GH, MICH); Gruta de San Bartolo Tutotepec, *H. Cota & J. Gimata* 7771 (XAL); Chapulhuacán, *W.P. Cottman* 10481 (US), idem, *W.P. Cottman* 10488 (GH, US); Zimapan, *T. Coulter s.n.* (BM); along Highway 85 between Tamazunchale and Jacala, 37 mi SW of Tamazunchale near Palomas, *T.B. Croat* 39348 (MO); km 298 de la carretera México-Nuevo Laredo, entre Puerto Piedra y Zacate Grande, *R. Cruz* 1445 (ENCB); 28.7 mi ENE of Zimapan, turnoff Hwy 85, *D.B. Dunn & D. Dunn* 19026 (MO, NY, US); 8 mi NE of Jacala, 48 mi from Zimapan, *D.B. Dunn & D. Dunn* 19044 (NY); 41½ mi from Zimapan on Hwy 85, *D. Dunn & al.* 17412 (NY, US); Mpio. Jacala, Jacala, *G.L. Fisher s.n.* (MO), idem, *G.L. Fisher* 37104 (GH, US), idem, Rancho Viejo, *G.L. Fisher* 46216 (CAS, NY); Mpio. Mexquitlán, Río Malilla, *G. Flores* 1 (FCME); Santa Ana, 40 km NW of Jacala, *T.C. Frye & E.M. Frye* 2544 (US); between Tamazunchale and Jacala 19 mi S of Chapulhuacán, *P. Fryxell & R. Magill* 2292 (MEXU, MO, NY, MICH); 28.7 mi NE of Zimapan, turnoff, Hwy 85 W slope, *P. Gallian & M. Leake* 1004 (MEXU, NY); San Bartolo Tutotepec, Ranchería Río Chiquito, *J. Gimata* 888 (ENCB, CAS, ENCB, MICH, US); Río Malilla, Hidalgo, *L.D. Gómez* 7306 (CR); Mpio. de Jacala, La Placita, *L. González* 944 (MICH); 30 km al NE de Jacala sobre la carretera México-Laredo, *L. González* 1351 (MICH); 10 km al W de Nicolás Flores, *L. González* 2138 (DS, ENCB, MICH); Mpio. Pacula, 33 km al Noreste de Zimapan, la Placita, *R. Hernández* 3721 (MEXU, MO); 4 km al NE de Minas Viejas, 50 km al NE de Zimapan, *R. Hernández & D. Rodríguez* 5098 (MEXU, MO, XAL); México, [probablemente Barranca de Encarnación, prope Zimapan], *K.T. Hartweg* 411 (B, K, US); Barranca de Encarnación, prope Zimapan, 411 (B, BM, K, P, US); Mpio. Zimapan,

Cerro Prieto, ±1.5 km al SE de La Luz, *V.M. Huerta* 1145 (IEB); Mpio. Jacala, Jacala, *L.A. Kenoyer s.n.* (MICH, MO, US); 19.7 mi S of Chapulhuacán, *M. Kimmach* 214 (GH, K, MICH, UC, US); near Jacala, *I.W. Knobloch* 723 (BM, F, UC); above Mex 85, 1 mi N Puerto San Gauelia, N of Jacala, *R. Kral* 24900 (ENCB); Mpio. Zacualtipán, Zacualtipán, *P. León s.n.* (FCME); Mpio. Molango, Molango, *G. Lozano s.n.* (FCME); Mpio. Jacala, Jacala, (camino México Laredo), *E. Lyonnet* 773 (BM, CAS, DS, ENCB, GH, K, MEXU, MO, NY, US); Molango, *A. Martínez* 153 (ENCB); Barrancas de Xochicoatlán, *M.A. Martínez s.n.* (MEXU); Xochicoatlán, *M. Martínez* 28 (UC, US); 1 mi W of Jacalilla Rocky hillside, *R.L. McGregor* 16371 (MICH); about 3 mi north of las Palomas 7.6 mi N of Jacalilla, *J.T. Mickel* 630 (MICH, NY); along Mexican Hwy 85 at La Placita, km 168, 5 km N of Minas Viejas, 13 km S of Jacala; *J.S. Miller & A. García* 3044 (F, GH, MEXU, MO, NY, UC); Río Panotlán, between Zacualtipán and Olotla on road to Metztitlán, *H.E. Moore Jr.