

00381
38
2ej.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

REVISION DEL ESTADO TAXONOMICO DEL GENERO NANAREPENTA (DIOSCOREACEAE)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE

DOCTOR EN CIENCIAS

(B I O L O G I A)

P R E S E N T A :

OSWALDO TELLEZ VALDES

DIRECTOR DE TESIS: DRA. PATRICIA D. DAVILA ARANDA

MEXICO, D.F.

1998

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

260121



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

PAGINACION

DISCONTINUA

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a la Dra. Patricia Dávila Aranda por la dirección de esta tesis, por su ininterrumpida presión para realizarla, por sus acertadas sugerencias y revisiones a la misma, y finalmente por su amistad incondicional.

A los Dres. Luis Gerardo Hernández Sandoval y Enrique Martínez Hernández por haber fungido como tutores reales y no sólo como evaluadores semestrales, y de quienes recibí mucho e incondicional apoyo, así como por revisar esta tesis, por sus innumerables consejos y por fungir como sinodales. A los Dres. Rafael Lira Saade, Rosaura Grether González, Alejandro Novelo Retana por revisar cuidadosamente la tesis y fungir como sinodales.

En particular, al Dr. Federico Gómez Garibay del Instituto de Química UNAM, por su apoyo para realizar el estudio fitoquímico llevado a cabo en esta tesis, por la revisión de la misma, por fungir como sinodal, por su aliento y amistad incondicional siempre.

Al Dr. José Luis Villaseñor Ríos por su apoyo irrestricto y siempre dispuesto en el momento en que lo solicité, sobre todo con respecto a la cladística y por sus muy acertadas sugerencias.

A las Biólogas Estela Sandoval y Alicia Rojas Leal por su apoyo incondicional para realizar en el Jardín Botánico del Instituto de Biología las técnicas anatómicas, así como por las facilidades para la toma de fotografías anatómicas, citológicas y palinológicas.

A la Biol. Sara Fuentes, por su ayuda en la revisión de las colecciones y toma de las fotografías de las mismas en el microscopio de barrido, específicamente aquellos acerca de las semillas y granos de polen.

Al Biólogo Pedro Mercado Ruaro por su ayuda y asesoría para realizar en el Laboratorio de Fanerogamia las diferentes técnicas citológicas de este estudio.

A la Dra. Heike Vibrans por su valiosa ayuda para traducir algunos textos importantes de Dioscoreaceae del alemán.

Al Programa de Apoyo a las Divisiones de Estudios de Posgrado (PADEP-UNAM 003373 y 003326), por su apoyo financiero para desarrollar parte de esta investigación y para imprimir la tesis.

A los curadores de los siguientes herbarios por apoyar la consulta de las colecciones depositadas en estos, por medio de consulta directa o préstamo : B, BM, CAS, ENCB, F, HUH, IEB, K, LE, MICH, MO, NY, UAMI, US, Z.

Al Departamento de Botánica del Instituto de Biología UNAM, por las facilidades para desarrollar esta tesis.
Al Dr. Miguel Ulloa Sosa por su apoyo para fotocopiar la tesis.

FALTA PAGINA

No. /

CONTENIDO

Contenido	i
Indice de Cuadros	vi
Indice de Figuras	vi
Resumen	1
Abstract	2
Capítulo 1.	3
Introducción	3
Capítulo 2.	4
Antecedentes	4
Capítulo 3.	6
Método general	6
Capítulo 4.	9
Análisis fenético	9
Justificación	13
Objetivos general del trabajo	14
Metas a alcanzar en el trabajo	14
Capítulo 5.	14
Estudios morfológicos	14
Macromorfología general	15
Hábito	15
Rizoma	15
Hojas	16
Inflorescencias	17
Inflorescencias estaminadas	
Inflorescencias pistiladas y frutos	
Estaminodios	19
Pistilodio (estilo rudimentario)	19
Frutos	20
Semillas	20
Micromorfología de semillas	22

Discusión	25
Capítulo 6.	26
Estudio anatómico	26
Método	27
Resultados	28
Descripción anatómica del género	28
Hoja	28
Epidermis	28
Estomas	28
Mesófilo de la hoja	29
Sistema vascular	29
Venación	30
Pecíolo	30
Forma	30
Epidermis	30
Sistema vascular	30
Tallo aéreo	31
Epidermis	31
Sistema vascular	31
Rizoma	31
Epidermis	31
Sistema vascular	31
Raíz	31
Exodermis	31
Sistema vascular	32
Descripciones específicas	32
<i>Nanarepenta guerrerensis</i>	32
Hoja	32
Epidermis	32
Pecíolo	32
Forma	32
Epidermis	32
Sistema vascular	33
Tallo aéreo	33
Sistema vascular	33
<i>Nanarepenta juxtlahuacensis</i>	33
Hoja	33
Epidermis	33
Pecíolo	34

Forma	34
Epidermis	34
Sistema vascular	34
Tallo aéreo	34
Sistema vascular	34
<i>Nanarepenta mcvaughii</i>	34
Hoja	34
Epidermis	34
Pecíolo	35
Forma	35
Epidermis	35
Sistema vascular	35
Tallo aéreo	35
Sistema vascular	35
<i>Nanarepenta minima</i>	36
Hoja	36
Epidermis	36
Pecíolo	36
Forma	36
Epidermis	36
Sistema vascular	36
Tallo aéreo	36
Sistema vascular	36
<i>Nanarepenta toluhana</i>	37
Hoja	37
Epidermis	37
Pecíolo	37
Forma	37
Epidermis	37
Sistema vascular	37
Tallo aéreo	37
Sistema vascular	37
Discusión	38
Capítulo 7.	38
Conteos cromosómicos	38
Método	39
Resultados	40
Discusión	40

Capitulo 8.	41
Estudio de sapogeninas esteroides	41
Método	44
Resultados	45
Discusión	47
Capitulo 9.	47
Estudio palinológico	47
Método	47
Resultados	48
Polaridad	49
Estructura	49
Tamaño	49
Forma	50
Aberturas	50
Escultura	50
Caracteres palinológicos diagnósticos de los taxa de este estudio	51
Discusión	52
Capitulo 10.	53
Análisis filogenético	53
Búsqueda preliminar	54
Resultados	57
Discusión	63
Capitulo 11.	64
Discusión y conclusiones	64
Capitulo 12.	65
Tratamiento taxonómico	65
Descripción del género <i>Nanarepenta</i>	65
<i>Nanarepenta guerrerensis</i> Matuda	66
<i>Nanarepenta juxtlahuacensis</i> O. Téllez & Dávila	68
<i>Nanarepenta mcvaughii</i> (B.G. Schub.) O. Téllez & Dávila	70
<i>Nanarepenta minima</i> (B.L. Rob. & Seaton) O. Téllez & Dávila	72
<i>Nanarepenta tolocana</i> Matuda	75
Capitulo 13.	78
Bibliografía citada	78

Índice de cuadros

- Cuadro 1. Lista de especies estudiadas en el presente estudio.
- Cuadro 2. Lista de caracteres y sus estados empleados en el análisis numérico de la familia Dioscoreaceae.
- Cuadro 3. Matriz básica de datos para el análisis numérico de la familia Dioscoreaceae.
- Cuadro 4. Resultados del análisis de componentes principales.
- Cuadro 5. Índice estomático en las especies de *Nanarepentia*.
- Cuadro 6. Números cromosómicos de Dioscoreaceae en el mundo.
- Cuadro 7. Sapogeninas esteroides y otros compuestos aislados de diversos géneros de la familia Dioscoreaceae.
- Cuadro 8. Porcentaje de sapogeninas en especies de *Dioscorea* distribuidas en México y Centroamérica.
- Cuadro 9. Sapogeninas esteroides registradas en *Nanarepentia*.
- Cuadro 10. Caracteres palinológicos más relevantes de la familia Dioscoreaceae.
- Cuadro 11. Caracteres palinológicos más relevantes de *Nanarepentia*.
- Cuadro 12. Lista de caracteres y sus estados empleados en el análisis filogenético.
- Cuadro 13. Matriz básica de datos del análisis filogenético.
- Cuadro 14. Lista de cambios y apomorfias del análisis filogenético.

Índice de Figuras

- Figura 1. Fenograma "Análisis de similitud entre los géneros de Dioscoreaceae".
- Figura 2. Representación bidimensional de los componentes principales 1 y 2.
- Figura 3. Representación bidimensional de los componentes principales 1 y 3.
- Figura 4. Representación tridimensional del análisis fenético de Dioscoreaceae.
- Figura 5. Hábito de las especies de *Nanarepentia*. a) *N. guerrerensis*. b) *N. juxtlahuacensis*. c) *N. mcvaughii*. d) *N. minima*. e) *N. toluicana*. Reducidas aproximadamente al 75%.
- Figura 6. Acercamiento de los rizomas de las especies de *Nanarepentia*. a) *N. minima*. b) *N. mcvaughii*. c) *N. guerrerensis*. d) *N. toluicana*. e) *N. juxtlahuacensis*. Reducidos aproximadamente ¼ de su tamaño original.
- Figura 7. Nervaduras de la superficie abaxial en las especies de *Nanarepentia*. a) *N. guerrerensis*, pronunciadamente denticuladas a serradas. b) *N. juxtlahuacensis*, denticuladas. c) *N. mcvaughii*, ligeramente denticuladas. d) *N. minima*, semilisas. e) *N. toluicana*, semilisas.
- Figura 8. Estomas anomocíticos y cutícula de superficie abaxial de la hoja en las especies de *Nanarepentia*. a) *N. guerrerensis*, cutícula prominentemente estriada. b) *N. juxtlahuacensis*, cutícula prominentemente estriada. c) *N. mcvaughii*, cutícula lisa a tenuemente estriada. d) *N. minima*, cutícula lisa. e) *N. toluicana*, cutícula lisa a tenuemente estriada.
- Figura 9. Evolución hipotética de las inflorescencias estaminadas en Dioscoreaceae, a partir de supuestas reducciones de los ejes en la unidad floral básica (címulas), a partir de las címulas de *Stenomeris dioscoreifolia* considerada la más "primitiva", desde donde se consideran las reducciones hipotéticas de los ejes principalmente y señaladas por las líneas interrumpidas,

Índice de cuadros

- Cuadro 1. Lista de especies estudiadas en el presente estudio.
- Cuadro 2. Lista de caracteres y sus estados empleados en el análisis numérico de la familia Dioscoreaceae.
- Cuadro 3. Matriz básica de datos para el análisis numérico de la familia Dioscoreaceae.
- Cuadro 4. Resultados del análisis de componentes principales.
- Cuadro 5. Índice estomático en las especies de *Nanarepenta*.
- Cuadro 6. Números cromosómicos de Dioscoreaceae en el mundo.
- Cuadro 7. Sapogeninas esteroides y otros compuestos aislados de diversos géneros de la familia Dioscoreaceae.
- Cuadro 8. Porcentaje de sapogeninas en especies de *Dioscorea* distribuidas en México y Centroamérica.
- Cuadro 9. Sapogeninas esteroides registradas en *Nanarepenta*.
- Cuadro 10. Caracteres palinológicos más relevantes de la familia Dioscoreaceae.
- Cuadro 11. Caracteres palinológicos más relevantes de *Nanarepenta*.
- Cuadro 12. Lista de caracteres y sus estados empleados en el análisis filogenético.
- Cuadro 13. Matriz básica de datos del análisis filogenético.
- Cuadro 14. Lista de cambios y apomorfias del análisis filogenético.

Índice de Figuras

- Figura 1. Fenograma "Análisis de similitud entre los géneros de Dioscoreaceae".
- Figura 2. Representación bidimensional de los componentes principales 1 y 2.
- Figura 3. Representación bidimensional de los componentes principales 1 y 3.
- Figura 4. Representación tridimensional del análisis fenético de Dioscoreaceae.
- Figura 5. Hábito de las especies de *Nanarepenta*. a) *N. guerrerensis*. b) *N. juxtlahuacensis*. c) *N. mcvaughii*. d) *N. minima*. e) *N. toluicana*. Reducidas aproximadamente al 75%.
- Figura 6. Acercamiento de los rizomas de las especies de *Nanarepenta*. a) *N. minima*. b) *N. mcvaughii*. c) *N. guerrerensis*. d) *N. toluicana*. e) *N. juxtlahuacensis*. Reducidos aproximadamente ¼ de su tamaño original.
- Figura 7. Nervaduras de la superficie abaxial en las especies de *Nanarepenta*. a) *N. guerrerensis*, pronunciadamente denticuladas a serradas. b) *N. juxtlahuacensis*, denticuladas. c) *N. mcvaughii*, ligeramente denticuladas. d) *N. minima*, semilisas. e) *N. toluicana*, semilisas.
- Figura 8. Estomas anomocíticos y cutícula de superficie abaxial de la hoja en las especies de *Nanarepenta*. a) *N. guerrerensis*, cutícula prominentemente estriada. b) *N. juxtlahuacensis*, cutícula prominentemente estriada. c) *N. mcvaughii*, cutícula lisa a tenuemente estriada. d) *N. minima*, cutícula lisa. e) *N. toluicana*, cutícula lisa a tenuemente estriada.
- Figura 9. Evolución hipotética de las inflorescencias estaminadas en Dioscoreaceae, a partir de supuestas reducciones de los ejes en la unidad floral básica (címulas), a partir de las címulas de *Stenomerys dioscoreifolia* considerada la más "primitiva", desde donde se consideran las reducciones hipotéticas de los ejes principalmente y señaladas por las líneas interrumpidas,

para dar origen a flores secundariamente solitarias sésiles sostenidas por al menos dos brácteas y que es la condición más derivada en la familia y presente en el género *Dioscorea*.

- Figura 10. Evolución hipotética de las inflorescencias pistiladas en Dioscoreaceae, a partir de supuestas reducciones de los ejes en la unidad floral básica (flores secundariamente solitarias), a partir de las cimulas de *Stenomeris dioscoreifolia* considerada la más "primitiva", desde donde se consideran las reducciones hipotéticas de los ejes principalmente y señaladas por las líneas interrumpidas, para dar origen a una unidad floral constituida por flores sésiles sostenidas por dos brácteas, que es la condición más derivada en la familia y presente en los géneros *Borderea*, *Dioscorea*, *Nanarepenta* y *Tamus*.
- Figura 11. Frutos de las especies de *Nanarepenta*. a) *N. guerrerensis*. b) *N. juxtlahuacensis*. c) *N. mcvaughii*. d) *N. minima*. e) *N. toluicana*. Tamaño natural, excepto *N. mcvaughii* reducida alrededor de ½.
- Figura 12. Detalles de patrones y formas celulares de la testa de las semillas. a) *Dioscorea fastigiata* (DIOPY), b) *Borderea pyrenaica* (BORDE), c) *Rajania cordata* (RAJAN), d) *D. guerrerensis* (DIOTRI), e) *Tamus communis* (TAMUS).
- Figura 13. Detalles de patrones y formas celulares de la testa de las semillas. a) *Stenomeris dioscoreifolia* (STENO), b) *Dioscorea villosa* (DIOMA), c) *D. gallegosi* (DIOAP), d) *Epipetrum bilobum* (EPIPE), e) *Avetra sempervirens* (AVETR).
- Figura 14. Semillas de *Nanarepenta*. a) *N. guerrerensis*. b) *N. juxtlahuacensis*. c) *N. mcvaughii*. d) *N. minima*. e) *N. toluicana*.
- Figura 15. Detalles de patrones y formas celulares de la testa de las semillas de *Nanarepenta*. a) *N. guerrerensis*. b) *N. juxtlahuacensis*. c) *N. mcvaughii*. d) *N. minima*. e) *N. toluicana*.
- Figura 16. Células epidérmicas de la superficie adaxial de la hoja de *Nanarepenta* 40 x (MO). a) *N. guerrerensis*. b) *N. juxtlahuacensis*. c) *N. mcvaughii*. d) *N. minima*. e) *N. toluicana*.
- Figura 17. Caracteres anatómicos generales del género *Nanarepenta*. a-b) Glándulas multicelulares pediculadas en *N. juxtlahuacensis*, 40x (MO) y en *N. guerrerensis* 1000x (MEB). c-d) Rafidios incluidos en idioblastos en *N. toluicana*, 100x (MO), en *N. guerrerensis* 1000x (MEB). e-f) Estomas de *N. toluicana*, 100x (MO), de *N. mcvaughii*, 1000x (MEB).
- Figura 18. Mesófilo (corte MO). a) *Nanarepenta guerrerensis* (200x). b) *N. juxtlahuacensis* (100x). c) *N. mcvaughii* (200x). d) *N. minima* (100x). e) *N. toluicana* (400x). c = cutícula, ce = células en emplaizada, cep = células epidérmicas, e = estoma, te = tejido esponjoso, t = taninos.
- Figura 19. Caracteres de la nerviación en el género *Nanarepenta* (MO) a) *N. mcvaughii*, hoja mostrando el patrón campilódromo (tamaño natural). b) *N. minima*, zona central mostrando venas de 1-5 órdenes (25x). c) *N. juxtlahuacensis*, areola y venillas ramificadas (100x). d) *N. minima*, areola marginal (100x). e) *N. minima*, ramificación de la venilla (200x). f) *N. minima*, terminación de venas 5º orden (400x).
- Figura 20. Corte transversal de peciolo (MO) a) *Nanarepenta guerrerensis* (100x). b) *N. juxtlahuacensis* (100x). c) *N. mcvaughii* (25x). d) *N. minima* (100x). e) *N. toluicana* (25x). c = cutícula, e = esclerénquima, el = espacio lisígeno, hv = haz vascular, p = parénquima, uf = unidad de floema, x = xilema.
- Figura 21. Corte transversal de tallo aéreo (100x, MO). a) *Nanarepenta guerrerensis*. b) *N. juxtlahuacensis*. c) *N. mcvaughii*. d) *N. minima*. e) *N. toluicana*. c = cutícula, e = esclerénquima, el = espacio lisígeno, hv = haz vascular, p = parénquima, uf = unidad de floema, x = xilema.
- Figura 22. Conteo cromosómico impreciso de *Nanarepenta juxtlahuacensis*, $2n = 23$. a) Célula y cromosomas 1,000x. b) ampliación de los cromosomas.
- Figura 23. Conteo cromosómico de *Nanarepenta toluicana*, $2n = 24$. a) Célula y cromosomas 1000x. b y c) ampliación de los cromosomas.

Figura 24. Conteo cromosómico impreciso de *Nanarepenta toluicana* ca. 144.

Figura 25. Cromatograma de los diferentes patrones de sapogeninas esteroides en el género *Nanarepenta* 1) *N. mcvaughii* (NANMC), 2) *N. toluicana* (NANTO), 3) *N. juxtlahuacensis* (NANJU), 4) *N. minima* (NANMI), 5) *N. guerrerensis* (NANGU), Dg = Diosgenina.

Figura 26. Granos de polen de *Borderea pyrenaica* Miede. a) Grano de polen. b) Vista general de ornamentación clavada. c) Fractura transversal. d) Acercamiento de las clavas. e) Amplificación mostrando niveles inferiores de clavas y lumina.

Figura 27. Arreglo de las tétrades tetraédricas de *Nanarepenta toluicana* y *N. juxtlahuacensis*. 1000x (MO).

Figura 28. Granos de polen de *Dioscorea fastigiata* Phil. a) Grano de polen. b) Vista general del colpo. c-e) Ampliaciones y detalles de la exina tectado-perforada.

Figura 29. Granos de polen de *Dioscorea* (3000x-MEB). a) *D. floribunda* M. Martens & Galeotti (§ Apodostemon). b) *D. lepida* C. Morton (§ Arestophyton). c) *D. carpomaculata* O. Téllez & Schubert (§ Macrogynodium). d) *D. urceolata* Uline (§ Siphonantha). e) *D. gaumeri* Kunth (§ Higinbothamia). f) *D. liebmannii* Uline (§ Trigonobasis) >-----< 10 µm.

Figura 30. Granos de polen de *Nanarepenta* (MEB). a) *N. guerrerensis*. b) *N. juxtlahuacensis*. c) *N. mcvaughii*. d) *N. minima*. e) *N. toluicana*.

Figura 31. Granos de polen de *Nanarepenta*, 15000x (MEB). a) *N. guerrerensis*. b) *N. juxtlahuacensis*. c) *N. mcvaughii*. d) *N. minima*. e) *N. toluicana*.

Figura 32. Ornamentación de la exina del polen de *Nanarepenta*, 90000x (MEB). a) *N. guerrerensis*, exina lisa. b) *N. juxtlahuacensis*, exina lisa. c) *N. mcvaughii*, exina lisa. d) *N. minima*, exina escabrada. e) *N. toluicana*, exina lisa.

Figura 33. Granos de polen de *Nanarepenta*, mostrando el patrón reticulado 1000x (MO). a) *N. guerrerensis*. b) *N. juxtlahuacensis*. c) *N. mcvaughii*. d) *N. minima*. e) *N. toluicana*.

Figura 34. Cladogramas de consenso estricto obtenidos de los análisis preliminares.

Figura 35. Cladograma de consenso estricto de los 100 árboles obtenidos.

Figura 36. Cladograma representativo de los 100 árboles más parsimoniosos obtenidos.

Figura 37. *Nanarepenta guerrerensis*.

Figura 38. Distribución geográfica de *Nanarepenta guerrerensis*.

Figura 39. *Nanarepenta juxtlahuacensis*.

Figura 40. Distribución geográfica de *Nanarepenta juxtlahuacensis*.

Figura 41. *Nanarepenta mcvaughii*.

Figura 42. Distribución geográfica de *Nanarepenta mcvaughii*.

Figura 43. *Nanarepenta minima*.

Figura 44. Distribución geográfica de *Nanarepenta minima*.

Figura 45. *Nanarepenta toluicana*.

Figura 46. Distribución geográfica de *Nanarepenta toluicana*.

RESUMEN

El objetivo del presente estudio es definir el estado taxonómico del género *Nanarepenta* Matuda, con base en información morfológica, palinológica, citológica, anatómica y fitoquímica, para la realización de un análisis filogenéticos, que contribuyan a definir la monofilia y límites de este grupo taxonómico.

Las metas particulares son: 1) describir los resultados de todos los estudios propuestos, 2) resolver los problemas nomenclaturales existentes, reconociendo el nombre correcto para cada taxon, 3) determinar las sinonimias para cada taxon, 4) describir a los taxa resultantes (género y especies), 5) elaborar claves para su identificación, 6) proveer información acerca de la distribución geográfica y preferencias ecológicas de cada taxon, 7) anotar datos de usos y nombres comunes que se conocen y, 8) reconocer los caracteres y sus estados que tengan bases filogenéticas para el análisis cladístico.

La hipótesis de trabajo plantea que *Nanarepenta* podría representar un taxon independiente de *Dioscorea* y *Epipetrum*, por presentar una serie de atributos propios. Los caracteres que lo diferencian son: el hábito postrado, las semillas voluminosas y la carencia de un ala.

Los datos obtenidos permiten resolver dudas y problemas a distintos niveles. Así, los resultados anatómicos y químicos, indican que todos los elementos de *Nanarepenta* pertenecen a la familia Dioscoreaceae. Pero al igual que para los otros géneros de la familia, no existen evidencias particulares basadas en estas disciplinas señaladas, que los diferencien entre sí.

En contraste, los datos morfológicos, palinológicos y citológicos permiten inferir relaciones filogenéticas no sólo a nivel genérico, sino específico. Desafortunadamente, en algunos casos los caracteres encontrados son compartidos por numerosas especies de otros géneros de la familia. Lo anterior, no permite realizar un análisis definitivo entre los diferentes taxa estudiados.

Los análisis cladísticos muestran que *Nanarepenta* conforma un grupo monofilético conjuntamente con *Epipetrum*, sin embargo, se considera que *Nanarepenta* por presentar una combinación de caracteres no presentes en otras líneas de la familia (hábito postrado a semivoluble, cápsulas carnosas, semillas voluminosas, elipsoides a rómbicas, carentes de un ala y un número cromosómico $2n = 24$), podría ser postulado como un grupo diferente. Sin

embargo, su postulación como grupo natural, depende de la presencia de verdaderas sinapomorfias, las cuales en este momento no se registraron debido a la carencia de datos, tanto de *Nanarepenta* como de los restantes géneros de la familia Dioscoreaceae.

ABSTRACT

The main objective of this thesis is to define the taxonomic status of the genus *Nanarepenta* Matuda, on the basis of morphological, anatomical, palynological, cytological and chemical data, which will be selectively used for undertaking a phylogenetic analysis that will contribute to defining its monophily and taxonomic limits.

The particular goals are: 1) to describe the results of the proposed studies, 2) to solve the nomenclatural problems, recognizing the correct or valid name for each taxon, 3) to find and determine the synonyms for each taxon, 4) to describe each taxon (genus and species) involved in this study, 5) to built up an identification key for each taxa, 6) to provide information regarding the geographical distribution and ecological preferences of each taxon, 7) to provide data regarding uses and vernacular names and, 8) to recognize the characters and theirs states with phylogenetic resolution for undertaking cladistic analysis.

The work hypothesis propose that *Nanarepenta* is an independent taxon related to *Dioscorea* and *Epipetrum*, because its presents a unique combination of features. The feature combination that supports this hypothesis are: prostrate habit, voluminose and non winged seeds.

The obtained data allows to solve doubts and problems at different levels. Thus, the anatomical and chemical data, show that all the species of *Nanarepenta* belong to the Dioscoreaceae family. However, as it occurs in the rest of the genera of the family, there are not evidences that enable the complete distinction among them.

On the other hand, the morphological, palynological and cytological data enable to infer the phylogeny up to the species level. Unfortunately, in some cases, several species from other genera in the family share the same features and consequently it does not allow a definite comparison among the different taxa included in this work.

The phylogenetic analysis shows that *Nanarepenta* forms a monophyletic group along with *Epipetrum*. However, it is considered that *Nanarepenta* might be postulated as a different group, by showing a unique

embargo, su postulación como grupo natural, depende de la presencia de verdaderas sinapomorfias, las cuales en este momento no se registraron debido a la carencia de datos, tanto de *Nanarepenta* como de los restantes géneros de la familia Dioscoreaceae.

ABSTRACT

The main objective of this thesis is to define the taxonomic status of the genus *Nanarepenta* Matuda, on the basis of morphological, anatomical, palynological, cytological and chemical data, which will be selectively used for undertaking a phylogenetic analysis that will contribute to defining its monophily and taxonomic limits.

The particular goals are: 1) to describe the results of the proposed studies, 2) to solve the nomenclatural problems, recognizing the correct or valid name for each taxon, 3) to find and determine the synonymies for each taxon, 4) to describe each taxon (genus and species) involved in this study, 5) to built up an identification key for each taxa, 6) to provide information regarding the geographical distribution and ecological preferences of each taxon, 7) to provide data regarding uses and vernacular names and, 8) to recognize the characters and theirs states with phylogenetic resolution for undertaking cladistic analysis.

The work hypothesis propose that *Nanarepenta* is an independent taxon related to *Dioscorea* and *Epipetrum*, because its presents a unique combination of features. The feature combination that supports this hypothesis are: prostrate habit, voluminose and non winged seeds.

The obtained data allows to solve doubts and problems at different levels. Thus, the anatomical and chemical data, show that all the species of *Nanarepenta* belong to the Dioscoreaceae family. However, as it occurs in the rest of the genera of the family, there are not evidences that enable the complete distinction among them.

On the other hand, the morphological, palynological and cytological data enable to infer the phylogeny up to the species level. Unfortunately, in some cases, several species from other genera in the family share the same features and consequently it does not allow a definite comparison among the different taxa included in this work.

The phylogenetic analysis shows that *Nanarepenta* forms a monophyletic group along with *Epipetrum*. However; it is considered that *Nanarepenta* might be postulated as a different group, by showing a unique

combination of characters that is not present in some other lineages of the family (prostrate or semitwining habit, fleshy capsules, voluminous ellipsoid to rhombic seeds that do not have a wing and a chromosome number of $2n = 24$). Thus, its definition as a natural group depends on the availability of true synapomorphies, which were not found in this study, due to the lack of comparative information in *Nanarepenta* and especially in the remaining genera of Dioscoreaceae.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN

La familia Dioscoreaceae se ha caracterizado por la dificultad para ser delimitada taxonómicamente. Existen trabajos en donde grupos diversos han sido segregados en calidad de diferentes familias, por ejemplo Petermaniaceae, Trichopodaceae, entre otras, u otros casos en los cuales la concepción y diferenciación entre los géneros es imprecisa y varía entre los diferentes autores (Schubert, 1987). En la actualidad, se reconocen dos subfamilias de Dioscoreaceae: Dioscoreoideae (que incluye los géneros *Borderea* Miede., *Dioscorea* L., *Epipetrum* Phil., *Hyperocarpa* (Kunth) Barroso & Guimaraes, *Nanarepenta* Matuda, *Rajania* L. y *Tamus* L.) que se caracteriza por poseer flores unisexuales y *Stenom. eridoideae* (incluye los géneros *Avetra* y *Stenomeris*) que presenta flores bisexuales.

Como parte de esta problemática taxonómica de la familia, se ha señalado la existencia de diversas agrupaciones de especies que podrían representar linajes particulares. Estos son los casos de los géneros *Borderea*, *Epipetrum*, *Hyperocarpa* y *Nanarepenta*, cuyo estado taxonómico está aún en discusión, y han sido tratadas como géneros independientes por algunos autores (Barroso *et al.*, 1974; Cedron *et al.*, 1995; García y Antor, 1995; García *et al.*, 1995; Téllez y Dávila, en prensa), y en caso contrario como parte del género *Dioscorea* (Knuth, 1924).

Nanarepenta que es uno de estos grupos, está formado exclusivamente por especies mexicanas. Aunque en la actualidad se reconoce una sola especie para el género, algunas especies consideradas en *Dioscorea*, deben incluirse en *Nanarepenta* por compartir atributos morfológicos, de acuerdo con Matuda (1961). Este género ha sido relacionado al género Chileno *Epipetrum*, principalmente por su hábito postrado.

Nanarepenta como se circunscribe aquí, incluye cinco especies. El grupo inicialmente fue caracterizado por Matuda (1961) con base en combinaciones de caracteres no presentes en otras líneas de la familia Dioscoreaceae,

combination of characters that is not present in some other lineages of the family (prostrate or semitwining habit, fleshy capsules, voluminous ellipsoid to rhombic seeds that do not have a wing and a chromosome number of $2n = 24$). Thus, its definition as a natural group depends on the availability of true synapomorphies, which were not found in this study, due to the lack of comparative information in *Nanarepenta* and especially in the remaining genera of Dioscoreaceae.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN

La familia Dioscoreaceae se ha caracterizado por la dificultad para ser delimitada taxonómicamente. Existen trabajos en donde grupos diversos han sido segregados en calidad de diferentes familias, por ejemplo Petermaniaceae, Trichopodaceae, entre otras, u otros casos en los cuales la concepción y diferenciación entre los géneros es imprecisa y varía entre los diferentes autores (Schubert, 1987). En la actualidad, se reconocen dos subfamilias de Dioscoreaceae: Dioscoreoideae (que incluye los géneros *Borderea* Miede., *Dioscorea* L., *Epipetrum* Phil., *Hyperocarpa* (Kunth) Barroso & Guimaraes, *Nanarepenta* Matuda, *Rajania* L. y *Tamus* L.) que se caracteriza por poseer flores unisexuales y Stenomerioidae (incluye los géneros *Avetra* y *Stenomeres*) que presenta flores bisexuales.

Como parte de esta problemática taxonómica de la familia, se ha señalado la existencia de diversas agrupaciones de especies que podrían representar linajes particulares. Estos son los casos de los géneros *Borderea*, *Epipetrum*, *Hyperocarpa* y *Nanarepenta*, cuyo estado taxonómico está aún en discusión, y han sido tratadas como géneros independientes por algunos autores (Barroso *et al.*, 1974; Cedron *et al.*, 1995; García y Antor, 1995; García *et al.*, 1995; Téllez y Dávila, en prensa), y en caso contrario como parte del género *Dioscorea* (Knuth, 1924).

Nanarepenta que es uno de estos grupos, está formado exclusivamente por especies mexicanas. Aunque en la actualidad se reconoce una sola especie para el género, algunas especies consideradas en *Dioscorea*, deben incluirse en *Nanarepenta* por compartir atributos morfológicos, de acuerdo con Matuda (1961). Este género ha sido relacionado al género Chileno *Epipetrum*, principalmente por su hábito postrado.

Nanarepenta como se circunscribe aquí, incluye cinco especies. El grupo inicialmente fue caracterizado por Matuda (1961) con base en combinaciones de caracteres no presentes en otras líneas de la familia Dioscoreaceae,

algunos de estos reconocidos actualmente, siendo estos: su hábito postrado, erecto a semivoluble, la presencia de tres estambres, cápsulas carnosas y semillas elipsoides a romboides, con la testa con patrones geométricos rectangulares o cuadrados y número cromosómico $2n = 24$.

Por lo que con base en lo anterior, el principal problema por resolver es la monofilia y límites del género *Nanarepenta*, sobre las bases de estudios morfológicos, palinológicos, anatómicos, citogenéticos y químicos.

CAPÍTULO 2

ANTECEDENTES

La familia Dioscoreaceae ha sido ubicada en el orden Dioscoreales (Dahlgren *et al.*, 1985), conjuntamente con las Petermanniaceae, Smilacaceae, Taccaceae, Trichopodaceae y Trilliaceae con las cuales parece tener las relaciones más estrechas. Actualmente, la circunscripción genérica es inconsistente, ya que existen diferentes propuestas en forma aislada sin considerar a la familia en un contexto global (Uline, 1908; Knuth 1924; Al-Shehbaz y Schubert, 1987), por lo que se han considerado las propuestas de varios autores para circunscribir genéricamente a la familia para este estudio. Aquí, se incluyen las propuestas de Barroso *et al.* (1974), Dahlgren *et al.* (1985) y Al-Shehbaz y Schubert (1987) quienes consideran que la familia comprende a la subfamilia Dioscoreoideae, compuesta por los géneros *Borderea*, *Dioscorea*, *Epipetrum*, *Hyperocarpa*, *Nanarepenta*, *Rajania* y *Tamus* y la subfamilia Stenomeridoideae exclusivamente con los géneros *Avetra* y *Stenomeris*.

Debido a la carencia de una definición genérica aceptable dentro de la familia, actualmente algunos de los géneros no se reconocen categóricamente; entre estos están los géneros *Borderea*, *Epipetrum*, *Hyperocarpa*, *Nanarepenta* y algunas agrupaciones de especies que ahora están incluidas como secciones del género *Dioscorea* y que probablemente pudieran conformar grupos independientes.

El objeto de este estudio es la delimitación del género *Nanarepenta*, que se intenta distinguir sobre bases objetivas. Este género fue descrito por Matuda (1961), basado en *N. toluhana* como única especie, al cual relaciona con el género *Epipetrum* Phil., endémico de Chile. Posteriormente, el mismo autor describe una segunda especie *N. guerrerensis*, y anota que *Nanarepenta* se diferencia de *Dioscorea* por sus semillas carentes de un ala (Matuda, 1974).

algunos de estos reconocidos actualmente, siendo estos: su hábito postrado, erecto a semivoluble, la presencia de tres estambres, cápsulas carnosas y semillas elipsoides a romboides, con la testa con patrones geométricos rectangulares o cuadrados y número cromosómico $2n = 24$.

Por lo que con base en lo anterior, el principal problema por resolver es la monofilia y límites del género *Nanarepenta*, sobre las bases de estudios morfológicos, palinológicos, anatómicos, citogenéticos y químicos.

CAPÍTULO 2

ANTECEDENTES

La familia Dioscoreaceae ha sido ubicada en el orden Dioscoreales (Dahlgren *et al.*, 1985), conjuntamente con las Petermanniaceae, Smilacaceae, Taccaceae, Trichopodaceae y Trilliaceae con las cuales parece tener las relaciones más estrechas. Actualmente, la circunscripción genérica es inconsistente, ya que existen diferentes propuestas en forma aislada sin considerar a la familia en un contexto global (Uline, 1908; Knuth 1924; Al-Shehbaz y Schubert, 1987), por lo que se han considerado las propuestas de varios autores para circunscribir genéricamente a la familia para este estudio. Aquí, se incluyen las propuestas de Barroso *et al.* (1974), Dahlgren *et al.* (1985) y Al-Shehbaz y Schubert (1987) quienes consideran que la familia comprende a la subfamilia Dioscoreoideae, compuesta por los géneros *Borderea*, *Dioscorea*, *Epipetrum*, *Hyperocarpa*, *Nanarepenta*, *Rajania* y *Tamus* y la subfamilia Stenomeridoideae exclusivamente con los géneros *Avetra* y *Stenomeris*.

Debido a la carencia de una definición genérica aceptable dentro de la familia, actualmente algunos de los géneros no se reconocen categóricamente; entre estos están los géneros *Borderea*, *Epipetrum*, *Hyperocarpa*, *Nanarepenta* y algunas agrupaciones de especies que ahora están incluidas como secciones del género *Dioscorea* y que probablemente pudieran conformar grupos independientes.

El objeto de este estudio es la delimitación del género *Nanarepenta*, que se intenta distinguir sobre bases objetivas. Este género fue descrito por Matuda (1961), basado en *N. toluhana* como única especie, al cual relaciona con el género *Epipetrum* Phil., endémico de Chile. Posteriormente, el mismo autor describe una segunda especie *N. guerrerensis*, y anota que *Nanarepenta* se diferencia de *Dioscorea* por sus semillas carentes de un ala (Matuda, 1974).

El mismo Matuda (1961) señala la existencia de dos especies de la flora mexicana, *Dioscorea minima* B.L. Rob. & Seaton y *D. multinervis* Benth. (sección *Polyneuron* Uline), indicando que deben pertenecer al nuevo

género *Nanarepenta* y no a *Dioscorea*, primordialmente debido a su hábito postrado muy pequeño. Pero debido a la carencia de colecciones completas, no fue posible ubicarlas en el nuevo grupo propuesto por él.

Dioscorea multinervis fue descrita por Bentham en 1840, de colecciones hechas por Hartweg cerca de Morelia, Michoacán. Posteriormente, Schlechtendal en 1844 describe *D. nana* del Estado de México a partir de las colecciones de Schiede, sin embargo, este nombre ya había sido asignado a una especie sudamericana descrita por Poeppig, por lo que resultó ser un sinónimo taxonómico de *D. multinervis*. Recientemente, Schubert (1989) reduce *Nanarepenta toluicana* a la sinonimia de *D. multinervis*; sin embargo, el motivo de esta decisión no es claro.

En 1893 *Dioscorea minima* fue descrita por Robinson y Seaton, a partir de las colecciones hechas por C.G. Pringle, en Pátzcuaro, Michoacán. Un año después Sessé y Mociño proponen un nuevo nombre *D. pusilla*, basado en las mismas colecciones de Pringle, el cual fue ubicado como sinónimo del primer nombre propuesto.

Posteriormente, Schubert (1989) describe a *Dioscorea mcvaughii* a partir de colecciones realizadas por McVaugh en el estado de Nayarit. Este especie claramente difiere en muchos de los caracteres que definen a *Dioscorea* y en contraste posee las principales características de *Nanarepenta*, tales como su hábito herbáceo postrado a semierecto y semillas elipsoides carentes de la característica ala de las semillas de *Dioscorea*.

Finalmente, durante el desarrollo de un proyecto florístico en 1995, Ismael Calzada encontró una nueva especie, la cual de acuerdo con las características de su hábito semipostrado y sus semillas elipsoides, carentes de un ala, también debería quedar incluida en *Nanarepenta*.

Ya que el principal problema por resolver en este trabajo, es definir la existencia y límites taxonómicos del género *Nanarepenta*. El estudio está enfocado a revisar sistemática y comparativamente a las especies que han sido consideradas dentro de los límites del género. Así, para realizar este estudio se incluyen las dos especies originalmente descritas en *Nanarepenta* (*N. toluicana* y *N. guerrerensis*), la especie recientemente descubierta, considerada como nueva para la ciencia por el autor de este estudio y que, de acuerdo con sus caracteres, podría pertenecer a *Nanarepenta*. Asimismo, se incluyen dos especies más, que de acuerdo con sus características y los datos aportados en

otros estudios (Burkill, 1960; Schubert, 1968, 1989) podrían ser ubicadas en *Nanarepenta* (*Dioscorea minima* y *D. multinervis*). Por lo tanto, en este estudio se incluyen estas cinco especies que serán revisadas sistemáticamente.

CAPÍTULO 3

MÉTODO GENERAL

Aquí se incluyen las actividades de índole más general, como el trabajo de campo, la selección y cita de las exsiccata de todas las especies que fueron empleadas para los diversos estudios, indicando en cada caso el tipo de estudio realizado para cada uno de los taxa.

En el trabajo de campo se efectuaron 10 expediciones a los estados de Nayarit, Jalisco, Michoacán, Estado de México, Guerrero y Oaxaca, con el fin de recolectar las cinco especies incluidas comprendidas en el presente estudio. Se recolectaron individuos completos, con rizoma, tallos aéreos, hojas, flores, frutos y semillas. Algunas de las especies fueron encontradas en estado vegetativo; sin embargo, se recolectaron y cultivaron en condiciones de invernadero en la ciudad de México. Para los taxa seleccionados como grupos hermanos, se revisaron las colecciones de diversos herbarios y se obtuvieron muestras para los estudios palinológico y morfológico principalmente.

A continuación el cuadro 1 incluye todos los taxa revisados en este estudio, se nota el tipo de estudios en que fueron analizados, así como las exsiccata y colecciones en donde se encuentran depositadas representadas por su acrónimo correspondiente.

otros estudios (Burkill, 1960; Schubert, 1968, 1989) podrían ser ubicadas en *Nanarepenta* (*Dioscorea minima* y *D. multinervis*). Por lo tanto, en este estudio se incluyen estas cinco especies que serán revisadas sistemáticamente.

CAPÍTULO 3

MÉTODO GENERAL

Aquí se incluyen las actividades de índole más general, como el trabajo de campo, la selección y cita de las exsiccata de todas las especies que fueron empleadas para los diversos estudios, indicando en cada caso el tipo de estudio realizado para cada uno de los taxa.

En el trabajo de campo se efectuaron 10 expediciones a los estados de Nayarit, Jalisco, Michoacán, Estado de México, Guerrero y Oaxaca, con el fin de recolectar las cinco especies incluidas comprendidas en el presente estudio. Se recolectaron individuos completos, con rizoma, tallos aéreos, hojas, flores, frutos y semillas. Algunas de las especies fueron encontradas en estado vegetativo; sin embargo, se recolectaron y cultivaron en condiciones de invernadero en la ciudad de México. Para los taxa seleccionados como grupos hermanos, se revisaron las colecciones de diversos herbarios y se obtuvieron muestras para los estudios palinológico y morfológico principalmente.

A continuación el cuadro 1 incluye todos los taxa revisados en este estudio, se nota el tipo de estudios en que fueron analizados, así como las exsiccata y colecciones en donde se encuentran depositadas representadas por su acrónimo correspondiente.

Cuadro 1. Especies estudiadas en el presente trabajo.

TAXA	TIPO DE ESTUDIO	EXSICCATA*	REFER**
<i>Borderea pyrenaica</i> Miegévile	micromorfología de semillas morfología general, palinología	Retz s.n. (MEXU)	
<i>Dioscorea gillegosi</i> Matuda	morfología general	Medrano 5517 (MEXU)	
<i>Dioscorea cyphocarpa</i> B.L. Rob.	Palinología, morfología general	Pringle 10339 (MEXU)	
<i>Dioscorea festigiata</i> Phil.	Palinología	Philippi (B)	
<i>Dioscorea gaumeri</i> Kunth	palinología	Cabrera 7039 (MEXU)	
<i>Dioscorea lepida</i> C. Morton	palinología	Miller y Miller 981 (MEXU)	
<i>Dioscorea matudae</i> O. Téllez & B.G. Schub.	Palinología, morfología general	Tenorio 2265 (MEXU)	
<i>Dioscorea uceolata</i> Uline	palinología	Matuda 30146 (MEXU)	
<i>Dioscorea liebmannii</i> Uline	palinología	Matuda 3291 (MEXU)	
<i>Dioscorea floribunda</i> M. Martens & Galeotti	palinología	Téllez 3827 (MEXU)	
<i>Dioscorea tucanensis</i> Lundell	Palinología, morfología general	Matuda 2416 (MEXU)	
<i>Epipetrum b. lobum</i>	micromorfología de semillas morfología general	Worth y Morrison 16116 (B), Werdermann 866 (B)	
<i>Epipetrum humile</i> (Bert.) Phil.	micromorfología de semillas morfología general	Navas 3439 (B)	
<i>Hyperocarpus oreodoxa</i> (B.G. Schub.) O. Téllez	morfología general	McVaugh 16041 (MEXU)	
<i>Nanarepentis juxtahuacensis</i> O. Téllez & Dávila (ined.)	micromorfología de semillas morfología general, química anatomía, citología	Calzada 20197 (MEXU) Flores y Calzada 4680 (MEXU)	
<i>Nanarepentis mcvaughii</i> (B.G. Schub.) O. Téllez & Dávila (ined.)	micromorfología de semillas, palinología, anatomía, citología, química, morfología general	Téllez 10727 , 13027, 13080 (MEXU)	IG - 8308
<i>Nanarepentis minima</i> (B.L. Rob. & Seaton) O. Téllez & Dávila (ined.)	micromorfología de semillas morfología general anatomía, citología, química	Escobedo 992 (MEXU), Flores 4680 (MEXU), Jasso 1215 (MEXU), Matuda 38054 (MEXU), Martínez 1489 (MEXU), Téllez 13085, 13086 (MEXU)	IG - 8299 IG - 8300
<i>Nanarepentis toluicana</i> Matuda	micromorfología de semillas morfología general , química palinología, anatomía, citología,	Escobedo 1907 (MEXU), Reyes 339, 1757 (MEXU), Tenorio 843, 868 (MEXU), Téllez 13073, 13079 (MEXU)	IG - 8301 IG - 8303 IG - 8304 IG - 8302
<i>Nanarepentis guerrerensis</i> Matuda	anatomía, citología, química, micromorfología de semillas morfología general, palinología	Matuda 38470 (MEXU) Téllez y Flores 13070, 13076 (MEXU), Téllez 13081 (MEXU)	IG - 8305
<i>Rajania cordata</i> L.	micromorfología de semillas morfología general, palinología	Nicolson 2035 (MEXU)	IG - 8306
<i>Stenomeris d'oscureifolia</i> Planch.	micromorfología de semillas morfología general	Merrill 7301 (MO), Ramos y Edaño 45525 (B)	
<i>Tamus edulis</i> Lowe	micromorfología de semillas	Kunkel 12316 (MO)	
<i>Tamus communis</i> L.	micromorfología de semillas morfología general	Frost-Olsen 985 (MEXU), Verdcourt 4972 (K), Wursell 129 (MO)	

* Ejemplares herborizados depositados en los Herbarios indicados por los acrónimos.

** Número de registro en la colección palinológica del Instituto de Geología, UNAM.

Estudios morfológicos. Los datos para realizar el estudio morfológico general fueron obtenidos en su mayoría durante el desarrollo del estudio, básicamente de las colecciones vivas hechas durante el trabajo de campo; sin embargo, estos datos fueron complementados con aquellos de numerosos ejemplares depositados en diversos herbarios, tanto nacionales como del extranjero, y para algunos de los géneros distribuidos en otras partes del mundo, de la bibliografía.

Estudios anatómicos y químicos. Para este tipo de estudios se requirió de material vivo, recolectado durante las expediciones realizadas. Se recolectaron plantas completas para estudiar la anatomía de los diversos órganos. Para el estudio químico, inicialmente se analizaron las hojas y los rizomas, pero debido a que la concentración de los compuestos bajo estudio es mucho mayor en los rizomas, el estudio se concretó a estos últimos.

Estudios citogenéticos. Se recolectaron especímenes vivos de cada taxon y se mantuvieron en invernadero con el fin de obtener periódicamente, tanto botones florales como la parte apical de las raíces, para realizar los conteos meióticos y mitóticos, respectivamente.

Análisis fenético. Esta parte del estudio se basó primordialmente en los datos obtenidos de la literatura, en particular para aquellos taxa no disponibles en las colecciones. En el caso de las especies del género recolectadas en el campo, los datos se obtuvieron de material fresco.

Análisis cladístico. Para desarrollar este análisis los caracteres fueron observados en el material obtenido en su mayoría durante el desarrollo del estudio; sin embargo, estos fueron complementados con aquellos seleccionados de la bibliografía para algunos de los géneros que no se distribuyen en México.

Trabajo de herbario y gabinete. Se revisaron numerosas fuentes bibliográficas, en particular, las relacionadas con las disciplinas aplicadas y más específicamente las correspondientes a Dioscoreaceae. Las colecciones botánicas fueron consultadas y se solicitaron ejemplares en préstamos. Se revisaron alrededor de 150 exsiccata de las especies comprendidas en este estudio. El material revisado está depositado en los herbarios que se citan a continuación :

Herbario del Jardín Botánico y Museo Botánico de Berlín, Alemania.	(B)
Herbario del Museo Británico de Historia Natural, Londres, Inglaterra.	(BM)
Herbario de la Academia de Ciencias de California, California, EUA.	(CAS)

- Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. México. (ENCB)
- Herbario John G. Searle, Museo Field de Historia Natural, Chicago, Illinois, EUA. (F)
- Herbario del Instituto de Ecología. Centro Regional del Bajío, A.C., Michoacán, México. (IEB)
- Herbario de la Universidad Martin-Luther, Halle, Alemania (HAL)
- Herbarios de la Universidad de Harvard, Massachusetts, EUA. (HUH)
- Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara, Jalisco, México. (IBUG)
- Herbario de los Jardines Botánicos Reales de Kew, Londres, Inglaterra. (K)
- Herbario del Departamento de Plantas Superiores, Instituto Botánico Komarov de la Academia de Ciencias de la U.R.S.S. Leningrado, Rusia. (LE)
- Herbario Nacional de México. Instituto de Biología, UNAM, México. (MEXU)
- Herbario de la Universidad de Michigan, Ann Arbor, Michigan, EUA. (MICH)
- Herbario del Jardín Botánico de Missouri. Saint Luis Missouri, EUA. (MO)
- Herbario de la Universidad Estatal de Michigan, East Lansing, Michigan, EUA. (MSU)
- Herbario del Jardín Botánico de Nueva York, Nueva York EUA. (NY)
- Herbario del Departamento de Botánica. Universidad de Texas, Austin, EUA. (TEX)
- Herbario Metropolitano. Universidad Autónoma Metropolitana - Iztapalapa, México. (UAMIZ)
- Herbario Nacional de los Estados Unidos. Institución Smithsonian, Washington, DC, EUA. (US)
- Herbario del Instituto de Ecología A.C. Xalapa, Veracruz, México. (XAL)

CAPÍTULO 4

ANÁLISIS FENÉTICO

Con el fin de encontrar elementos que en forma objetiva pudiesen sustentar la idea de estudiar los cinco taxa encontrados en la revisión exhaustiva de la literatura y de los herbarios, se efectuó un análisis fenético. Este análisis incluye gran parte de la información morfológica que representa la mayoría de los atributos de las 65 secciones del género *Dioscorea*. Cada sección estuvo representada por los caracteres que las definen. Además se incluyeron representantes de los géneros *Borderea*, *Rajania* y *Tamus*, y los cinco taxa que de acuerdo con las características señaladas por Matuda (1961) podrían pertenecer a *Nanarepenta*. El estudio abarcó el uso de dos métodos numéricos complementarios: el análisis de conglomerados y la técnica de ordenación conocida como análisis de componentes

Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. México.	(ENCB)
Herbario John G. Searle, Museo Field de Historia Natural, Chicago, Illinois, EUA.	(F)
Herbario del Instituto de Ecología. Centro Regional del Bajío, A.C., Michoacán, México.	(IEB)
Herbario de la Universidad Martin-Luther, Halle, Alemania	(HAL)
Herbarios de la Universidad de Harvard, Massachusetts, EUA.	(HUH)
Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara, Jalisco, México.	(IBUG)
Herbario de los Jardines Botánicos Reales de Kew, Londres, Inglaterra.	(K)
Herbario del Departamento de Plantas Superiores, Instituto Botánico Komarov de la Academia de Ciencias de la U.R.S.S. Leningrado, Rusia.	(LE)
Herbario Nacional de México. Instituto de Biología, UNAM, México.	(MEXU)
Herbario de la Universidad de Michigan, Ann Arbor, Michigan, EUA.	(MICH)
Herbario del Jardín Botánico de Missouri. Saint Luis Missouri, EUA.	(MO)
Herbario de la Universidad Estatal de Michigan, East Lansing, Michigan, EUA.	(MSU)
Herbario del Jardín Botánico de Nueva York, Nueva York, EUA.	(NY)
Herbario del Departamento de Botánica. Universidad de Texas, Austin, EUA.	(TEX)
Herbario Metropolitano. Universidad Autónoma Metropolitana - Iztapalapa, México.	(UAMIZ)
Herbario Nacional de los Estados Unidos. Institución Smithsonian, Washington, DC, EUA.	(US)
Herbario del Instituto de Ecología A.C. Xalapa, Veracruz, México.	(XAL)

CAPÍTULO 4

ANÁLISIS FENÉTICO

Con el fin de encontrar elementos que en forma objetiva pudiesen sustentar la idea de estudiar los cinco taxa encontrados en la revisión exhaustiva de la literatura y de los herbarios, se efectuó un análisis fenético. Este análisis incluye gran parte de la información morfológica que representa la mayoría de los atributos de las 65 secciones del género *Dioscorea*. Cada sección estuvo representada por los caracteres que las definen. Además se incluyeron representantes de los géneros *Borderea*, *Rajania* y *Tamus*, y los cinco taxa que de acuerdo con las características señaladas por Matuda (1961) podrían pertenecer a *Nanarepenta*. El estudio abarcó el uso de dos métodos numéricos complementarios: el análisis de conglomerados y la técnica de ordenación conocida como análisis de componentes

principales (PCA). Ambos métodos fueron aplicados utilizando los programas que componen el paquete NTSYS-PC versión 1.8 (Rohlf, 1993). En el análisis se incluyeron 75 taxa y 38 caracteres morfológicos (Cuadro 2).

Cuadro 2. Lista de caracteres y sus estados empleados en el análisis numérico.

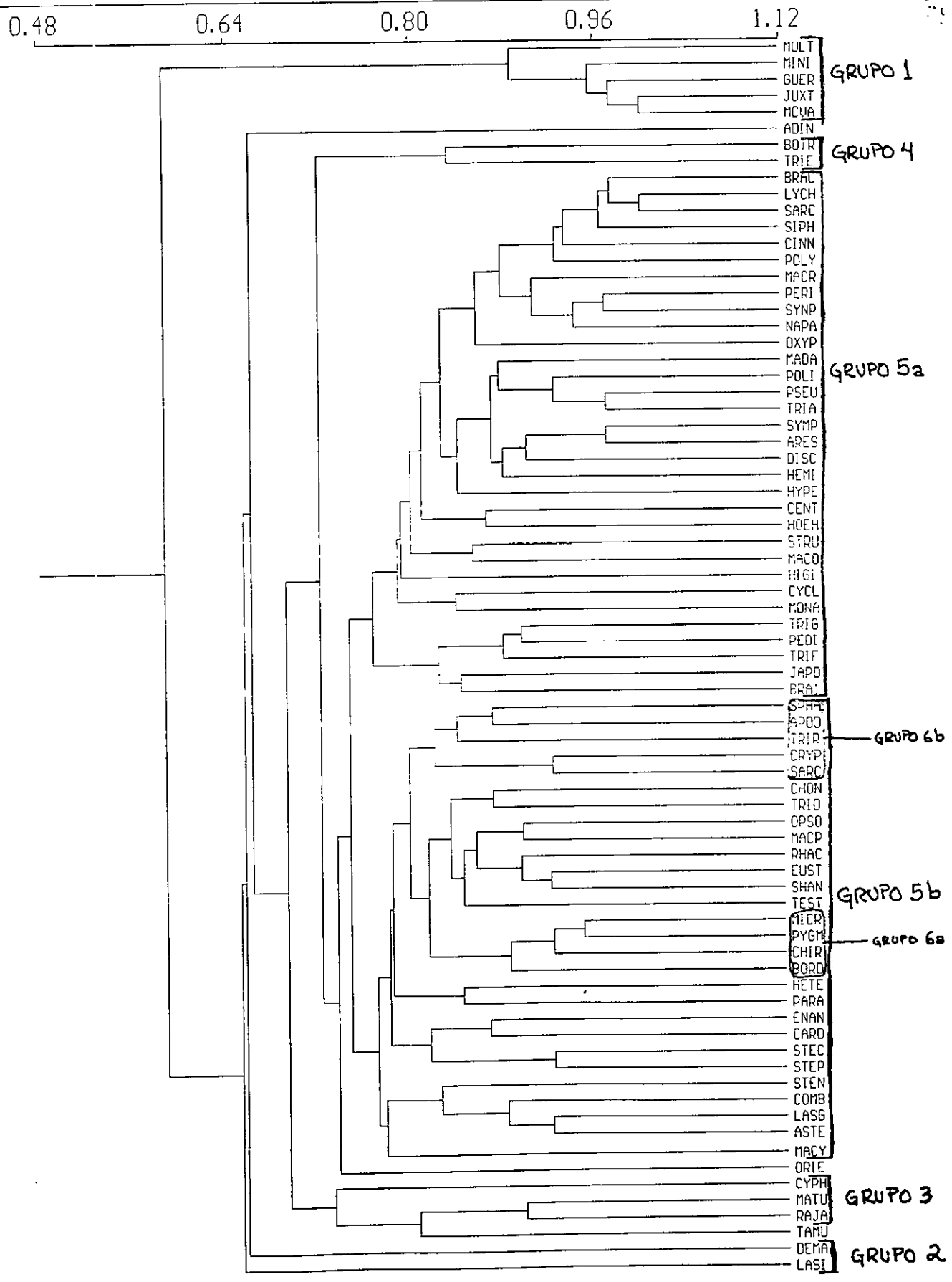
1 - TIPO DE ESTRUCTURA SUBTERRANEA:	0 - tubérculo; 1 - rizoma
2 - POSICION DE LA PARTE SUBTERRANEA:	0 - hipogea; 1 - epigea
3 - BULBILOS:	0 - presentes; 1 - ausentes
4 - HABITO:	0 - trepador; 1 - postrado
5 - DIRECCION DE TREPADO DE TALLOS:	0 - levovolubles; 1 - dextrovolubles
6 - TALLOS:	0 - alados; 1 - no alados
7 - TALLOS:	0 - armados; 1 - inermes
8 - ARREGLO DE LAS HOJAS:	0 - alternas; 1 - opuestas
9 - DIVISION DE LAS HOJAS:	0 - simples; 1 - lobadas; 2 - compuestas
10 - FORMA DE LAS HOJAS:	0 - cordadas; 1 - lanceoladas; 2 - lineares
11 - PELUCOSIDAD DE LAS HOJAS:	0 - glabras; 1 - pubescentes
12 - NUMERO DE NERVADURAS:	0 - una-cinco; 1 - siete-nueve; 2 - once-trece
13 - NERVADURAS:	0 - lisas; 2 - dentadas
14 - TIPO DE INFLORESCENCIA:	0 - racemosas; 1 - cimosas
15 - ESTADO DE LA INFLORESCENCIA:	0 - no reducido; 1 - reducido
16 - EJE DE LA INFLORESCENCIA:	0 - recto; 1 - fractiflexo
17 - FUSION DE TEPALOS:	0 - libres; 1 - unidos
18 - ESTAMBRES NUMERO:	0 - seis; 1 - tres; 2 - uno
19 - ESTAMINODIOS EN FLORES ESTAMINADAS:	0 - presentes; 1 - ausentes
20 - FUSION DE ESTAMBRES:	0 - libres; 1 - unidos
21 - POSICION DE ESTAMBRES:	0 - extrorsos; 1 - introrsos; 2 - antrorsos
22 - FUSION DE ANTERAS:	0 - conadas; 1 - libres
23 - ESTAMINODIOS EN FLORES PISTILADAS:	0 - presentes; 1 - ausentes
24 - PISTILODIO:	0 - presente; 1 - ausente
25 - TIPO DE PISTILODIO:	0 - columnar; 1 - cónico
26 - TIPO DE ESTILOS:	0 - libres; 1 - connados en una columna
27 - NUMERO DE ESTILOS:	0 - tres; 1 - seis
28 - FORMA DE LOS ESTILOS:	0 - filiformes; 1 - crenados; 2 - circular
29 - TAMAÑO DE LOS PEDUNCULOS:	0 - cortos (< 3 mm); 1 - largos (ca. 8-10 mm)
30 - CONSISTENCIA DEL FRUTO:	0 - seco; 1 - carnoso
31 - TIPO DE FRUTO:	0 - capsula; 1 - cápsula modificada; 2 - baya; 3 - sámara
32 - PROPORCION FRUTO:	0 - más ancho que largo; 1 - más largo que ancho; 2 - tan ancho como largo
33 - TEXTURA DEL FRUTO:	0 - liso; 1 - verrugoso
34 - PELOSIDAD DEL FRUTO:	0 - glabro; 1 - pubescente
35 - FORMA DE LAS SEMILLAS:	0 - aplanadas; 1 - globosas o elipsoidales
36 - TESTA DE LAS SEMILLAS:	0 - semilisa; 1 - reticulada
37 - NUMERO DE SEMILLAS POR FRUTO:	0 - una; 1 - seis; 2 - doce; 3 - más de 30
38 - POSICION DEL ALA DE LA SEMILLA:	0 - periférica; 1 - basal; 2 - apical; 3 - sin ala

Se formó una matriz básica de datos (MBD) de 38 x 75 en la cual las hileras fueron los caracteres y las columnas los OTU's (Unidades Operativas Taxonómicas) (Cuadro 3). Para el análisis de conglomerados, se calculó una matriz de disimilitud de distancia entre OTU's a partir de la MBD. La representación de los 75 OTU's en espacios multidimensionales de caracteres fueron hechas por medio de un análisis de componentes principales (ACP). Para el ACP se calculó una nueva matriz de disimilitud por correlación. Los valores y vectores Eigen fueron computados. Asimismo, se obtuvo un fenograma como resultado del análisis de conglomerados de los 75 OTU's.

En el fenograma (Fig. 1), la primera agrupación importante (**grupo 1**) y que está completamente independiente del resto de los taxa revisados, considera a los representantes de *Nanarepenta* que pertenecen al grupo bajo estudio, **MULT** (*Dioscorea multinervis* = *Nanarepenta toluicana*), **MINI** (*D. minima* = *N. minima*), **GUER** (*N. guerrerensis*), **JUST** (*N. juxtlahuacensis*) y **MCVA** (*D. mcvaughii* = *N. mcvaughii*). Posteriormente, se aprecian diversas agrupaciones de taxa que quedan segregadas y aisladas sin un patrón aparente (**grupo 2**), tales como **LASI** (sect. *Lasiophyton*), **DEMA** (sect. *Dematostemon*) y **ADIN** (sect. *Adinostemon*). Una tercera agrupación (**grupo 4**) está compuesta por **CYPH** (*Dioscorea cyphocarpa*), **MATU** (*D. matudae*), **TAMU** (*Tamus*) y **RAJA** (*Rajania*), que conforman una porción de interés en el fenograma, ya que agrupa a dos géneros y a otras dos especies de dos secciones de *Dioscorea* muy distintas al grueso de este género. Inmediatamente a la agrupación anterior, se encuentra el **grupo 3** proveniente de dos secciones cercanamente relacionadas entre sí, **BOTR** (sect. *Botryosicyos*) y **TRIE** (sect. *Triephorostemon*) de acuerdo con Knuth (1924). La sección Orientali-Asiaticae (**ORIE**) se arregla aisladamente sin motivo o respuesta aparente. Finalmente se conforma un gran grupo con 63 componentes que representan básicamente el resto del género *Dioscorea* (**grupo 5**). En este último grupo se forman dos grandes subgrupos (**grupos 5a** y **b**), con varias ramas, en donde varias de las secciones se reúnen de acuerdo con Knuth (1924). En estas ramas hay diversos grupos, por ejemplo el formado por **CHIR** (sect. *Chyrophyllon*), **PYGM** (sect. *Pygmaephyton*), **MICR** (sect. *Microdioscorea*) y **BORD** (*Borderea*) (**grupo 6a**), y otro por **SPHA** (sect. *Sphaerantha*), **APOD** (sect. *Apodostemon*), **TRIR** (sect. *Triapodandra*), **CRYP** (sect. *Cryptantha*) y **SARC** (sect. *Sarcantha*) (**grupo 6b**). Parece pertinente indicar que varias de las agrupaciones terminales más pequeñas guardan congruencia, con el esquema propuesto de Knuth (1924), ya que las secciones que las componen están relacionadas entre sí, sin embargo, algunas se agrupan en ocasiones con elementos con los cuales parecen no ser semejantes.

Es importante señalar que el sustento de la primera agrupación del fenograma, se explica con el análisis de componentes principales. Los tres primeros componentes principales explican sólo el 33.44% de la variación (Cuadro 4). Este bajo valor tal vez se debe a la reducida cantidad de caracteres utilizados en el análisis, en relación con el

g. 1. Similitud de los géneros de Dioscoreace.



número de OTU's. Desafortunadamente, no fue posible obtener mayor información para los 75 taxa incluidos en el análisis, ya que tienen una distribución a nivel mundial y diferente grado de conocimiento taxonómico.

Los caracteres que en su mayoría explican la variación morfológica existente en el grupo analizado se muestran en el cuadro 4. En términos generales, estos caracteres son de tipo reproductivo, ya que se incluyen atributos de semillas, frutos, flores e inflorescencias. Aquí es importante indicar que algunos de los principales caracteres que explican la variación son los que tradicionalmente han sido empleados para diferenciar a varios de los géneros dentro de la familia, incluyendo en este caso al género *Nanarepenta* de acuerdo con Matuda (1961). Entre estos caracteres indicados principalmente están aquellos relacionados con las semillas y el tipo de fruto y que son discutidos en mayor detalle posteriormente.

Cuadro 4. Resultados del Análisis de Componentes Principales.

COORDENADAS	VARIACION (%)	VARIACION ACUMULADA (%)	CARACTERES	VALORES
1er. Componente	17.75	17.75	35 - semillas planas o globosas	0.92618
			30 - frutos secos o carnosos	0.89211
			36 - semillas semilisas o ruguladas	0.87033
2o. componente	8.43	26.18	18 - número de estambres (1;3;6)	0.75744
			27 - estilos 3 o 6	0.67434
			24 - pistilodio presente o ausente	0.66366
3er. Componente	7.26	33.44	29 - pedúnculos cortos o largos	0.77959
			31 - tipo de fruto (cápsula; sámara; baya; cápsula modificada)	0.73375

Al graficar los componentes principales 1 vs. 2 y 1 vs. 3 se obtuvieron agrupamientos parecidos entre sí. Las representaciones bidimensional (Fig. 2-3) y tridimensional (Fig. 4) de caracteres, muestran la marcada separación de **MULT** (*Dioscorea multinervis* = *Nanarepenta toluicana*), **MINI** (*D. minima* = *N. minima*), **GUER** (*N. guerrerensis*), **JUXT** (*N. juxtlahuacensis*) y **MCVA** (*D. mcvaughii* = *N. mcvaughii*) correspondientes al grupo *Nanarepenta*, del resto de las secciones de *Dioscorea* y de los géneros **RAJA** (*Rajania*) y **TAMU** (*Tamus*) empleados en el análisis. Es pertinente señalar que entre dos de las especies de *Nanarepenta* no hay diferenciación en su representación en las gráficas bi y tridimensionales, debido a que el tipo y número de caracteres empleados en el análisis son muy generales y no permitieron diferenciar a todas las especies de este grupo tajantemente, por lo que al menos dos de ellas (*N. mcvaughii* y *N. juxtlahuacensis*) se encuentran en el mismo nivel o plano.

MXPLOT

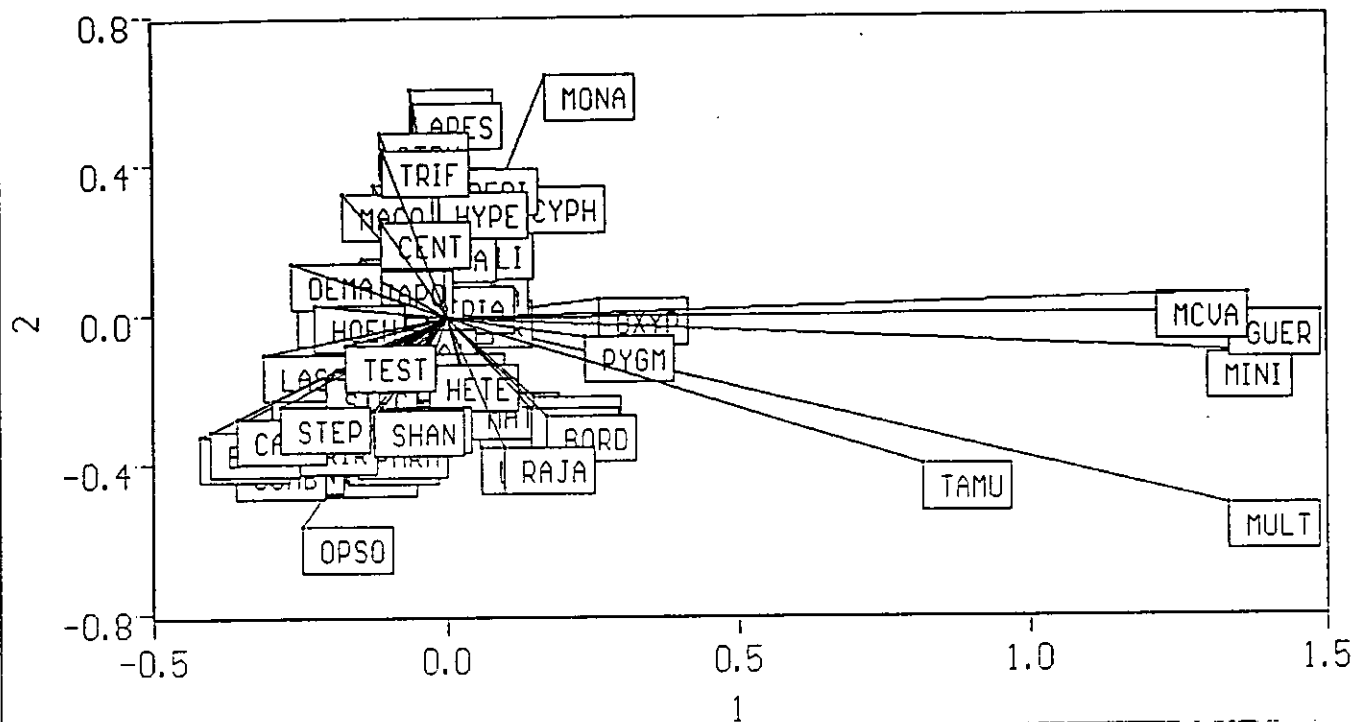


Figura 2. Representación bidimensional de Componentes principales 1 y 2.

MXPLOT

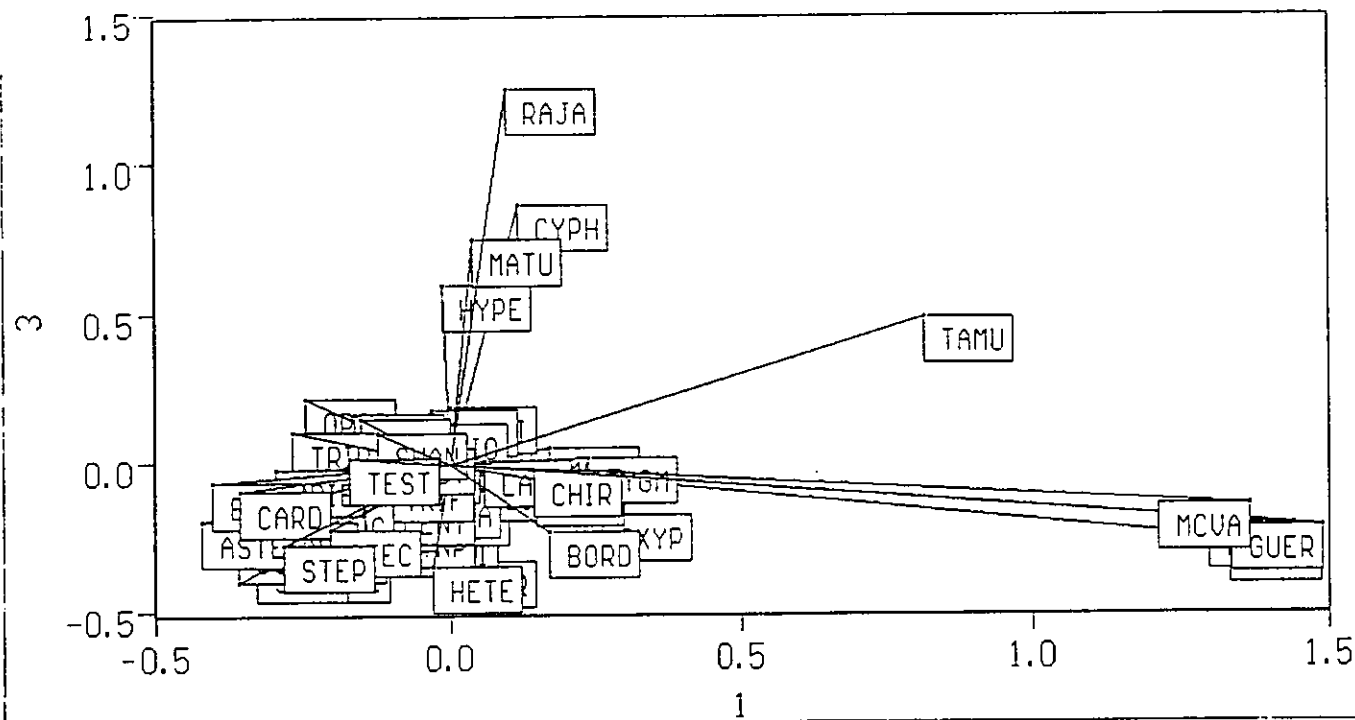
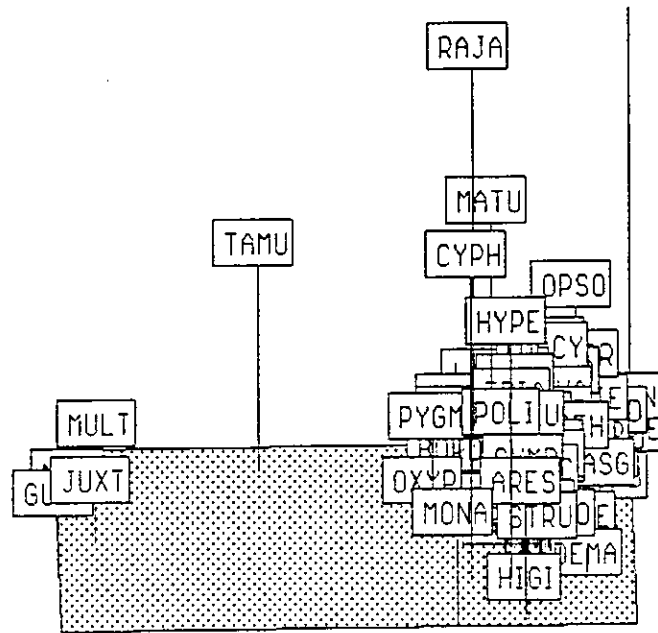


Figura 3. Representación bidimensional de Componentes principales 1 y 3.



a=181 b= 30 r=99.0

Figura 4. Representación tridimensional del análisis fenético de Dioscoreaceae.

JUSTIFICACIÓN

De acuerdo con estos resultados, se concluye que existe un conjunto de caracteres relacionados con la morfología de las semillas, del fruto y de las flores, que agrupan fenéticamente a las especies estudiadas del género *Nanarepenta*. En primer lugar se observa que la separación del grupo *Nanarepenta* en el fenograma es clara, con respecto al resto de los taxa considerados, aún de los géneros cercanos como *Dioscorea*, *Epipetrum*, *Rajania* y *Tamus*. De acuerdo con el cuadro 4, el primer componente principal agrupa los caracteres que explican en su mayoría la variación y los cuales coinciden con los propuestos por Matuda (1961) para diferenciar al género *Nanarepenta*, al menos de los géneros *Dioscorea* y *Epipetrum*, que aparentemente son los más relacionados a éste. Esta distinción ya ha sido señalada anteriormente por diversos autores, quienes consideran que debido a su característico hábito postrado y sus semillas voluminosas y carentes de un ala, podría representar un taxon diferente (Burkill, 1960; Matuda, 1961; Schubert, 1968).

Los resultados del análisis de componentes principales fueron semejantes con los obtenidos en el análisis de conglomerados. Asimismo, es interesante señalar que gran parte de los caracteres que resultaron informativos en este análisis (ACP)(semillas aplanadas o globosas, frutos secos o carnosos, semillas lisas o semirugosas, pedúnculos largos o cortos y el tipo de fruto), son algunos de los que han sido empleados tradicionalmente para establecer las diferencias entre la mayoría de los géneros reconocidos para la familia Dioscoreaceae (*Avetra*, *Borderea*, *Dioscorea*, *Epipetrum*, *Hyperocarpa*, *Nanarepenta*, *Rajania*, *Stenomeris* y *Tamus*). En forma adicional, este análisis muestra que existen otros caracteres, tales como el número de estambres (1;3;6), estilos (3 o 6) y pistilodio presente o ausente, que no habían sido considerados anteriormente y que resultaron ser importantes.

El análisis justifica la hipótesis de trabajo que *Nanarepenta* constituye una entidad taxonómica genérica diferente a *Borderea*, *Dioscorea*, *Epipetrum*, *Rajania* y *Tamus*. Por lo anterior, a partir de este análisis se determinó estudiar a *Nanarepenta* bajo esta hipótesis de trabajo y sólo como punto de partida, para generar un planteamiento taxonómico en donde las relaciones filogenéticas de *Nanarepenta* y las especies que lo conforman se determinen sobre bases objetivas. Por lo anterior, durante el resto del trabajo las especies se consideran como miembros de *Nanarepenta* y en consecuencia se usan los nombres bajo este género.

OBJETIVO GENERAL DEL TRABAJO

El objetivo principal del presente estudio, es llevar a cabo una revisión para definir el estado taxonómico del género *Nanarepenta* Matuda y sus relaciones, sometiénolo a un análisis filogenético, con base en la información generada por estudios morfológicos, palinológicos, citológicos, geográficos, anatómicos y fitoquímicos, para definir si se trata de un grupo monofilético y definir sus límites.

METAS A ALCANZAR EN EL TRABAJO

- Contribuir al entendimiento de la taxonomía y evolución de la familia Dioscoreaceae.
- Describir los resultados obtenidos en cada uno de los estudios aplicados a grupo bajo estudio (palinología, anatomía, química, citogenética, morfología y micromorfología)..
- Determinar el nombre correcto para cada taxon.
- Resolver los problemas nomenclaturales existentes, reconociendo las sinonimias existentes.
- Describir a cada uno de los taxa resultantes (género y especies) en su caso.
- Elaborar claves para su identificación.
- Brindar la información acerca de la distribución geográfica y preferencias ecológicas de cada taxon.
- Anotar datos de usos y nombres comunes que se registren.
- Reconocer los caracteres y sus estados que tengan bases taxonómicas para el análisis filogenético.

CAPÍTULO 5

ESTUDIOS MORFOLÓGICOS

En este capítulo se describen y discuten la macromorfología y la micromorfología del género *Nanarepenta*, haciendo énfasis en aquellos caracteres que se consideran de importancia taxonómica.

OBJETIVO GENERAL DEL TRABAJO

El objetivo principal del presente estudio, es llevar a cabo una revisión para definir el estado taxonómico del género *Nanarepenta* Matuda y sus relaciones, sometiéndolo a un análisis filogenético, con base en la información generada por estudios morfológicos, palinológicos, citológicos, geográficos, anatómicos y fitoquímicos, para definir si se trata de un grupo monofilético y definir sus límites.

METAS A ALCANZAR EN EL TRABAJO

- Contribuir al entendimiento de la taxonomía y evolución de la familia Dioscoreaceae.
- Describir los resultados obtenidos en cada uno de los estudios aplicados a grupo bajo estudio (palinología, anatomía, química, citogenética, morfología y micromorfología)..
- Determinar el nombre correcto para cada taxon.
- Resolver los problemas nomenclaturales existentes, reconociendo las sinonimias existentes.
- Describir a cada uno de los taxa resultantes (género y especies) en su caso.
- Elaborar claves para su identificación.
- Brindar la información acerca de la distribución geográfica y preferencias ecológicas de cada taxon.
- Anotar datos de usos y nombres comunes que se registren.
- Reconocer los caracteres y sus estados que tengan bases taxonómicas para el análisis filogenético.

CAPÍTULO 5

ESTUDIOS MORFOLÓGICOS

En este capítulo se describen y discuten la macromorfología y la micromorfología del género *Nanarepenta*, haciendo énfasis en aquellos caracteres que se consideran de importancia taxonómica.

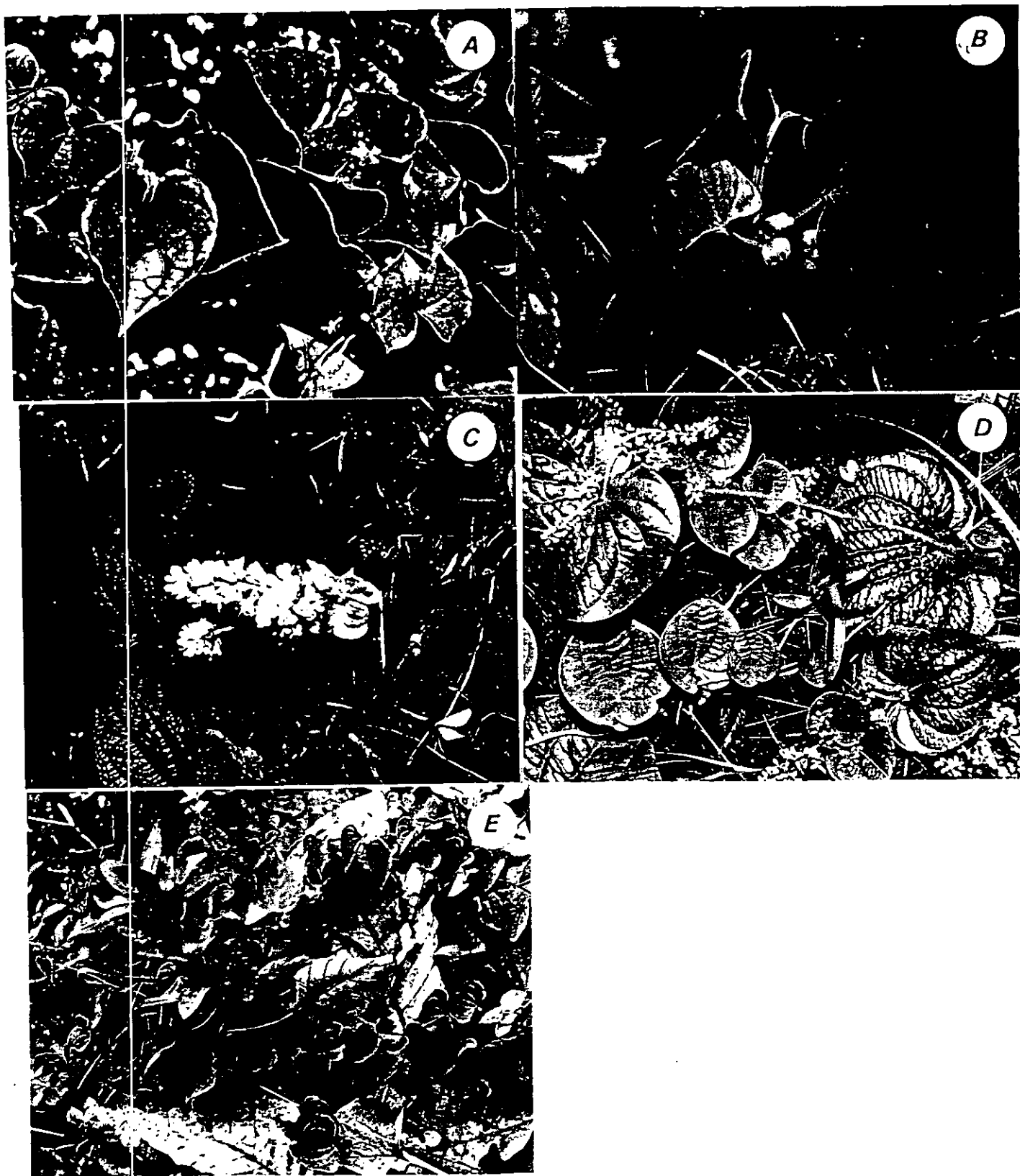


Figura 5. Hábito de las especies de *Nanarepenta*. a) *N. guerrerensis*. b) *N. juxtlahuacensis*. c) *N. mcvaughii*. d) *N. minima*. e) *N. tolucana*. Reducidas aproximadamente al 50%.

MACROMORFOLOGIA GENERAL

HÁBITO

Una de las características importante para la definición del grupo *Nanarepenta* ha sido el hábito. A diferencia del característico hábito trepador de más del 95% de las especies de Dioscoreaceae, el grupo bajo estudio presenta hábito herbáceo erecto, postrado o ligeramente voluble. Sin embargo, este carácter postrado se observa al menos en tres líneas evolutivas más dentro de la familia. En Europa, lo presenta el género *Borderea*, compuesto por *B. pyrenaica* y *B. chouardii*, especies endémicas de los Pirineos en Francia y España. En América, se encuentra en el género *Epipetrum*, endémico de Chile y compuesto por tres especies, así como en cuatro secciones de *Dioscorea* distribuidas principalmente en los Andes sudamericanos (*Microdioscorea*, *Pedicellatae*, *Pigmaeophyton* y *Chyrophyllon*). La presencia de este carácter en diversas líneas evolutivas de la familia está aparentemente propiciado por las condiciones ambientales y, de acuerdo con Burkill (1960), representa eventos paralelos.

Los individuos de las cinco especies mexicanas de *Nanarepenta* varían, en cuanto al hábito se refiere dentro de un intervalo estrecho, siendo básicamente postradas, excepto *N. guerrerensis* y *N. juxtlahuacensis*, que pueden ser postradas, pero con tendencia al hábito trepador, comportándose como volubles. En particular, *N. minima* y *N. toluicana* son las especies característicamente postradas, mientras que *N. mcvaughii* puede ser postrada pero comúnmente es erecta y alcanza una altura de 10-20 cm (Fig. 5a-e).

RIZOMA

Las estructuras subterráneas de *Nanarepenta*, al igual que en la mayoría de las especies mexicanas de *Dioscorea*, son los rizomas, aunque en este último género también se presentan los tubérculos. Los rizomas pueden ser de gran tamaño y tener variadas formas, como en numerosas especies de *Dioscorea* con seis estambres; sin embargo, entre las especies de *Dioscorea* de tres estambres, el rizoma presenta un tamaño reducido y menor variación de formas. En general, no supera los 15-20 cm de largo y/o diámetro y comúnmente es circular a subgloboso, elipsoidal o alargado con ramificaciones sin forma definida.

El tipo de rizoma es de utilidad desde el punto de vista taxonómico. En *Nanarepenta guerrerensis* y *N. mcvaughii* (Fig. 6b y c), el rizoma es alargado, con crecimiento longitudinal horizontal, pero las ramas no presentan

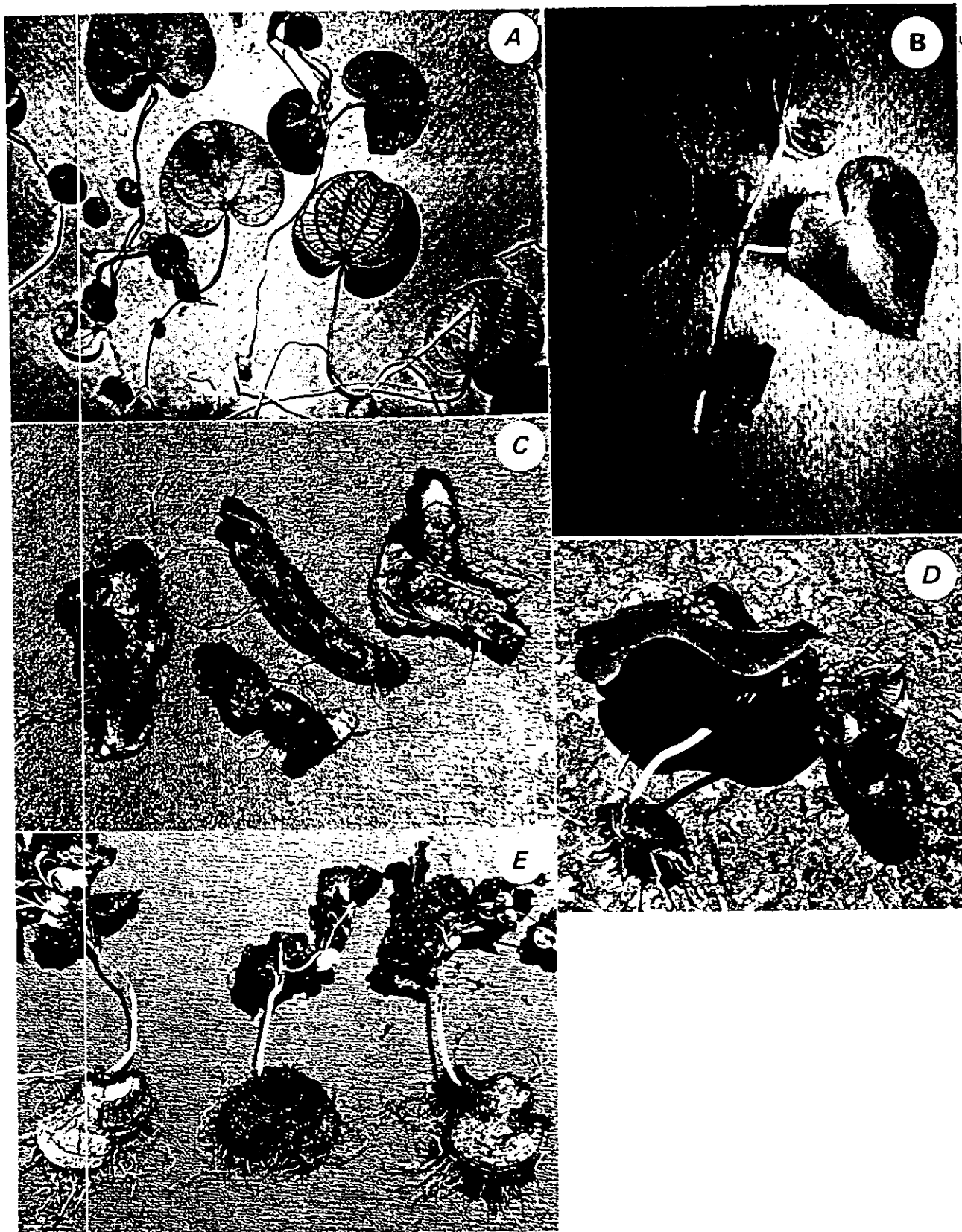


Figura 6. Acercamiento de los rizomas de las especies de *Nanarepenta*. a) *N. minima*. b) *N. mcvaughii*. c) *N. guerrerensis*. d) *N. toluicana*. e) *N. juxtlahuacensis*. Reducidos aproximadamente $\frac{1}{4}$ de su tamaño original.

una forma y grosor definidos (amorfo) y además presentan diversas ramificaciones. En *N. mcvaughii* tiende a ser frágil, de 3-5 cm de largo y con la corteza muy lisa, mientras que en *N. guerrerensis* es de mayor talla, mide entre 4-20 cm y tiene la corteza rugosa. En las tres especies restantes del grupo, *N. juxtlahuacensis*, *N. minima* y *N. toluhana* (Fig. 6a, d y e) el rizoma es suborbicular a elipsoidal, prácticamente no ramificado pero en ocasiones ligeramente lobulado. castaño claro a rojizo; sin embargo, en las dos primeras alcanza de 2-4 cm mientras que en la tercera puede medir hasta 10 cm de diámetro.