* 5331 (BM, GH, UC, US); Chapulhuacán, *G. Neville Jones* 22555 (MEXU, MICH), idem, *G. Neville Jones* 22560 (ENCB); a 2 km de la desviación de Tianguistengo, *M. Osuna s.n.* (FCME); Bartolo Tutotepec, *L. Paray* 4771 (MEXU); ½ km del Río Malilla, *L. Parra s.n.* (FCME); 3 km al SW de Molango, *G. Pérez* 568 (ENCB, IEB, NY); Panamerican Hwy, northward from Jacala, *A.E. Perkins & J.M. Hall* 3287 (F), near Jacala, 3288 (F); Mpio. Zacualtipán, Zacualtipán, desviación a Tianguistengo, *S. Purata s.n.* (FCME); Río Malilla, 7 km al S de Molango, *F. Ramírez & R. Riba* 633 (XAL); Roadside bluff near Varrios, *A.J. Sharp* 441786 (MEXU); cercanías de Tianguistengo, *H. Sánchez Mejorada* 219 (MEXU); Santa María Regla, *H. Sánchez Mejorada* 678 (MEXU); 44 mi S of Tamazunchale, *R.W. Storer* 148 (MICH, UC); Sierra Madre Oriental, just above Palo Semita, 25 mi NE of Jacala, *W.A. Weber & L.A. Charlotte* 11916 (UC); c. 26 mi by road N of Jacala, *G.L. Webster et al.* 11330 (GH, MEXU); roadside 5.2 mi S of Jacala, *I.L. Wiggins* 13,331 (DS, MICH, US); 42 mi N of Puerto Ignacio Isidro Díaz, along MEX 85, N of Zimapan, *R. Wunderlin & al.* 1108 (MO). **Nuevo León:** Mpio. de Santiago, camino a las Adjuntas, *R. Aguirre* 509 (ENCB), idem, camino de la Cola de Caballo a las Adjuntas, *R. Aguirre* 514 (ENCB), idem, camino de la Cola de Caballo a Laguna de Sánchez, 524 (ENCB), idem, Cola de Caballo, *R. Aguirre* 782 (ENCB), trayecto del Cañón de la Huasteca al Diente, Santa Catarina y Santiago, *R. Aguirre* 901, 902, 903, 904 (ENCB); idem, trayecto de las Adjuntas a Protero Redondo, *R. Aguirre* 1148 (ENCB); Bella vista [sic], pr. Monterrey, *Hno. G. Arsene* 27 (B, P, US); lower Linares Canyon between Iturbide and Linares, Hwy 58, *D. Bogler & T. Atkins* 230 (MEXU); 25 km W of Linares, *N. Boke & J. Massey* 240 (MICH); 3 km N of San Isidro on the winding canyon road to Cola de Caballo, *F. Chiang & al.* 10134 (MEXU); in canyon 18 mi W of Linares on road to Galeana, *D.S. Correl & I.M. Johnston* 19787 (NY); near top of Chipinque, *W.G. D'Arcy* 11807A (MO); 24 mi W of Linares on Hwy 6, *D. Dunn & al.* 20170 (NY), idem, *D. Dunn & al.* 20171 (MO); S of Monterrey on Chipinque Road, *P. Fryxell & R. Kirkpatrick* 2453 (NY); about half way up road to Chipinque on Sierra Anahuac (south of Monterrey), *F.W. Gould* 6321 (MICH, UC); 4 mi W from El Cercado and junct with Hwy 85 in the Sierra Oriental below Horsetail Falls, *W. Hess & G. Wilhelm* 4350 (MEXU); Distrito Sta. Catarina, Sierra Anáhuac, *G.B. Hinton & al.* 16912 (GH); Mpio. Zaragoza, El Salto, *G.B. Hinton & al.* 17486 (ENCB, IEB, MEXU, MO, XAL); Mpio. Aramberri, N of Aramberri, *G.B. Hinton & al.