HOJAS

Las hojas dentro de este grupo presentan diversas características entre las especies que lo conforman, así como otros géneros de la familia. La forma varía muy poco intra e interespecíficamente, en general son ovadas a casi orbiculares, con el seno basal cordado y el ápice agudo a acuminado y en ocasiones los lóbulos basales se sobreponen. Las nervaduras en general, como en el resto de la familia, tienen un patrón campilódromo y varían en número de 7-13, intervalo que se sobrepone en la mayor parte de las especies.

En el caso de *Nanarepenta*, las hojas son semejantes en general. En el caso de los caracteres de las nervaduras *N. mcvaughii*, *N. minima*, *N. juxtlahuacensis* y *N. guerrerensis* presentan 7-9 nervaduras, mientras que *N. multinervis* tiene 7-13. Sin embargo, existen algunos estados de carácter específicos de la hoja que diferencian a las especies. Las nervaduras de *N. toluhana* son lisas o casi lisas, mientras que las de *N. minima* y *N. mcvaughii* presentan pequeñas prominencias (serradas o denticuladas). En contraste, las nervaduras de *N. juxtlahuacensis* y *N. guerrerensis* son marcada dentado-serruladas (Fig. 7a-e).

Los estomas están presentes en todas las especies, no sólo de *Nanarepenta*, sino de todos los géneros de la familia Dioscoreaceae (Fig. 8a-e), estos son anomocíticos y sólo varían ligeramente en tamaño. Existen al menos dos diferentes tipos de glándulas en la superficies abaxial y adaxial de las hojas de los géneros de la familia Dioscoreaceae. El primero son glándulas capitadas multicelulares (6-8 células) y un talo o pedículo, el cual es común en todas las especies de la subfamilia Dioscoreoideae. En contraste, en la subfamilia Stenomeridoideae se presentan glándulas bicelulares (*Stenomeris*), mientras que en el caso *Avetra* no se han observado glándulas (Ayensu, 1972). Adicionalmente, existe otro tipo glandular, como los nectarios extraflorales presentes en pocas especies de *Dioscorea* y un último tipo presente sólo en la sección *Opsophyton* de glándulas internas en el mesófilo, en el ápice de las hojas (Ayensu, 1972).

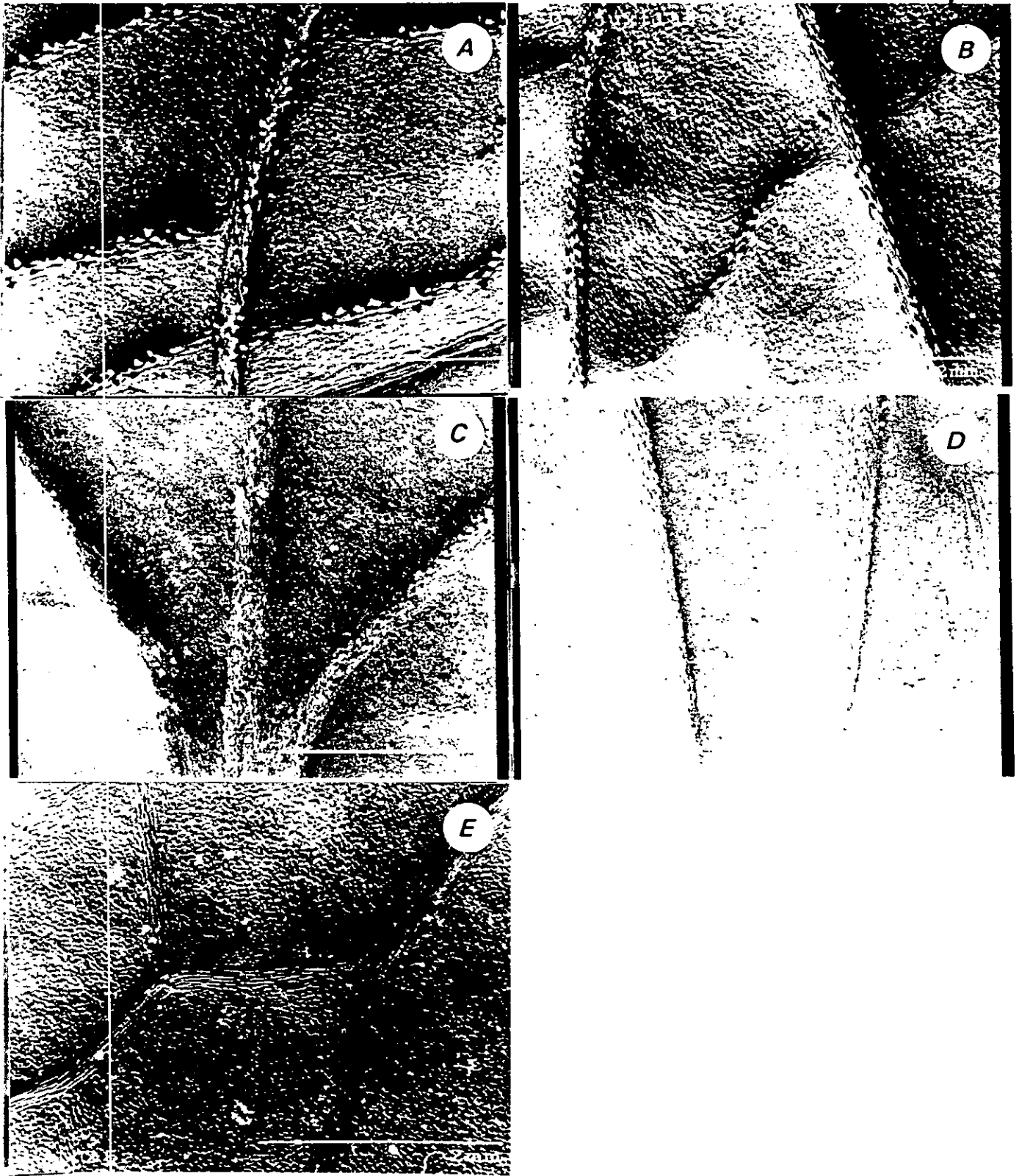


Figura 7. Nervaduras de la superficie abaxial en las especies de *Nanarepenta*. a) *N. guerrerensis*, pronunciadamente denticuladas a serradas. b) *N. juxtlahuacensis*, denticuladas. c) *N. mcvaughii*, ligeramente denticuladas. d) *N. minima*, semilisas. e) *N. toluicana*, semilisas.

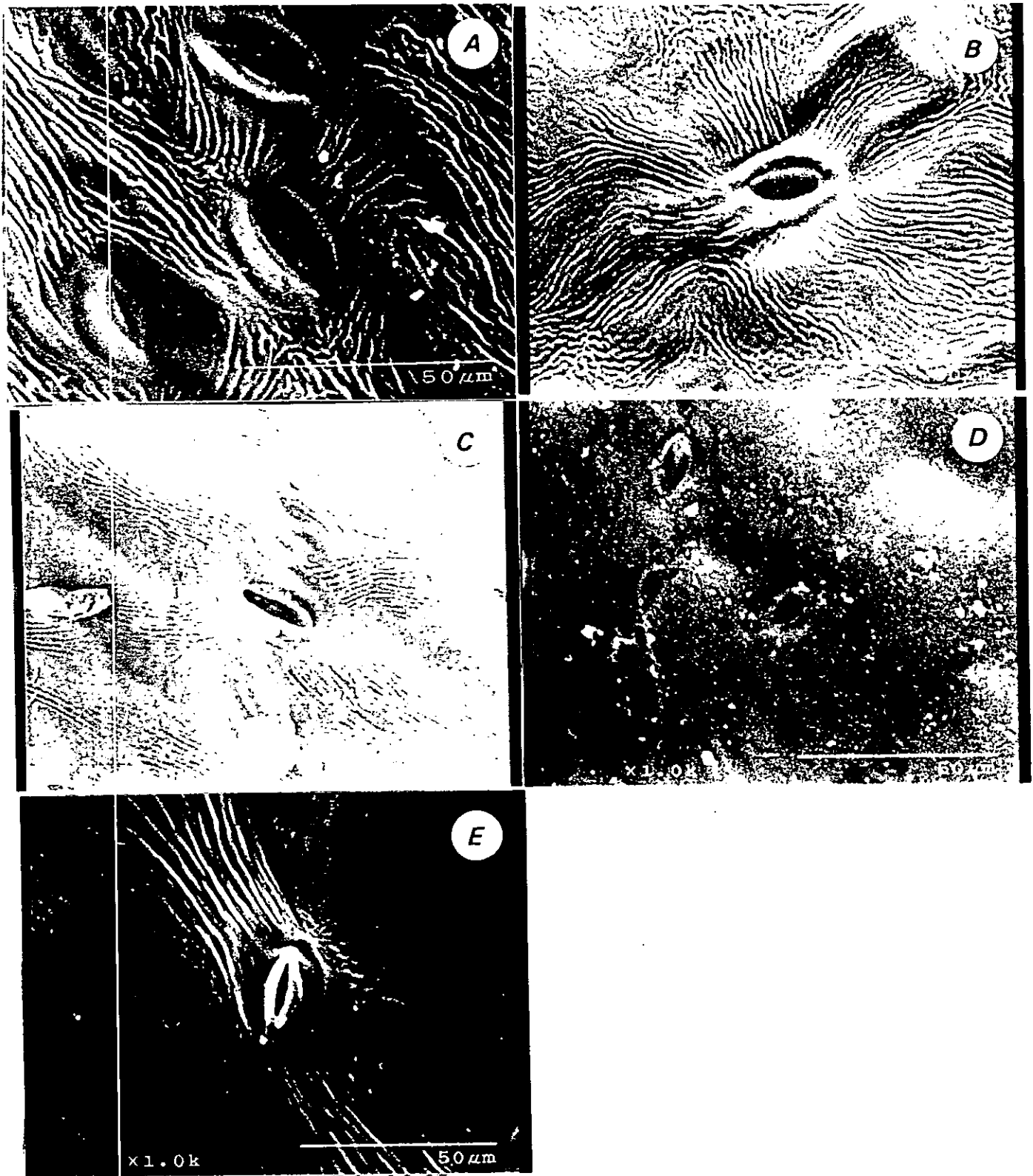
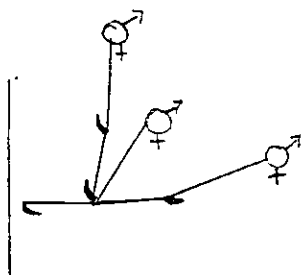


Figura 8. Estomas anomocíticos y cutícula de la superficie abaxial de la hoja en las especies de *Nanarepenta*. a) *N. guerrensis*, cutícula prominentemente estriada. b) *N. jxtlahuacensis*, cutícula prominentemente estriada. c) *N. mcvaughii*, cutícula lisa a tenuemente estriada. d) *N. minima*, cutícula lisa. e) *N. tolucana*, cutícula lisa a tenuemente estriada.

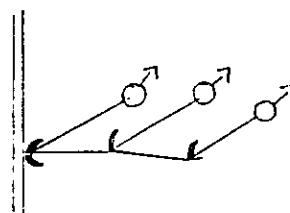
INFLORESCENCIAS

En general, las inflorescencias tanto estaminadas como pistiladas, son semejantes en la mayoría de los géneros de la familia. Existen variaciones principalmente por la reducción de los ejes (pedúnculo, raquis, pedicelos) y aún de las flores. Parece existir un gradiente en el tipo de inflorescencia presente desde la subfamilia Stenomeridoideae (*Avetra* y *Stenomeris*) aparentemente la más "ancestral", en donde todos estos ejes están bien desarrollados, hasta las inflorescencias en las que los ejes y algunas flores prácticamente han desaparecido como se observa en la subfamilia Dioscoreoideae. De un minucioso análisis de la estructura de la inflorescencia, se ha considerado que la porción que refleja aspectos importantes de la evolución en las mismas es la rama más basal, aquí denominada címula, por representar una porción que parece tener menos reducciones o un desarrollo completo y es lo que en este estudio se denomina la "unidad floral básica" (Knuth, 1924; Burkill, 1960).

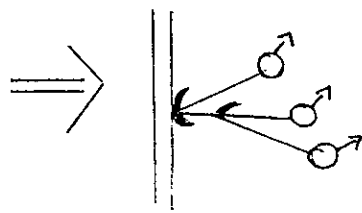
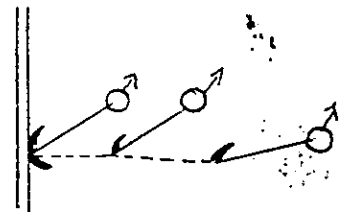
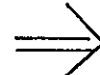
En la figura 9, se muestran los probables "pasos" o "eventos" reductivos inferidos en las inflorescencias de los géneros de Dioscoreaceae a partir de una "unidad floral". En el caso de la subfamilia Stenomeridoideae, esta unidad floral forma címulas con 3-4 flores hermafroditas dispuestas sobre raquis y pedicelos largos, sostenidas individualmente por una bráctea, esta unidad parece ser la más ancestral (Burkill, 1960). En el caso de la subfamilia Dioscoreoideae, existen patrones similares a los de las Stenomeridoideae, ya que *Tamus edulis*, presenta una inflorescencia muy semejante a la de *Stenomeris dioscoriifolia*; con la mayoría de los ejes reducidos y las flores unisexuales. Por otra parte, *T. communis* presenta también címulas, pero la longitud de la mayoría de los ejes y los pedicelos se ha reducido, semejando fascículos de flores estaminadas. De ahí, parecen haber derivado las inflorescencias de algunas especies de los géneros *Dioscorea* y *Nanarepenta*, cuyas unidades florales son címulas, compuestas por (1-)2-7 y (1-)2-4 flores unisexuales respectivamente, y que están sostenidas por una sola bráctea semejantes a las antes descritas, pero con los ejes y pedicelos más reducidos. Por otro lado, el género *Epipetrum* presenta inflorescencias compuestas por pocas flores, con unidades florales formadas por 1(-2) flores pediceladas sostenidas por dos brácteas, y en donde el pedúnculo se ha reducido. Revisando las posibles reducciones sufridas a partir de los patrones de la inflorescencia más "ancestral", se observan al menos dos vías, hacia lo que parece ser el extremo de la reducción de la misma. Puede observarse una tendencia a la reducción total del pedúnculo, raquis y pedicelos, hasta aquellas en las que está conformada por una sola flor sécil y acompañada por dos brácteas, como ocurre en la sect. *Cycladenium* del género *Dioscorea*.



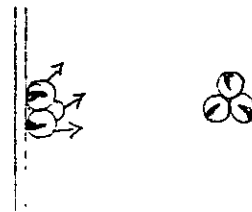
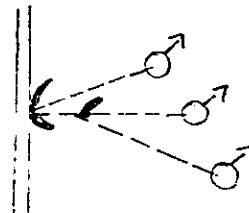
Stenomeris dioscoreifolia



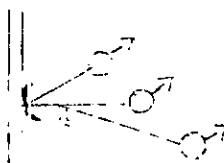
Tamus edulis



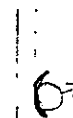
Tamus communis
Dioscorea spp.
Hyperocarpa spp.
Rajania spp.
Borderea spp.



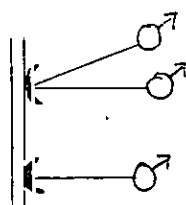
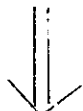
Dioscorea secc. polygonoides



----- reducciones
 ———— ejes de inflorescencia - pedicelos
 ♂ ♀ flores
 () brácteas



Dioscorea secc. cycladenium



Epipetrum spp.
Dioscorea spp.

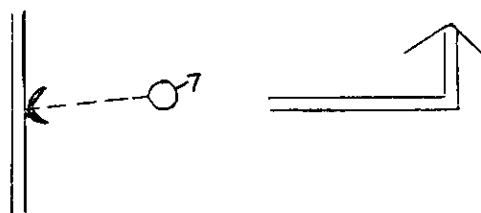
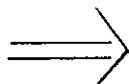


Figura 9. Evolución hipotética de las inflorescencias estaminadas en Dioscoreaceae, a partir de supuestas reducciones de los ejes en la unidad floral básica (címulas), a partir de las címulas de *Stenomeris dioscoreifolia* considerada la más "primitiva", desde donde se consideran las reducciones hipotéticas de los ejes principalmente y señaladas por las líneas interrumpidas, para dar origen a flores secundariamente solitarias sésiles sostenidas por al menos dos brácteas y que es la condición más derivada en la familia y presente en el género *Dioscorea*.

En el caso de *Nanarepenta*, las inflorescencias parecen haber sufrido una serie de reducciones. Los ejes secundarios de las inflorescencias estaminadas están muy reducidos o en su defecto muy poco desarrollados y representados por eje muy reducidos compactos como braquiblastos, en donde las brácteas florales se agrupan en cada nudo floral o en ocasiones sólo son patentes las cicatrices que manifiestan la existencia de estas. Asimismo, el número de nodos florales es menor, respecto a la generalidad de las especies trepadoras.

Específicamente, *Nanarepenta juxtlahuacensis*, *N. minima* y *N. tolucana* presentan las inflorescencias estaminadas más cortas y reducidas, estado manifiesto por la longitud total de las mismas, de su pedúnculo y por el menor número de flores por nudo. *Nanarepenta mcvaughii* tiene las inflorescencias, el pedúnculo y ejes secundarios más desarrollados que las especies anteriores. Finalmente, *N. guerrerensis* presenta las inflorescencias y ejes más largos, pero el número de flores es parecido al del resto de las especies del género.

En forma similar a las inflorescencias estaminadas, las pistiladas también se han reducido; sin embargo, en este caso el proceso de reducción ha ocurrido alternativamente entre los diferentes ejes (pedúnculo, raquis, pedicelos) y no en las flores, como se describe a continuación:

Partiendo también del patrón primitivo de *Stenomeris* con los ejes de la inflorescencia pistilada bien desarrollados, es posible seguir varias líneas de "evolución", en las que los ejes (pedúnculo, raquis, pedicelo) se han reducido en diferentes momentos. A partir de al menos dos líneas diferentes, es posible inferir la vía por la cual se ha llegado al patrón de inflorescencias pistiladas más reducido y que está presente en *Borderea*, *Dioscorea*, *Nanarepenta* y *Tamus*. En estos géneros prácticamente el pedúnculo, el raquis y los pedicelos están reducidos, las flores son solitarias, sésiles y están protegidas por dos brácteas (Fig. 10).

Aunado a lo anterior, está el caso de las infrutescencias, que paralela e inseparablemente conlleva el interés de revisar la evolución de los frutos y no sólo de la inflorescencia pistilada en sí. Si en forma adicional a las inflorescencias e infrutescencias se analizan los tipos de frutos, es posible suponer, con base en los diferentes estados de este carácter, la forma en que posiblemente estos han evolucionado los frutos en la familia. Partiendo de la larga cápsula loculicida de *Stenomeris*, se observa una tendencia a la reducción en la cápsula más corta presente en *Borderea*, *Epipetrum*, *Hyperocarpa*, *Dioscorea* y *Nanarepenta*. De esta posiblemente se han derivado las sámaras presentes en *Rajania* y la sect. *Tacanensis* (ined.) y las bayas de *Tamus* (Fig. 10). Schubert (1968), anota que es indudable que *Rajania* se originó a partir de *Dioscorea*, por aborción de dos de las cavidades de la cápsula como

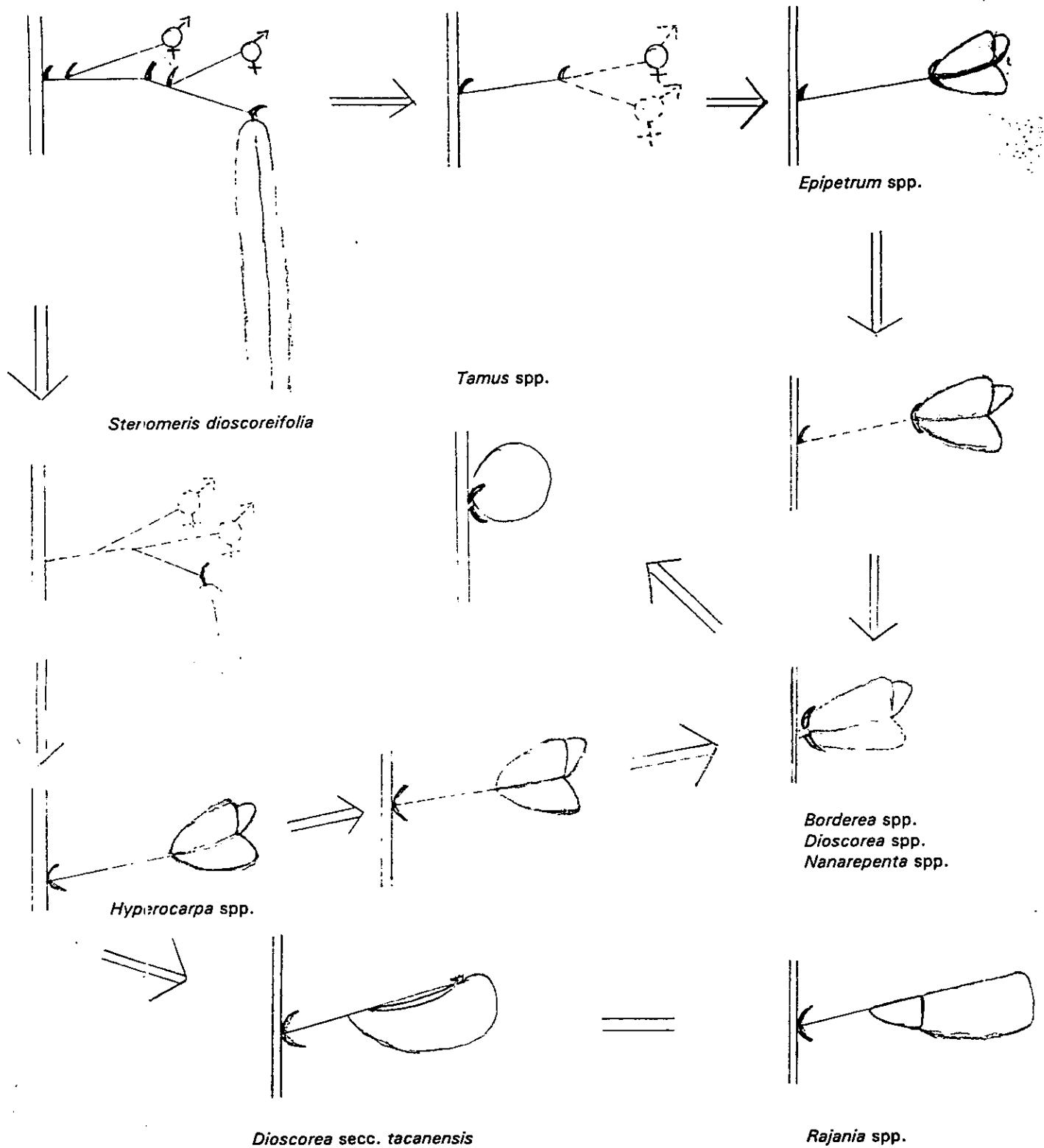


Figura 10. Evolución hipotética de las inflorescencias pistiladas en Dioscoreaceae, a partir de supuestas reducciones de los ejes en la unidad floral básica (flores secundariamente solitarias), a partir de las cimas de *Stenomeris dioscoreifolia* considerada la más "primitiva", desde donde se consideran las reducciones hipotéticas de los ejes principalmente y señaladas por las líneas interrumpidas, para dar origen a una unidad floral constituida por flores sésiles sostenidas por dos brácteas, que es la condición más derivada en la familia y presente en los géneros *Borderea*, *Dioscorea*, *Nanarepenta* y *Tamus*.

ocurre en *Dioscorea* sect. *Tacanensis*, formándose la característica sámara de *Rajania*. De igual forma, Burkill (1937a, b y c, 1960) indica el posible origen de la baya de *Tamus* a través de la formación de tejido con capacidad de acumular agua en la cápsula de su ancestro ("un linaje parecido") a *Dioscorea*, como una adaptación a los períodos secos, lo cual impidió la dehiscencia y dió origen a una baya.

ESTAMINODIOS

La presencia de estaminodios en las flores estaminadas de Dioscoreaceae es rara. Estos sólo habían sido registrados en *Dioscorea* que posee 3 o 6 estambres, los restantes géneros *Avetra*, *Borderea*, *Epipetrum*, *Hyperocarpa*, *Rajania*, *Stenomeris*, *Tamus*, poseen 6 estambres. Sin embargo, la presencia de estaminodios se observa también en *Nanarepenta*. De las 75 secciones conocidas de *Dioscorea*, 10 las presentan (siete en América [cinco mexicanas], una en Asia y dos en África). También es importante señalar que algunos autores (Uline, 1908 Knuth, 1924) consideran la esterilidad estaminal de gran importancia en la interpretación evolutiva de la familia; Burkill (1960), indica que algunas de las secciones pudieron dar "origen" a otras, por medio de la total reducción de los estambres, a través de un paso intermedio en donde se presentan estaminodios y resultando la secuencia de seis estambres, a tres estambres y 3 estaminodios hasta sólo tres estambres. Como ejemplo, este autor cita a la sect. *Strutantha* y a la sect. *Periandrum* (con tres estambres) formadas a partir de las sect. *Cryptantha* y *Sarcocapsa* (con tres estambres y tres estaminodios) respectivamente, a través de este proceso descrito.

Cuatro de las especies de *Nanarepenta* carecen de estaminodios y sólo *N. mcvaughii* posee tres de ellos. Si se acepta la teoría de Burkill, esta especie podría representar el estado más primitivo del grupo, por la presencia de estos estados vestigiales y del mayor número de partes.

Estos estaminodios se encuentran igualmente representados en las flores pistiladas de *N. mcvaughii*, contrastando con el resto de las especies del género que carecen de estos.

PISTILODIO (ESTILO RUDIMENTARIO)

Este carácter, presente en las flores estaminadas, ha sido ampliamente usado para diferenciar a las especies de *Dioscorea*. Se considera que esta característica debe ser interpretada con mucha precaución (Schubert, com. pers.), ya que es una estructura abortiva y por lo tanto se encuentra en diferentes estados de reducción y finalmente se perderá.

Nanarepenta minima presenta flores en donde se aprecia una columna estilar semejante a aquella presente en las flores pistiladas, hasta la reducción casi total de esta estructura, representado en un mismo o diferentes individuos de una especie. En contraste, *N. toluicana*, *N. mcvaughii*, *N. juxtlahuacensis* y *N. guerrerensis* consistentemente muestran esta estructura de forma cónica, lo que representa un estado muy avanzado de reducción.

FRUTOS

Los frutos de las especies aquí revisadas también han sido de gran valor para diferenciar a *Nanarepenta*. Estos son carnosos, succulentos, parecidos a las bayas de *Tamus*, pero en *Nanarepenta* son dehiscentes. En dos especies, *N. guerrerensis* y *N. toluicana* son de superficie verrugosa, mientras que en *N. juxtlahuacensis*, *N. mcvaughii* y *N. minima* son lisos (Fig. 11a-e).

Tradicionalmente los tipos de frutos y la forma y número de las semillas han provisto de importantes caracteres que han definido la taxonomía en la familia Dioscoreaceae. La diferenciación taxonómica de los géneros *Borderea*, *Dioscorea* y *Epipetrum* con respecto a otros, está basada en la presencia de cápsulas secas. En contraste, *Tamus* presenta bayas, mientras que *Rajania* tiene sámaras, *Stenomeris* largas cápsulas loculicidas y *Avetra* posee frutos alados uniovulares indehiscentes.

SEMILLAS

Al igual que con los frutos, los caracteres de las semillas permiten distinguir muchos de los géneros de la familia. *Borderea*, *Hyperocarpa*, *Dioscorea* y *Stenomeris* presentan semillas aplanadas y aladas, mientras que *Epipetrum*, *Nanarepenta* y *Tamus* tienen semillas subcuadradas, rómbicas o elipsoides y esféricas, respectivamente, y carecen de un ala. En cambio, *Rajania* y *Avetra* son aplanadas y no aladas.

Es importante señalar que las especies del género *Dioscorea* presentan una gran variación en las características de la semilla. Estas características se traslapan con las de algunas de otros géneros y no presentan ningún patrón aparente en las secciones. Por ejemplo, *Dioscorea cyphocarpa* B.L. Rob., *D. matudae* O. Téllez & B.G. Schub. y *D. tacanensis* Lundell presentan caracteres intermedios entre *Dioscorea* y *Rajania* (cápsulas con dos cavidades abortadas, formándose un fruto samaroide y semillas no aladas), y parecen conformar una agrupación de especies que probablemente podrían conformar un género diferente (Burkill, 1960; Schubert, 1968).

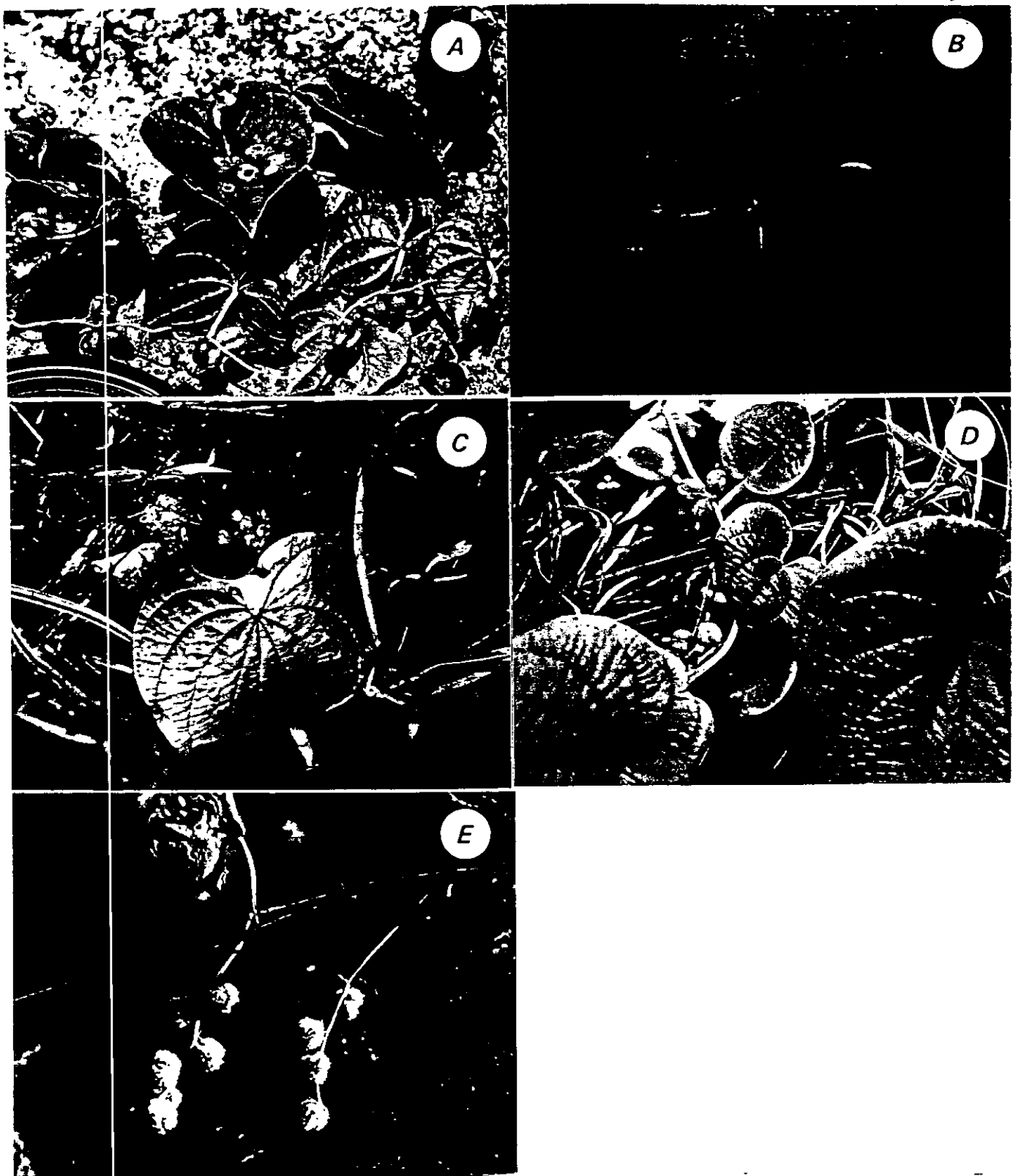


Figura 11. Frutos de las especies de *Nanarepenta*. a) *N. guerrerensis*. b) *N. juxtlahuacensis*. c) *N. mcvaughii*. d) *N. minima*. e) *N. toluicana*. Tamaño natural, excepto *N. mcvaughii* reducida alrededor de $\frac{1}{2}$.

Las características de las semillas son muy significativas en la delimitación de *Nanarepenta* como taxon independiente; éstas son voluminosas, elipsoidales a rómbicas y carentes de ala. En contraste, un porcentaje importante de especies de *Dioscorea* poseen semillas planas y aladas, sin embargo, la semilla ha sufrido variaciones en diversas líneas dentro del género, como en algunas especies europeas y sudamericanas que comparten semillas sólo con vestigios del ala, pero siguen siendo planas.

La diferencia entre las especies de *Nanarepenta* y aquellas especies postradas de *Borderea* y *Dioscorea*, es que las semillas son voluminosas y tienen una forma rómbica a elipsoidal, con una testa reticulada y completamente carentes de una ala. Hasta ahora, se ha encontrado que este estado es el único que comparten las cinco especies en estudio.

Asimismo, se han registrado diferencias importantes en la ornamentación de la testa de la semilla entre las especies perteneciente a *Nanarepenta*. En general, todas presentan un patrón reticulado; sin embargo, en *N. toluicana* y *N. minima* se observan células rectangulares con dirección perpendicular con respecto al ecuador y células de menor tamaño, tendientes a ser subcuadradas hacia los polos. *Nanarepenta juxtlahuacensis* tiene un patrón con células más claramente subcuadradas, cuadradas, rómbicas a triangulares y rara vez son amorfas. El patrón de *N. guerrerensis* es semejante al de *N. juxtlahuacensis*, pero con células de menor tamaño, de aspecto más fino. En el caso de *N. mcvaughii*, las semillas parecen estar colapsadas, presentando invaginaciones; además, de un patrón con células subcuadradas, rómbicas y en raros casos amorfas. Lo anterior parece representar un gradiente en los patrones celulares de la testa de las semillas entre las especies, que va desde las rectangulares y subcuadradas en *N. minima* y *N. toluicana* hasta aquella completamente cuadrada, de mayor a menor tamaño en *N. guerrerensis*, *N. juxtlahuacensis* y *N. mcvaughii* respectivamente en dicho orden.

Con relación al tamaño de las semillas, las más grandes se encuentran en *N. mcvaughii*, con una dimensión de 2.5-3 de largo y 2 mm de ancho. Le siguen *N. guerrerensis* y *N. toluicana* de 1.5-2 mm con semillas de largo y 1.5 mm de ancho, *N. minima* de 1-2 mm de largo y 1 mm de ancho y *N. juxtlahuacensis* tiene las semillas más pequeñas de 1 mm de largo y 1 mm de ancho.

En la forma de las semillas se observa cierta variación. En *N. mcvaughii* las semillas son subcónicas, rómbicas a elipsoidales, con un marcado aplanamiento en la base y agudas hacia el ápice. En el caso de *N. guerrerensis*, *N. juxtlahuacensis*, *N. minima* y *N. toluicana* también se presenta cierto aplanamiento hacia la base; sin

embargo, la forma general entre estas es diferente, ya que en *N. guerrerensis*, *N. minima* y *N. toluca* las semillas tienen forma elipsoidal, mientras que en *N. juxtlahuacensis*, estas tienden a ser ligeramente subcuadradas a elipsoidales.

MICROMORFOLOGÍA DE LAS SEMILLAS

Adicionalmente a los estudios de la macromorfología de las semillas, se revisaron los caracteres microscópicos de las mismas para la mayoría de los grupos que han sido citados como miembros de la familia Dioscoreaceae. Esta parte del estudio fue hecha en búsqueda de información comparativa entre *Nanarepenta* y otros géneros de la familia. Se seleccionaron y revisaron diversas taxa; entre estos, se incluyeron los géneros *Avetra*, *Borderec*, *Dioscorea*, *Epipetrum*, *Rajania*, *Stenomeris* y *Tamus*, desafortunadamente se careció de material y de información acerca del género *Hyperocarpa*.

A continuación se describen brevemente y en forma general las principales características de las semillas de los géneros restantes revisados. Debido a la falta de publicaciones sobre los caracteres microscópicos de las semillas de esta familia, se seleccionaron diversos términos propicios para lograr una descripción precisa de los caracteres en *Nanarepenta*. Estos términos se basan en diversas fuentes de información para evitar la creación de nueva terminología (Gunn y Seldin, 1976; Spuji, 1994; Mass *et al.*, 1986):

Stenomeris dioscoreifolia ; semillas piriformes a triangulares, 7-8 mm de largo, aladas distalmente; testa con retículo primario, patrón del retículo irregular, con los campos abiertos; paredes sencillas, delgadas, las anticlinales principalmente rectas. El patrón celular primordialmente con formas cuadradas a rectangulares, pero se presentan numerosas células con formas irregulares. Existen siete costillas que tienen su origen internamente y que se manifiestan a nivel de la superficie de la testa (muy semejantes a las que ocurren en el género *Rajania*)(Fig. 12a).

Dioscorea villosa ; semillas circulares o suborbiculares, 4-6 mm de diámetro, aladas periféricamente; testa con retículo primario, patrón del retículo irregular, con los campos abiertos; paredes sencillas, delgadas, las anticlinales principalmente rectas. El patrón celular con formas variadas, triangulares, cuadradas, rectangulares o sin forma definida (Fig. 12b).

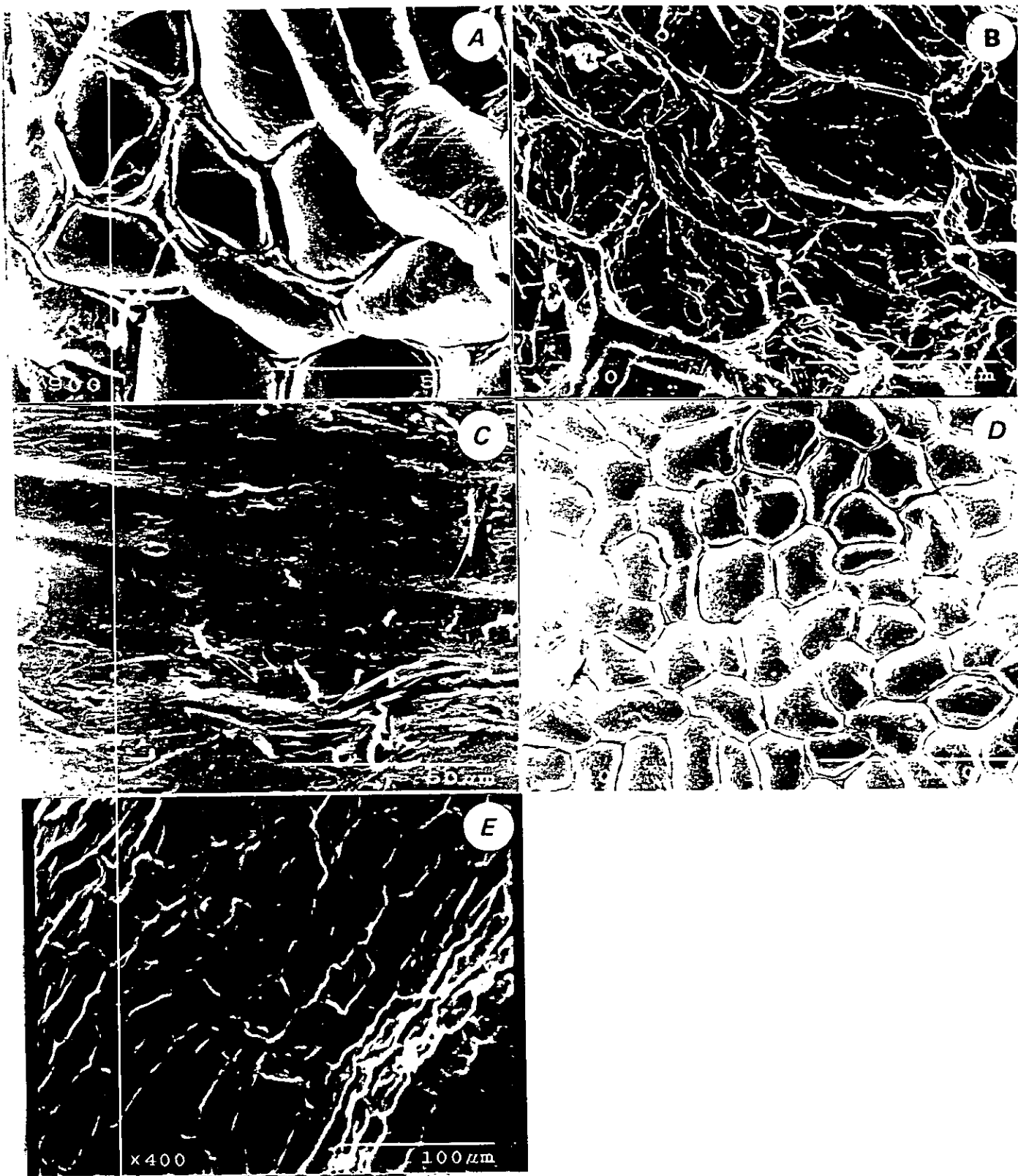


Figura 12. Detalles de patrones y formas celulares de la testa de las semillas. a) *Dioscorea fastigiata* (DIOPY), b) *Borderea pyrenaica* (BORDE), c) *Rajania cordata* (RAJAN), d) *D. guerrerensis* (DIOTRI), e) *Tamus communis* (TAMUS).

Dioscorea gallegosii ; semillas circulares o suborbiculares, 6-8 mm de diámetro, aladas periféricamente; testa con retículo primario, patrón del retículo más o menos regular, con los campos abiertos; paredes parecen ser dobles, gruesas, las anticlinales principalmente rectas a ligeramente curvadas. El patrón celular principalmente con formas circulares, ovoides o elipsoidales (Fig. 12c).

Epipetrum humile ; semillas subcuadradas o cuadradas, 3-4 mm de largo, no aladas; testa con retículo primario, patrón del retículo regular, con los campos abiertos; paredes dobles, gruesas, las anticlinales generalmente curvadas. El patrón celular primordialmente con formas circulares u orbiculares (Fig. 12d).

Avetra sempervirens ; semillas semireniformes, con aspecto cerebriforme, aplanadas, pubescentes, no aladas; testa con retículo primario, patrón del retículo fuertemente irregular, campos abiertos; paredes sencillas, delgadas, las anticlinales muy irregulares, sin existir patrones celulares evidentes; con profundas invaginaciones como "circunvoluciones" (Fig. 12e).

Dioscorea fastigiata ; semillas circulares o suborbiculares, 3-4 mm de diámetro, muy brevemente aladas periféricamente; testa con retículo primario, patrón del retículo irregular, con los campos abiertos, pareciendo además estar turgentes; paredes dobles, gruesas, las anticlinales principalmente rectas. El patrón celular con formas principalmente cuadradas, rectangulares o rómbicos (Fig. 13a).

Borderia pyrenaica ; semillas circulares, aplanadas, 4-5 mm de diámetro, brevemente aladas periféricamente; testa con retículo primario, patrón del retículo regular, con los campos abiertos; paredes sencillas, delgadas, las anticlinales generalmente rectas. El patrón celular primordialmente con formas cuadradas a rectangulares, las formas penta y hexagonales también están presentes (Fig. 13b).

Rajania cordata; semillas piriformes a triangulares, 5-6 mm de largo, no aladas; testa sin retículo ni patrón de este evidente; sólo son evidentes siete costillas que tienen su origen internamente y que se manifiestan sobre la testa (muy semejantes a las que ocurren en el género *Stenomeris*) (Fig. 13c).

Dioscorea guerrerensis ; semillas semireniformes u oblongas, aplanadas; 3-4 mm de largo, aladas distalmente; testa con retículo primario, patrón del retículo irregular, con los campos abiertos, pareciendo además estar turgentes;

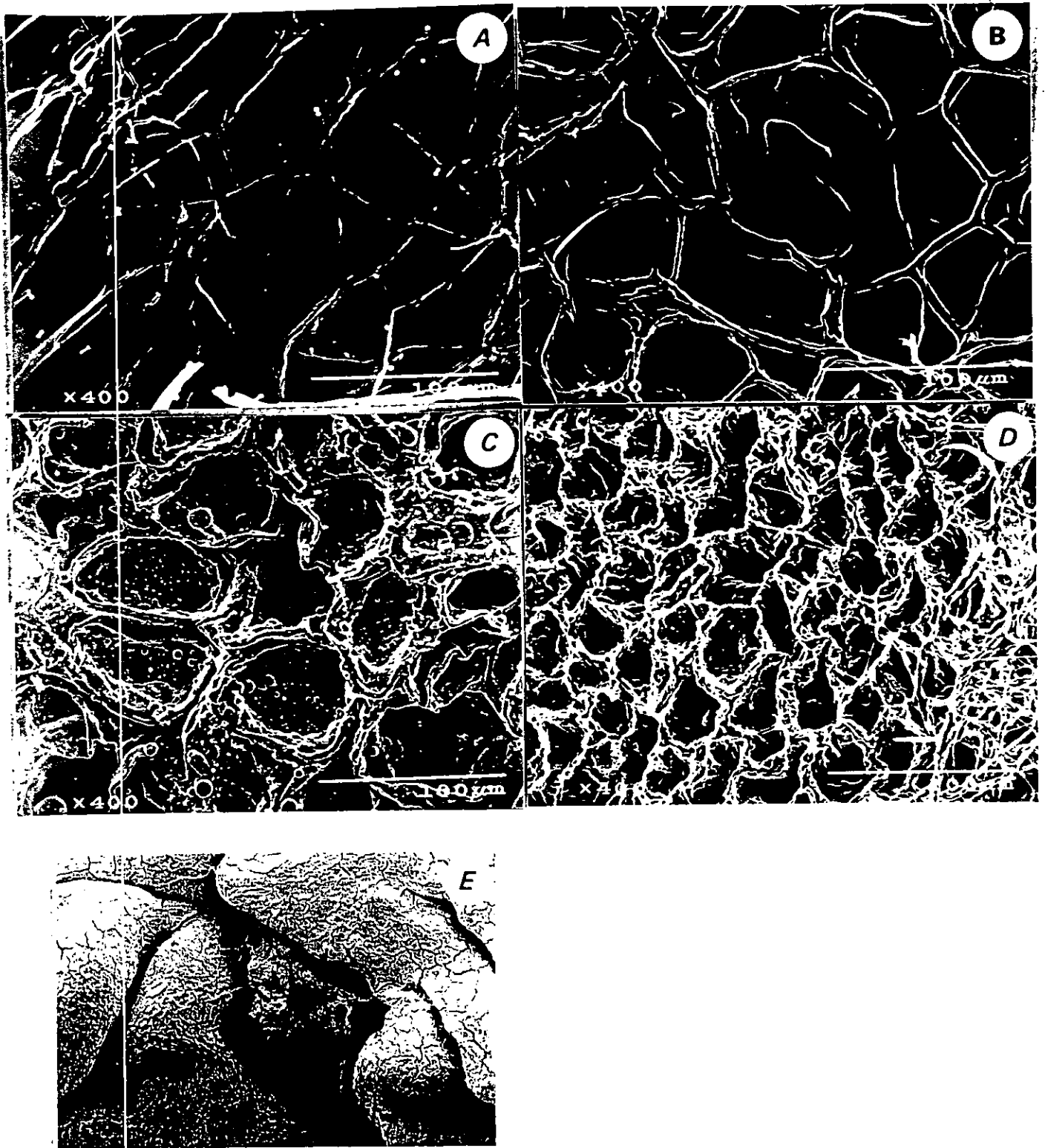


Figura 13. Detalles de patrones y formas celulares de la testa de las semillas. a) *Stenomeris dioscoreifolia* (STENO), b) *Dioscorea villosa* (DIOMA), c) *D. gallegosi* (DIOAP), d) *Epipetrum bilobum* (EPIPE), e) *Avetra sempervirens* (AVETR).

paredes sencillas, delgadas, las anticlinales principalmente rectas. El patrón celular con formas principalmente cuadradas, rectangulares, rómbicas o sin forma definida (Fig. 13d).

Tamus edulis; semillas esféricas, 2-3 mm de diámetro, no aladas; testa con retículo primario y secundario, patrón del retículo irregular, con los campos abiertos; paredes sencillas, delgadas, con las paredes anticlinales principalmente rectas. El patrón celular primordialmente con forma cuadradas o rectangulares (Fig. 13e).

Descripción de la micromorfología de las semillas de las especies de *Nanarepenta*

Nanarepenta guerrerensis; semillas elipsoides a rómbicas, 2.5-2.8 mm de largo, 1.2-1.5 mm de ancho, 1.0 mm de grosor; testa con retículo primario, patrón del retículo irregular, con los campos abiertos; paredes sencillas, delgadas, con las paredes anticlinales de rectas a curvadas o en ocasiones ligeramente onduladas. El patrón celular de la testa tiene células de variada forma, y dispuestas sin orden alguno, generalmente son cuadradas, subcuadradas, semicirculares, triangulares y en raras ocasiones amorfas, de (0.07-)0.10-0.19 mm de largo, de 0.03-0.10 mm de ancho, las células triangulares de 0.09-0.11 mm de ancho en la base, 0.10-0.19 mm de largo y 0.04-0.05 mm en la parte apical. Las células hacia los polos son de 0.05-0.08 mm de largo y ancho (Fig. 14a y 15a).

Nanarepenta juxtlahuacensis; semillas subrómbicas a ligeramente elipsoidales, 1.5-2.0 mm de largo, 1.0-1.2 mm de ancho, 0.5-1.0 mm de grosor; testa con retículo primario, patrón del retículo irregular, con los campos abiertos; las paredes sencillas, delgadas, con las paredes anticlinales de rectas a curvadas o ligeramente onduladas. El patrón celular de la testa tiene células de forma variada, y dispuestas sin orden alguno, son rectangulares, cuadradas, subcuadradas, semicirculares, triangulares y en ocasiones amorfas, de (0.09-)0.13-0.21 mm de largo, de 0.05-0.14 mm de ancho, las células triangulares de 0.09-0.11 mm de ancho en la base, 0.10-0.19 mm de largo, 0.04-0.05 mm de ancho en la porción apical. Las células son de menor tamaño hacia los polos, de 0.05-0.08 mm de largo y ancho aproximadamente (Fig. 14b y 15b).

Nanarepenta mcvaughii; semillas subcuadradas a ligeramente elipsoides, 2.5-3.0 mm de largo, 1.8-2.1 mm de ancho, 1.5-1.8 mm de grosor, con marcadas y profundas "invaginaciones" dando apariencia "cerebriforme" a la semilla; testa con retículo primario, el patrón del retículo muy irregular, con los campos abiertos, las paredes sencillas, delgadas; con las paredes anticlinales rectas, pero más comúnmente curvadas a ligeramente onduladas. El patrón celular de la

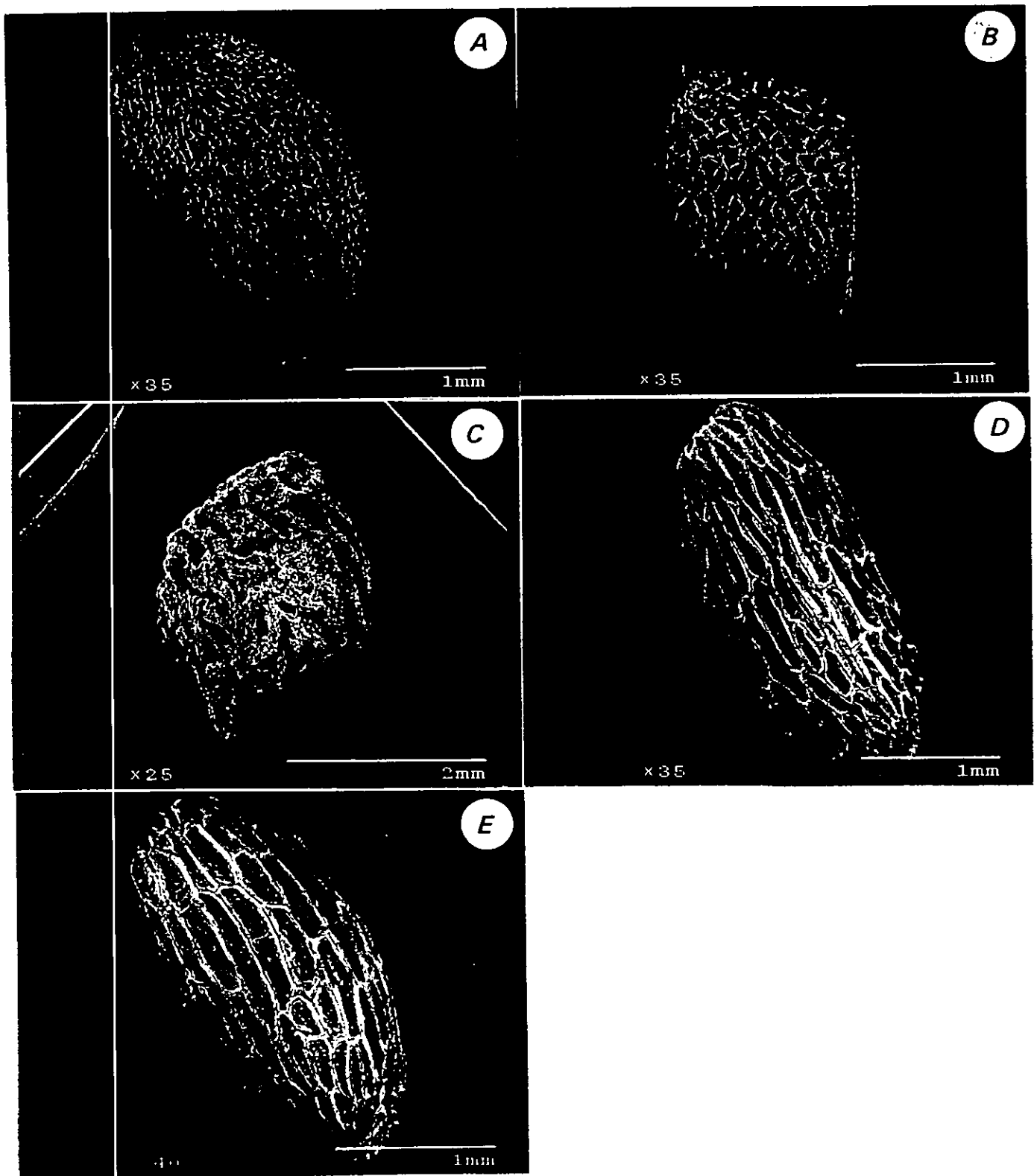


Figura 14. Semillas de *Nanarepentia*. a) *N. guerrensis*. b) *N. juxtlahuacensis*. c) *N. mcvaughii*. d) *N. minima*. e) *N. tolucana*.

testa en el caso de esta especie, es difícil de medir, las invaginaciones descritas deforman el patrón celular, no obstante este puede ser apreciado para definir su forma subcuadrada a cuadrada (Fig. 14c y 15c).

Nanarepenta minima; semillas elipsoidas, 2.2-3.0 mm de largo, 1.0-1.3 mm de ancho, 1.0-1.2 mm de grosor; testa con retículo primario, el patrón del retículo regular, con los campos abiertos; las paredes sencillas, delgadas, con las paredes anticlinales rectas, largamente rectangulares a rectangulares hacia la parte media (ecuador) de la semilla, de (0.28-)0.50-1.01 mm de largo, 0.12-0.15 mm de ancho, en raros casos las células son subcuadradas pero hacia los polos, 0.08-0.15 mm de largo y ancho (Fig. 14d y 15d).

Nanarepenta toluicana; semillas elipsoidales, 2.0-2.8 mm de largo, 1.0-1.3 mm de ancho, 1.0-1.2 mm de grosor; testa con retículo primario, el patrón del retículo regular, con los campos abiertos; las paredes sencillas, delgadas, con las paredes anticlinales rectas. El patrón celular presenta células más comúnmente alargadas, largamente rectangulares a rectangulares hacia la parte media (ecuador) de la semilla, de (0.28-)0.60-1.01 mm de largo, de 0.12-0.15 mm de ancho, en muy raros casos las células son subcuadradas pero hacia los polos, de 0.08-0.15 mm de largo y ancho (Fig. 14e y 15e).

DISCUSIÓN

De la revisión más o menos detallada de numerosos caracteres de los géneros, es factible señalar que algunos estados de carácter, provenientes de hábito, rizomas, tallos y hojas, principalmente, son compartidos por gran parte de los taxa de la familia Dioscoreaceae. En contraste, los estados de carácter morfológicos de varias estructuras reproductivas, tales como inflorescencias y sus ejes, flores y frutos, presentan mayor variación entre los taxa y han sido la base de la propuesta taxonómica de la familia (Uline, 1898; Knuth, 1924; Burkill, 1960).

Asimismo, existen estados de los caracteres que se presentan en diferentes linajes de la familia Dioscoreaceae, por lo cual, en algunos de estos casos, se ha considerado que representan eventos evolutivos paralelos (Burkill, 1960). Entre estos están, el hábito postrado (presente en *Borderea*, *Epipetrum* y cuatro secciones de *Dioscorea*); la presencia de cúlulas, estaminodios, tanto en flores estaminadas como pistiladas (estructuras vestigiales raras en la familia y sólo presentes sólo en siete secciones de *Dioscorea* y en *Nanarepenta*) y las cápsulas de la mayoría de los géneros de la familia (*Borderea*, *Dioscorea*, *Epipetrum*, *Hyperocarpa* y *Nanarepenta*) que son muy semejantes entre sí.

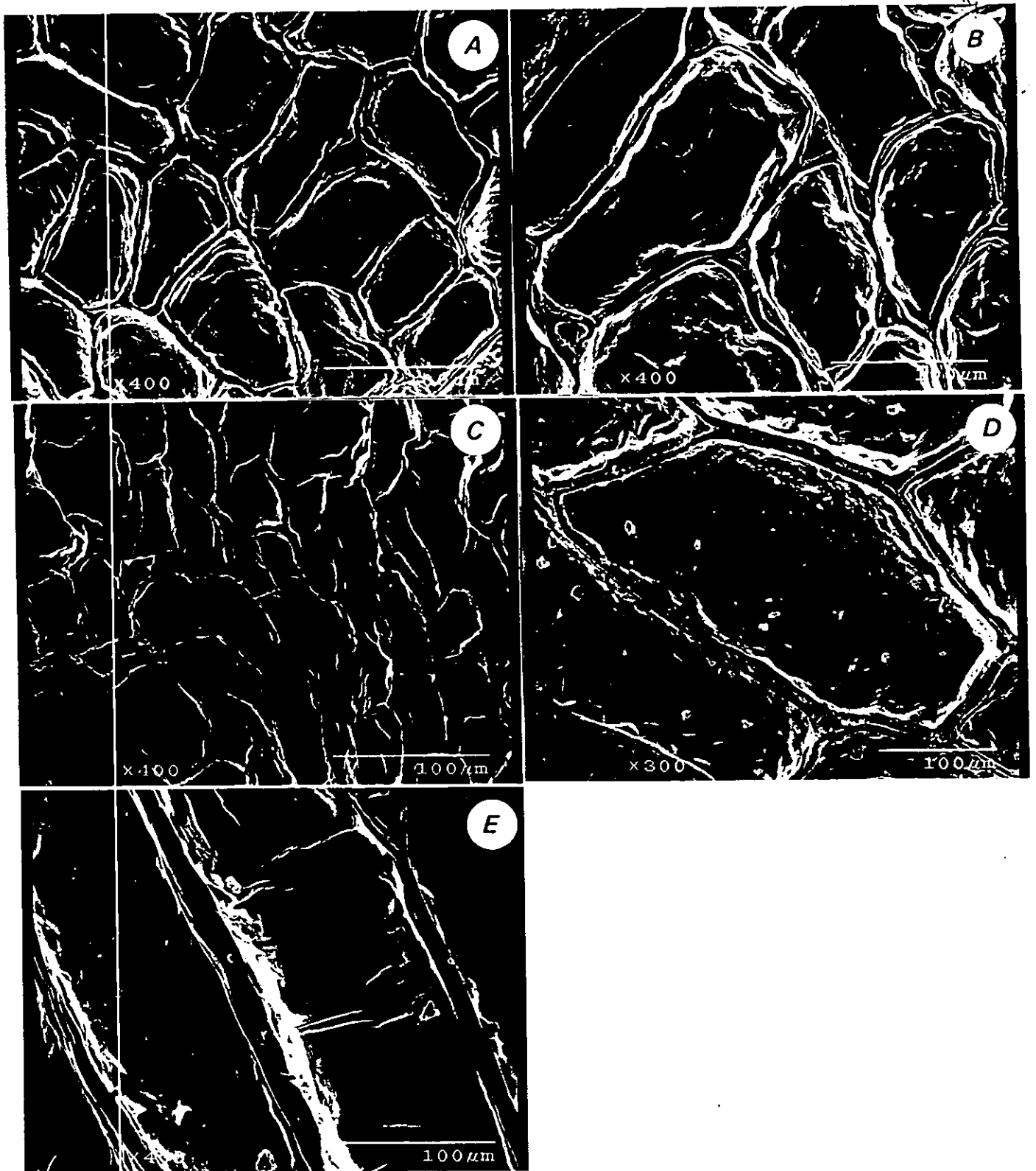


Figura 15. Detalles de patrones y formas celulares de la testa de las semillas de *Nanarepentia*. a) *N. guerrerensis*. b) *N. juxtlahuacensis*. c) *N. mcvaughii*. d) *N. minima*. e) *N. toluicana*.

Las semillas por otra parte, pueden diferenciar notoriamente a algunos de los géneros de Dioscoreaceae, sin embargo, también algunos de los caracteres son compartidos por varios de los géneros, como es el caso de poseer semillas aladas o semillas no aladas, formas y patrones celulares similares, entre otros atributos. No obstante ser patente la utilidad taxonómica de las semillas, también es evidente la necesidad de realizar más estudios anatómicos y microscópicos de la morfología de las numerosas especies de los nueve géneros de la familia.

Diversos órganos, estructuras o partes de estas presentan importantes variaciones entre los géneros de la familia. De interés particular para este trabajo son las características encontradas en las semillas de *Nanarepenta* y sobre todo en aquellas que permiten diferenciar a las especies dentro del género. Sin embargo, el conocimiento de la morfología de las semillas de los grupos de la familia Dioscoreaceae es heterogéneo, impreciso, escaso o inexistente para la mayoría de las cerca de 950 especies de la familia. Por lo tanto, es pertinente señalar que solamente se pueden establecer comparaciones superficiales entre algunos de los taxa, que permitan inferir algunas semejanzas entre los estos, sin poder incidir en las relaciones existentes entre ellos. Sólo en algunos casos, el conocimiento de la morfología de ciertas estructuras como inflorescencias, frutos y semillas es algo preciso y más o menos completo, brindando la oportunidad de llevar a cabo un análisis filogenético.

CAPÍTULO 6

ESTUDIO ANATÓMICO

El estudio anatómico de la familia Dioscoreaceae ha sido objeto de numerosos trabajos. Entre estos se incluyen aquellos enfocados hacia la resolución de diversos problemas taxonómicos del grupo, incluyendo la inclusión o exclusión de taxa cercanos a Dioscoreaceae, como las Petermanniaceae o las Trichopodaceae, o el conocimiento y la circunscripción de cada uno de los géneros componentes de la familia Dioscoreaceae. Entre los trabajos de índole taxonómico se encuentran los de Ayensu (1966, 1968, 1969, 1970a, 1970b, 1972), Barroso *et al.* (1974), Behnke (1965, 1967, 1981, 1983, 1984), Brouwer (1953), Bucherer (1889), Burkill (1939, 1940, 1960), Chang *et al.* (1982), Cheadle (1942), Ekundayo (1972), Kale y Pai (1979), Lawton (1966), Martin y Ortiz (1963), Murty y Purnima (1983), Orr (1926), Patel (1971), Purnima y Srivastava (1985), Tomlinson y Ayensu (1967), Tomlinson (1974), Ling *et al.* (1982), Blunden *et al.* (1963), Shah (1963), Shah y Gopal (1972), Sharma (1976, 1980, 1986), Siebins y Khush (1961), Tan y Rao (1974), Teichman y Robbertse (1979), Ugborogho *et al.* (1993) y Wagner (1977).

Las semillas por otra parte, pueden diferenciar notoriamente a algunos de los géneros de Dioscoreaceae, sin embargo, también algunos de los caracteres son compartidos por varios de los géneros, como es el caso de poseer semillas aladas o semillas no aladas, formas y patrones celulares similares, entre otros atributos. No obstante ser patente la utilidad taxonómica de las semillas, también es evidente la necesidad de realizar más estudios anatómicos y microscópicos de la morfología de las numerosas especies de los nueve géneros de la familia.

Diversos órganos, estructuras o partes de estas presentan importantes variaciones entre los géneros de la familia. De interés particular para este trabajo son las características encontradas en las semillas de *Nanarepenta* y sobre todo en aquellas que permiten diferenciar a las especies dentro del género. Sin embargo, el conocimiento de la morfología de las semillas de los grupos de la familia Dioscoreaceae es heterogéneo, impreciso, escaso o inexistente para la mayoría de las cerca de 950 especies de la familia. Por lo tanto, es pertinente señalar que solamente se pueden establecer comparaciones superficiales entre algunos de los taxa, que permitan inferir algunas semejanzas entre los estos, sin poder incidir en las relaciones existentes entre ellos. Sólo en algunos casos, el conocimiento de la morfología de ciertas estructuras como inflorescencias, frutos y semillas es algo preciso y más o menos completo, brindando la oportunidad de llevar a cabo un análisis filogenético.

CAPÍTULO 6

ESTUDIO ANATÓMICO

El estudio anatómico de la familia Dioscoreaceae ha sido objeto de numerosos trabajos. Entre estos se incluyen aquellos enfocados hacia la resolución de diversos problemas taxonómicos del grupo, incluyendo la inclusión o exclusión de taxa cercanos a Dioscoreaceae, como las Petermanniaceae o las Trichopodaceae, o el conocimiento y la circunscripción de cada uno de los géneros componentes de la familia Dioscoreaceae. Entre los trabajos de índole taxonómico se encuentran los de Ayensu (1966, 1968, 1969, 1970a, 1970b, 1972), Barroso *et al.* (1974), Behnke (1965, 1967, 1981, 1983, 1984), Brouwer (1953), Bucherer (1889), Burkill (1939, 1940, 1960), Chang *et al.* (1982), Cheadle (1942), Ekundayo (1972), Kale y Pai (1979), Lawton (1966), Martin y Ortiz (1963), Murty y Purnima (1983), Orr (1926), Patel (1971), Purnima y Srivastava (1985), Tomlinson y Ayensu (1967), Tomlinson (1974), Ling *et al.* (1982), Blunden *et al.* (1963), Shah (1963), Shah y Gopal (1972), Sharma (1976, 1980, 1986), Stebins y Khush (1961), Tan y Rao (1974), Teichman y Robbertse (1979), Ugborogho *et al.* (1993) y Wagner (1977).

De estos trabajos sobresalen los de Ayensu (1966, 1968, 1969, 1970, 1972), a partir de los cuales el conocimiento de esta familia y de grupos cercanos a la misma es aceptable. Por lo mismo, se consideró importante realizar estudios anatómicos, tomando como punto de referencia los resultados obtenidos por Ayensu (1972).

METODO

De las colecciones vivas obtenidas, se seleccionó el material para realizar las técnicas anatómicas. Para cada especie, se utilizaron 5 ejemplares que constaron de rizoma, tallo aéreo, pecíolos y lámina de la hoja. Se aplicaron algunas técnicas dependiendo de las estructuras a revisar, estas son:

Se fijan muestras de rizoma, raíz, hojas, tallos aéreos y pecíolo en una mezcla de FAA (ETOH 50%, Ac. Acético glacial 5%, H₂O 35%, formol comercial 10%), por un tiempo de 24 hr, posteriormente se enjuagan en agua corriente durante 1 hr y se conservan en una solución de alcohol al 70%.

Para deshidratar e incluir las muestras, se corta en trozos pequeños de entre 0.5-1 cm. La deshidratación se hace en una serie creciente de etanol desde 95 al 100% con dos cambios por hora. Después del segundo cambio el material se coloca en xilol, haciendo dos cambios una cada hora. Para la inclusión el material se somete a una serie gradual de de xilol-parafina de 2:1 y 1:1 en donde permanecen por dos horas en una estufa a 58° en cada solución.

La parafina pura fundida se coloca en cajillas hechas de papel bond en donde se colocan las piezas (muestras) con la orientación deseada. Ya solidificada la parafina los bloques se adhieren a un trozo de madera, de aquí se hacen los cortes transversales de entre 18-25 mm. Los cortes (cintas) de parafina se colocan en un cristizador con agua con grenetina a 30-33°, posteriormente se colocan en un portaobjetos al cual se adhieren por escurrimiento y evaporación del agua (Gray, 1976).

Para desparafinar se colocan los portaobjetos en cajas de Coplin con xilol durante 2 hr, posteriormente son cambiados a una mezcla 1:1 de xilol:alcohol etílico 96% por 1 hr. Posteriormente los portaobjetos se someten a concentraciones decrecientes del 100%, 95%, 70% y 50% durante 3 minutos en cada solución.

La tinción se hace con safranina acuosa al 1% y verde rápido (Sass, 1961). Los portaobjetos se colocan en cajas de Coplin con la solución de safranina durante 24 hr., posteriormente se enjuagan en agua destilada y se deshidratan en

alcohol etílico de concentración creciente (30, 50, 70 y 95%) con dos cambios de 2 minutos cada uno. Después del segundo cambio se contratiñe con verde rápido durante 20-30 segundos y se lava el exceso de colorante con alcohol absoluto. Se utilizan 3 gotas de clavo como aclarante durante 3 minutos. Se lava el aceite con xilol por escurrimiento, dejando unas gotas sobre los cortes durante un minuto. Posteriormente se montan en resina sintética disuelta en xilol.

Las preparaciones fueron observadas, tanto al microscopio óptico (MO) como al electrónico de barrido (MEB).

RESULTADOS

Descripción anatómica del género

A continuación se brinda una descripción anatómica del género de *Nanarepenta*, la cual incluye aquellas características comunes a todos los taxa revisados en este estudio.

HOJA

A. Lámina de la hoja

Epidermis: Cutícula delgada, ligeramente ondulada, 2-2.5 μm de grosor, lisa o con estriaciones, que radian alrededor del estoma en líneas onduladas cortadas o continuas y son más frecuentes en las células que rodean a los estomas. Superficie adaxial y abaxial con células epidérmicas irregulares o regulares, con formas geométricas variables y paredes anticlinales sinuosas, rectas o semicurvadas (Fig. 16a-e). Células costales alargadas, células intercostales regulares o irregulares. Glándulas multicelulares en la superficie abaxial, con un talo unicelular y una cabeza compuesta por 8 células, dividida por paredes anticlinales y periclinales (fig. 17a y b). Idioblastos mucilaginosos con rafidios (Fig. 17 c y d) y taninos.

Estomas: Estomas anomocíticos, sin células acompañantes, rodeados por 2-5 células epidérmicas, sin orientación aparente (fig. 17e y f), principalmente presentes en la superficie abaxial de la hoja, con distribución irregular, sin orientación aparente y con los ejes longitudinales dirigidos irregularmente. Células oclusivas reniformes, tamaño

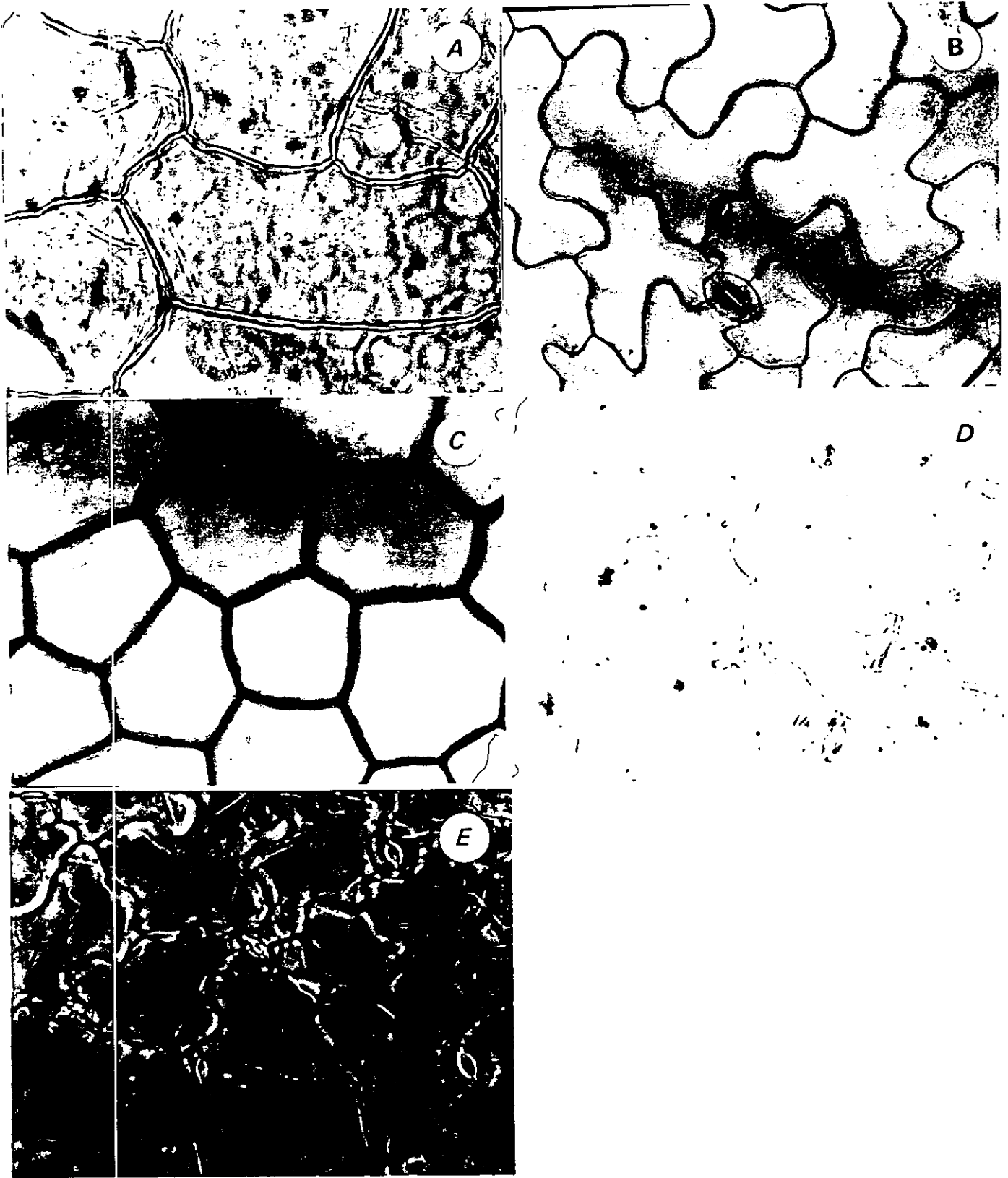


Figura 16. Células epidérmicas de la superficie adaxial de la hoja de *Nanarepenta* 40 x (MO). a) *N. guerrerensis*. b) *N. juxtlahuacensis*. c) *N. mcvaughii*. d) *N. minima*. e) *N. toluicana*.

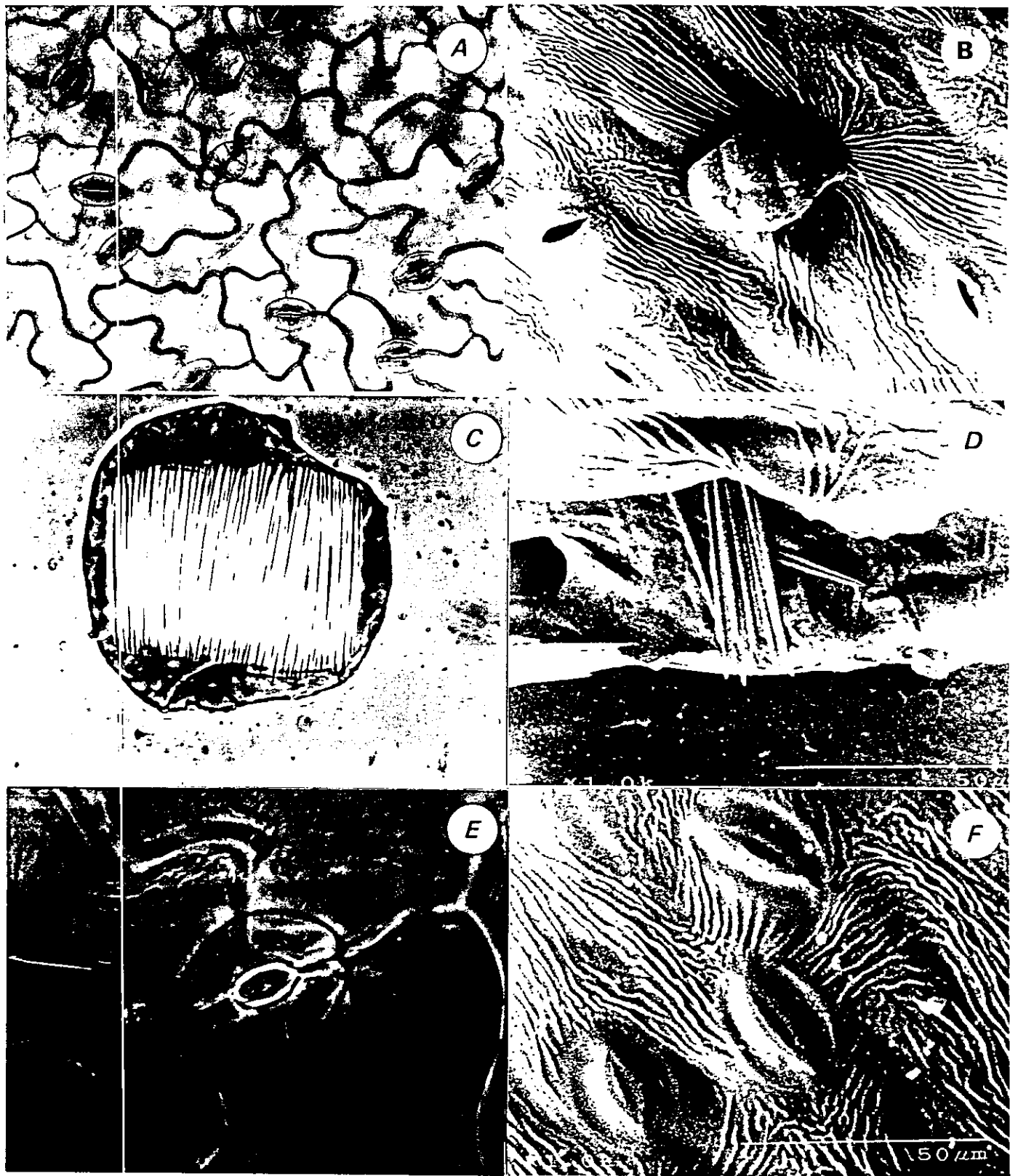


Figura 17. Caracteres anatómicos generales del género *Nanarepenta*. a-b) Glándulas multicelulares pediculadas en *N. juxtlahuacensis*, 40x (MO) y en *N. guerrerensis* 1000x (MEB). c-d) Rafidios incluidos en idioblastos en *N. toluicana*, 100x (MO), en *N. guerrerensis* 1000x (MEB). e-f) Estomas de *N. toluicana*, 100x (MO), de *N. mcvaughii*, 1000x (MEB).

entre 25-32.5 x 17.5-27.5 μm ; en sección transversal, las paredes orientadas hacia el poro engrosadas, con proyecciones cuticulares.

Stebbins y Khush (1961), Van Cotthem (1970), Ayensu (1972) y Ugborogho *et al.* (1993), revisan términos relacionados con los estomas. Los dos últimos autores señalan que el término anomocítico engloba diferentes tipos, por lo que no es adecuado. Sin embargo, debido a la ausencia actual de una propuesta apropiada para la denominación de estomas en monocotiledóneas, en este estudio se denominan conservadoramente como anomocíticos.

El índice estomático varía entre las especies de *Nanarepenta*, puede ser mayor en cualquiera de las superficies abaxial o adaxial, como se aprecia en el cuadro 5. Es importante señalar que este índice, se incrementa notablemente hacia los márgenes en la porción media de la hoja.

Cuadro 5. Índice estomático en las especies de *Nanarepenta*

Especies	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	PRO	SUPER
<i>N. juxtlahuacensis</i>	26.0	23.2	26.8	25.2	24.7	26.3	20.0	22.8	22.7	22.1	23.9	abaxial
	9.8	10.8	11.3	10.2	12.5	16.6	9.1	10.5	9.3	10.6	11.1	adaxial
<i>N. mcvaughii</i>	25.5	20.6	23.0	25.2	27.1	24.2	27.2	24.1	26.3	26.4	24.9	abaxial
	25.7	25.4	24.5	23.7	27.1	25.7	24.2	21.8	22.2	24.4	24.4	adaxial
<i>N. minima</i>	20.5	20.2	20.0	22.1	19.3	27.2	25.5	20.5	18.6	23.5	21.7	abaxial
	22.8	25.6	24.0	21.5	19.5	23.9	23.2	26.3	25.3	23.8	23.5	adaxial
<i>N. tolocana</i>	15.1	9.6	11.7	9.7	20.2	12.5	4.8	14.0	22.0	23.8	14.3	abaxial
	22.8	25.6	25.9	21.3	20.0	24.1	23.6	17.1	25.3	22.2	22.8	adaxial
<i>N. guerrerensis</i>	21.5	20.4	19.1	20.2	15.1	19.7	18.4	22.9	24.0	15.0	19.6	abaxial
	17.8	19.6	17.8	18.2	18.8	17.5	19.1	15.9	16.6	17.7	17.8	adaxial

Mesófilo de la hoja: Con parénquima en empalizada y parénquima esponjoso. Células parénquima en tejido en empalizada presentes sólo en el lado adaxial de la lámina y en ocasiones ausentes, son cilíndricas, alargadas y en sección transversal están orientadas anticlinalmente, dispuestas en 1-2 capas, de las cuales la más interna a veces es indistinguible del tejido esponjoso. El parénquima esponjoso ocupa 50-65% del mesófilo; células de tamaño variado y forma irregular con arreglo irregular, compacto o laxo (fig. 18a-e). Idioblastos mucilaginosos con rafidios y taninos.

Sistema Vascular: Sistema vascular formado por haces básicamente colaterales. Xilema en posición adaxial, floema en posición abaxial (vena media). Hazes vasculares de 1-7 arreglados en círculo y embebidos en el mesófilo; xilema

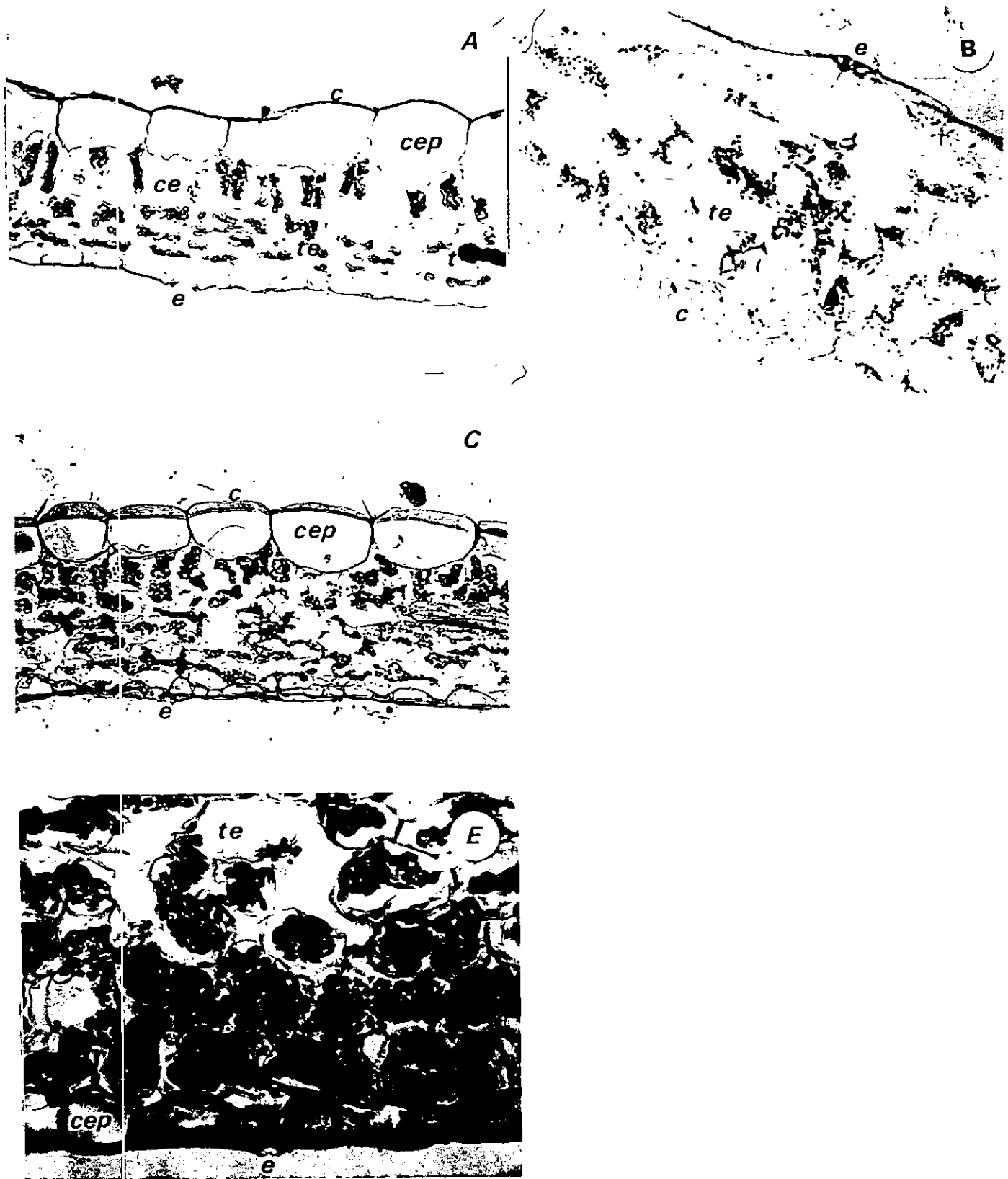


Figura 18. Mesófilo (corte MO). a) *Nanarepenta guerrerensis* (200x). b) *N. juxtlahuacensis* (100x). c) *N. mcvaughii* (200x). d) *N. minima* (100x). e) *N. toluicana* (400x). c = cutícula, ce = células en empalizada, cep = células epidérmicas, e = estoma, te = tejido esponjoso, t = taninos.

arreglado alternante con respecto a las 1-4 unidades de floema. Floema formando un grupo acrescente de unidades aisladas o bandas. Esclerénquima cuando presente con diversos patrones.

Venación: Patrón de venación del género es campilódromo (Fig. 19a) con un debilitamiento de las venas primarias acropétalo muy pronunciado. Venas primarias de tamaño ligero (1.1%), rectas a ligeramente curvadas, tienden a anastomosarse apicalmente. Venas secundarias surgen de la vena primaria admedial, en arreglo pinnado (fig. 19b), se extienden a lo largo de la lámina y se fusionan con la vena exmedial primaria, en ocasiones se ramifican formando terminaciones ciegas, de grosor moderado y corren rectas. Venas terciarias surgen de las secundarias en ángulo recto y se ramifican transversalmente. Ordenes superiores 5 y 6, de tamaño fino, surgen en ángulo recto, mientras los órdenes de 3-5 corren irregularmente y/o a veces ortogonalmente (Fig. 19c). Venación última marginal con forma de ojal (fig. 19d). Aréolas usualmente isodiamétricas, en ocasiones formando mallas incompletamente cerradas, sin orientación predominante, de tamaño medio (0.3-1 mm) a grande (1.1-2 mm). Venillas curvadas simples a 1-2 veces ramificadas (Fig. 19e), las ramificadas en general con terminaciones libres (Fig. 19f) (Conover, 1982).

B. Pecíolo

Forma: La forma del pecíolo es variable. En corte transversal reniforme, subcircular, pentagonal o sin forma definida.

Epidermis: Cutícula delgada, uniforme y ondulada, crestada en la superficie adaxial. Epidermis adaxial y abaxial uniseriadas; células epidérmicas cuadradas, semi-rectangulares hasta isodiamétricas. Estomas presentes, escasos y con rebordes cuticulares externos a la cámara estomática.