* 20057 (CHAPA, IEB); Horsetail Falls, ca. 17 mi S of Monterrey, *C.L. Hitchcock & L.R. Stanford* 6844 (DS, GH, NY, UC, US); Chipinque Mesa, Monterrey, *L.A. Kenoyer s.n.* (MO); Chipinque, *L.A. Kenoyer* 156 (F); Cañón de San Francisco, above Villa Santiago and S of Monterrey, *I.W. Knobloch* 1968 (MEXU); Mesa de Chipinque, 18 km S of Monterrey, *A.R. Kruckberg* 4833 (NY); Mpio. Zaragoza, Cerro El Viejo, *S. Favela* 126 (ENCB); *S. Favela* 129 (IEB); El Diente, Nuevo León, *M.M. Lacas* 234 (F); Chipinque, *M.M. Lacas* 498 (F); Horse Tail Falls S of Monterrey, *I.K. Langman* 2878 (US); Mpio. Villa Santiago, above Horsetail Falls, *W.M.C. Leavenworth* 97 (F, GH, NY); idem, near Horsetail Falls, *Leavenworth* 807 (MO); Hacienda Vista Hermosa, 35 mi S of Monterrey, *L.H. Harvey* 1033a (GH, MICH, MO, US); Rincón de La Sierra, Sierra de la Silla Guadalupe, *J. Marroquin & G. Alanís* 178-A (ENCB, XALU); Horsetail falls, c. 20 mi SSE of Monterrey, on road to Lago de Sánchez, *G. McPherson* 885 (CAS, MICH, NY); Dulces Nombres, and just east of border into Tamaulipas, *F.G. Meyer & D.J. Rogers* 3101 (MO); Horsetail Falls (Cascada Cola de Caballo), 23 mi S of Monterrey, *J.D. Montgomery & P.G. Root* 7739b (GH); Mpio. de Villa Santiago, Cañón Marisio Arriba, Rancho Las Adjuntas, *C.H. Mueller* 2035 (CAS, F, GH, MEXU, MO, MICH, NY, P), Cañón Diente, near Monterrey, 2684 (GH, UC, US); Sierra Madre Oriental, Cañón Diente about 12 mi S of Monterrey, *C.H. Mueller & M.T. Mueller* 254 (F, MICH); near of Monterrey, *C.H. Mueller & M.T. Mueller* 365 (GH, MEXU, US); Sierra Madre Oriental, Alamar, about 15 mi SW of

Galeana, C.H. Mueller & M.T. Mueller 709 (F, GH, K, MICH); idem, C.H. Mueller & M.T. Mueller 9729 (MEXU); Ojo de Agua, Apodaca, D. Navarro s.n. (F); Guajuco, 27 mi SE of Monterrey, E. Palmer 1375 [2698] (MO); idem, E. Palmer 1375 (GH, NY, P, US), Coahuila & Nuevo León, 1375 (K), [Guajuco State], 1375 (K); El Diente Canyon, south of Monterrey, Sierra Madre Oriental, F.W. Pennell 16864 (GH, MEXU, US); near Monterrey, Sierra Madre, C.G. Pringle s.n. (K, MICH, MO, P, UC, US); Sierra Madre near Monterrey, 1990 (B, BM, BR, DS, F, GH, K, MICH, NY, P, UC, US); Plantas de México, sin estado, ni localidad, probablemente: Sierra Madre near Monterrey, (sheet 2, apex of leaf), 1990 (GH); Sierra Madre, Monterrey, Pringle 13738 (BM, CAS, F, GH, MICH, UC, US); below Chipinque Mesa, SW of Monterrey, R.C. Rollins & R.M. Tryon 5863 (GH); canyon near Cola de Caballo, R. Salinas & al. 16M576 (F, MO, UC); cercanías de Cola de Caballo, Hno. J. Sánchez 617 (MEXU); Alamar, SW de Galeana Sierra Madre Oriental, colector desconocido 86 (MEXU); Cañon del Diente Sierra Madre