Sistema vascular: Región medular formada por células parenquimáticas o sustituida por un espacio lisígeno (ruptura de las células de la médula). (fig. 20a-e). Corteza formada por 5-10 capas de células parenquimáticas, una capa de esclerénquima separa la corteza de cada haz vascular o está ausente. Haces vasculares 3-8, colaterales, agrupados en forma de V, sin orden alguno o circularmente (fig. 20a-e); con 1-4 unidades de floema, externas. Xilema interno, elementos xilemáticos variables en número, de diámetro amplio, compuesto por elementos traqueales y parénquima, sin fibras. Idioblastos mucilaginosos con rafidios (Ayensu, 1972).

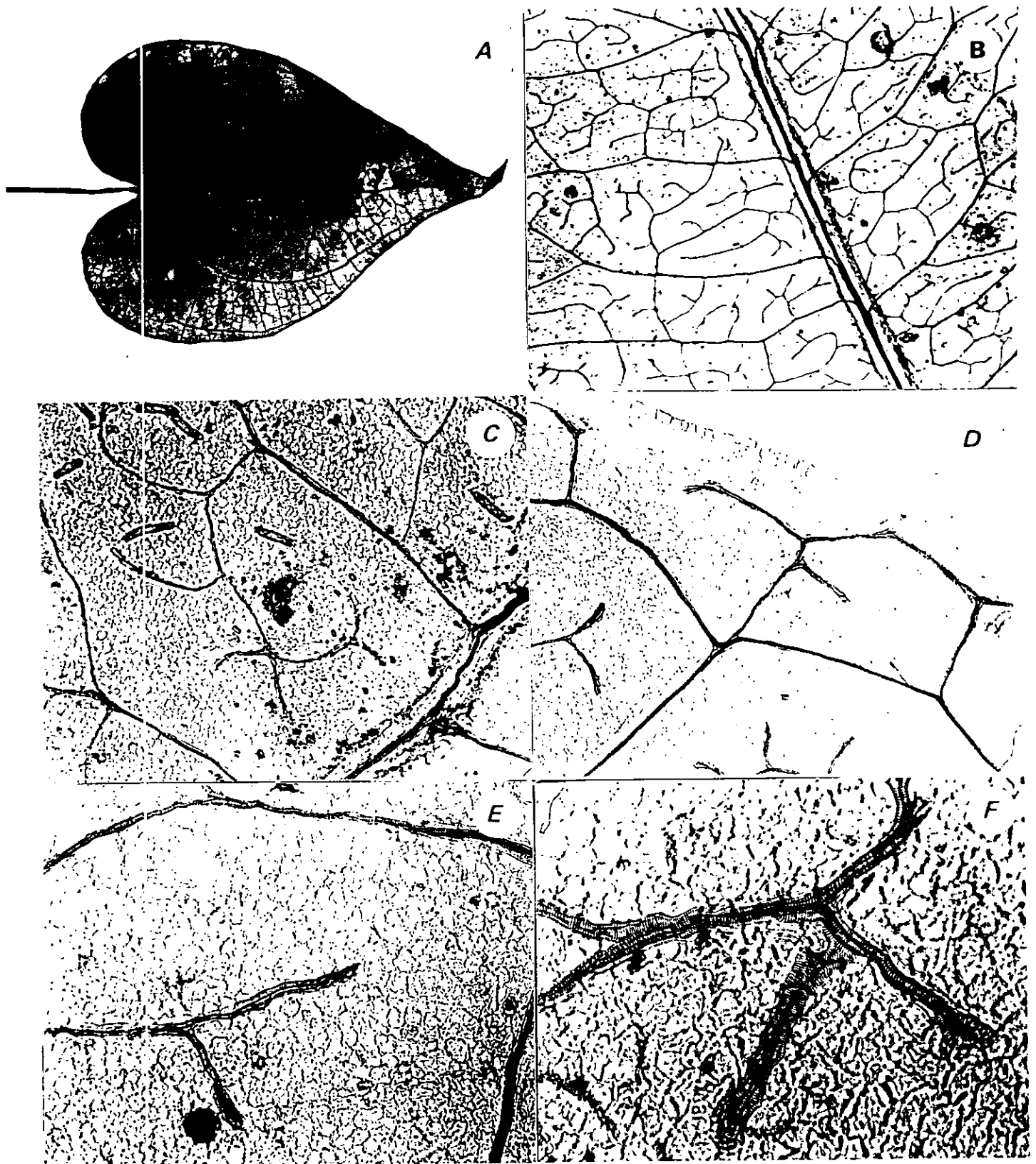


Figura 19. Caracteres de la neriación en el género *Nanarepenta* (MO) a) *N. mcvaughii*, hoja mostrando el patrón campilódromo (tamaño natural). b) *N. minima*, zona central mostrando venas de 1-5 órdenes (25x). c) *N. juxtlahuacensis*, areola y venillas ramificadas (100x). d) *N. minima*, areola marginal (100x). e) *N. minima*, ramificación de la venilla (200x). f) *N. minima*, terminación de venas 5° orden (400x).

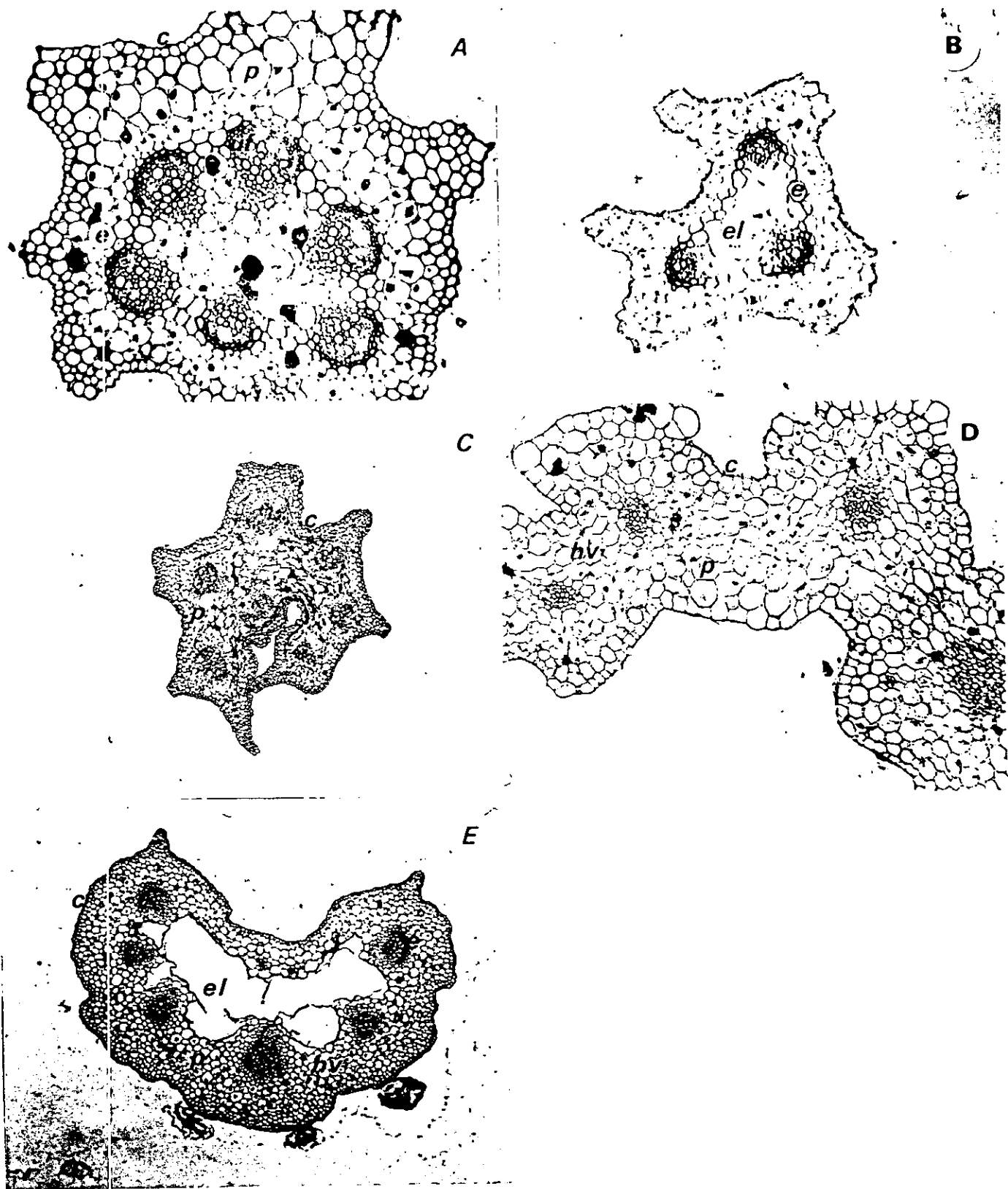


Figura 20. Corte transversal de peciolo (MO) a) *Nanarepenta guerrerensis* (100x). b) *N. juxtlahuacensis* (100x). c) *N. mcvaughii* (25x). d) *N. minima* (100x). e) *N. tolucana* (25x). c = cutícula, e = esclerénquima, el = espacio lisígeno, hv = haz vascular, p = parénquima, uf = unidad de floema, x = xilema.

TALLO AEREO

Epidermis: Epidermis uniseriada, gruesa o delgada; células epidérmicas 2.5-3.75 μm de largo, rectangulares, cúbicas, cónicas o redondeadas. Pared tangencial interna engrosada, dentado-serrulada. Estomas con una cámara subestomática a nivel de la epidermis, la cámara con rebordes cuticulares externos evidentes e internos pequeños; las células oclusivas: más pequeñas que las epidérmicas.

Sistema vascular: Haces vasculares organizados en grupos, los grupos pequeños se intercalan entre los de mayor tamaño y presentan xilema y floema. Xilema dispuesto al centro o la periferia del haz vascular, de diámetro relativamente pequeño. Región medular constituida por células parenquimáticas o sustituida por un espacio lisígeno (ruptura de las células que ocupaban la médula). Corteza con 3-10 capas celulares, en algunas especies la médula y la epidermis están separadas por una capa de esclerénquima. Floema formado por 1-3 grupos (fig. 21a-e). Células corticales: varían en tamaño y forma, en general son isodiamétricas, las menores generalmente se ubican hacia la periferia, las mayores hacia el centro, y generalmente existen espacios intercelulares entre ellas. Células con engrosamiento gradual del centro hacia la periferia. Idioblastos mucilaginosos con rafidios.

RIZOMA

Epidermis: Una gruesa pared de células cúbicas, compactamente arregladas, con contenido citoplasmático. Corteza exterior compuesta por 3-4 capas celulares, compactamente arregladas.

Sistema vascular: Células corticales internas de tamaño variable, formando una capa de 6-12 células. Capa de esclerénquima separando a la corteza de los haces vasculares. Las células parenquimáticas que rodean a los haces vasculares contienen numerosos granos de almidón. Haces vasculares colaterales, esporádicamente distribuidos a través de tejido interior. Xilema de traqueidas amplias asociadas con parénquima. Floema de tubos cribosos, células acompañantes y parénquima floemático. Idioblastos mucilaginosos con rafidios y taninos presentes en la corteza.

RAIZ

Exodermis: Constituida por una sola capa de células gruesas, compactamente arregladas.

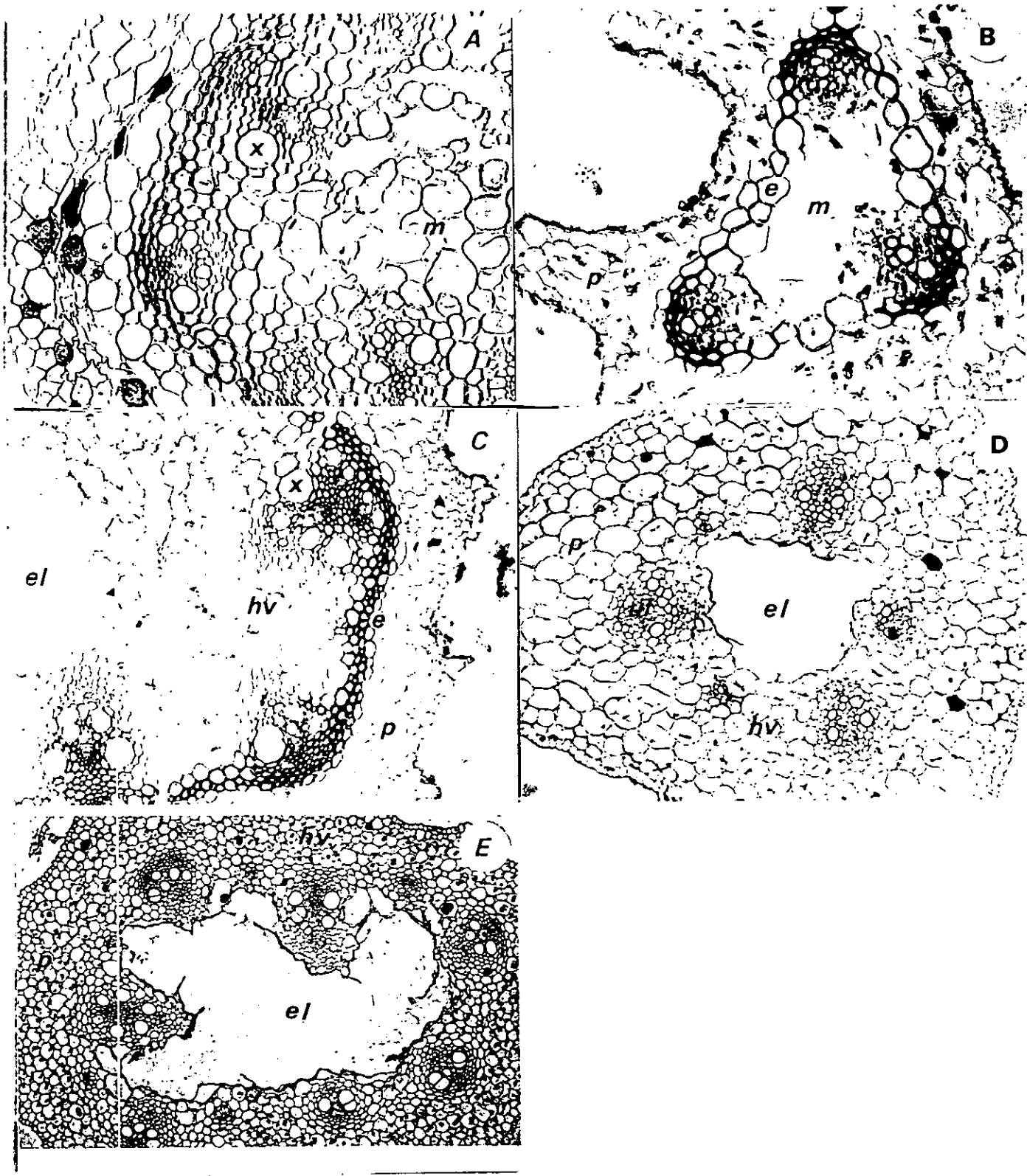


Figura 21. Corte transversal de tallo aéreo (100x, MO). a) *Nanarepentia guerrerensis*. b) *N. juxtlahuacensis*. c) *N. mcvaughii*. d) *N. minima*. e) *N. toluicana*. c = cutícula, e = esclerénquima, el = espacio lisígeno, hv = haz vascular, p = parénquima, uf = unidad de floema, x = xilema.

Sistema vascular: Región medular ocupa 1/3 del cilindro central, células parenquimáticas con paredes gruesas. Corteza forma del 50-65% del diámetro de la raíz; células corticales de tamaño irregular, con espacios intercelulares, las periféricas más pequeñas, variables en tamaño, circulares, elipsoidales o cuadradas. Endodermis de una capa, células longitudinalmente alargadas con engrosamientos en las paredes interna y radiales en forma de U. Periciclo de 2-4 capas; células fibrosas lignificadas; 6-8 arca. Xilema formado por vasos y parénquima asociado. Vasos grandes al centro de la raíz. Floema formado por tubos cribosos, células acompañantes y parénquima. Unidades de floema parcial a totalmente rodeadas por fibras.

Descripciones específicas

A continuación se describen los caracteres que se han considerado diagnósticos para cada una de las especies en este estudio y que permiten caracterizarlas anatómicamente.

Nanarepenta guerrerensis

HOJA

Lámina

Epidermis: Células epidérmicas con cutícula delgada, uniforme, ondulada; células regulares, cuadradas, rectangulares a hexagonales, 107.1-202.3 x 59.5-119 μm . Paredes anticlinales casi rectas; células costales alargadas, en 1-2 hileras; intercostales regulares. Células estomáticas 25-27.5 μm , rodeados por 3-5 células epidérmicas.

PECIOLLO

Forma: Pecíolo más o menos hexagonal o irregular en corte transversal.

Epidermis: Células epidérmicas con cutícula delgada, uniforme, ondulada, crestada. Epidermis adaxial y abaxial compuestas por una sola capa celular, células cuadradas, semirectangulares hasta isodiamétricas.

Sistema vascular: Tejido vascular colateral organizado en 6 haces, más o menos periféricos, circulares; cada uno con 1-2 unidades de floema, rodeadas por una capa de esclerénquima y el xilema dispuesto internamente, con disposición irregular sin un patrón definido. Los elementos xilemáticos son variables en número, tienen un diámetro de 9.5-19 μ m, están compuestos por elementos traqueales y parénquima. Región medular ocupada por numerosas células parenquimáticas de gran tamaño. Corteza constituida por 5-7 capas de parénquima, células grandes y pequeñas intercaladas entre sí. Las células tienen paredes delgadas; las paredes tangenciales externas e internas están engrosadas; una capa de esclerénquima separa a la corteza de cada haz vascular.

TALLO AEREO

Sistema vascular: Tejidos vasculares organizados en 10 haces colaterales, distribuidos periféricamente y separados de la zona parenquimática por una franja de células de esclerénquima. El xilema se presenta hacia la periferia del haz vascular, en forma de V, está disperso por todo el haz o formado por 2 grupos paralelos de unidades grandes y pequeñas, semidispersas hacia la parte interior del haz; el xilema tiene de 4-6 elementos de vaso, con un diámetro de 20-40 μ m y otros elementos más pequeños de 12-15 μ m en diámetro. El grosor de la pared de los elementos de vaso es de 2-2.5 μ m. El floema se distribuye en la parte media como un sólo paquete, pero en el centro de este pueden aparecer otras unidades de xilema. Región medular sustituida por un espacio lisígeno. Corteza con 3-7 capas celulares, las células corticales varían en tamaño y forma, en general son isodiamétricas, las menores se ubican hacia la periferia y las mayores hacia el centro.

Nanarepenta juxtlahuacensis

HOJA

Lámina

Epidermis: Células epidérmicas con cutícula delgada, uniforme, ondulada, crestada. Células adaxiales muy irregulares, paredes anticlinales muy sinuosas. Células estomáticas 25-32.5 μ m, rodeadas por 3-5 células epidérmicas.

PECIOLO

Forma: Pecíolo más o menos pentagonal en corte transversal.

Epidermis: Cutícula delgada, uniforme, ondulada, 2-2.5 μm de grosor, crestada. Epidermis adaxial y abaxial compuesta por una capa celular, las células muy irregulares.

Sistema vascular: Tejido vascular colateral organizado en 3 haces, formando una V o un círculo; con 2 unidades de floema, externas, rodeadas por una capa de esclerénquima, engrosada y lignificada. Xilema interno, en posición central, los elementos xilemáticos son variables en número, 4.76-23.8 μm de largo, 4.76-19.4 μm de ancho. Región medular ocupada por tejido parenquimático, algunas han perdido las paredes, como si fuese el inicio de la formación del espacio lisígeno. Corteza constituida por 3-4 capas celulares, células externas menores que las internas, de paredes delgadas. Corteza separada de cada haz vascular por una franja de esclerénquima; células 47.6 x 54.7 μm .

TALLO AEREO

Sistema Vascular: Tejidos vasculares en 3 haces, el xilema en forma de V, la arista de la V hacia el centro del tallo, 5 unidades de xilema grandes 25-32.5 μm , 3 unidades pequeñas 12.5-15 μm en diámetro. El floema en un sólo paquete hacia el centro de la V, el xilema hacia la periferia del haz vascular. Región medular ocupada por tejido parenquimático. Corteza constituida por 5-6 capas celulares, células corticales redondeadas o elipsoidales 20-50 μm en diámetro. Corteza y epidermis separadas por una zona de esclerénquima. Las células parenquimáticas con un engrosamiento gradual del centro hacia la periferia.

Nanarepenta mcvaughii

HOJA

Lámina

Epidermis: Células epidérmicas con cutícula delgada, uniforme, ondulada; células regulares, paredes anticlinales rectas; células estomáticas de 25-32.5 x 17.5-27.5 μm , rodeadas por 3-4 células epidérmicas.

PECÍOLO

Forma: Pecíolo más o menos hexagonal u octagonal en corte transversal.

Epidermis: Cutícula delgada, uniforme, ondulada, 2 μm de grosor. Epidermis adaxial y abaxial compuesta una capa celular; células cuadradas, semirectangulares hasta isodiamétricas.

Sistema Vascular: Tejido vascular colateral compuesto por 8 haces, arreglados en forma de V o círculo, 4 en posición adaxial y 4 abaxiales; con 1-2 unidades de floema centrales, cada haz rodeado por una capa de esclerénquima; xilema ubicado interna o periféricamente o en forma de V, elementos xilemáticos de 4-10, 10-22.5 μm en diámetro. Región medular sustituida por un espacio lisígeno. Corteza constituida por 4-6 capas de parénquima de tamaño variable, alargadas, sin contenido celular; las paredes tangenciales externas e internas engrosadas; una capa de esclerénquima separa a la corteza de cada haz vascular.

TALLO AEREO

Sistema vascular: Tejido vascular colateral organizado en 8 haces periféricos de similar tamaño; xilema hacia la periferia del haz vascular, en forma de V, formado por 2 grupos paralelos de unidades de xilema grandes y pequeñas; con 4-6 elementos de vaso, con un diámetro de 20-40 μm y otros elementos de vaso más pequeños de 10-15 μm en diámetro. Floema en 1 sólo paquete distribuido en la parte media, otras unidades de xilema se presentan al centro. Región medular sustituida por un espacio lisígeno. Células corticales en general isodiamétricas. Corteza con 3-10 capas celulares; la corteza y la zona parenquimática están separadas por una zona de esclerénquima. Células parenquimáticas con un engrosamiento gradual del centro hacia la periferia.

Nanarepenta minima

HOJA

Lámina

Epidermis: Células epidérmicas con cutícula delgada, uniforme, ondulada; células irregulares, paredes anticlinales sinuosas; células estomáticas de 22-28 x 18.5-23 μm , rodeadas por 2-4 células epidérmicas.

PECÍOLO

Forma: Pecíolo más o menos reniforme a pentagonal en corte transversal.

Epidermis: Cutícula 2.0-2.5 μm de grosor, uniforme, ondulada, crestada.

Sistema vascular: Haces vasculares son colaterales de 4(-6), con forma de V o circulares, 2 centrales pequeños, en posición adaxial y 2-4 abaxiales mayores; con 1-2 unidades de floema, y elementos xilemáticos variables en número alternando entre sí al azar, compuesto por elementos traqueales y parénquima.

TALLO AEREO

Sistema vascular: Tejido vascular colateral organizado en 4 haces, de los cuales 2 son los principales o de mayor tamaño y 2 menores, estos presentan xilema y floema, el xilema tiene forma de V, con al menos 2 vasos de tamaño grande de 25-30 μm , con 4-5 vasos de un diámetro relativamente pequeño, entre 12.5-15 μm . Floema en un sólo paquete en posición central. Región medular sustituida por un espacio lisígeno. Células corticales en general isodiamétricas, las menores se ubican hacia la periferia, las mayores hacia el centro. Corteza con 3-10 capas celulares. Las células muestran un engrosamiento gradual del centro hacia la periferia.

Nanarepenta toluicana

HOJA

Lámina

Epidermis: Superficie adaxial con células epidérmicas irregulares, paredes anticlinales sinuosas; células estomáticas 25-30 x 17.5-25 μm , rodeados por 3-4 células epidérmicas.

PECÍOLO

Forma: Pecíolo reniforme o pentagonal en corte transversal.

Epidermis: Epidermis adaxial y abaxial está compuesta por una capa celular de 12.5-25 x 10-25 μm , células cuadradas, semirectangulares a isodiamétricas.

Sistema vascular: Haces vasculares colaterales 8, en forma de V, circulares, 2 centrales pequeños, en posición adaxial y 6 abaxiales mayores; con 1 unidad de floema, externa, rodeadas por una capa de esclerénquima; xilema interno, elementos xilemáticos variables en número, de diámetro ca. 27.5 μm . Región medular está ocupada por un espacio isígeno. En ocasiones, una capa de esclerénquima separa la corteza de cada haz vascular. Corteza está constituida por 5-7 capas de células de parénquima de tamaño variable, las externas menores que las internas, con dos capas de células reducidas en comparación a las centrales que son mayores, todas las células de paredes delgadas.

TALLO AEREO

Sistema vascular: Tejido vascular colateral organizado en 12 haces, 7 principales o de mayor tamaño y 5 menores. El xilema dispuesto hacia la periferia del haz vascular, en forma de V, disperso por todo el haz o formado por 2 grupos paralelos de unidades grandes y pequeñas, semidispersas hacia la parte inferior del haz; con 4-6 elementos de vaso, con diámetro de 25-40 μm y otros elementos de vaso de 12.5-15 μm en diámetro. El floema ocupa la parte media en un sólo paquete, pero al centro de éste pueden aparecer otras unidades de xilema. Región medular está sustituida por un espacio lisígeno. Células corticales en general son isodiamétricas, las menores de 20-25 μm , se ubican hacia la

periferia, las mayores de 37.5-50 μm hacia el centro. Corteza está constituida por 3-10 capas celulares, está separada de la epidermis por una zona de esclerénquima.

DISCUSIÓN

Si bien se realizó un estudio más o menos detallado y se registraron numerosas características anatómicas para el grupo bajo estudio, se encontró que la mayor parte de los caracteres registrados en las especies del género *Nanarepenta*, son comunes en la familia Dioscoreaceae. En este sentido, es pertinente citar las conclusiones obtenidas por Ayensu (1972), quien señala que es imposible diferenciar anatómicamente a los géneros *Dioscorea*, *Rajania*, *Tamus*, *Avetra* y *Stenomeris*, indicando que todos pueden ser claramente agrupados en la familia Dioscoreaceae, ya que las características anatómicas entre estos son muy homogéneas. Los resultados obtenidos en este estudio confirman lo anterior, ya que prácticamente la totalidad de los caracteres registrados en *Nanarepenta*, corresponden a aquellos previamente observados en los géneros restantes de la familia. En conclusión, no es posible diferenciar a *Nanarepenta* de los otros géneros, con base en los estados de los caracteres anatómicos.

Sin embargo, se registraron los estados de caracteres anatómicos que permiten distinguir al menos, entre las especies incluidas en este estudio. Los caracteres anatómicos de mayor importancia taxonómica son: la forma de las células epidérmicas, la presencia o ausencia de estrías cuticulares, el índice estomático, el espacio lisígeno encontrado en la región medular del tallo aéreo de las especies postradas respecto a las semivolubles y el número diferente de haces vasculares en el tallo y el peciolo. Sin embargo, se considera que algunos de estos estados de los caracteres no son informativos filogenéticamente, ya que algunos de estos, como el espacio lisígeno y el hábito del tallo, sufren variaciones de acuerdo a las condiciones ambientales (Burkill, 1960).

CAPÍTULO 7

CONTEOS CROMOSÓMICOS

El conocimiento acerca de los números cromosómicos y ploidías en la familia Dioscoreaceae no ha sido revisado adecuadamente hasta el momento y sólo son conocidos los números cromosómicos para el 15% de las 950 especies de la familia (Al-Shehbaz y Schubert, 1987) (Cuadro 6). Algunos estudios brindan conteos cromosómicos a nivel mundial (Baquar, 1980; Bhat y Bindroo, 1980; Bolkhovskikh *et al.*, 1969; Chin *et al.*, 1985; Cox *et al.*, 1958;

periferia, las mayores de 37.5-50 μm hacia el centro. Corteza está constituida por 3-10 capas celulares, está separada de la epidermis por una zona de esclerénquima.

DISCUSIÓN

Si bien se realizó un estudio más o menos detallado y se registraron numerosas características anatómicas para el grupo bajo estudio, se encontró que la mayor parte de los caracteres registrados en las especies del género *Nanarepenta*, son comunes en la familia Dioscoreaceae. En este sentido, es pertinente citar las conclusiones obtenidas por Ayensu (1972), quien señala que es imposible diferenciar anatómicamente a los géneros *Dioscorea*, *Rajania*, *Tamus*, *Avetra* y *Stenomeris*, indicando que todos pueden ser claramente agrupados en la familia Dioscoreaceae, ya que las características anatómicas entre estos son muy homogéneas. Los resultados obtenidos en este estudio confirman lo anterior, ya que prácticamente la totalidad de los caracteres registrados en *Nanarepenta*, corresponden a aquellos previamente observados en los géneros restantes de la familia. En conclusión, no es posible diferenciar a *Nanarepenta* de los otros géneros, con base en los estados de los caracteres anatómicos.

Sin embargo, se registraron los estados de caracteres anatómicos que permiten distinguir al menos, entre las especies incluidas en este estudio. Los caracteres anatómicos de mayor importancia taxonómica son: la forma de las células epidérmicas, la presencia o ausencia de estrías cuticulares, el índice estomático, el espacio lisígeno encontrado en la región medular del tallo aéreo de las especies prostradas respecto a las semivolubles y el número diferente de haces vasculares en el tallo y el peciolo. Sin embargo, se considera que algunos de estos estados de los caracteres no son informativos filogenéticamente, ya que algunos de estos, como el espacio lisígeno y el hábito del tallo, sufren variaciones de acuerdo a las condiciones ambientales (Burkill, 1960).

CAPÍTULO 7

CONTEOS CROMOSÓMICOS

El conocimiento acerca de los números cromosómicos y ploidías en la familia Dioscoreaceae no ha sido revisado adecuadamente hasta el momento y sólo son conocidos los números cromosómicos para el 15% de las 950 especies de la familia (Al-Shehbaz y Schubert, 1987) (Cuadro 6). Algunos estudios brindan conteos cromosómicos a nivel mundial (Baquar, 1980; Bhat y Bindroo, 1980; Bolkhovskikh *et al.*, 1969; Chin *et al.*, 1985; Cox *et al.*, 1958;

Cuadro 6. Números cromosómicos de Dioscoreaceae en el mundo (arreglada por grandes zonas geográficas).

ESPECIE	múltiplo de	n	2 n	ORIGEN	FUENTE
<i>Aweira sempervivens</i>	?	?	?	Madagascar	?
<i>Borleria chouardi</i>	12		24	España, Francia	
<i>Borleria pyrenaica</i>	12		24	España, Francia	Martin y Ortiz 1963
<i>Dioscorea balkanica</i>	10		20	Albania	
<i>Tamus communis</i>	12	24	48, 96	Europa	González <i>et al.</i> 1988; Love y Love 1982; Meuman 1925; Seidenbinder y Verlaque 1985; Smith 1937; Velarque <i>et al.</i> 1987; Uberta 1983
<i>Dioscorea paniculata</i>	9		36		Martin y Ortiz 1966
<i>Dioscorea quaternata</i>	9		36, 54		Martin y Ortiz 1966
<i>Dioscorea villosa</i>	10		ca. 60		Smith 1937
<i>Dioscorea composita</i>	9	18, 36	30, 36, 54		Martin y Ortiz 1963, 1966; Pal y Sharma 1980; Rama Rao y Murty 1975
<i>Dioscorea convolvulacea</i>	9		36		Martin y Ortiz 1963
<i>Dioscorea floribunda</i>	9	18, 36, 54	30, 36, 54, 72, 144		Martin y Ortiz 1966; Pal y Sharma 1980; Rama Rao y Murty 1975; Sengupta <i>et al.</i> 1988
<i>Dioscorea galeotitana</i>	?	ca. 52	48, 52, 104		Medellin 1959
<i>Dioscorea mexicana</i>	9,?		36, 64		Martin y Ortiz 1966; Pal y Sharma 1980
<i>Dioscorea spiculiflora</i>	9,?	36	20-28, 36		Martin y Ortiz 1963
<i>Hyperocrya</i>	?	?	?		?
<i>Nanarperna juxtilahuacensis</i>			ca. 23		?
<i>Nanarperna toluicana</i>	12	?	24		?
<i>Rajania cordata</i>	9		36		Martin y Ortiz 1966
<i>Dioscorea bernouliana</i>	9		36		Martin y Ortiz 1966
<i>Dioscorea eschscholtensis</i>	9		36		Martin y Ortiz 1966
<i>Dioscorea friedrichshalii</i>	9	18, 36	36		Martin y Ortiz 1963, 1966; Rama Rao y Murty 1975
<i>Dioscorea hondurensis</i>	9		36		Martin y Ortiz 1966
<i>Dioscorea polygonoides</i>	9		36, 54		Martin y Ortiz 1963, 1966
<i>Dioscorea ceratandra</i>	9		36		Martin y Ortiz 1963
<i>Dioscorea discolor</i>	10		40		Smith 1937
<i>Dioscorea reticulata</i>	?		c. 61		Smith 1937
<i>Dioscorea sinuala</i>		17, 18	ca. 35, 34-36		Meuman 1925
<i>Epipetrum</i>		?	?		?
<i>Dioscorea abyssinica</i>	10		40	Africa tropical	Martin y Ortiz 1963
<i>Dioscorea caryenensis</i>	5, 10, ?		54, 60-63, c. 66, 68, c. 140	África tropical	Haquar 1980
<i>Dioscorea hastata</i>	10		120	Africa tropical	
<i>Dioscorea dimetorum</i>	10		40	Africa tropical	Baquer 1980
<i>Dioscorea minutiflora</i>	10		120	Africa tropical	

<i>Dioscorea sansibarensis</i>	10		40	Africa tropical	
<i>Dioscorea emiliacifolia</i>	10		120	Africa tropical	
<i>Dioscorea hirtiflora</i>	10		40	Africa occidental	Baquer 1980
<i>Dioscorea macroura</i>	10		40	Africa occidental	Smith 1937
<i>Dioscorea mangenotiana</i>	10		72-80	Africa occidental	
<i>Dioscorea prahensis</i>	10		40, 80	Africa occidental	
<i>Dioscorea prensi</i>	10		40	Africa occidental	Baquer 1980
<i>Dioscorea rotundata</i>	10		40, 60	Africa	Baquer 1980; Martin y Ortiz 1963
<i>Dioscorea aculeata</i>	10		40		Martin y Ortiz 1963
<i>Dioscorea alata</i>	10	20	40, 50, 60, 70, 80, c. 81		Abraham y Nair 1991; Baquer 1980; Chin <i>et al.</i> 1985; Martin y Ortiz 1963; Pal y Sharma 1980; Ramachandran 1962; Sarkar <i>et al.</i> 1980; Sharma 1970; Smith 1937
<i>Dioscorea batatas</i>	10		140, c. 144		Nakajima 1934
<i>Dioscorea bulbifera</i>	10	40	36, 40, 60, 70, 80, 100		Baquer 1980; Chin <i>et al.</i> 1985; Martin y Ortiz 1963; Pal y Sharma 1980; Ramachandran 1962; Sharma 1970; Smith 1937
<i>Dioscorea caucasica</i>	10	10	20		Meurman 1925; Smith 1937
<i>Dioscorea esculenta</i>	10		40, 60, 80, 90, 100		Baquer 1980; Chin <i>et al.</i> 1985; Ramachandran 1962
<i>Dioscorea fargesii</i>			64		Smith 1937
<i>Dioscorea oppositifolia</i>	10		40, 80, c. 140		Pal y Sharma 1980; Ramachandran 1962; Smith 1937
<i>Dioscorea sariva</i>	10	40	80		Mehra y Sachdeva 1976; Ramachandran 1962
<i>Serometeris</i>		?	?		?
<i>Dioscorea brandisii</i>	10	40	20		Purnima y Srivastava 1989
<i>Dioscorea prauri</i>	10		20		Pal y Sharma 1980; Roy <i>et al.</i> 1989; Sharma 1970
<i>Dioscorea tenuicalligera</i>	10	20	40		Chin <i>et al.</i> 1985; Pei Chien <i>et al.</i> 1979
<i>Dioscorea althaeoides</i>	10	10	20		Jiangsu Inst. Bot. 1976
<i>Dioscorea banyuan</i>	10	10	20		Jiangsu Inst. Bot. 1976
<i>Dioscorea bifornifolia</i>	10		20		Jiangsu Inst. Bot. 1976
<i>Dioscorea chingii</i>	10	10	20		Jiangsu Inst. Bot. 1976
<i>Dioscorea colletii</i>	10	10	20		Jiangsu Inst. Bot. 1976
<i>Dioscorea colletii</i> var.	10	20	40		Jiangsu Inst. Bot. 1976
<i>hypoglauca</i>					
<i>Dioscorea deltoidea</i>	10	10	20 (14, 16, 17, 21, 22, etc.), 40		Bondroo y Bhat 1985; Mehra y Sachdeva 1976; Pal y Sharma 1980; Purnima y Srivastava 1989; Jiangsu Inst. Bot. 1976
<i>Dioscorea futschuensis</i>	10	20	40		Jiangsu Inst. Bot. 1976
<i>Dioscorea gracillima</i>	10	10	20, 20		Jiangsu Inst. Bot. 1976; Nakajima 1934
<i>Dioscorea nipponica</i>	10	10	20, 56		Jiangsu Inst. Bot. 1976; Probatova y Sokolovskaya 1983; Starodubtsev 1985
<i>Dioscorea nipponica</i> var.	10	20	40		Jiangsu Inst. Bot. 1976
<i>rosthorni</i>					
<i>Dioscorea panthaica</i>	10	20	40		Jiangsu Inst. Bot. 1976
<i>Dioscorea parviflora</i>	10	10	20		Pei Chien <i>et al.</i> 1979
<i>Dioscorea pentaphylla</i>	10		40, 70, 80, ca. 144		Pal y Sharma 1980; Ramachandran 1962; Sharma 1970; Smith 1937

<i>Dioscorea poilanei</i>	10		20	Jiangsu Inst. Bot. 1976
<i>Dioscorea septemloba</i>	10	10, 20	20, 40	Jiangsu Inst. Bot. 1976
<i>Dioscorea simulans</i>	10	10	20	Atahori <i>et al.</i> 1980
<i>Dioscorea tenipes</i>	10	20	20, 40	Jiangsu Inst. Bot. 1976
<i>Dioscorea tokoro</i>	10	10	20	Chin <i>et al.</i> 1985
<i>Dioscorea yunnanensis</i>	10		40	Jiangsu Inst. Bot. 1976
<i>Dioscorea zingiberensis</i>	10	10	20	Chin <i>et al.</i> 1985
<i>Dioscorea exaltata</i>	10		60, 80	Chin <i>et al.</i> 1985
<i>Dioscorea fordii</i>	10		40	Chin <i>et al.</i> 1985
<i>Dioscorea hemsleyi</i>	10	30	60	Pei Chien <i>et al.</i> , 1979; Chin <i>et al.</i> 1985
<i>Dioscorea henryi</i>	10		40	Chin <i>et al.</i> 1985
<i>Dioscorea benhamii</i>	10		ca. 100	Chin <i>et al.</i> 1985
<i>Dioscorea nilens</i>	10		60	Chin <i>et al.</i> 1985
<i>Dioscorea persimilis</i>	10		40	Chin <i>et al.</i> 1985
<i>Dioscorea subcava</i>	10	30	40	Chin <i>et al.</i> 1985; Pei Chien <i>et al.</i> 1979
<i>Dioscorea aspera</i>	10		60	Chin <i>et al.</i> 1985
<i>Dioscorea melanophyllum</i>	10		40	Chin <i>et al.</i> 1985
<i>Dioscorea cirrhosa</i>	10		40	Chin <i>et al.</i> 1985
<i>Dioscorea glabra</i>	10	20	40	Mehra y Sachdeva 1976
<i>Dioscorea heliophylla</i>	10		30, 60, 80	Pal y Sharma 1980; Roy <i>et al.</i> 1989
<i>Dioscorea hispida</i>	10		40	Chin <i>et al.</i> 1985; Pal y Sharma 1980; Ramachandran 1962
<i>Dioscorea pubera</i>	10		40	
<i>Dioscorea spinosa</i>	10		90	Ramachandran 1962
<i>Dioscorea tomentosa</i>	10	20	40	Ramachandran 1962
<i>Dioscorea walliichii</i>	10		40	Pal y Sharma 1980
<i>Dioscorea anguina</i>	10		40	Smith 1937
<i>Dioscorea quinqueloba</i>	10		20	
<i>Dioscorea japonica</i>	10		40, 100, 400	Chin <i>et al.</i> 1985; Nakajima 1934
<i>Dioscorea opposita</i>	?		ca. 138-142	Chin <i>et al.</i> 1985
<i>Dioscorea kamoensis</i>	10		40, 60	Chin <i>et al.</i> 1985; Pal y Sharma 1980
<i>Dioscorea nemaphylla</i>	10		120	Chin <i>et al.</i> 1985

Essad, 1984; Heslot, 1953; Jenzen, 1937; Kaul y Staba, 1969; Martin, 1966, 1976; Martin y Cabanillas, 1966; Martin *et al.*, 1953a, 1963b; Martin y Degras, 1978; Martin y Ortiz, 1963, 1966; Miege, 1982; Moore, 1973; Nakajima, 1937; Ornduff, 1968; Pei y Ting, 1976; Pei *et al.*, 1979; Raghavan, 1958, 1960; Ramachandran, 1962, 1968; Rao y Murty, 1975; Sharma, 1956; Smith, 1937; Takeuchi *et al.*, 1970; Wei *et al.*, 1973). Sin embargo, no existe uno que sistematice esta información, probablemente debido a que falta mucho por conocer a este respecto.

De acuerdo con diversos autores (Burkill, 1960; Franklin y Martin, 1963; Goldblatt, 1981, 1984, 1985, 1988; Goldblat: y Johnson, 1990, 1991, 1994; Smith, 1937), las especies estudiadas de *Dioscorea*, así como algunas especies americanas de *Rajania* poseen números cromosómicos basados en múltiplos de 9. Por otra parte, las especies del viejo mundo tienen números cromosómicos basados en múltiplos de 9 y 10 (en las africanas) y 10 (en las asiáticas). En contraste, los géneros europeos *Borderea* y *Tamus* parecen estar basados en múltiplos de 12. Finalmente, en el caso de los géneros *Epipetrum* e *Hyperocarpa*, no se conocen datos al respecto.

MÉTODOS

Los números cromosómicos fueron principalmente determinados a partir de las zonas meristemáticas de los ápices de raíces obtenidas de los rizomas cultivados en invernadero. Se encontró que las 7:00 a.m. es una hora adecuada para su recolección. A esta hora las raíces fueron recolectadas y pretratadas en 8-hidroxiquinoleína al 2% durante 5 hs. Posteriormente, fueron fijadas en Farmer (solución 3:1 de alcohol etílico-ácido acético glacial), en el cual se mantuvieron permanentemente. Ya fijadas las raíces fueron sometidas a una solución de HCl en baño María, a 60° C durante 12 minutos para reblandecer las paredes celulares. Una vez hecho esto, se colocaron en el colorante Feulgen durante 2 hs y ya teñidas se prepararon las laminillas para su observación. A la parte apical de la raíz ya tratada y teñida, se le aplicó safranina acuosa al 1%. Posteriormente, se efectuó el aplastamiento (squash) y se realizaron las observaciones al microscopio óptico, hasta obtener campos adecuados para su análisis y fotografía.

En algunos casos se obtuvieron botones florales jóvenes, con el fin de intentar obtener conteos meióticos, en los cuales no se tuvo éxito. En este caso, los botones fueron fijados directamente en Farmer (3:1 alcohol etílico:ácido acético glacial). Los botones fueron puestos directamente en un portaobjetos y se disectaron para obtener las anteras. Posteriormente, se agregó una gota de aceto-carmin y se procedió a efectuar el aplastamiento. Se añadió una gota de solución de hidrato de cloral-goma arábica-glicerina como fijador de la preparación. Se observaron las preparaciones.

Los conteos cromosómicos fueron fotografiados en un Microscopio Optico Axioscope de Zeiss. Todas las fotografías fueron tomadas al mismo aumento (100 x).

RESULTADOS

En el caso de *Nanarepenta juxtlahuacensis*, no se logró tener un conteo preciso, ya que algunos de los cromosomas se presentaron sobrepuestos. Sin embargo, se logró registrar el número cromosómico aproximado de $2n = \text{ca. } 23$ (Fig. 22), en varios de los conteos intentados. Se piensa que el número real es de 24, debido a que fueron pocos los cromosomas sobrepuestos.

En *N. toluicana* se registró el número $2n = 24$ (Fig. 23). En el caso de esta especie se encontraron células poliploides en la misma preparación en que fueron hechos los conteos diploides. En estas células poliploides se registró un número $2n = \text{ca. } 144$ (Fig. 24). La presencia de células poliploides, sucede con frecuencia en algunas especies del género *Dioscorea* (Smith, 1937; Martin, 1960, 1963). Sin embargo, la presencia de células diploides y células poliploides en un mismo individuo, no está documentada en la familia. Una causa posible de este fenómeno podría ser la falta de desarrollo de las paredes celulares, así como problemas en el desarrollo de la técnica.

En el caso de las especies restantes, *N. minima*, *N. guerrerensis* y *N. mcvaughii* hasta el momento no ha sido posible realizar los conteos.

Desafortunadamente, los cromosomas encontrados son aparentemente puntuales, sumamente pequeños, por lo que no ha sido factible definir su forma y que tipo de cromosomas son, aún con las ampliaciones mostradas en las figuras 22-24.

DISCUSION

Contrariamente a lo esperado y característico entre las especies americanas de Dioscoreaceae, *N. juxtlahuacensis* y *N. toluicana* poseen un número cromosómico $2n = 24$. Este número registrado en algunas de las especies de este estudio, indica mayor parecido con los grupos europeos señalados, que con las especies de Dioscoreaceae de cualquier otra parte del mundo. Ya que como ha sido indicado anteriormente, los géneros europeos *Borderea* y *Tamus* tienen un número cromosómico $2n (= 24)$ basado en múltiplos de 12.

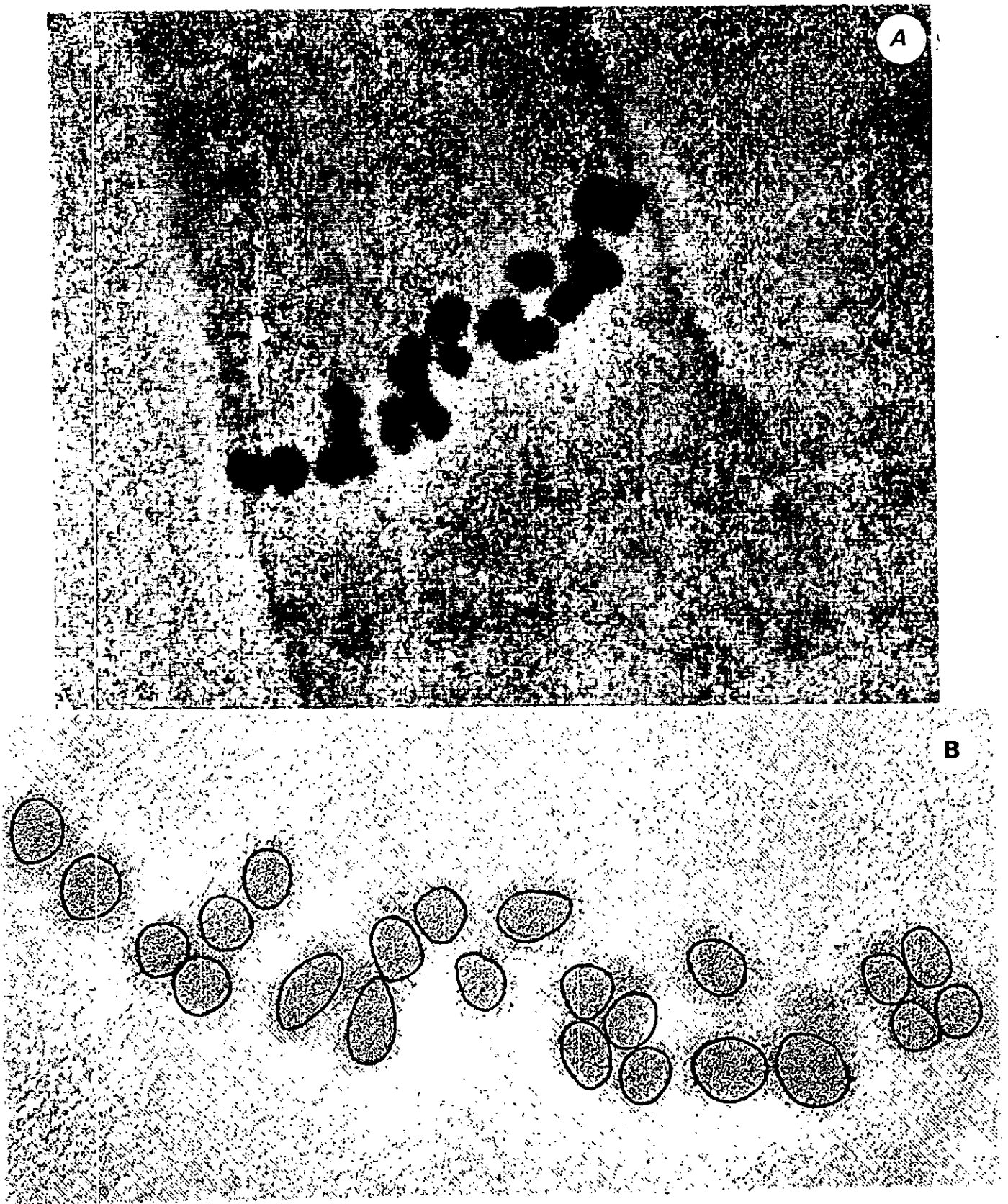


Figura 22. Conteo cromosómico impreciso de *Nanarepenta juxtlahuacensis*, $2n = 23$. a) Célula y cromosomas 1,000x. b) ampliación de los cromosomas.

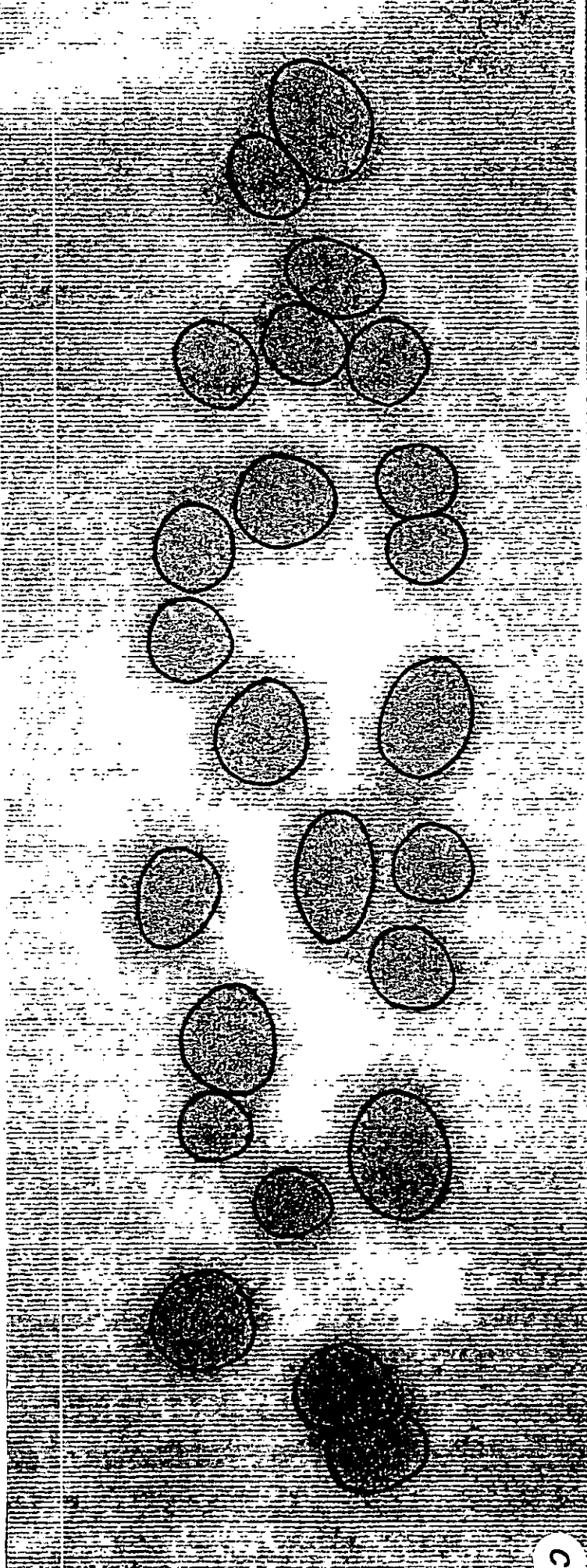
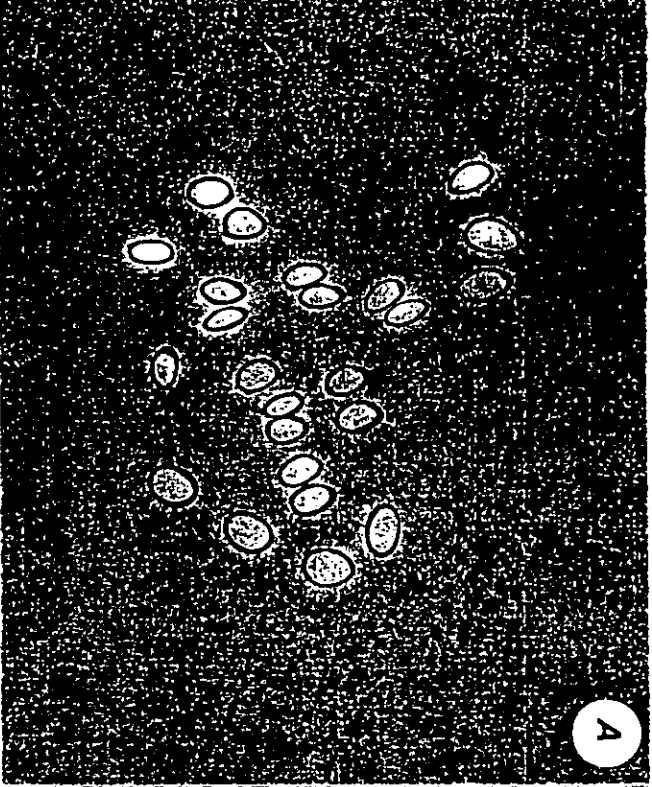


Figura 23. Conteo cromosómico de *Nanarepenta foliacea*, $2n = 24$. a) Célula y cromosomas 1000x. b y c) ampliación de los cromosomas.



Figura 24. Conteo cromosómico impreciso de *Nanarepenta toluicana* ca. 144.

La relación entre los grupos europeos y este grupo mexicano, no es fácil de explicar fitogeográficamente. Al parecer, numerosas especies, en particular del género *Dioscorea*, han tenido su origen en México y Centroamérica y para muchas de ellas se reconocen relaciones con las especies sudamericanas (Knuth, 1924; Burkill, 1960). Así como para las especies norteamericanas de *Dioscorea* se reconocen relaciones con la sección asiática *Macropoda* (Knuth, 1924). En el caso de *Nanarepenta*, se esperaba reconocer relaciones con sudamérica, en donde existe numerosas especies postradas de *Dioscorea*.

Una segunda explicación podría recaer en la presencia de eventos paralelos entre las diferentes líneas de la familia Dioscoreaceae. Sin embargo, es difícil hacer inferencias o análisis, ya que la información citogenética acerca de esta familia actualmente es aún pobre, ya que se conocen menos del 20% de conteos cromosómicos acerca de los géneros de Dioscoreaceae.

CAPÍTULO 8

ESTUDIO DE LAS SAPOGENINAS ESTEROIDES

Las sapogeninas esteroides pertenecen al grupo químico de los terpenoides (terpenos) y están entre los compuestos secundarios más comunes de las plantas vasculares. Es posible señalar que un enorme grupo de sustancias vegetales quedan incluidas bajo este término (Harborne, 1973). Así los terpenoides son clasificados de acuerdo con el número de unidades de carbono (C_s) que contienen. El intervalo que ocupan va desde los aceites esenciales, los monoterpenos y sesquiterpenos volátiles (C₁₀ y C₁₅), incluyendo los diterpenoides menos volátiles (C₂₀) hasta los triterpenoides y esteroides no volátiles (C₃₀) y los pigmentos carotenoides (C₄₀).

Específicamente los triterpenoides, grupo dentro del cual están comprendidos los esteroides, son compuestos que tienen estructuras cíclicas relativamente complejas tales como compuestos cristalinos, generalmente con alto punto de fusión, incoloros, ópticamente activos y difíciles de caracterizar por su carencia de actividad química. Los triterpenoides pueden ser divididos al menos en cuatro grupos: 1) triterpenos verdaderos, 2) esteroides, 3) saponinas y 4) glicósidos cardíacos. En particular, las saponinas, son glicósidos de los triterpenos y esteroides.

La relación entre los grupos europeos y este grupo mexicano, no es fácil de explicar fitogeográficamente. Al parecer, numerosas especies, en particular del género *Dioscorea*, han tenido su origen en México y Centroamérica y para muchas de ellas se reconocen relaciones con las especies sudamericanas (Knuth, 1924; Burkill, 1960). Así como para las especies norteamericanas de *Dioscorea* se reconocen relaciones con la sección asiática *Macropoda* (Knuth, 1924). En el caso de *Nanarepenta*, se esperaba reconocer relaciones con sudamérica, en donde existe numerosas especies postradas de *Dioscorea*.

Una segunda explicación podría recaer en la presencia de eventos paralelos entre las diferentes líneas de la familia Dioscoreaceae. Sin embargo, es difícil hacer inferencias o análisis, ya que la información citogenética acerca de esta familia actualmente es aún pobre, ya que se conocen menos del 20% de conteos cromosómicos acerca de los géneros de Dioscoreaceae.

CAPÍTULO 8

ESTUDIO DE LAS SAPOGENINAS ESTEROIDES

Las sapogeninas esteroides pertenecen al grupo químico de los terpenoides (terpenos) y están entre los compuestos secundarios más comunes de las plantas vasculares. Es posible señalar que un enorme grupo de sustancias vegetales quedan incluidas bajo este término (Harborne, 1973). Así los terpenoides son clasificados de acuerdo con el número de unidades de carbono (C_n) que contienen. El intervalo que ocupan va desde los aceites esenciales, los monoterpenos y sesquiterpenos volátiles (C_{10} y C_{15}), incluyendo los diterpenoides menos volátiles (C_{20}) hasta los triterpenoides y esteroides no volátiles (C_{30}) y los pigmentos carotenoides (C_{40}).

Específicamente los triterpenoides, grupo dentro del cual están comprendidos los esteroides, son compuestos que tienen estructuras cíclicas relativamente complejas tales como compuestos cristalinos, generalmente con alto punto de fusión, incoloros, ópticamente activos y difíciles de caracterizar por su carencia de actividad química. Los triterpenoides pueden ser divididos al menos en cuatro grupos: 1) triterpenos verdaderos, 2) esteroides, 3) saponinas y 4) glicósidos cardíacos. En particular, las saponinas, son glicósidos de los triterpenos y esteroides.

Se seleccionó a las saponinas, por ser un grupo diverso y relativamente mejor estudiado, por lo que no representan gran dificultad para su extracción e identificación, ya que existen métodos simples para registrar su presencia. Por lo tanto, algunos de estos compuestos son relativamente fáciles de aislar e identificar usando cromatografía de capa fina, a un nivel general (Blunden y Hardman, 1964; Harborne, 1973). Asimismo, el mejor conocimiento acerca de este grupo químico permitiría tomarlo como punto de referencia y comparación para este estudio fitoquímico y taxonómico de *Nanarepenta*.

Existe un amplio conocimiento acerca de la química de las sapogeninas esteroides, particularmente del género *Dioscorea* (Akahori, 1965a y b; Baker *et al.*, 1966; Bartlett, 1910; Barua *et al.*, 1956; Blunden y Hardman, 1964; Blunden *et al.*, 1968; Chan, 1973; Correll *et al.*, 1955; Giral, 1957; Gómez-Pompa, 1962; Harrison *et al.*, 1961; Karnick, 1971, 1972; Li y Ruan, 1980; Takeda, 1972; Walens *et al.*, 1955), y parcialmente para otros géneros de la familia Dioscoreaceae (Bathe-Smith, 1968; Cedron *et al.*, 1995; Dahlgren *et al.*, 1981; Takeda, 1972). Asimismo, existe un conocimiento parcial para otros grupos químicos presentes en Dioscoreaceae, como flavonoides y sapogeninas (Aquino *et al.*, 1985; Bathe-Smith, 1968; Ireland *et al.*, 1981; Karnick, 1971, 1972; Ozo *et al.*, 1984; Romeike, 1978; Willaman *et al.*, 1953; Willaman y Li, 1970; Willaman y Schubert, 1961)(Cuadros 7 y 8). Sin embargo, no existen o son muy raros los estudios tendientes a emplear esta información con fines taxonómicos. En este sentido, sólo el estudio de Kadkade *et al.* (1976), revisa la distribución de 13 sapogeninas esteroides en 13 especies de *Dioscorea* (6 de éstas indeterminadas). Por lo anterior, es factible señalar que los intentos por emplear la información química en estudios sistemáticos han sido prácticamente nulos (Al-Shehbaz y Schubert, 1987).

Cuadro 7. Saponinas esteroides y otros compuestos aislados de diversos géneros de la familia Dioscoreaceae.

GRUPO QUIMICO	COMPUESTO	BORDE	DIOSC	EPIPE	HYPER	NANAR	RAJAN	TAMUS	AVETR	STENO
Terpenoides	Diosgenina	■	■			■				
	Chiapagenina		■			■				
	Correlogenina		■			■				
	Criptogenina		■			■				
	Diotigenina		■							
	Epismilagenina		■							
	Esmilagenona		■							
	Gentrogenina		■							
	Igagenina		■							
	Isochiapagenina		■							
	Isodiotigenina		■							
	Isonartogenina		■							
	Isotenuipegenina		■							
	Kogagenina		■							
	Neotokorogenina		■							
	Neoyonogenina		■							
	Penogenina		■				■			
	Sarsasapogenina		■				■			
	Tamusgenina		■				■	■		
	Tenuipegenina		■				■			
Tokorogenina		■				■				
Yamogenina		■				■				
Yonogenina		■								
Flavonoles	Kaempferol		■						■	
	Quercetina		■						■	
Compuestos fenólicos (Flavonoides)	Cianidina		■							
	Acido cafeico		■							
	Acido p-cumárico		■							
	Acido sinápico		■							
	Acido ferúlico		■							
Flavonas	C-glicócidos		■							
Alcaloides	Dioscorina		■							
	Dihydrodioscorina		■							
Taninos	Taninos		■							

■	PRESENCIA
■	AUSENCIA
□	DESCONOCIDO

BORDE = *Lorderea*, DIOSCO = *Dioscorea*, EPIPE = *Epipetrum*, HYPER = *Hyperocarpa*, NANA = *Nanarepenta*, RAJAN = *Rajania*, TAMU = *Tamus*, AVE = *Avetra*, STEN = *Stenomeris*. ± presencia regular en cantidad.

Cuadro 8. Porcentaje de sapogeninas en especies de *Dioscorea* distribuidas en México y Centroamérica.

<i>Dioscorea</i>	distribución	sapogeninas%	referencia
<i>D. bartlettii</i> C. Morton	México, C.A.	0.8	Wall <i>et al.</i> 1957
<i>D. chiapensis</i> Matuda	México, Guatemala	1.0	Harrison <i>et al.</i> 1961
<i>D. composita</i> Hemsley	México, C.A.	0.7-13.0	Cruzado <i>et al.</i> 1965
<i>D. convolvulacea</i> Schldl. & Cham.	México, C.A.	0.2-1.2	Marker <i>et al.</i> 1943
<i>D. cyphocarpa</i> B.L. Rob.	México	0.2	Wall <i>et al.</i> 1957
<i>D. densiflora</i> Hemsley	México	0	Hurimman, no publicado
<i>D. dugesii</i> B.L. Rob.	México	0.2	Marker <i>et al.</i> 1943
<i>D. floribunda</i> M. Martens & Galeotti	México, C.A.	10.0	Cruzado <i>et al.</i> 1965
<i>D. galeottiana</i> Kunth	México	trazas - 0.5	Barua <i>et al.</i> 1956
<i>D. gallegosi</i> Matuda	México	0	Gómez-Pompa 1962
<i>D. hondurensis</i> Knuth	México, C.A.	2.6	Blunden <i>et al.</i> 1966
<i>D. jaliscana</i> S. Watson	México	0.1-0.3	Marker <i>et al.</i> 1943
<i>D. mexicana</i> Scheidw.	México, C.A.	0.4	Barua <i>et al.</i> 1956
<i>D. militaris</i> B.L. Rob.	México	0.4	Marker <i>et al.</i> 1943
<i>D. minima</i> B.L. Rob. & Seaton = <i>N. minima</i>	México	0.3	Marker <i>et al.</i> 1943
<i>D. multinervis</i> Benth. = <i>N. toluicana</i>	México	0.3	Marker <i>et al.</i> 1943
<i>D. nelsonii</i> Uline ex Kunth	México	1.8	Wall <i>et al.</i> 1957
<i>D. pilosiuscula</i> Bert. ex Spreng.	México, C.A., Caribe, S.A.	0	Martin, no publicado
<i>D. platyolpoia</i> Uline	México	0.4	Wall <i>et al.</i> 1957
<i>D. plumifera</i> B.L. Rob.	México	0.4	Marker <i>et al.</i> 1943
<i>D. polygonoides</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	México, C.A., Caribe, S.A.	0.25	Wall <i>et al.</i> 1957
<i>D. pringlei</i> B.L. Rob.	México	0.4	Marker <i>et al.</i> 1943
<i>D. remotiflora</i> Uline ex Kunth	México	0.3	Marker <i>et al.</i> 1943
<i>D. spiculiflora</i> Hemsley	México, C.A.	15.0	Martin & Delpin 1965
<i>D. subtomentosa</i> Miranda	México	0.4	Marker <i>et al.</i> 1943
<i>D. ulinei</i> Greenman	México	0.4	Marker <i>et al.</i> 1943
<i>D. urophylla</i> Hemsley	México, C.A.	0	Wall <i>et al.</i> 1957

MÉTODOS

Para el estudio fitoquímico de las especies reconocidas en este estudio, se recolectó material vivo (rizomas) en su hábitat natural. Una vez que los rizomas fueron seleccionados con base en su estado, considerando que no estuviesen dañados (destrucción de tejido por golpe o por microorganismos), se fragmentaron cuidadosamente y se dejaron secar a temperatura ambiente por varios días. Posteriormente, estos rizomas fueron almacenados en un lugar seco y fresco.

La parte experimental se llevó a cabo de acuerdo con Blunden y Hardman (1964) y Harborne (1973). Se seleccionaron 2-3 rizomas de cada una de las especies, los cuales fueron macerados. Se prepararon extractos de los mismos, utilizando diclorometano. Posteriormente fueron hidrolizados con HCl y el material insoluble fue extraído con éter. Este extracto (entre 10-15 gotas) fue aplicado directamente sobre la placa de sílice con la finalidad de lograr una mayor concentración. Posteriormente, la placa fue colocada en forma independiente, en dos mezclas de solventes 1) cloroformo-etanol (9:1) y 2) cloroformo-acetona (3:1). El corrimiento de la placa tomó entre 10 y 15 minutos. Posteriormente, las placas fueron secadas por unos minutos y reveladas con tricloruro de antimonio en ácido clorhídrico concentrado, lo cual hizo posible la coloración de las manchas durante algunos minutos, básicamente en tonos de carmín y azul.

Como elementos de referencia y comparación se tomaron: 1) Diosgenina pura, la cual fue corrida simultáneamente con los extractos de las cinco especies, y 2) los patrones obtenidos por Blunden y Hardman (1964) de las sapogeninas (diosgenina, criptogenina, penogenina y yamogenina).

RESULTADOS

Los registros cromatográficos obtenidos de los extractos de las sapogeninas de las cinco especies de *Nanarepenta* fueron muy semejantes, independientemente del sistema solvente empleado.

En los cromatogramas corridos para las especies de *Nanarepenta*, se registraron los principales compuestos citados hasta ahora para numerosas especies de Dioscoreaceae (Cuadro 9).

La diosgenina fue la sapogenina predominante en las cinco muestras. Las restantes sapogeninas penogenina, yamogenina (isoisómero de la diosgenina) y criptogenina se manifestaron en menor grado (Fig. 25). Además, se detectaron otras manchas en las placas cromatográficas, que no fue posible identificar, debido a la carencia de compuestos puros de referencia, en este caso se consideraron los argumentos de Marker y López (1947), quienes indican que pueden ser sapogeninas formadas en los procesos ácido o básico, que no existen en forma natural, manifestadas como glicósidos; sin embargo, pueden ser otros productos de la desintegración y/o fermentación de los rizomas.

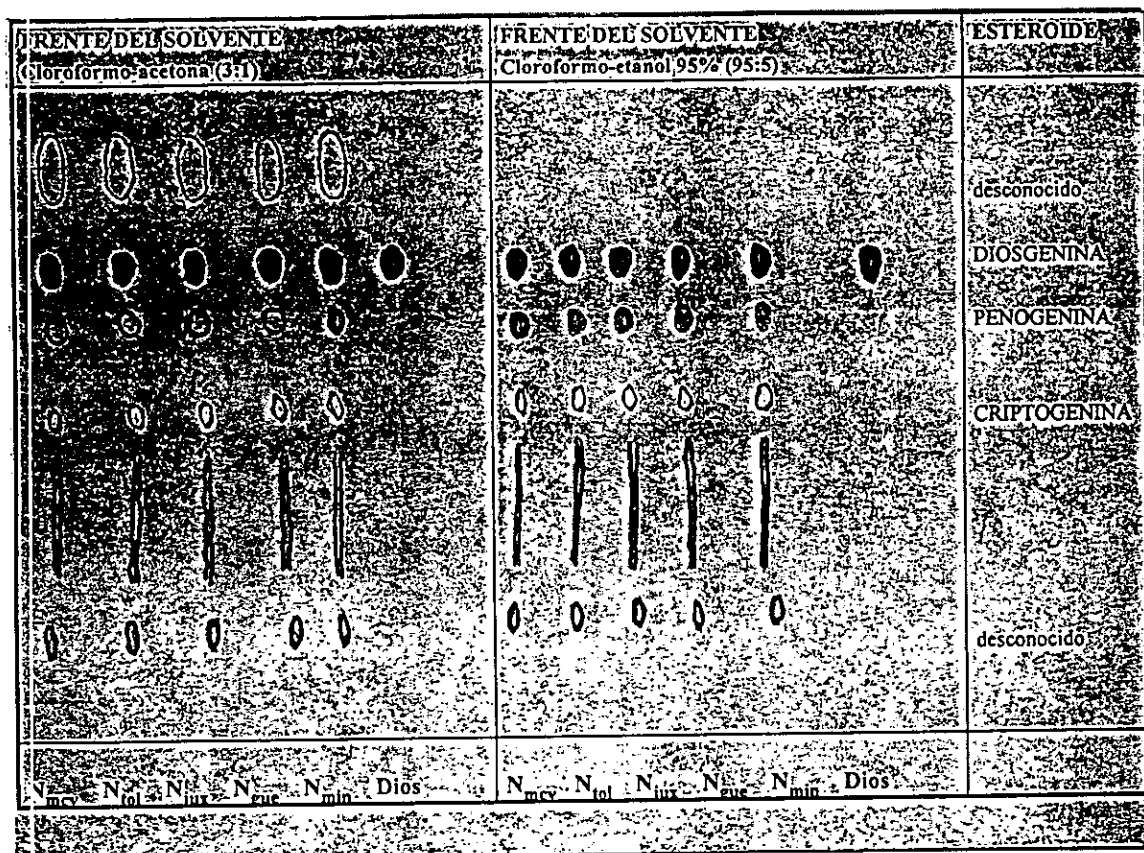


Figura 25 Separación de saponinas esteroides de las especies de *Nanarepenta*. Sistema solvente 1) Cloroformo-acetona (3:1), 2) Cloroformo-etanol 95% (95:5). N_{mcv} = *N. mcvaughii*, N_{tol} = *N. toluhana*, N_{jux} = *N. juxtahuacensis*, N_{guc} = *N. guerrerensis*, N_{min} = *N. minima*, Dios = Diosgenina.

Cuadro 9. Saponinas esteroides encontradas en *Nanarepenta*

Nanarepenta \ COMPUESTO	DIOSGENINA	CRIPTOGENINA	PENOGENINA	YAMOGENINA
<i>N. guerrerensis</i>	*	*	*	*
<i>N. juxtahuacensis</i>	*	*	*	*
<i>N. mcvaughii</i>	*	*	*	*
<i>N. minima</i>	*	*	*	*
<i>N. toluhana</i>	*	*	*	*

DISCUSIÓN

Desafortunadamente, el conocimiento de los compuestos químicos de la familia Dioscoreaceae, está muy lejos de ser adecuado, ya que una gran cantidad de especies representantes de las diversas y numerosas secciones de *Dioscorea*, así como algunas de las pocas especies de los géneros restantes de la familia, no han sido revisadas aún. Con base en la literatura, se pudo apreciar que alrededor del 20% de las especies de la familia solamente han sido revisadas químicamente en forma superficial, exclusivamente para obtener el registro de la presencia de esteroides.

Los resultados obtenidos muestran, la relación existente entre las especies de este grupo, ya que su contenido de sapogeninas esteroides es muy semejante. Sin embargo, no es posible sugerir alguna de las relaciones filogenéticas con algunos de los otros géneros de la familia ante la carencia del mismo tipo de información en la mayoría de los grupos.

La diosgenina, que es el compuesto mejor registrado en *Nanarepenta*, es común en las especies del género *Dioscorea*, así como en algunas especies de los géneros *Borderea* y *Tamus*.

CAPÍTULO 9

ESTUDIO PALINOLÓGICO

El conocimiento palinológico acerca de las Dioscoreaceae es parcial y fragmentario. Los estudios en relación a este grupo son escasos y restringidos a algunas especies de algunos géneros (Barroso *et al.*, 1974; Brewbaker, 1967; Clarke y Jones, 1981; Erdtman, 1952, 1969; Graham, 1976; Kuprianova, 1948; Medina *et al.*, a y b, en prep.; Miede, 1965; Pei *et al.*, 1979; Sadik y Okereke, 1975; Sharma, 1967; Su, 1987; Zavada, 1983). De acuerdo con Al-Shehbaz y Schubert (1987) solamente entre el 10-15 % de las especies de la familia han sido revisadas desde el punto de vista palinológico. Asimismo, hasta ahora el conocimiento palinológico de la familia con fines sistemáticos no se ha revisado.

MÉTODOS

Las muestras para el estudio de polen fueron tomadas de material vivo y de colecciones depositadas en el Herbario Nacional (MEXU).

DISCUSIÓN

Desafortunadamente, el conocimiento de los compuestos químicos de la familia Dioscoreaceae, está muy lejos de ser adecuado, ya que una gran cantidad de especies representantes de las diversas y numerosas secciones de *Dioscorea*, así como algunas de las pocas especies de los géneros restantes de la familia, no han sido revisadas aún. Con base en la literatura, se pudo apreciar que alrededor del 20% de las especies de la familia solamente han sido revisadas químicamente en forma superficial, exclusivamente para obtener el registro de la presencia de esteroides.

Los resultados obtenidos muestran, la relación existente entre las especies de este grupo, ya que su contenido de sapogeninas esteroides es muy semejante. Sin embargo, no es posible sugerir alguna de las relaciones filogenéticas con algunos de los otros géneros de la familia ante la carencia del mismo tipo de información en la mayoría de los grupos.

La diosgenina, que es el compuesto mejor registrado en *Nanarepenta*, es común en las especies del género *Dioscorea*, así como en algunas especies de los géneros *Borderea* y *Tamus*.

CAPÍTULO 9

ESTUDIO PALINOLÓGICO

El conocimiento palinológico acerca de las Dioscoreaceae es parcial y fragmentario. Los estudios en relación a este grupo son escasos y restringidos a algunas especies de algunos géneros (Barroso *et al.*, 1974; Brewbaker, 1967; Clarke y Jones, 1981; Erdtman, 1952, 1969; Graham, 1976; Kuprianova, 1948; Medina *et al.*, a y b, en prep.; Miede, 1965; Pei *et al.*, 1979; Sadik y Okereke, 1975; Sharma, 1967; Su, 1987; Zavada, 1983). De acuerdo con Al-Shehbaz y Schubert (1987) solamente entre el 10-15 % de las especies de la familia han sido revisadas desde el punto de vista palinológico. Asimismo, hasta ahora el conocimiento palinológico de la familia con fines sistemáticos no se ha revisado.

METODO

Las muestras para el estudio de polen fueron tomadas de material vivo y de colecciones depositadas en el Herbario Nacional (MEXU).

En general, se empleó la técnica de acetólisis propuesta por Erdtman (1952) ligeramente modificada (Instituto de Geología). Los granos de polen fueron preparados y montados en gelatina glicerinada para su observación al microscopio óptico y otros fueron deshidratados, llevados a punto crítico y cubiertos con oro ionizado para su observación al microscopio de barrido (MEB).

Las fotografías fueron tomadas en un microscopio óptico Axioscope marca Zeiss y en un microscopio electrónico de barrido marca Hitachi S2460-N. Se empleó película Fuji (Velvia 25 y Neopan 120), Kodak (Tmax 100 y Plus X Pan), e Ilford Plus (50 y 125).

Fueron seleccionados entre 20-30 granos de cada preparación para obtener las medidas a un aumento de 100x. Para describir los granos de polen en este estudio, se usa la terminología de Pragłowski (1968) y Punt *et al.* (1994) sobre todo para los términos de uso general. Sin embargo, debido a la necesidad de describir características de granos de polen muy semejantes entre sí, se consideró adecuado seguir también los lineamientos propuestos por Vezey y Skvarla (1994), quienes incluyen caracteres adicionales importantes, tales como la densidad de lúmenes (lumina) en varias unidades de área, la distancia interluminal, el diámetro promedio de los lúmenes y el tamaño (grosor) de los muros (muri). Asimismo, se emplearon otros trabajos (Ferguson, 1986) en forma complementaria, en los que se incluyen términos de utilidad para describir los granos de polen de las monocotiledóneas.

RESULTADOS

Con el objeto de disponer de diversos y numerosos elementos, de comparación respecto a los resultados obtenidos en relación a *Nanarepenta*, se procedió a documentar y producir información general acerca de algunos de los géneros de la familia Dioscoreaceae. Diversas fuentes (Clarke y Jones, 1981; Erdtman, 1969; Medina *et al.*, en prep.; Miede, 1965; Zavada, 1983) fueron consultadas y diversas especies directamente analizadas. Habiéndose registrado los siguientes resultados:

El polen de Dioscoreaceae en general, muestra un importante intervalo de variación interespecífica, especialmente a nivel de los patrones esculturales (de ornamentación) de la exina. En contraste, el tamaño muestra intervalos de variación estrechos, manteniéndose en general constante. Asimismo, la forma y el número de aberturas de los granos prácticamente no varían. Un resumen de los caracteres más importantes se presenta en el Cuadro 10 y

algunos taxa se ilustran en las Figuras 26a-f, 28 y 29a-e. La morfología general de los granos de polen de la familia Dioscoreaceae, puede ser descrita de la siguiente manera:

Polaridad: La granos de polen de algunas Dioscoreaceae (incluyendo *Nanarepenta*), están agrupados comúnmente en tétrades tetraédricas, en ocasiones se presentan tétrades tetragonales (Fig. 27a-b).

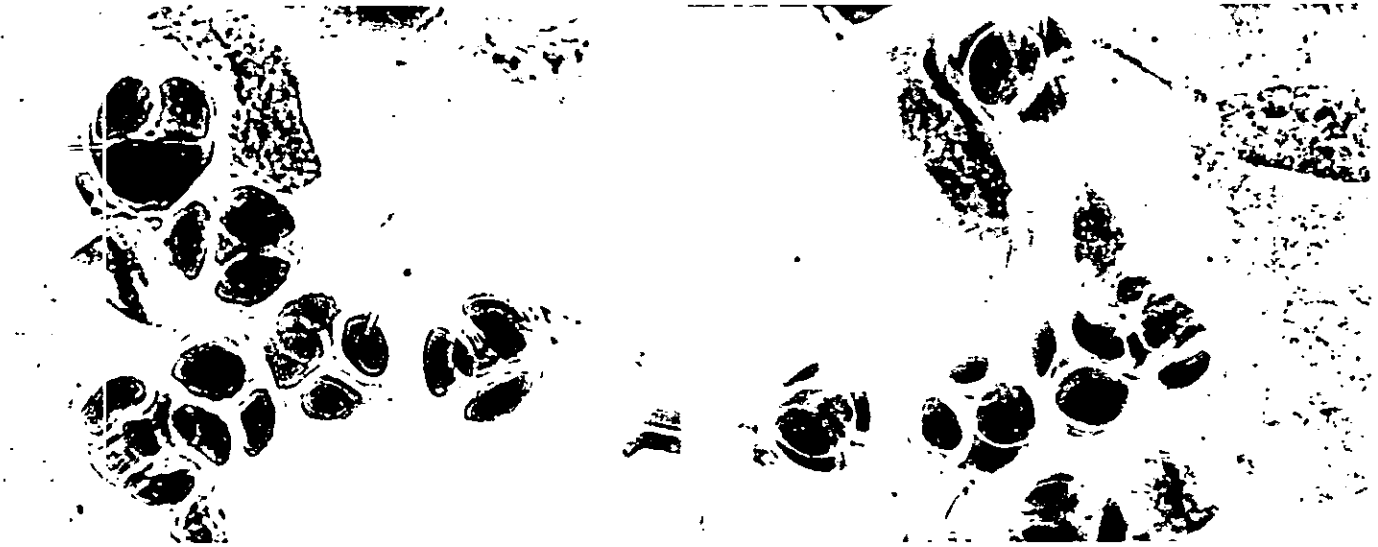


Figura 27. Disposición de las tétrades tetraédricas en anteras inmaduras de *Nanarepenta juxtlahuacensis* y *N. tolucensis*.

Estructura (construcción interna de la pared del polen): Los granos de polen en la familia Dioscoreaceae pueden ser tectado-perforados (*Borderea*, *Dioscorea*, *Nanarepenta*, *Rajania*), subtectados (*Dioscorea*, *Nanarepenta*, *Tamus*) o intectados (*Avetra*).

Tamaño: En general, el intervalo de variación en el tamaño de los granos de polen de las Dioscoreaceae es estrecho entre la mayoría de los géneros de la subfamilia Dioscoreoideae (*Borderea*, *Dioscorea*, *Epipetrum*, *Hyperocarpa*, *Nanarepenta*, *Rajania* y *Tamus*) y aquellos de los géneros de la subfamilia Stenomeridoideae (*Avetra*, *Stenomeris*). En

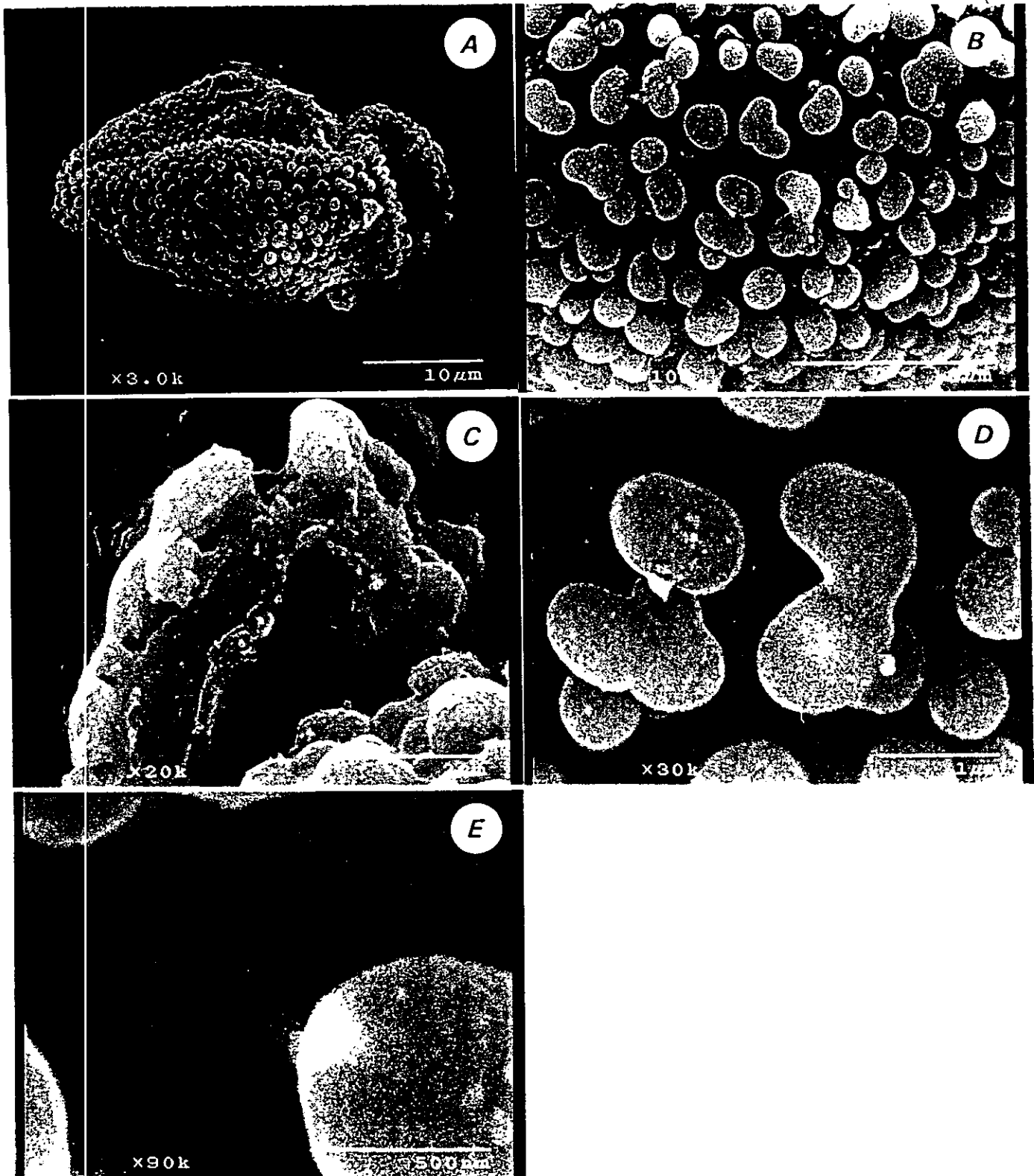


Figura 26. Granos de polen de *Borderea pyrenaica* Miede. a) Grano de polen. b) Vista general de la ornamentación clavada. c) Fractura transversal. d) Acercamiento de las clavos. e) Amplificación mostrando niveles inferiores de clavos y lumina.

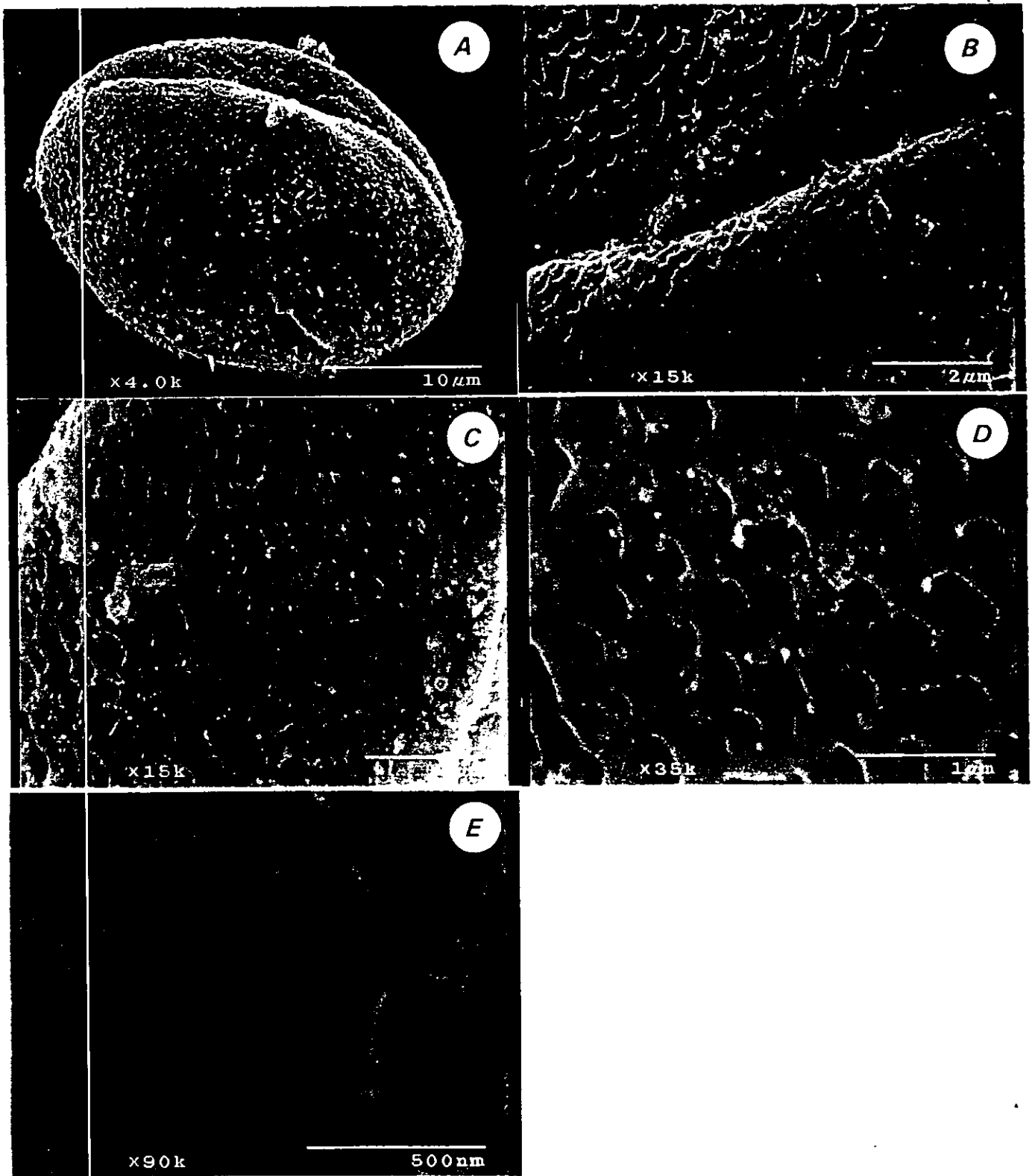


Figura 28. Granos de polen de *Dioscorea fastigiata* Phil. a) Grano de polen. b) Vista general del colpo. c-e) Ampliaciones y detalles de la exina tectado-perforada.