Oriental, colector desconocido 86 (MEXU); Galeana Canyon 6 mi below Iturbide, F. Shreve & E.R. Tinkham 9772 (GH); Hacienda Pablillo, Galeana, Nuevo León, M. Taylor 240 (DS, GH, K, MO, UC, US); áreas cercanas a Cola de Caballo, J.A. Villarreal & al. 2970 (XAL); Cerro de la Silla, Monterrey, north slope of La Silla, S.S. White & R.M. Chatters 152 (GH, MEXU, MICH); km 36 on Hwy 58 from Linares to San Roberto, at Los Altares, G. Yatskievich 83-803 & al. (F). **Oaxaca:** Barranca de Encarnación, prope Zimapan, K.T. Hartweg 411 (B, BM, K, P, US); 109 km by road S of Teotitlán on road to Oaxaca, W. Anderson 13000 (IEB, NY, MICH); 3 km north of Chicahauxtla [Chicahauxtla] on road to Tlaxiaco, D.E. Breedlove & F. Almeda 59766 (CAS, MEXU); Oaxaca, A. Boncard s.n. (K); idem, C. Jurgensen s.n. (K); Sierra Dto. Miahuatlán, Mpio. Río Hondo, 1.2 km al N de San José Pacífico, carr. Miahuatlán-Cañon of the Río Tlahuitoltepec, high pass between Tamazulapa and Ayutla, near Ayutla, W.H. Camp 2750 (GH, MICH, NY, UC); Pochutla, A. Campos 2450 (MEXU); Dto. de Miahuatlán, La Venla, C. Conzatti & B.P. Reko 3294 (MEXU, US); Dto. de Cuicatlan, Cuayamecalco, C. Conzatti 3855 (MEXU); along Hwy 175 between Pochutla and Oaxaca, 0.5 km by road N of San José del Pacífico, 34 km by road S of Miahuatlán, G. Diggs & al. 3960 (MEXU, NY); Prov. de Oaxaca, H.G. Galeotti 6351 (BM, BR, GH, K, P, UC, US); Cuayamecalco, Dto. Cuicatlan, H.C. Conzatti & J. Camino 2368 (F); San Pedro Nolasco, Talea, C. Jurgensen & colaboradores 680 (B, BM, K, P); Cerro de Pájaro Macuilianguis, R. Lucero 16 (ENCB); Dto. Pochutla road near km 129, 3 km north of San José del Pacífico, J.T. Mickel 1269 (MICH, NY, US); Dto. Mixes, vicinity of Zacatepec, along trail SW, toward Yacoche, for ca. 1 mi, J.T. Mickel 1612 (ENCB, MICH, NY, US); Dto. Ixtlán, 1 km W of Capulalpan, J.T. Mickel & R.L. Hellwig 3703 (MEXU, NY, UC, US); Dto. Etlá-Cuicatlan 39 km N of Rte 190 past Telixtlahuaca, 3872 (NY, UC, US); Dto. Putla, 35 km de de Putla, 55 km SW of Tlaxiaco, 4028 (MEXU, NY, UC); Dto. Mixe, E slope of Cerro Zempoaltepetl, 2-3 hrs. SW of Zempoaltepetl on trail to Tamazulapam, J.T. Mickel & S.W. Leonard 4883 (NY); Dto. Mixe, Ayutla, 3 km, by road SW of center of Ayutla, Nee 32177 (GH, NY, UC, XAL); Miahuatlán, K.F. Reiche V-15 (MEXU); Prov. d' Oaxaca, C. Salé 18 (P); in montibus Oaxaca, C. Sallé s.n. (P); Oaxaca, Hacienda de Santa Ana, Sierra de Yavesia, [Guvesia], C. Sallé s.n. (BM); Mpio. Huautla, 8 km by road NNW of Huautla (3 km by air) at the "Puente de Hierro", S. Solheim & S. Reisfield 1299 (XAL); Mpio. San Miguel Chimalapa, Cerro Baúl, cima del pico sur (más alto) ca. 23 km en línea recta al N de San Pedro Tapanatepec, T. Wendt & al. 5006 (CAS, MO, NY). **Puebla:** Boca de la Monte, prés Puebla, G. Arsène s.n. (MICH, US), Boca de la Monte, au pico del' Orizaba, G. Arsène s.n. (MICH), Boca del Monte, Puebla, G. Arsène 2180 (K, MEXU, P, UC), idem, au pied de l'Orizaba, G. Arsène 2180 (P); Mpio. Eloxochitlán, San Miguel Eloxochitlán en ruta a el Mirador, M. Cházaro & M. Leach 3395 (WIS, XAL); Mpio. Quimixtlán, Camino de herradura, Aguacate, Veracruz-Patlanalán, Puebla, M. Cházaro & J. Márquez 2448 (XAL); Sierra de Zacapoaxtla, M.L. Digué s.n. (P<sub>14</sub>); regio Huachinango, Necaxa, Salto Grande, H. Frödeström & E. Hultén 749 (NY); Mpio. Cuetzalan, Pahpatapan, J. Moreno Q. 120, 123 (XAL); idem, C. Pérez L. 138 (XAL); Coxcatlán, C.A. Porpus 4173 (B, BM, F, GH, MO, NY, UC, US); Alta Luz, Boca del Monte, near Veracruz, I.H.R. Schenck 40 (B); Mpio. Cuetzalan, Pahpatapan, S. Tecuall V. 127 (XAL); Mpio. Tetela de Ocampo, Tilapa, 9 km al E de Tetela, G. Toriz & al. 524 (MEXU); idem, P. Tenorio 13760 (MEXU, XAL). **Querétaro:** Mpio. Landa de Matamoros, 5 km al Oeste de Madroño, A. Herrera 116 (IEB); near the border of San Luis Potosí along Hwy 120 west of Xilitla, F.C. Boutin 3420 (NY); Mpio. Pinal de Amoles, 1 km al S de Pinal de Amoles, E. Carranza 508 (IEB), Mpio. Jalpan, ± 3 km al NE de la Colgada, 2895 (IEB); Mpio. Landa de Matamoros, El Humo, 2 km al Oeste del Humo, E. Carranza G. & J.N. Labat 2561 (IEB); Mpio. Pinal de Amoles, La Cuesta, 3 km al S de

Escanelilla, R. Fernández & S. Acosta 2082 (NY); Mpio. Landa de Matamoros, Parador Santa Martha at km 230.5 ca. 50 km E of Jalpan (road to Xilitla), P.A. Fryxell 3800 (ENCB, MICH, NY, US); Mpio. Landa de Matamoros, Cañada de las Moras, 3 km al NW de Tilaco, E. González 1380 (IEB); Mpio. Jalpan, Cerro El Pílon, al S de La Parada, C. Guzmán 51 (IEB); Mpio. Landa de Matamoros, El Naranjo, F. Lorea 684 (IEB); La Mojenera, Mpio. de San Joaquín, Zirahuén, Ortega 237 (IEB); 70 km adelante de Vizarrón, rumbo a Jalpan, G. Rodríguez-Scherzer 19 (CHAPA, IEB, UAMIZ); Mpio. Landa de Matamoros, 1,5 km al SW de la Yasca, H. Rubio 1326 (IEB); Mpio. Pinal de Amoles, 4 km al NE de San Pedro El Viejo, sobre el camino a Yerbabuena, J. Rzedowski 43043 (IEB), Mpio. Landa de Matamoros, 10 km al NW de El Madroño, sobre el camino a Tres Lagunas, J. Rzedowski 44079 (ENCB, IEB); Mpio. de Pinal de Amoles, 9 km al S de Santa Agueda, J. Rzedowski 46614 (IEB); Mpio. Jalpan, cerca de Tres Lagunas, J. Rzedowski 46708 (IEB), cerca de Huzmazontla, 13 km al NE de Pinal de Amoles, sobre la carretera a Jalpan, J. Rzedowski 48135 (IEB); Mpio. Jalpan, 2-3 km al Oriente de La Parada, B. Serván 345 (IEB, XAL); 32 mi NE of Zimapan, U.T. Waterfall & C.S. Wallis 14196 (US); 23.5 mi SW of Xilitla, rd. from Jalpan, ca., G.L. Webster & G.J. Breckon 16363 (CHAPA, GH, MO); Mpio. Landa de Matamoros, 11 mi al S de El Madroño, S. Zamudio 5899 (IEB), Mpio. Pinal de Amoles, Pinal de Amoles, 6082 (IEB); idem, 3 km al SE de San Pedro El Viejo, S. Zamudio 6148 (IEB, MEXU); idem, El Zotáno de Santa María de Cocos, S. Zamudio & E. Carranza 6467 (IEB). **San Luis Potosí:** on Federal route 120 between La Garra and La Mora, 3.7 mi south of Ahuacatlan, N.A. Harriman 10812 (F); corte de la carretera, desde San Luis Potosí e Hidalgo, Hno. J. Sánchez 460 (MEXU); Prov. de San Luis, Virles d'Aoust 16 (P); idem. **Tamaulipas:** about 14 mi SW of Cd. Victoria, E side of mountains, R.L. Hellwig & G.P. Whitaker 1202 (NY); Mpio. Hidalgo, 4 km al N del Puerto Purificación, L. Hernández 1785 (MO); Mpio. Victoria, Cuenca alta del Río San Marcos, en el Picacho, M. Martínez 1339 (ENCB, MO); Puerto Purificación, pasando Adelaida, C.H. Ramos & A. García 68 (IEB); on company trail between Rancho del Cielo and La Joya de Salis, above Gomez Farias, A.J. Sharp & al. 5095 (US); near Frank Harrison's "Rancho del Cielo", in Sierra de Guatemala above Gomez Farias, A.J. Sharp & al. 52108 (US); 6 km S of Huisachal, L.R. Stanford 2089 (GH, MICH, US); 10 km NW of El Progreso which is 18 km NW of Ocampo, L.R. Stanford & al. 1063 (DS, GH, MO, NY, US), 13 mi sw of Victoria on road to Huisachal, 2012 (DS, GH, MO, NY, US); San Lucas, H.W. Viereck 202, 925 (US); Sierra de San Luis, H.W. Von Rozyński 689 (F, MICH, NY); Victoria, on mountain top, R. Runyon 721 (US). **Veracruz:** Mpio. Coscomatepec, camino a Tepampa, a 4 km de la carretera Huatusco-Coscomatepec, S. Avendaño & I. Calzada 410 (ENCB, F, IEB, MEXU, UC, XAL); Mpio. Huiloapan, Cerro San Cristóbal, cercano a la ciudad de Orizaba, S. Avendaño & F. Vázquez 1064 (ENCB, UC, XAL); base de l'Orizaba, prés Monterrey, G. Arsène s.n. (P); Boca del Monte, Pico de Orizaba, G. Arsène s.n. (MICH); idem, prés Puebla, G. Arsène s.n. (B, UC); Mpio. Orizaba, Orizaba, D. Bilimek 473 (GH, P); Mpio. Orizaba, Orizaba, M. Botter 26 (BM, K, P); Mpio. Orizaba, Río Blanco, Región de Orizaba, E. Bourgeau 2513 (B, BM, BR, F, GH, K, MICH, MO, NY, P, UC); Mpio. Huatusco, Cascada de Tenexamaxal, I. Calzada 7984 (XAL), Mpio. Huiloapan, Cerro de San Cristóbal, I. Calzada 8585 (NY, XAL); Mpio. Las Minas, abajo de Las Minas hacia Molinillos, M. Cházaro & R. Acosta 3692 (ENCB, WIS, XAL); idem, M. Cházaro & J. Dorantes 195 (UAMIZ); Mpio. Ixhuacán, Barranquilla del Río Ixhuacán, entre el Aguacate y Patlanalan Puebla, M. Cházaro & Hernández de Cházaro 4070 (F, IEB, UC, US, XAL); Mpio. Tlaquilpan, entre Atlahuilco y Tlaquilpan, M. Cházaro & L. Robles 3086 (WIS, XAL); Pedregal Esquilón, near Jilotepec, about 10 km N of Xalapa, D. Conant 