Dioscorea, el tamaño de los granos oscila entre 18-50 μm , con un tamaño promedio de 25-27 μm ; mientras que en *Hyperocarpa* su tamaño es de ca. 40 μm . El género *Rajania* presenta los granos de polen de menor tamaño, los que oscilan de 18-25 μm . Por último, en *Borderea* los granos miden 33-38 μm , mientras que en *Tamus* alcanzan 36-45 μm . Por otra parte, en los géneros de la subfamilia Stenomeridoideae, los granos miden ca. 31 μm de diámetro en el caso de *Avetra* y 38-41 μm de largo en *Stenomeris* (Erdtman, 1952).

Forma: La forma de los granos varía escasamente y en esencia los granos de las Dioscoreoideae (*Borderea*, *Dioscorea*, *Epipetrum*, *Hyperocarpa*, *Rajania* y *Tamus*) son prolados (en caso de generalizar, con base en el tipo de tétrades presentes en *Nanarepenta*). Sin embargo, estos contrastan notablemente con el polen de *Avetra* (subfamilia Stenomeridoideae) el cual es esférico, característica que lo diferencia notablemente del resto de los géneros en la familia Dioscoreaceae. En este sentido, Erdtman (1952) señala que las características del polen de *Avetra* son una clara desviación de los granos de *Stenomeris*, miembro de la misma subfamilia.

Aberturas: No existe variación significativa respecto a la forma y número de aberturas, los granos pueden ser 1-2-colpados. Sólo el polen de *Avetra* es significativamente diferente del resto de los géneros, por ser 4-5-foraminoidado.

Escultura (relieve de la superficie o topografía del grano de polen): En general, el análisis L.O. (método para analizar los patrones de la organización de la exina por medio de microscopio óptico) para la mayoría de los géneros (*Borderea*, *Dioscorea*, *Epipetrum*, *Hyperocarpa*, *Nanarepenta*, *Rajania* y *Tamus*) reveló un patrón reticulado. Sin embargo, en los estudios realizados con el microscopio electrónico de barrido (MEB), se registraron importantes diferencias en cuanto a la ornamentación de la exina. La exina muestra un variado intervalo de tipos esculturales (estriada, rugulada, reticulada, microreticulada, foveolada y punteada). El caso más notable es el de *Borderea pyrexica*, con una ornamentación clavada (con dos niveles de clavav en términos de su tamaño) (26a-e). En otros géneros como *Dioscorea*, *Epipetrum*, *Nanarepenta*, *Hyperocarpa* y *Rajania* (Fig. 28a-e) se presentan diversos tipos esculturales, por ejemplo, en *Dioscorea* (microreticulada, reticulada, foveolada, psilada, rugulada, estriada), en *Epipetrum* es reticulada, en *Nanarepenta* (reticulada, punteada, foveolada), en *Tamus* (reticulada), en *Rajania* y *Stenomeris* parece ser microreticulada o reticulada, en *Avetra* es espinulosa según Barroso *et al.* (1974), Clarke y Jones (1981), Erdtman (1952), Heusser (1971), Medina *et al.* (en prep.) y Zavada (1985). Los granos de polen pueden ser: tectado-perforados, como en la mayoría de las especies con patrón punteado o foveolado. Sin embargo, los granos con escultura estriada, rugulada, reticulada y microreticulada también presentes, son subtectados (Clarke y Jones, 1981) (Fig. 29a-e).

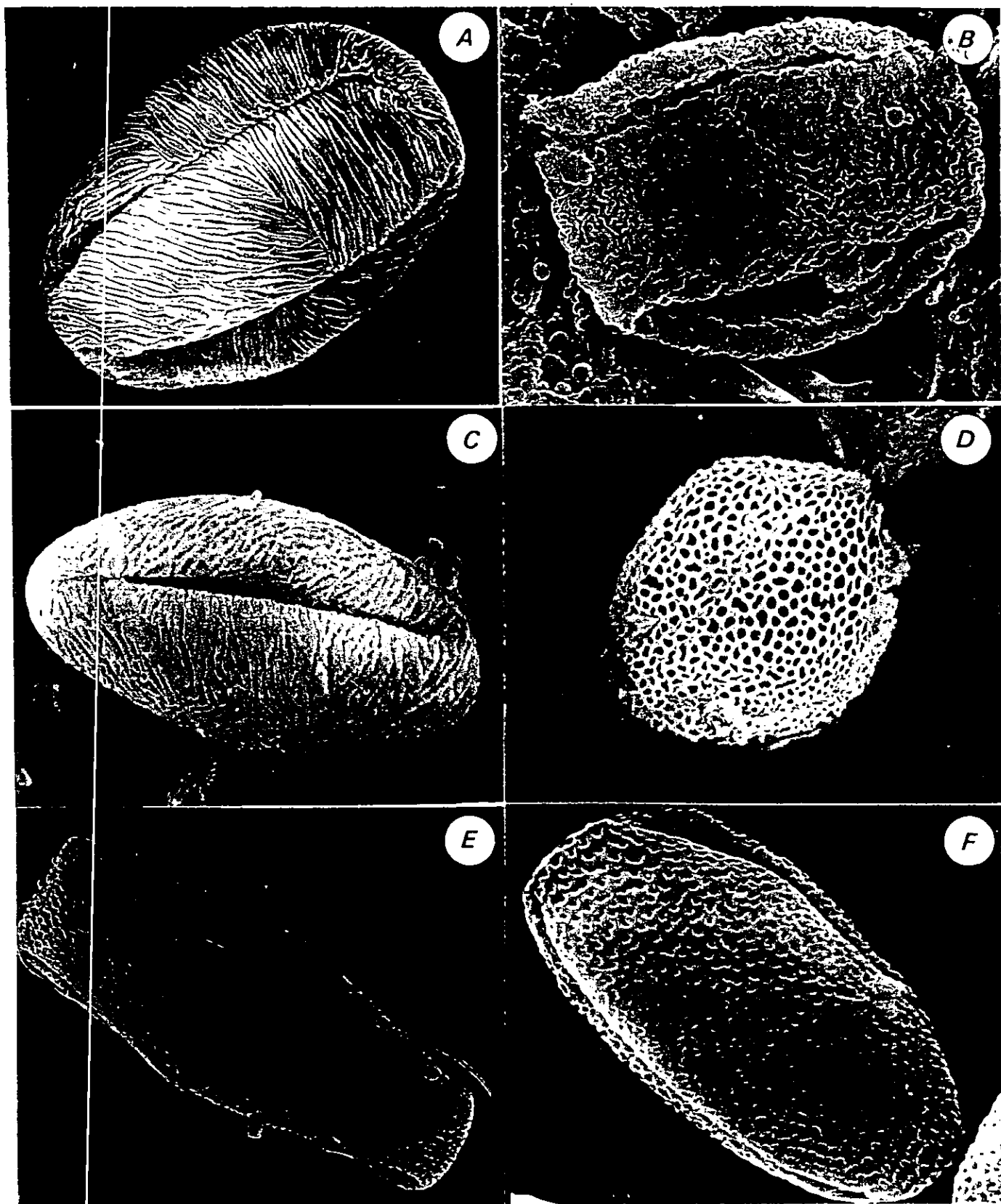


Figura 29. Granos de polen de *Dioscorea* (3000x-MEB). a) *D. floribunda* M. Martens & Galeotti (§ Apodostemon). b) *D. lepida* C. Morton (§ Arestophyton). c) *D. carpomaculata* O. Téllez & Schubert (§ Macrogynodium). d) *D. urceolata* Uline (§ Siphonantha). e) *D. gaumeri* Kunth (§ Higinbothamia). f) *D. liebmannii* Uline (§ Trigonobasis) >-----< 10 μ m.

Cuadro 10. Caracteres palinológicos más relevantes de la familia Dioscoreaceae

GÉNERO	FORMA	EXINA	PATRON L.O.	ESCULTURA	No. DE COLPOS	EJE POLAR μm	REFERENCIA
<i>Dioscorea</i>	prolado	tectado-perforada a subtectada	reticulado	punteada estriada foveolada rugulada reticulada psilada	1-2(-3)	18-42	Erdtman, 1952 Medina <i>et al.</i> , en prep.
<i>Borderea</i>	prolado	tectado-perforada	no-reticulado, con elementos como columelas, fusionados	clavada	1-2	33-38	Erdtman, 1952; este trabajo
<i>Pipetrum</i>	prolado	tectado-perforada	reticulado	microreticulada	2	36-48	Heusser, 1971
<i>Nanarepenta</i>	prolado	tectado-perforada subtectada	reticulado	punteada reticulada	1-2	26-53	Este trabajo
<i>Tamus</i>	prolado	subtectada	reticulado	reticulada	1-2	19-45	Clarke y Jones, 1981
<i>Rajania</i>	prolado	tectado-perforada subtectada	reticulado	psilada	2-3	18-25	Erdtman 1952; este trabajo
<i>Hyperocarpa</i>	prolado	tectado-perforada	reticulado	?	2	25-48	Barroso <i>et al.</i> , 1974
<i>Avetra</i>	esferoidal	intactada	oscuro	espinulosa	4-5	31	Erdtman, 1952
<i>Stenomeris</i>	prolado	tectado-perforada?	?	ondulada	1	38-41	Erdtman, 1952

Caracteres palinológicos diagnósticos de *Nanarepenta*

A continuación se describe el polen de *Nanarepenta*, los caracteres más relevantes se resumen en el Cuadro 11 y se ilustran con las Fig. 30-33:

Tipo 1 (*Nanarepenta guerrerensis* y *N. mcvaughii*).

Granos de polen en mónadas, heteropolares, de simetría bilateral. Prolados. 1-2-colpados.

Estructura subtectada, heterobrocada, exina reticulada; lumina de 109.4-296.9 nm; muri (35,000x): de 344-474 nm de grosor.

Ultraornamentación de la exina : lisa.

Patrón L.O. finamente reticulado (microreticulado) a reticulado; lumina de forma irregular o circular, decreciendo en tamaño hacia el margen del colpo.

P: 44.3 μm (40.00-53.75) μm , E: 28.1 μm (22.50-35.00 μm) ; P/E = 1.57.

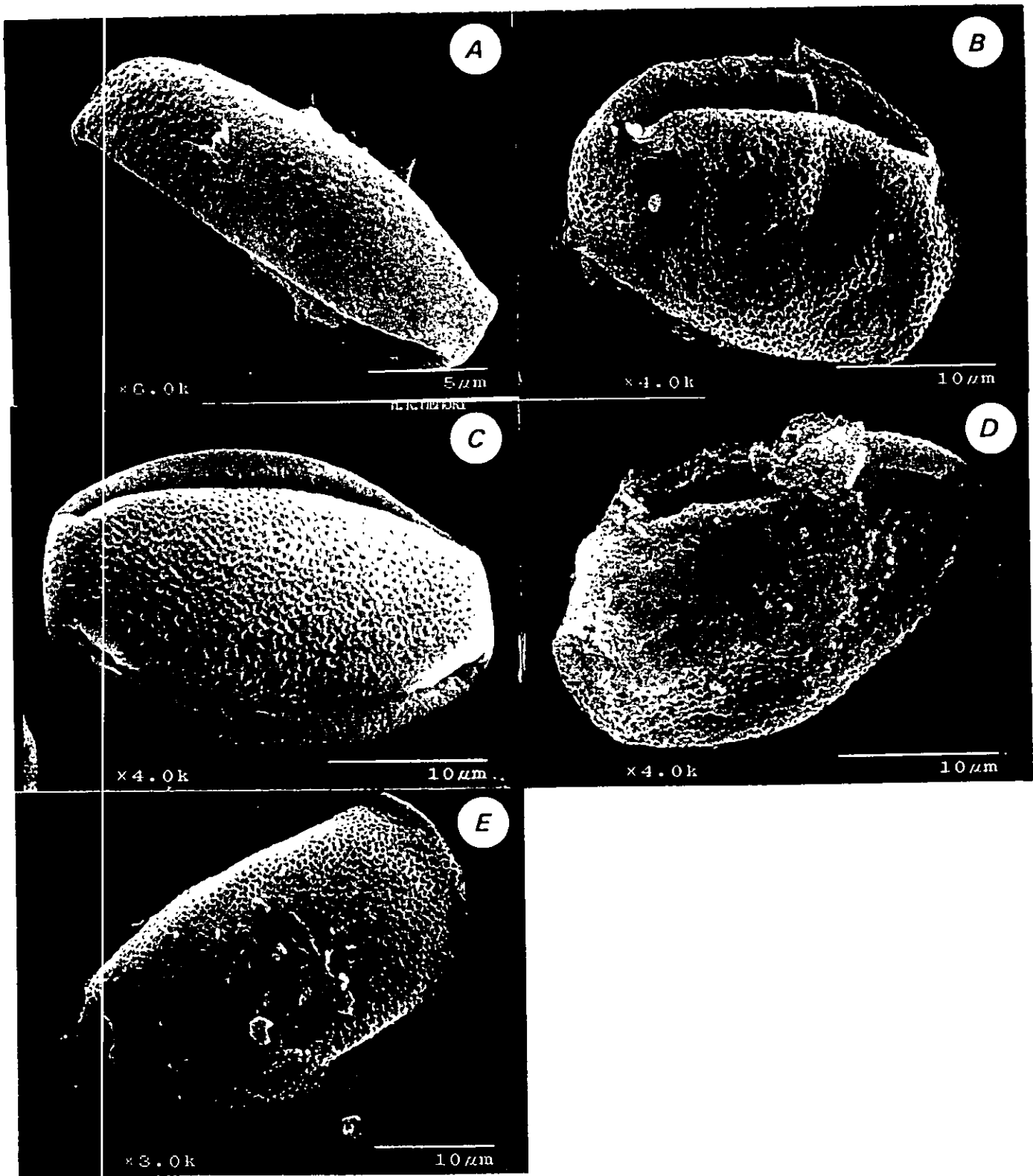


Figura 30. Granos de polen de *Nanarepentia* (MEB). a) *N. guerrerensis*. b) *N. juxtlahuacensis*. c) *N. mcvaughii*. d) *N. minima*. e) *N. tolucana*.

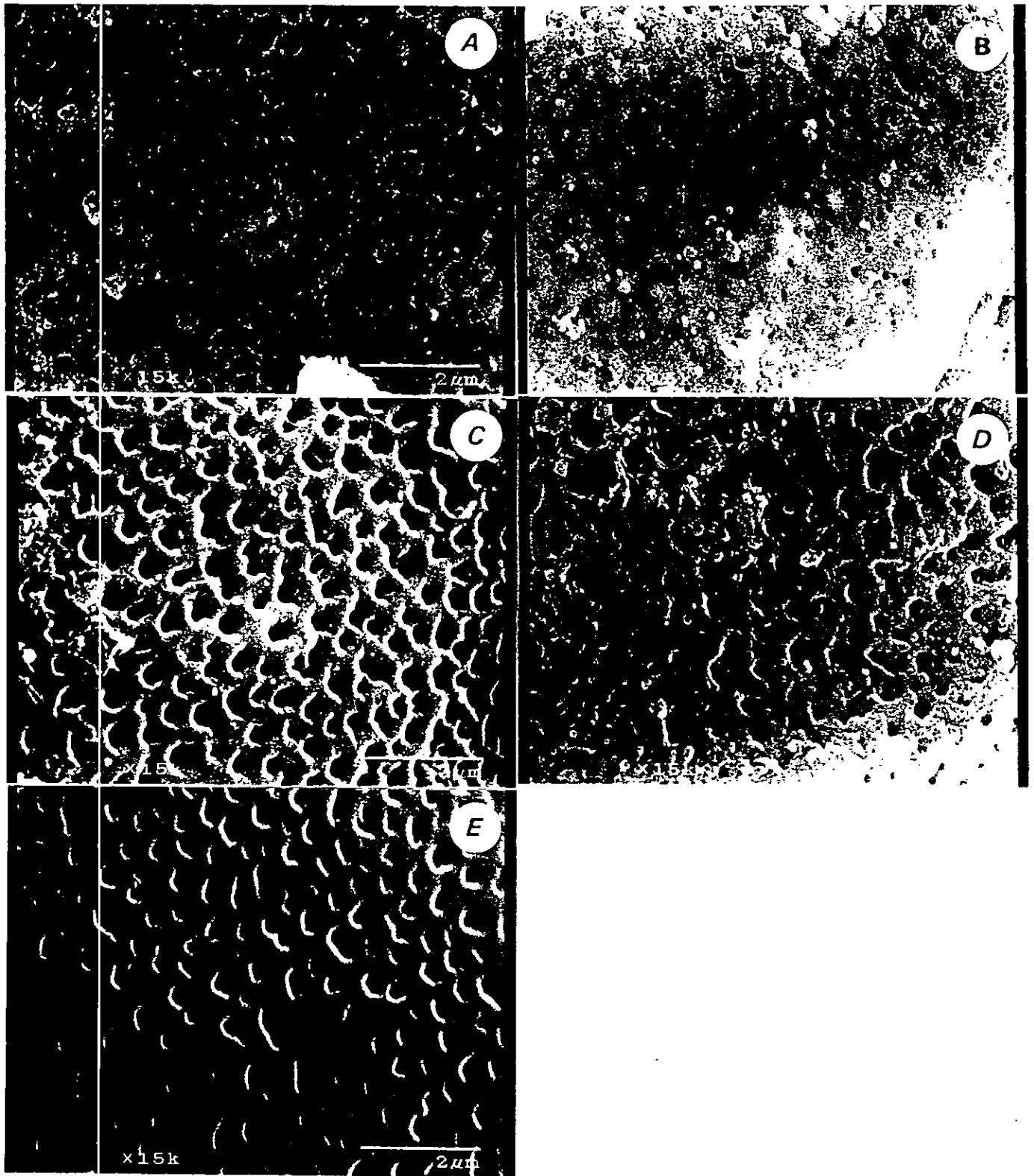


Figura 31. Granos de polen de *Nanarepenta*, 15000x (MEB). a) *N. guerrerensis*. b) *N. juxtlahuacensis*. c) *N. mcvaughii*. d) *N. minima*. e) *N. toluicana*.

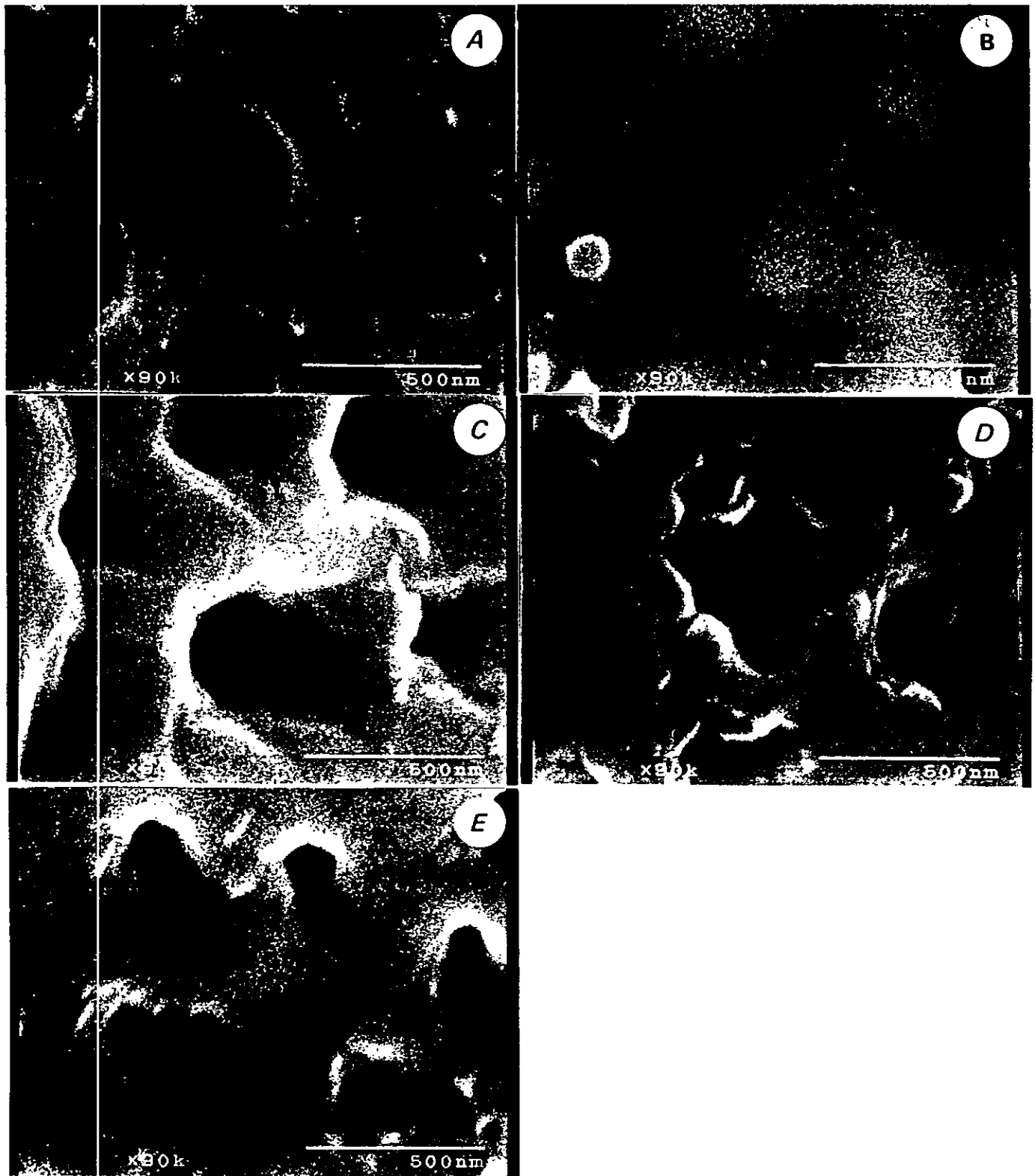


Figura 32. Ornamentación de la exina del polen de *Nanarepenta*, 90000x (MEB). a) *N. guerrerensis*, exina lisa. b) *N. juxtlahuacensis*, exina lisa. c) *N. mcvaughii*, exina lisa. d) *N. minima*, exina escabrada. e) *N. toluicana*, exina lisa.

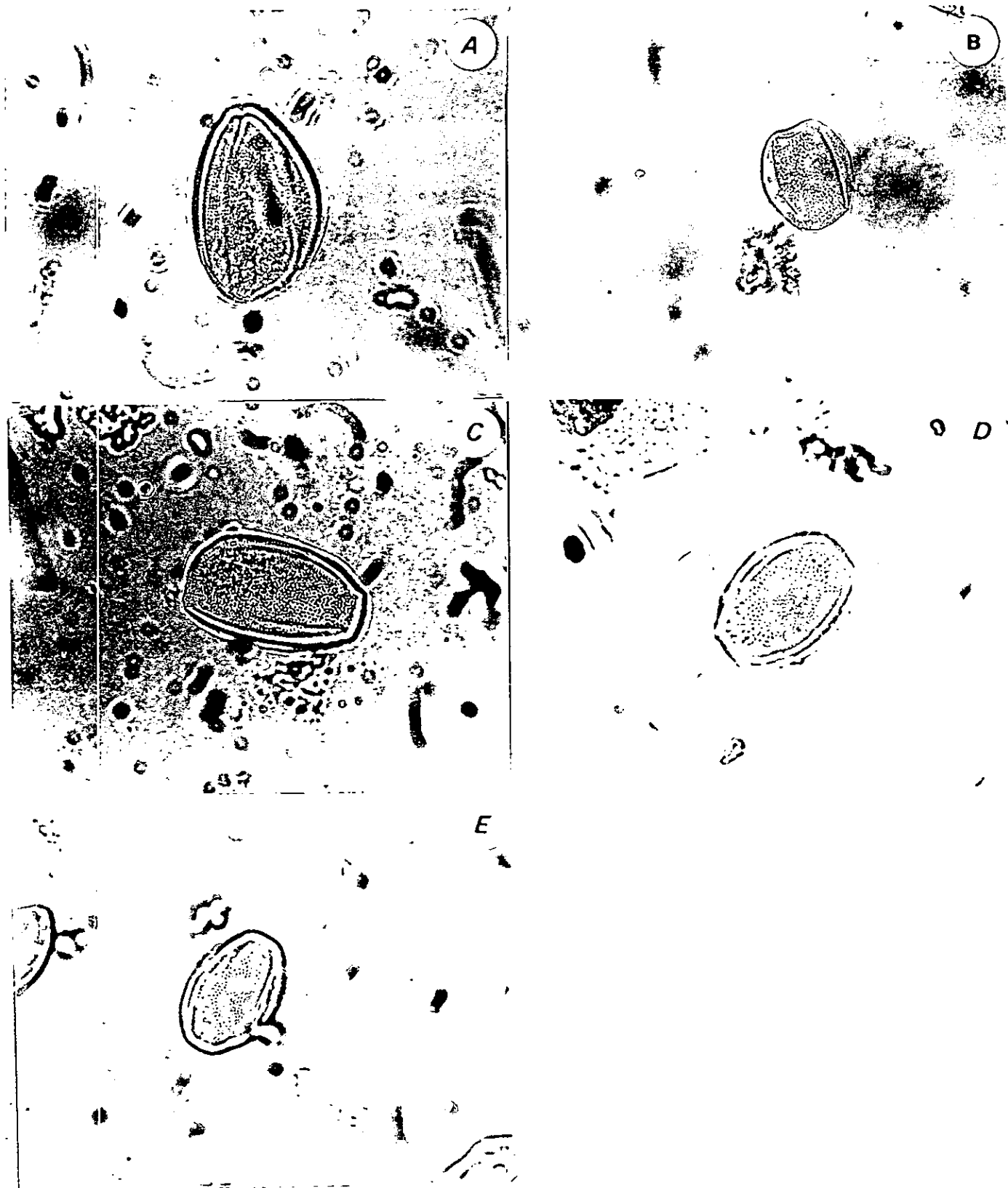


Figura 33. Granos de polen de *Nanarepenta*, mostrando el patrón reticulado 1000x (MO). a) *N. guerrerensis*. b) *N. juxtlahuacensis*. c) *N. mcvaughii*. d) *N. minima*. e) *N. toluca*.

Tipo 2 (*Nanarepenta juxtlahuacensis*, *N. minima* y *N. toluicana*).

Granos de polen en mónadas, heteropolares, de simetría bilateral. Prolados. 1-2-colpados.

Estructura tectado-perforada, heterobrocada, exina punteada o foveolada; lumina de 31.2-400.0 nm; muri (35,000x): de 432-512 nm de grosor.

Ultraornamentación de la exina : lisa o nanoescabrada.

Patrón L.O. reticulado; lumina de forma irregular o circular, decreciendo en tamaño hacia el margen del colpo.

P: 35.0 μm (20.25-51.25) μm , E: 23.1 μm (12.25-35.00 μm) ; P/E = 1.51.

Cuadro. 11. Caracteres palinológicos más relevantes de *Nanarepenta*

	<i>N. juxtlahuacensis</i>	<i>N. mcvaughii</i>	<i>N. minima</i>	<i>N. toluicana</i>	<i>N. guerrerensis</i>
Eje polar μm	20.25-36.25	42.50-53.75	35.00-51.25	27.50-35.00	40.00-51.25
Eje ecuatorial μm	12.25-23.75	25.00-32.50	18.75-35.00	17.50-27.50	22.50-35.00
promedio P/E	1.61	1.78	1.63	1.47	1.67
Ultraornamentación de la exina (MEB) 90000x (MEB)	lisa	lisa	escabrada	lisa	lisa
No. lumina / 1 μm 15,000 x (MEB)	20	22	17	16	21
No. lumina / 7 μm 35,000 x (MEB)	51	39	32	35	33
No. lumina / 16 μm 15,000 x (MEB)	84	72	55	70	80
Distancia interluminar nm (promedio) 35,000 x (MEB)	520	551	640	512	602
Grosor de muri nm (promedio) 35,000 x (MEB)	432	344	512	405	474
Tamaño de lumina nm 35,000x (largo-ancho) (MEB)	31-192(-400) 31-160	109-297 109-297	109-328 78-172	94-125 78-125	186-328 172-250

DISCUSION

Por las características de la estructura y de la ornamentación de los granos de polen de las especies de *Nanarepenta*, este género se asemeja a diversas especies de los géneros *Dioscorea*, *Epipetrum* y *Tamus*. Situación que posiblemente no ha permitido interpretar en forma objetiva las características del polen en un contexto global.

Sin embargo, es posible señalar que se encontraron suficientes elementos para determinar claras diferencias en la morfología del polen entre las especies del género *Nanarepenta*. Los estados de los caracteres de mayor utilidad

taxonómica incluyen principalmente la estructura de los granos, la escultura y ornamentación de la exina, tamaño de los muri y la densidad de los lúmenes.

CAPÍTULO 10

ANÁLISIS FILOGENÉTICO

La cladística es una filosofía sistemática, a partir de la cual se ha desarrollado una metodología que se utiliza para reconstruir las genealogías o filogenias de los organismos y su clasificación (Scotland, 1992). La filogenia define la interrelación de los elementos de un grupo, resultante de la evolución por descendencia y transformación de caracteres heredables, es decir, aquellos que representan una evidencia de cambio evolutivo reflejada en el fenotipo (Villaseñor y Dávila, 1992). Uno de los objetivos principales del análisis cladístico es proporcionar una hipótesis de la genealogía de los taxa o unidades taxonómicas operativas (OTU's), basada en los caracteres derivados compartidos (sinapomorfias) (Wiley, 1981).

Un aspecto central para llevar a cabo estudios encaminados a la reconstrucción de la filogenia de un grupo determinado es la búsqueda de estados derivados o apomórficos de los caracteres que son compartidos (sinapomorfias) por los organismos que lo constituyen y que reflejan un origen común para todos ellos, constituyéndolos en un grupo monofilético. Estos grupos monofiléticos son reconocidos sólo por las semejanzas en los estados de los caracteres que se consideran como novedades evolutivas, en los cambios o modificaciones en los caracteres o en las condiciones preexistentes en un grupo de organismos (Funk y Brooks, 1990; Villaseñor y Dávila, 1992; Wiley, 1981). Este análisis ayudará a definir las relaciones filogenéticas con otros grupos y entre los miembros del grupo en estudio.

Un análisis filogenético también ayuda a mostrar las inferencias taxonómicas en un contexto evolutivo. En general, en todas las propuestas cladísticas, se acepta que el análisis de los estados de los caracteres, el establecimiento del grupo externo y la selección de un algoritmo están sujetos a prueba y crítica y además pueden cambiar conforme más evidencias sean generadas e incorporadas al estudio.

Los análisis cladísticos han sido realizados exitosamente en numerosos grupos; sin embargo, la filogenia de la familia Dioscoreaceae sólo ha sido considerada en análisis filogenéticos a niveles superiores al de familia (Chase *et*

taxonómica incluyen principalmente la estructura de los granos, la escultura y ornamentación de la exina, tamaño de los muri y la densidad de los lúmenes.

CAPÍTULO 10

ANÁLISIS FILOGENÉTICO

La cladística es una filosofía sistemática, a partir de la cual se ha desarrollado una metodología que se utiliza para reconstruir las genealogías o filogenias de los organismos y su clasificación (Scotland, 1992). La filogenia define la interrelación de los elementos de un grupo, resultante de la evolución por descendencia y transformación de caracteres heredables, es decir, aquellos que representan una evidencia de cambio evolutivo reflejada en el fenotipo (Villaseñor y Dávila, 1992). Uno de los objetivos principales del análisis cladístico es proporcionar una hipótesis de la genealogía de los taxa o unidades taxonómicas operativas (OTU's), basada en los caracteres derivados compartidos (sinapomorfias) (Wiley, 1981).

Un aspecto central para llevar a cabo estudios encaminados a la reconstrucción de la filogenia de un grupo determinado es la búsqueda de estados derivados o apomórficos de los caracteres que son compartidos (sinapomorfias) por los organismos que lo constituyen y que reflejan un origen común para todos ellos, constituyéndolos en un grupo monofilético. Estos grupos monofiléticos son reconocidos sólo por las semejanzas en los estados de los caracteres que se consideran como novedades evolutivas, en los cambios o modificaciones en los caracteres o en las condiciones preexistentes en un grupo de organismos (Funk y Brooks, 1990; Villaseñor y Dávila, 1992; Wiley, 1981). Este análisis ayudará a definir las relaciones filogenéticas con otros grupos y entre los miembros del grupo en estudio.

Un análisis filogenético también ayuda a mostrar las inferencias taxonómicas en un contexto evolutivo. En general, en todas las propuestas cladísticas, se acepta que el análisis de los estados de los caracteres, el establecimiento del grupo externo y la selección de un algoritmo están sujetos a prueba y crítica y además pueden cambiar conforme más evidencias sean generadas e incorporadas al estudio.

Los análisis cladísticos han sido realizados exitosamente en numerosos grupos; sin embargo, la filogenia de la familia Dioscoreaceae sólo ha sido considerada en análisis filogenéticos a niveles superiores al de familia (Chase *et*

al., 1995; Stevenson y Leconte, 1995) y su resolución prácticamente no incide en los límites del presente estudio, aunque algunos de los datos utilizados en estos trabajos han sido empleados en el presente análisis.

Desde un punto de vista taxonómico ortodoxo, el género *Nanarepenta* parece estar bien circunscrito por la combinación de los caracteres y sus estados, ya señalados en el primer capítulo. Sin embargo, se consideró importante someter la información generada para *Nanarepenta*, así como aquella recopilada para grupos afines a un análisis cladístico, que permitiera probar la monofilia del primero, así como las relaciones entre sus especies y con respecto a los géneros afines. El objetivo de este análisis es producir una hipótesis de trabajo sobre las relaciones filogenéticas entre las especies de *Nanarepenta* y con géneros morfológicamente semejantes dentro de la familia Dioscoreaceae. Este es el primer intento que se realiza con el fin de entender la historia evolutiva del grupo.

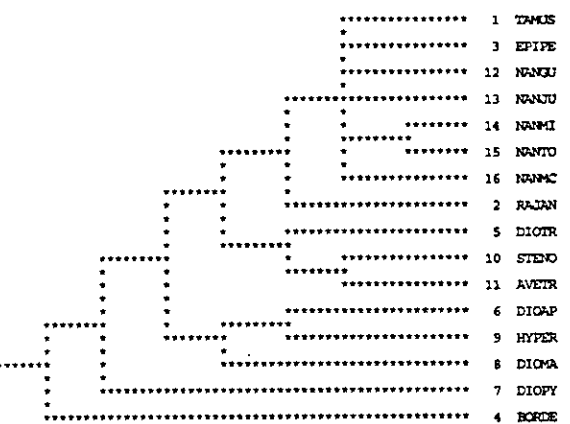
BUSQUEDA PRELIMINAR

No obstante que las relaciones más estrechas de *Nanarepenta* con *Epipetrum* han sido reconocidas (Matuda, 1961), después de revisar algunos de los resultados obtenidos en este estudio ha sido necesario realizar una búsqueda del grupo hermano a través de todos los géneros componentes de la familia Dioscoreaceae y mucho más allá de los límites geográficos del continente americano. Así, se intentó probar dos esquemas: 1) encontrar hacia el interior de la familia al grupo más estrechamente relacionado a *Nanarepenta*, por lo cual se consideraron sólo los nueve géneros reconocidos en la familia Dioscoreaceae, y 2) emplear grupos externos a la familia con el fin de observar que tipo de polarización ocurriría hacia el interior de Dioscoreaceae respecto a estos grupos externos, por lo que se seleccionaron a las dos familias reconocidas como más cercanamente relacionadas a las Dioscoreaceae (Taccaceae y Trichopodaceae) (Dahlgren, 1985). Dado que las relaciones de los grupos externos respecto al grupo bajo estudio eran inciertas, se procuró incluir a todos los grupos externos posibles, sólo o en los diferentes arreglos posibles. Con base en estos arreglos se construyó un cladograma para cada uno, con el fin de buscar áreas de congruencia entre los cladogramas resultantes (Donoghue y Cantino, 1984).

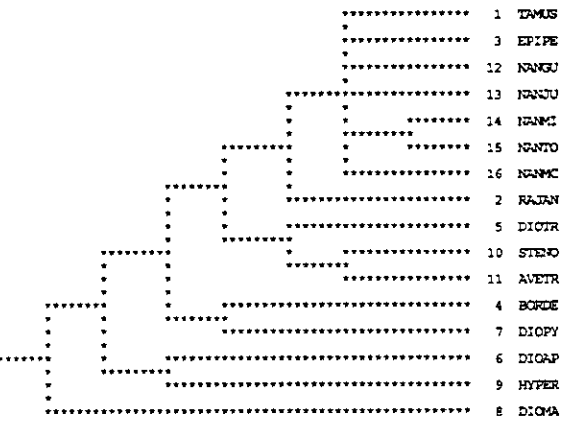
Las diferentes topologías obtenidas como resultado de experimentar con estos dos esquemas resultaron sumamente interesantes. Se encontraron las áreas de congruencia entre los diferentes cladogramas obtenidos (Fig. 34). Así, se encontró que en la mayoría de los consensos *Nanarepenta* conforma consistentemente una agrupación con *Epipetrum*, y en ocasiones el género *Tamus* también queda incluido junto con estos dos géneros.

Fig. 34. CENSOSOS ESTRICHS DE LOS ANALISIS FICGENETICOS EN DIOSCOREACEAE

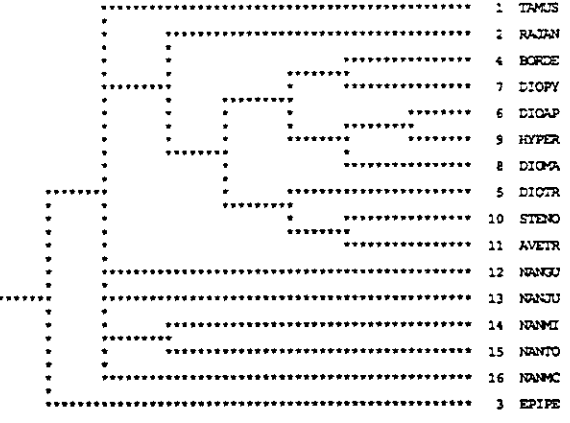
GRUPO EXTERNO = BORDERIA



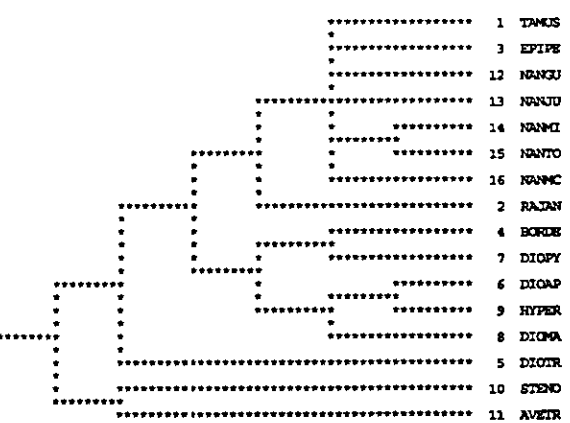
GRUPO EXTERNO = DIOSCOFEA SECC. MACROPODA



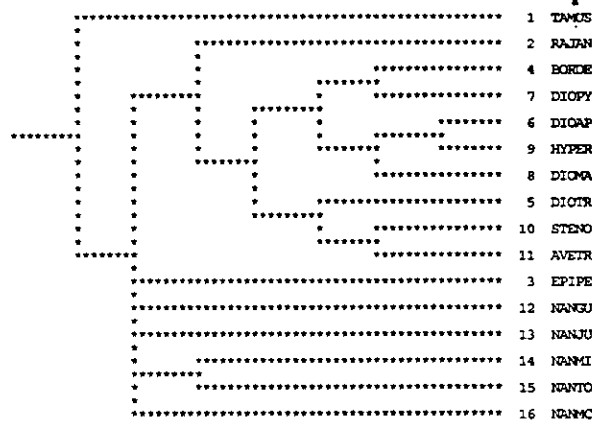
GRUPO EXTERNO = EPIPETIFUM



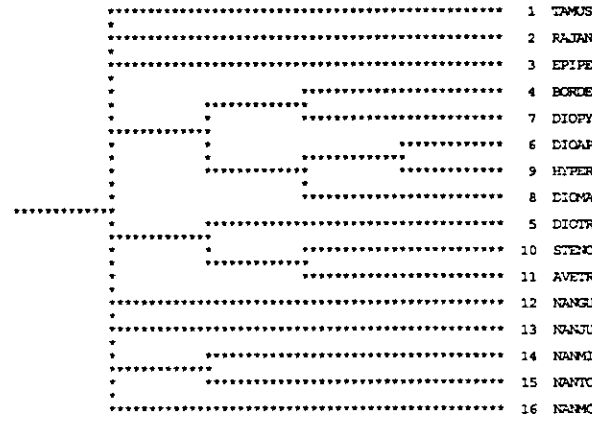
GRUPO EXTERNO = STENOMERIS - AVETRA



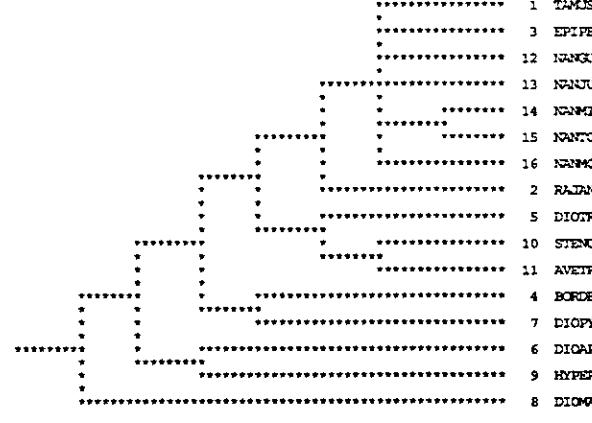
5. GRUPO EXTERNO = TAMUS



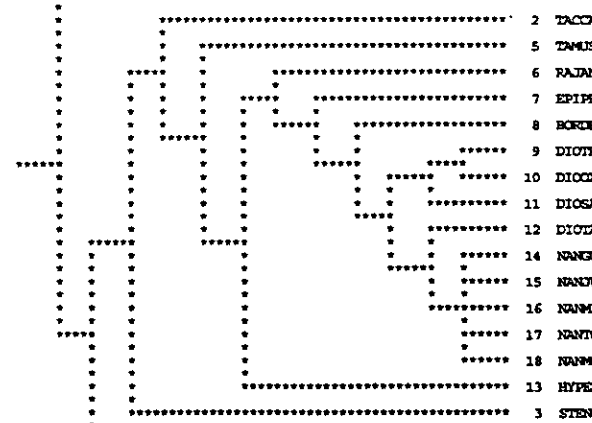
6. GRUPO EXTERNO = DIOSCOREA S.L.



7. GRUPO EXTERNO = DIOSCOLOCON



8. GRUPO EXTERNO = TRICHOPODACEAE



En el segundo caso, cuando se incluyeron las familias más cercanas a Dioscoreaceae, las topologías resultantes también son sumamente interesantes. En este sentido los resultados se apegan sustancialmente a los esquemas de clasificación de la familia Dioscoreaceae de algunos autores (Knuth, 1924; Dahlgren, 1985). En este caso, en las diferentes topologías obtenidas *Nanarepenta* siempre resultó ser un componente de un clado monofilético conjuntamente con *Dioscorea*, como ha sido sugerido por Wilkin *et al.* (com. pers.) con base en sus estudios moleculares preliminares.

Con base en los resultados de esta búsqueda preliminar, se decidió experimentar exclusivamente con aquellos grupos que compartieran un mayor número de caracteres y sus estados con *Nanarepenta*, por lo que se seleccionaron 19 taxa, los cuales representan a algunos de los géneros de la familia (*Dioscorea*, *Epipetrum* y *Hyperocarpa*) y a los elementos de *Nanarepenta*. En el caso de *Dioscorea*, se seleccionaron caracteres de 12 secciones. Todos los taxa seleccionados son morfológicamente "parecidos" a *Nanarepenta*, y provienen de distintas partes del mundo (Africa, Asia, y principalmente de Sudamérica y México). El énfasis en relacionar a *Nanarepenta* con los taxa sudamericanos y mexicanos se basa en la premisa de que probablemente estos linajes americanos están más cercanos filogenéticamente, que los europeos o asiáticos. En especial, se seleccionaron los grupos (géneros y secciones) que compartían caracteres morfológicos filogenéticamente importantes *Nanarepenta*, tales como la presencia de tres estambres, de estaminodios y de cápsulas carnosas.