756 (GH); Song song river gorge, E.B. Copeland 110 (B, BM, GH, MEXU, MICH, P, UC, US); Mpio. de las Minas, vereda de La Mancuerna a las Minas, C. Durán & P. Burgos 627 (IEB, XAL); Mpio. Córdoba, County of Cordova, H. Finck s.n. (K), 17? (MEXU), 118, 118(234) (US); Orizaba, L. Hahn 65 (P); Jiménez s.n. (UAMIZ); Mpio. Córdoba, Córdoba, E. Kerber 12a (B), Mpio. Maltrata, Maltrata, 183a (B, US), 269 (B, BM, BR, K, MICH, P, US); Mpio. Soledad de Atzompa, Texcalichpa, Congregación de Tlatzala, López Vargas 155 (XAL); Mpio. Calcahualco, Escola, camino a Xamaticpac, barranca del Río Jamapa, J.L. Martínez & F. Vázquez 496 (IEB, XAL); Mpio. Calcahualco, Escola camino a San Francisco, J.L. Martínez & J.L. García 1148 (IEB, XAL); Mpio. Orizaba, Orizaba [sic], C. Mohr s.n. (US); Mpio. Fortín de las Flores, 1 km al S de Fortín de las Flores, J. Moreno s.n. (ENCB); Veracruz, J. Moreno s.n. (CHAPA); probablemente Veracruz, F. Müller s.n. (NY), Veracruz to Orizaba, Meisner s.n. (1854) (K), Orizaba, 36 (P); Mpio. Orizaba, Cerro de San Miguel a 2 km al Oeste de Orizaba, L.I. Nevling & A. Gómez-Pompa 2301 (CAS, F, GH, MEXU, US); Mpio. Tlacolulan, Tlacolulan, R. Ortega O.



- 2049 (ENCB, IEB, UC, XAL); Mpio. Orizaba, Cerro San Cristóbal, *M. Palacios-Rios* 3350 (XAL); Mpio. Zongolica, km 18 entre Orizaba y Zongolica, *M. Palacios-Rios* & *S. Hernández* 541 (ENCB, UAMIZ); Mpio. Zongolica, Río La Compañía, *M. Palacios-Rios* & *R. Riba* 2220 (XAL), Veracruz, C.G. *Pringle* s.n. (B); Mpio. Totutla, Zacuapan, C.A. *Purpus* 4481 (B); ídem, C.A. *Purpus* 5800 (BM, F, GH, MO, NY, UC, US); km 20 entre Orizaba y Zongolica, *R. Riba* 1298 (UAMIZ, XAL); San Andrés camino a la Sierra de Zongolica, 51-B-6, *M. Rosas* 452 (GH); Mpio. Chocamán, del centro hacia el sur, horno de cal antiguo, *O. Sánchez* s.n. (CORU); Mpio. Totutla, Mirador, *C. Sartorius* s.n. (B); Mpio. Córdoba, prés de Cordova, *W. Schaffner* 77b (P); Mt. Orizaba, Maltrata, *H.E. Seaton* 390 (F, GH, NY, US); Mpio. Orizaba, Río Blanco, *A.J. Sharp* 44878 (MEXU); *J. Smith* 1853 (NY); Veracruz, *J.K.F. Stempel* s.n. (B); Mpio. Tequila, 1 km S of Tequila along main road to Zongolica, *K. Taylor* & *M. Nee* 291 (F, NY, XAL); Mpio. Tatatila El Bordo, 4 km al N de Las Vírgenes, carretera a Tatatila, *P. Tenorio* 15519 (MEXU); Mpio. Huayacocotla, Tenango al N de Río Blanco, *R. Torres* & *H. Hernández* 3259 (MEXU, UAMIZ); Mpio. Zongolica, Zongolica, en el Cerro de Tenango, *V. Vázquez* 219 (F, XAL, XALU); Mpio. San Andrés Tenejapa, entre San Andrés Tenejapa y El Naranjo, *V. Vázquez* 447 (F, MEXU, NY, UC, XAL); Mpio. Coacoatzintla, Tlachinola, *F. Ventura* 11224 (ENCB, MEXU).

Editor asociado: Carlos Aedo  
Recibido: 8-VI-2015  
Aceptado: 1-VI-2016