Se emplearon 18 caracteres y 48 estados de éstos (Cuadro 12), con los cuales se produjo una matriz básica de datos (Cuadro 13). Los caracteres son de tipo vegetativo (hábito y tallo) y reproductivo (inflorescencia, pedicelo, flore, fruto, semilla, cromosoma, polen), los cuales fueron obtenidos a partir de ejemplares de herbario, de plantas vivas, así como de la bibliografía.

Los análisis fueron realizados con la versión 2.4 del programa PAUP (Swofford, 1985), en una PC Toshiba 486. El grupo fue enraizado empleando un grupo externo comparativo. Los taxa considerados como grupo externo, fueron incorporados al análisis en conjunto o uno a la vez. Los estados de los caracteres fueron analizados sin ordenación. Las opciones utilizadas del programa PAUP fueron las siguientes: 1) MULPARS para árboles múltiples, igualmente parsimoniosos, y 2) SWAP=GLOBAL para un intercambio ramificado global.

Cuadro 12. Lista de caracteres y sus estados empleados en el análisis filogenético

1. Hábito	0 - trepador; 1 - postrado
2. Dirección de trepado de tallos	0 - sinistrorsos; 1 - dextrorsos
3. Unidad floral estaminada básica	0 - címulas; 1 - secundariamente solitarias
4. Pedicelo de la flor pistilada	0 - corto; 1 - largo
5. Anteras	0 - introrsas; 1 - extrorsas
6. Filamentos de los estambres	0 - largos; 1 - cortos
7. Número de estambres	0 - seis; 1 - tres
8. Fusión de los estambres	0 - libres; 1 - unidos
9. Ramas del estilo	0 - bifidas; 1 - simples
10. Tipo de cápsula	0 - más larga; 1 - más ancha; 2 - igual; 3 - abortiva
11. Forma de las semillas	0 - esférica; 1 - subcuadrada; 2 - elipsoide; 3 - piriforme; 4 - reniforme
12. Volumen de las semillas	0 - planas; 1 - voluminosas
13. Ornamentación del polen	0 - reticulada; 1 - foveolada; 2 - punteada; 3 - rugulada
14. Líneas cromosómicas	0 - 9; 1 - 12
15. Dehiscencia del fruto	0 - dehiscente; 1 - indehiscente
16. Pedunculos de la inflorescencia pistilada	0 - presente; 1 - ausente
17. Ala de las semillas	0 - periférica; 1 - lateral; 2 - ausente
18. Estaminodios de la flor estaminada	0 - presente; 1 - ausente

Cuadro 13. Matriz de datos de los taxa seleccionados para el análisis filogenético

!Dioscoreaceae data set.

param notu=19 nchar=18 treeout=2 root=outgroup outwidth=80 echo
 statrep deep nocc otulab=left release describe missing=9;data (a8,a1,lx,18il)

```

HYPER      000100101040901121
EPIPE      191000001211920021
NANJU      100011100221220121
NANGU      100011100221900121
NANMC      100011100221900120
NANMI      190011100221920121
NANTO      190011100221220121
DIOTR      001001101030020111
DIOOX      001011100240920100
DIOSA      000011100240920101
DIOTA      010111111340931121
DIOPO      000011100240920101
DIOPY      100001000240920101
DIOMA      090001109030990111
DIOMO      0110101111030990111
DIOBO      090001100030990110
DIOTH      000001109030990111
DIOSI      000000100040990001
DIOLY      000010100240920000
  
```

unordered 10 11 13 14 17; interact; end;

HYPER= *Hyperocarpa*, **EPIPE**= *Epipetrum*, **DIOTR**= *Dioscorea* secc. *Trigonobasis*, **DIOSA**= *Dioscorea* secc. *Sarcocapsa*, **DIOTA**= *Dioscorea* secc. *Tacanensis* (inérita), **DIOOX**= *Dioscorea* secc. *oxypetalum*, **DIOLY**= *Dioscorea* secc. *Lychnostemon*, **DIOSI**= *Dioscorea* secc. *Siphonantha*, **DIOTH**= *Dioscorea* secc. *Trieuphorostemon*, **DIOBO**= *Dioscorea* secc. *Botriosycios*, **DIOMA**= *Dioscorea* secc. *madagasariensis*, **DIOMO**= *Dioscorea* secc. *Monadelpha*, **DIOPY**= *Dioscorea* secc. *Pygmaephyton*, **DIOXY**= *Dioscorea* secc. *Oxypetalum*, **NANGU**= *Nanarepentia guerrerensis*, **NANJU**= *N. juxtilahuacensis*, **NANMI**= *N. minima*, **NANTO**= *N. toluana*, **NANMC**= *N. mcvaughii*.

Descripción de los resultados

El análisis cladístico efectuado, dio como resultado 100 cladogramas, todos ellos igualmente parsimoniosos, con un índice de consistencia de 0.545 y una longitud de 0.440 cambios en los estados de carácter. El cladograma de consenso estricto se muestra en la figura 35 y uno de los árboles obtenidos aparece en la figura 36.

La figura 36 ilustra un cladograma representativo de los 100 obtenidos en el análisis. Los 14 taxa considerados como grupo externo están incluidos. Todos los caracteres incluidos se indican. Los caracteres señalados en grupos externos son aquellos que muestran un estado plesiomórfico con respecto a la supuesta condición apomórfica en el grupo interno.

El cladograma muestra inicialmente que el grueso de los taxa del análisis se encuentran agrupados en un clado sostenido por dos sinapomorfias. La primera de estas es el carácter longitud del pedicelo de las flores pistiladas (carácter no. 4) que presenta al estado "pedicelo corto" como la condición apomórfica; la segunda es el carácter dehiscencia del fruto (carácter no. 15), con el estado "dehiscente" como la condición apomórfica. En ambos casos se trata de condiciones apomórficas generalizadas en la familia, considerándose a los estados plesiomórficos como raros.

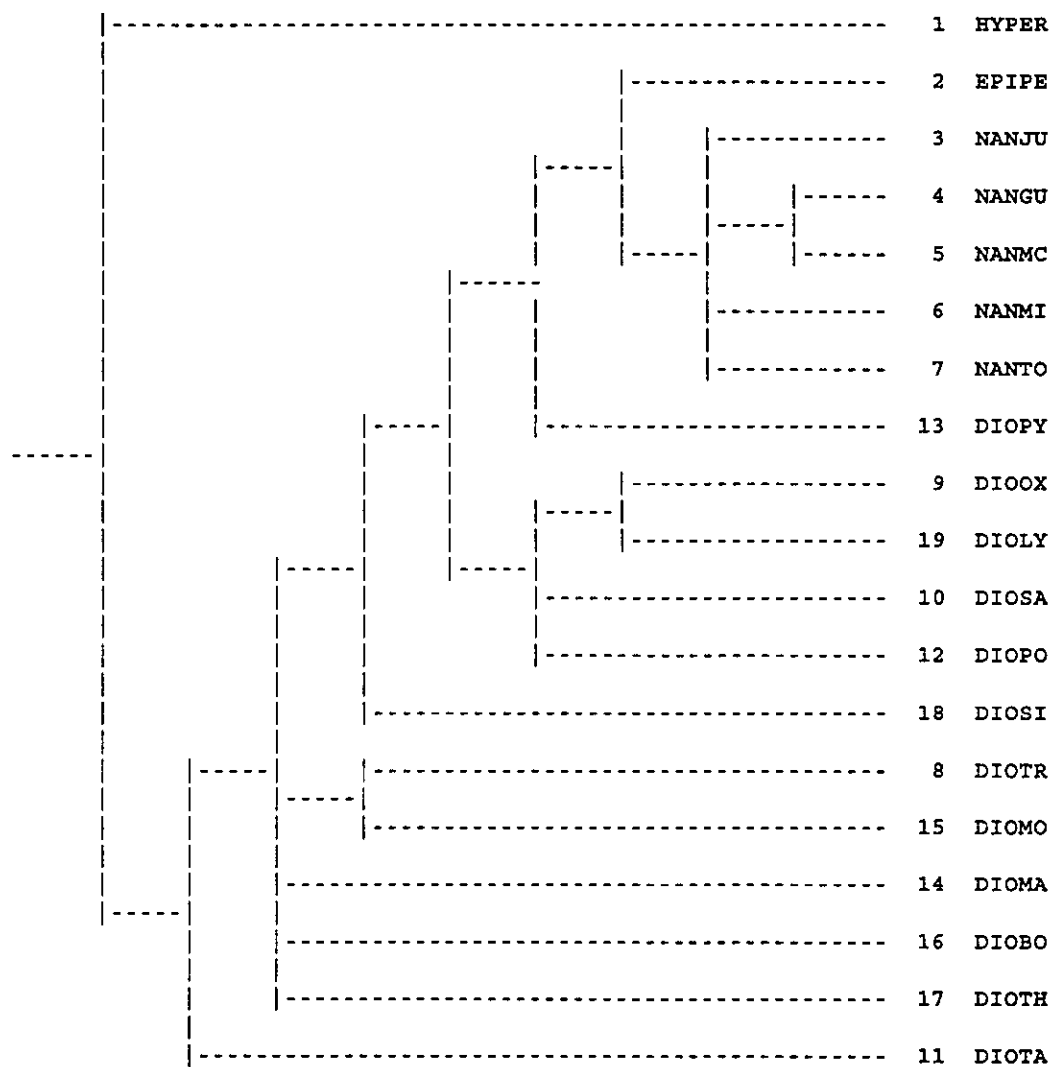
En este mismo nodo, la sect. **DIOTA** (*Dioscorea* sect. *Tacanensis*, ined.), es segregada y apoyada por la condición derivada del carácter "tipo de cápsula" (carácter 10), que tiene como el estado plesiomórfico a la condición de "cápsula bien desarrollada" y a la "cápsula abortiva" como condición apomórfica. Es importante señalar que el estado taxonómico de la sect. **DIOTA** (*Dioscorea* secc. *Tacanensis*) ha sido controvertido, y se ha propuesto que podría conformar un taxon independiente a *Dioscorea* (Schubert, 1968), lo cual es consistente con lo encontrado en este estudio.

En el clado representado por la mayoría de los taxa del análisis, se conforman diversas agrupaciones, siendo algunas de estas naturales y sostenidas por algunas sinapomorfias. Un primer caso, es aquel en donde el carácter 13 (escultura del polen), en donde la condición "reticulada" representa el estado apomórfico que apoya la monofilia del clado conformado por **DIOTR** y **DIOMO**. Otro caso de mayor interés para este estudio, lo representa el clado apoyado por el carácter 1 (hábito), que presenta al estado "trepador" como condición plesiomórfica, que prevalece en la mayoría de las líneas de la familia. Sin embargo, la condición apomórfica es decir "postrado", representa la sinapomorfia que define al clado **DIOPY**, *Nanarepenta-Epipetrum*. Como parte de este clado, el estado derivado del

carácter 12 (volumen de las semillas) apoya la monofilia del clado *Nanarepenta-Epipetrum*, incluyendo en él a las especies propuestas como miembros del género *Nanarepenta* por la presencia del estado derivado semillas voluminosas.

Es muy importante señalar, que el clado en donde quedan agrupadas las especies de *Nanarepenta*, está sustentado por dos aparentes homoplasias, los caracteres 5 (anteras extrorsas vs introrsas) y 7 (número de estambres 3 o 6), siendo una de estas una reversión. Es interesante señalar que estos estados homoplásicos representan algunos de los principales argumentos con base en los cuales se ha sustentado la diferenciación del género *Nanarepenta* con respecto a otros géneros desde un punto de vista ortodoxo.

Figura 35. Cladograma de consenso estricto



Consensus fork index (component count) = 11
 CF (normalized) = 0.647
 Term information = 75
 Total information = 86
 Mickelich's consensus information (CI) = 0.481
 Weighted consensus fork = 0.506
 Levels sum = 465
 Rohlf's CI(1) = 0.605
 Rohlf's -log CI(2) = 0.38387E+02

A continuación se incluye la información brindada por el programa PAUP cuando se procesa la matriz de datos y se generan los cladogramas. exclusivamente se incluye la información generada al principio del análisis y la correspondiente al árbol escogido (número 1).

```
*****  
*   F A U P   *  
* Version 2.4.1 *  
* Illinois Natural *  
* History Survey *  
* 03/17/98 14:14:58 *  
*****
```

Dioscoreaceae data set.

* Analysis No. 1 *

Option settings:

```
NOTU ..... 19  
NCHAR ..... 19  
User-tree(s) ..... NO  
HYPANC ..... 1  
ADDSEQ ..... CLOSEST  
HOLD ..... 5  
SWAP ..... GLOBAL  
MULPARS ..... YES  
OPT ..... FARRIS  
ROOT ..... OUTGROUP  
Weights applied ..... NO  
OUTWIDTH ..... 80  
Missing data code ..... 9  
MAXTREE ..... 50
```

Release of tree descriptions suppressed.

100 trees were found.

Description of tree 1:

Relevant options in effect:

```
ROOT = OUTGROUP  
OPT = FARRIS
```

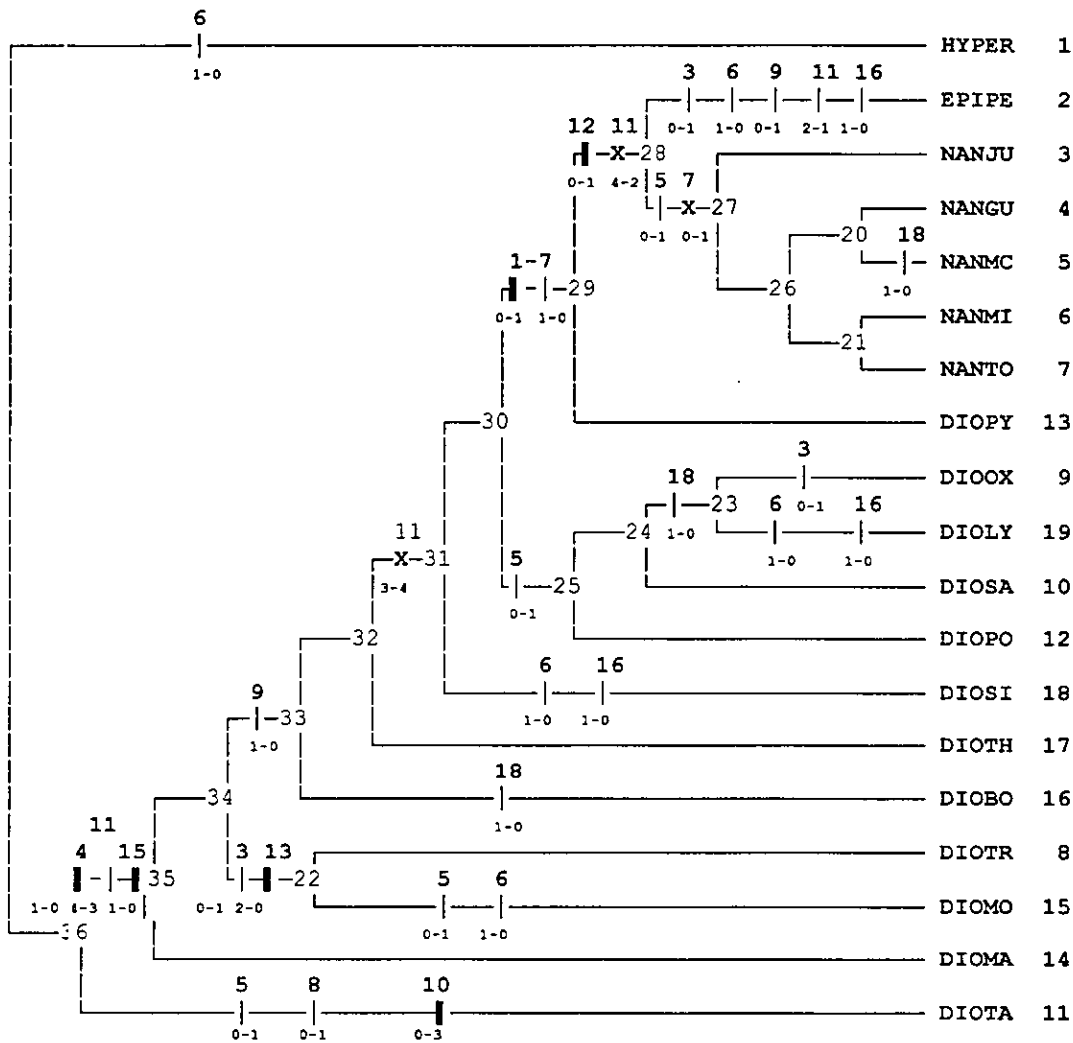
The following characters are unordered:

```
10 11 13 14 17
```

Statistics for tree no. 1

```
Length = 44.000  
Consistency index = 0.545
```


Figura 36. Cladograma representativo de los 100 más parsimoniosos obtenidos



HYPER= *Hyperocarpa*, EPIPE= *Epipetrum*, DIOTR= *Dioscorea* secc. *Trigonobasis*, DIOSA= *Dioscorea* secc. *Sarcocapsa*, DIOTA= *Dioscorea* secc. *Tacanensis* (inédita), DIOOX= *Dioscorea* secc. *oxypetalum*, DIOLY= *Dioscorea* secc. *Lychnostemon*, DIOSI= *Dioscorea* secc. *Siphonan'ha*, DIOTH= *Dioscorea* secc. *Triephorostemon*, DIOBO= *Dioscorea* secc. *Botriosycios*, DIOMA= *Dioscorea* secc. *madagascariensa*, DIOMO= *Dioscorea* secc. *Monadelpha*, DIOPY= *Dioscorea* secc. *Pygmaephyton*, DIOXY= *Dioscorea* secc. *Oxypetalum*, NANGU= *Nanarepenta guerrerensis*, NANJU= *N. juxtlahuacensis*, NANMI= *N. minima*, NANTO= *N. toluana*, NANMC= *N. mcvaughii*. Los números arriba de las líneas indican el carácter, las líneas gruesas son las sinapomorfías, las líneas delgadas y las X indican los caracteres homoplásicos. Los número debajo de las líneas y X indican la dirección del cambio.

Cuadro 14. Lista de cambios y apomorfias del análisis filogenético

Change lists			Changed			Consistency	
Char	From	To	Along branch				
1	0	1	30 ----> 29			1.000	
2	0	1	22 ----> DIOMO			0.500	
	0	1	36 ----> DIOTA				
3	0	1	34 ----> 22			0.333	
	0	1	23 ----> DIOOX				
	0	1	28 ----> EPIPE				
4	1	0	36 ----> 35			1.000	
5	0	1	28 ----> 27			0.250	
	0	1	30 ----> 25				
	0	1	22 ----> DIOMO				
	0	1	36 ----> DIOTA				
6	1	0	36 <---> HYPER			0.200	
	1	0	23 ----> DIOLY				
	1	0	31 ----> DIOSI				
	1	0	22 ----> DIOMO				
	1	0	28 ----> EPIPE				
7	1	0	30 ----> 29			0.500	
	0	1	28 ----> 27				
8	0	1	22 ----> DIOMO			0.500	
	0	1	36 ----> DIOTA				
9	1	0	34 ----> 33			0.500	
	0	1	28 ----> EPIPE				
10	0	2	31 ----> 30			1.000	
	0	3	36 ----> DIOTA				
11	4	3	36 ----> 35			0.750	
	3	4	32 ----> 31				
	4	2	29 ----> 28				
	2	1	28 ----> EPIPE				
12	0	1	29 ----> 28				1.000
13	2	0	34 ----> 22				1.000
14	3	0	36 <---> HYPER			0.667	
	3	2	36 ----> 35				
	2	0	26 ----> 20				
15	1	0	36 ----> 35			1.000	
16	1	0	23 ----> DIOLY			0.333	
	1	0	31 ----> DIOSI				
	1	0	28 ----> EPIPE				
17	2	1	36 ----> 35			0.667	
	1	0	32 ----> 31				
	0	2	29 ----> 28				
18	1	0	24 ----> 23			0.333	
	1	0	33 ----> DIOBO				
	1	0	20 ----> NANMC				

Apomorphy lists		Ancestral state		Derived state	Length added
Node	Ancestor	Charac	state	state	
EPIPE	28	3	0	1	1.000
		6	1	0	1.000
		9	0	1	1.000
		11	2	1	1.000
		16	1	0	1.000
NANJU	27				
NANGU	20				
NANMC	20	18	1	0	1.000
NANMI	21				
NANTO	21				
DIOTR	22				
DIOOX	23	3	0	1	1.000
DIOSA	24				
DIOTA	36	2	0	1	1.000
		5	0	1	1.000
		8	0	1	1.000
		10	0	3	1.000
DIOPO	25				
DIOPY	29				
DIOMA	35				
DIOMO	22	2	0	1	1.000
		5	0	1	1.000
		6	1	0	1.000
		8	0	1	1.000
DIOBO	33	18	1	0	1.000
DIOTH	32				
DIOSI	31	6	1	0	1.000
		16	1	0	1.000
DIOLY	23	6	1	0	1.000
		16	1	0	1.000
	20	26	14	2	0
	21	26			
	22	34	3	0	1
			13	2	0
			18	1	0
	23	24	18	1	0
	24	25			
	25	30	5	0	1
	26	27			
	27	28	5	0	1
			7	0	1
	28	29	11	4	2
			12	0	1
			17	0	2
	29	30	1	0	1
			7	1	0
	30	31	10	0	2
	31	32	11	3	4
			17	1	0
	32	33			
	33	34	9	1	0
	34	35			
	35	36	4	1	0
			11	4	3
			14	3	2
			15	1	0
			17	2	1

Changes between nodes HYPER and 36 cannot be polarized. These changes follow:

Character	-----States-----		Length added
	HYPER	36	
6	0	1	1.000
14	0	3	1.000

DISCUSIÓN

El rasgo más sobresaliente de este análisis cladístico, parece ser la congruencia existente en términos generales, con la principal clasificación reconocida para la familia, y en particular para el arreglo existente dentro del género *Dioscorea* a nivel seccional (Knuth, 1924). Prácticamente todos los taxa incluidos se encuentran agrupados y arreglados de acuerdo con el trabajo de este autor. Además, parte de los arreglos encontrados en el cladograma son congruentes con los resultados de otros estudios, tal es el caso de Barroso *et al.* (1974) quienes segregaron a *Hypercarpa* de *Dioscorea* como género independiente, y de Burkill (1960) y Schubert (1968) quienes sugirieron que el taxon que en este estudio se denomina DIOTA (sect. *Tacanensis*) representa indudablemente la liga entre los géneros: *Dioscorea* y *Rajania*, pero que además podría representar un taxon independiente.

Los resultados en las diferentes topologías encontrados a través de la inclusión en el análisis de los diferentes taxa de la familia y fuera de la familia como grupos externos, con el fin de localizar al "verdadero" grupo hermano, son consistentes con lo propuesto por Donoghue y Cantino (1984), quienes señalan que "Las porciones congruentes de los cladogramas resultantes, representan hipótesis robustas de relaciones cladísticas dentro del grupo de estudio, porque estas permanecen sin variar, aún cuando las suposiciones acerca de las relaciones cladísticas en un sentido más amplio sean cambiadas".

Así *Nanarepenta* debe ser considerado como miembro del mismo clado en que se sitúa a *Epipetrum* los cuales forman un grupo monofilético. Este clado está sostenido por la sinapomorfia "semillas voluminosas". Sin embargo, la agrupación formada por los miembros de *Nanarepenta* se encuentra indefinida y en el mejor de los casos puede sugerir una agrupación subgenérica dentro de *Epipetrum*.

La carencia de verdaderas sinapomorfias que apayarían la definición de *Nanarepenta*, no necesariamente evita el reconocimiento de su monofilia. Aún en la ausencia de estas sinapomorfias que definan el grupo a nivel genérico, los caracteres 7 (3 vs. 6 estambres) con mayor posibilidad, y probablemente el carácter 5 (estambres introrsos vs extrorsos), pueden ser optimizados como sinapomorfias (Chase *et al.*, 1995; Stevenson y Leconte, 1995), que apoyan la condición monofilética. Esto es posible si se considera que los estados representan, sobre todo en el caso del carácter 7, una reversión a la condición plesiomórfica de uno de los caracteres más importantes en la familia, y respecto a su grupo hermano, que es el de poseer seis estambres.

Existen probablemente numerosos argumentos para "optimizar" las sinapomorfias, como en el caso de *Nanarepenta*, en donde se puede señalar que la ausencia de verdaderas sinapomorfias, no ha permitido afirmar tajantemente su origen monofilético. Aquí es pertinente anotar como señala Brundin (1981), que "no es obligatorio

considerar exclusivamente sinapomorfias que parezcan ser únicas. Los caracteres que muestran paralelismo pueden ser considerados como sinapomorfias, si hay razón para suponer que los grupos que muestran caracteres paralelos, no comparten un ancestro común".

Sin embargo, parece de mucho mayor peso, al menos en el caso de este estudio, anotar que la ausencia de verdaderas sinapomorfias aparentemente hacen a *Nanarepenta* una subagrupación de *Epipetrum*. Esta condición será totalmente definida, sólo cuando se logre realizar un análisis filogenético minucioso y completo para la familia. Mientras tanto, la hipótesis de monofilia para el género queda en discusión, aún tomando en cuenta la evidencia provista por este estudio. En este sentido es muy importante señalar que aún restan por ser adecuadamente analizados numerosos caracteres y sus estados de la mayoría de los géneros de la familia Dioscoreaceae, incluyendo la incorporación de datos moleculares, para poder realizar un estudio filogenético más completo que comprenda una adecuada matriz de caracteres de toda la familia.

CAPÍTULO 11

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

Es importante hacer notar que la profundidad de los estudios realizados, ha permitido establecer diferentes niveles de conocimiento del grupo bajo estudio, aportando diversos elementos para lograr los objetivos planteados. Adicionalmente, estos resultados permitieron ampliar sustancialmente el conocimiento general de la familia Dioscoreaceae, cuya información para varios géneros es escasa y dispersa. Esta integración de datos sobre la familia, permite a su vez, ponderar el valor de la misma y las necesidades futuras que deberán ser cubiertas para lograr un conocimiento filogenético integral de la familia.

Con relación a los objetivos planteados en este trabajo, los resultados obtenidos permitieron concluir lo siguiente:

Las evidencias obtenidas agrupan sin duda alguna a *Nanarepenta* como miembro de la familia Dioscoreaceae por su gran semejanza con otros géneros de la familia, como *Borderea*, *Dioscorea*, *Rajania* y *Tamus* entre otros.

Además, algunos de los caracteres morfológicos, palinológicos y citológicos permitieron relacionar y a su vez, distinguir a *Nanarepenta* respecto al resto de los géneros de la familia Dioscoreaceae. Entre estos, el número cromosómico $2n = 24$, relaciona más estrechamente a *Nanarepenta* con los grupos europeos (*Borderea* y *Tamus*), que con los taxa de cualquier otra parte del mundo (*Avetra*, *Dioscorea*, *Hyperocarpa*, *Stenomeris*, *Rajania* y *Epipetrum*).

considerar exclusivamente sinapomorfias que parezcan ser únicas. Los caracteres que muestran paralelismo pueden ser considerados como sinapomorfias, si hay razón para suponer que los grupos que muestran caracteres paralelos, no comparten un ancestro común".

Sin embargo, parece de mucho mayor peso, al menos en el caso de este estudio, anotar que la ausencia de verdaderas sinapomorfias aparentemente hacen a *Nanarepenta* una subagrupación de *Epipetrum*. Esta condición será totalmente definida, sólo cuando se logre realizar un análisis filogenético minucioso y completo para la familia. Mientras tanto, la hipótesis de monofilia para el género queda en discusión, aún tomando en cuenta la evidencia provista por este estudio. En este sentido es muy importante señalar que aún restan por ser adecuadamente analizados numerosos caracteres y sus estados de la mayoría de los géneros de la familia Dioscoreaceae, incluyendo la incorporación de datos moleculares, para poder realizar un estudio filogenético más completo que comprenda una adecuada matriz de caracteres de toda la familia.

CAPÍTULO 11

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

Es importante hacer notar que la profundidad de los estudios realizados, ha permitido establecer diferentes niveles de conocimiento del grupo bajo estudio, aportando diversos elementos para lograr los objetivos planteados. Adicionalmente, estos resultados permitieron ampliar sustancialmente el conocimiento general de la familia Dioscoreaceae, cuya información para varios géneros es escasa y dispersa. Esta integración de datos sobre la familia, permite a su vez, ponderar el valor de la misma y las necesidades futuras que deberán ser cubiertas para lograr un conocimiento filogenético integral de la familia.

Con relación a los objetivos planteados en este trabajo, los resultados obtenidos permitieron concluir lo siguiente:

Las evidencias obtenidas agrupan sin duda alguna a *Nanarepenta* como miembro de la familia Dioscoreaceae por su gran semejanza con otros géneros de la familia, como *Borderea*, *Dioscorea*, *Rajania* y *Tamus* entre otros.

Además, algunos de los caracteres morfológicos, palinológicos y citológicos permitieron relacionar y a su vez, distinguir a *Nanarepenta* respecto al resto de los géneros de la familia Dioscoreaceae. Entre estos, el número cromosómico $2n = 24$, relaciona más estrechamente a *Nanarepenta* con los grupos europeos (*Borderea* y *Tamus*), que con los taxa de cualquier otra parte del mundo (*Avetra*, *Dioscorea*, *Hyperocarpa*, *Stenomeris*, *Rajania* y *Epipetrum*).

Sin embargo, otros caracteres tales como la presencia de granos de polen con la exina reticulada o punteada y de una cápsula carnosa, relacionan más estrechamente a *Nanarepenta* con los géneros *Borderea*, *Epipetrum*, *Hyperocarpa* y *Dioscraea*.

Nanarepenta de acuerdo con las evidencias de este estudio, conforma una agrupación monofilética conjuntamente con *Epipetrum*. Sin embargo, después de valorar la información disponible, acerca de la mayoría de los géneros de la familia, es importante señalar que la posibilidad de la monofilia de *Nanarepenta* no puede ser descartada por completo, ya que desde un punto de vista taxonómico ortodoxo *Nanarepenta*, puede ser caracterizado por una combinación única de caracteres morfológicos en la familia (hábito postrado a semivoluble, 3 estambres, cápsulas carnosas, semillas voluminosas, elipsoides a rómbicas y un número cromosómico $2n = 24$).

Finalmente, se puede concluir que después del sondeo efectuado en la búsqueda de la información disponible de la familia Dioscoreaceae, se requiere todavía de cubrir algunos aspectos generales para completar el estudio filogenético de la familia: 1) realizar estudios sobre la estructura del polen, basados en la resolución de la microscopía electrónica de barrido y de transmisión de todos los géneros de la familia y de otros afines a la misma, 2) realizar estudios sobre la constitución química de los géneros de la familia y de otros afines a la misma, 3) realizar estudios encaminados a conocer los números cromosómicos de los géneros de la familia y de otros afines a la misma, y 4) realizar estudios moleculares encaminados a reconocer variaciones genéticas entre los géneros de la familia y de otros afines a la misma. Estas evidencias permitirán definir más claramente las relaciones filogenéticas y los límites entre los diferentes géneros de Dioscoreaceae.

CAPÍTULO 12

TRATAMIENTO TAXONÓMICO

Nanarepenta Matuda, *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México* 32(1-2): 143-147. 1961.

Especie tipo. *Nanarepenta toluicana* Matuda.

Hierbas pequeñas semierectas, postradas, rastreras a semivolubles, dioicas. Rizomas hipogeos, corteza castaño rojizo a oscuro, internamente blancos. Tallos sinistrorsos. Inflorescencias estaminadas racemosas, axilares; flores (1-2-6 en cúmulas, blancas o verdes; estambres 3, insertos en los tépalos de la serie externa o entre las base de los tépalos y el toro; anteras extrorsas, tecas connadas; en ocasiones se presentan 3 estaminodios; pistilodio presente o ausente. Inflorescencia pistilada solitaria, axilar; flores cortamente pediceladas, bracteadas, columna estilar corta, estigma bifido; estaminodios 3 ó 6, insertos en los tépalos o entre la base de los tépalos y el toro. Cápsulas globosas u

Sin embargo, otros caracteres tales como la presencia de granos de polen con la exina reticulada o punteada y de una cápsula carnosa, relacionan más estrechamente a *Nanarepenta* con los géneros *Borderea*, *Epipetrum*, *Hyperocarpa* y *Dioscorza*.

Nanarepenta de acuerdo con las evidencias de este estudio, conforma una agrupación monofilética conjuntamente con *Epipetrum*. Sin embargo, después de valorar la información disponible, acerca de la mayoría de los géneros de la familia, es importante señalar que la posibilidad de la monofilia de *Nanarepenta* no puede ser descartada por completo, ya que desde un punto de vista taxonómico ortodoxo *Nanarepenta*, puede ser caracterizado por una combinación única de caracteres morfológicos en la familia (hábito postrado a semivoluble, 3 estambres, cápsulas carnosas, semillas voluminosas, elipsoides a rómbicas y un número cromosómico $2n = 24$).

Finalmente, se puede concluir que después del sondeo efectuado en la búsqueda de la información disponible de la familia Dioscoreaceae, se requiere todavía de cubrir algunos aspectos generales para completar el estudio filogenético de la familia: 1) realizar estudios sobre la estructura del polen, basados en la resolución de la microscopía electrónica de barrido y de transmisión de todos los géneros de la familia y de otros afines a la misma, 2) realizar estudios sobre la constitución química de los géneros de la familia y de otros afines a la misma, 3) realizar estudios encaminados a conocer los números cromosómicos de los géneros de la familia y de otros afines a la misma, y 4) realizar estudios moleculares encaminados a reconocer variaciones genéticas entre los géneros de la familia y de otros afines a la misma. Estas evidencias permitirán definir más claramente las relaciones filogenéticas y los límites entre los diferentes géneros de Dioscoreaceae.

CAPÍTULO 12

TRATAMIENTO TAXONÓMICO

Nanarepenta Matuda, *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México* 32(1-2): 143-147. 1961.

Especie tipo. *Nanarepenta toluicana* Matuda.

Hierbas pequeñas semierectas, postradas, rastreras a semivolubles, dioicas. Rizomas hipogeos, corteza castaño rojizo a oscuro, internamente blancos. Tallos sinistrorsos. Inflorescencias estaminadas racemosas, axilares; flores (1-)2-6 en cúmulas, blancas o verdes; estambres 3, insertos en los tépalos de la serie externa o entre las base de los tépalos y el toro; anteras extrorsas, tecas connadas; en ocasiones se presentan 3 estaminodios; pistilodio presente o ausente. Inflorescencia pistilada solitaria, axilar; flores cortamente pediceladas, bracteadas, columna estilar corta, estigma bifido; estaminodios 3 ó 6, insertos en los tépalos o entre la base de los tépalos y el toro. Cápsulas globosas u

oblongas, carnosas, 3-loculares, lisas o verrugosas; semillas 2 por lóculo, voluminosas, elipsoidales a rómbicas, no aladas; testa con patrón reticulado simple, células cuadradas y rectangulares principalmente, en ocasiones triangulares, raras veces sin forma definida. Número cromosómico $2n = 24$.

Clave para la identificación de las especies de *Nanarepenta*

1. Inflorescencias pistiladas e infrutescencias de 4-7 cm de largo, generalmente más largas que las hojas ; rizoma con crecimiento longitudinal, alargado, comúnmente ramificados, las ramas irregulares.
 2. Plantas con 1-2 hojas, postradas a semierectas; fruto 1 x 0.5-0.8 cm, liso; semillas 2-2.5 mm largo; corteza del rizoma lisa. *N. mcvaughii*
 2. Plantas con más de 7 hojas, semivolubles; fruto 0.4-0.5 x 0.4-0.5 cm, fuertemente verrugoso; semillas 1.5-2 mm largo; corteza del rizoma rugosa. *N. guerrerensis*
1. Inflorescencias pistiladas e infrutescencias de 1-3.5 cm de largo, generalmente más cortas que las hojas ; rizomas elipsoidales con crecimiento concéntrico, nunca ramificados, si acaso sólo levemente lobulados.
 3. Flores 2-3 mm largo, blancas; plantas exclusivamente con 1-2 hojas. *N. minima*
 3. Flores 0.5-1.5 mm largo, verdes; plantas variando entre 1-14 hojas.
 4. Fruto 1 x 0.5-0.6 cm largo, oblongo, liso; hojas lustrosas cubiertas por una capa cerosa. *N. juxtlahuacensis*
 4. Fruto 0.4-0.7 x 0.4-0.7 cm largo, subcuadrado, verrugoso, hojas no lustrosas. *N. tolucana*

1. *Nanarepenta guerrerensis* Matuda, *Cact. Suc. Mexicanas* 19(3): 70-71. 1974. TIPO. México: Guerrero; camino de Tlapa de Comonfort a Huamuxtitlán, 180 km al este de Chilpancingo, en llano seco calcárico, alt. 1,800 m, 15 agosto 1972, E. Matuda 38470 (holotipo, MEXU!; isotipo, MEXU!). Fig. 37

Herbácea postrada, rastrera o ligeramente voluble, glabra. Rizomas de 4-20 cm de largo, 1-6 cm de ancho, 2-2.5 cm de grosor, hipogeos, planos, alargados con ramificaciones irregulares, con crecimiento longitudinal, corteza castaño oscuro, internamente blancos. Tallos aéreos sinistrorsos; pecíolo 2.5-7 cm de largo. Hojas 2.5-3.5 cm de largo, 2.5-3.5 cm de ancho, ovadas, ápice agudo a acuminado, base profundamente cordada, seno basal campaniforme, nervaduras 11-13, marcadamente dentado-serruladas. Inflorescencias estaminadas 10-15 cm de largo; brácteas externas 1.5-2 mm de largo, lanceoladas, brácteas internas ca. 1 mm de largo, lanceoladas; flores 2-3 en cimas distanciadas entre sí, pedicelos ca. 0.3 mm o sésiles; perianto blanco-amarillento, 2-2.5 mm de largo; estambres 3, ca. 1-1.2 mm de largo, insertados entre la base de los tépalos externos y el toro; anteras extrorsas; pistilodio ca. 0.5 mm o ausente. Inflorescencias pistiladas 1 racimo por axila, de 4-5.2 cm de largo, sésiles o con un pedúnculo 0.6-2.1 cm de largo; flores blancas; ovario muricado. Cápsulas 4-5 mm de largo, 4-5 mm de ancho, esféricas, carnosas, densamente



Figura 37. *Nanarepentia guerrerensis* Matuda. A) Hábito de la planta estaminada, mostrando inflorescencias, con las cimas conspicuamente separadas entre sí, b) Hábito de la planta pistilada mostrando infrutescencias y frutos densamente verrugosos (tomado de Téllez 13074).

verrugosas, (2-)5-7 por infrutescencia, separadas entre sí de 1-8 mm, verdosas, blanquecinas a castaño claro; semillas ca. 1 mm de largo, ca. 1 mm de ancho, glabras, subcuadradas a elipsoidales, con un patrón reticulado, fino.

Los datos de la colección tipo son imprecisos o erróneos, ya que no corresponden al sitio en donde se encontró esta especie. Matuda (1974) anota que la localidad tipo es un llano calcárico a una elevación de 1800 msnm. Sin embargo, habiéndose visitado esta localidad se comprobó que el kilometraje exacto señalado (180 km) está a una elevación entre 1150 y 1200 msnm y que corresponde a un matorral semi-rosetófilo, muy seco, en suelo calizo. Lo anterior es confuso, ya que las especies de este grupo crecen en bosques templados de *Pinus* o *Pinus-Quercus*, en alturas superiores a 1800 msnm y comunmente cerca de los 2000 msnm o más, características similares a las del sitio en donde posteriormente fue encontrada.

Esta especie fue colectada, alrededor de 80 km más hacia el oeste de la localidad tipo y alrededor de 900 msnm más arriba de la altitud señalada por Matuda. Se encontró en un sitio de condiciones semejantes a aquellas en las que crecen otras especies de *Nanarepenta*. En esta localidad, *N. guerrerensis* es relativamente abundante, las poblaciones están compuestas por numerosos individuos. Por lo anterior, se piensa que probablemente Matuda colectó en diferentes áreas de la Sierra Madre de Sur en Guerrero, entre Tlapa de Comonfort y la Ciudad de Chilpancingo, habiéndose mezclado sus colecciones, motivo por el cual los datos del ejemplar tipo son confusos.

Nanarepenta guerrerensis comparte características con todas las especies del género. En particular su rizoma y el color de las flores son más semejantes a los de *N. mcvaughii*. Su hábito de crecimiento es parecido al de *N. juxtlahuacensis*. Sin embargo, esta especie se diferencia del resto por presentar un rizoma de mayor tamaño y más robusto, alargado con ramificaciones irregulares, con la corteza rugosa, la lámina de las hojas es ampliamente cordadas y el seno basal es más profundo, los frutos son densamente verrugosos y las semillas son elipsoidales, con el patrón reticulado más fino en la testa.

Nanarepenta guerrerensis es conocida de sólo dos localidades y del mismo número de poblaciones en el estado de Guerrero (Fig. 38), en donde habita en bosques de *Quercus* con *Pinus* o en bosques de *Quercus*, en las partes húmedas del bosque, protegida por la sombra de los árboles, hierbas y arbustos pequeños, en suelo rojizo a negro. Se localiza a una altitud entre 2000-2080 msnm, con una precipitación total anual ca. a 1000 mm. Florece y fructifica desde principios de agosto a septiembre.

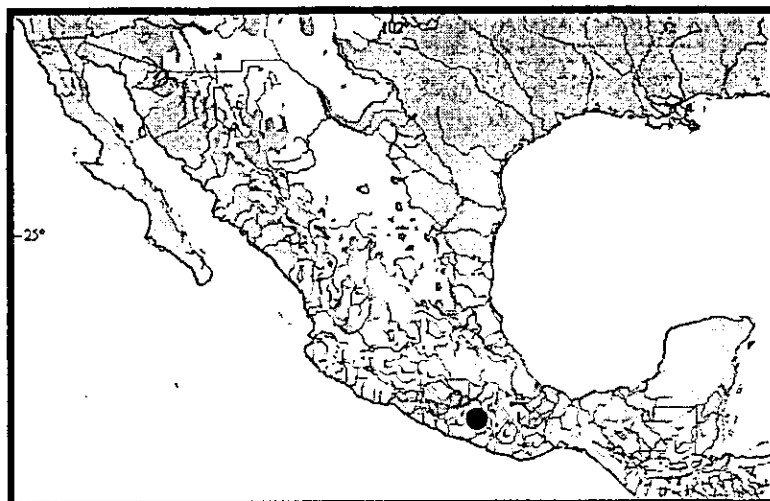


Figura 38. Distribución geográfica de *Nanarepenta guerrerensis*

Ejemplares examinados: Guerrero. Mpio. Chilapa: En La Mazintla, km 64 de la carretera de Chilpancingo a Tlapa de Comonfort, o a 8 km al este de Chilapa, 17 32'32" N, 99 50'41" W, alt. 1550 m, bosque de *Quercus* con *Pinus*, asociada con *Arbutus*, *Acacia*, *Cologania*, *Iostephane*, *Thalictrum*, *Fuchsia*, *Vitis*, *Cuphea*, *Asplenium*, *Adiantum*, *Canavalia*, *Pleopeltis*, *Desmodium*, *Stevia*, *Sclaginella*, *Pitcairnia*, *Tillandsia*, 11 agosto 1996, O. Tellez V. y G. Flores F. 13081 (MEXU). Mpio. Mesones: A 6 km al este de Mesones por la carretera de Chilpancingo a Tlapa de Comonfort, 17 32'32" N, 98 50'41" W, alt. 2080 m, bosque de *Quercus* con *Pinus*, 28 agosto 1995, O. Tellez V. y G. Flores F. 13074 (MEXU).

2 *Nanarepenta juxtlahuacensis* O. Téllez & P. Dávila, ined. TIPO. México. Oaxaca: Dto. Santiago

Juxtlahuaca; Mpio. San Sebastián Tecomoxtlahuaca, 500 m de San Sebastián Tecomoxtlahuaca, Cerro El Calvario, 17° 21'08" N, 98° 01'55" W, bosque de *Juniperus* con *Quercus*, alt. 1665 m, 3 septiembre 1995, *Ismael Calzada 20214* (holotipo, MEXU!; isotipos, ENCB!, MEXU!, MSU!). Fig. 39.

Herbácea prostrada a semivoluble 10-60 cm largo. Rizoma 1-5 cm en diámetro, elipsoidal, semiplano, sin ramificaciones, corteza castaño claro a oscuro, rugosa, internamente blanco. Tallos sinistrorsos, lineados; pecíolo . Hojas 1-3 cm de largo, 1-4 cm de ancho, tornándose oscuras con el secado, ovado-cordadas, base cordada, seno basal ampliamente campaniforme, ápice agudo a acuminado; (5-)7-9-nervadas, marcadamente dentado-serruladas o papiladas en el envés. Inflorescencias estaminadas 5-10 cm de largo; brácteas 0.2 mm de largo, linear-lanceoladas a lanceoladas, acuminadas; pedicelos 1-1.5 mm de largo, flores (1-)2-4 arregladas en cimas; perianto verdoso; tépalos 1-1.5 mm de largo, ca. 0.5 mm de ancho, oblongos a oblongo-lanceolados, en dos series una externa y otra interna; estambres 3, 1-1.5 mm; pistilodio ausente. Inflorescencias pistiladas 1-3 cm de largo; brácteas ca. 0.4 mm largo, linear-lanceoladas a lanceoladas, acuminadas; perianto crema, tépalos 1-1.5 mm de largo, 0.5 mm de ancho, oblongos

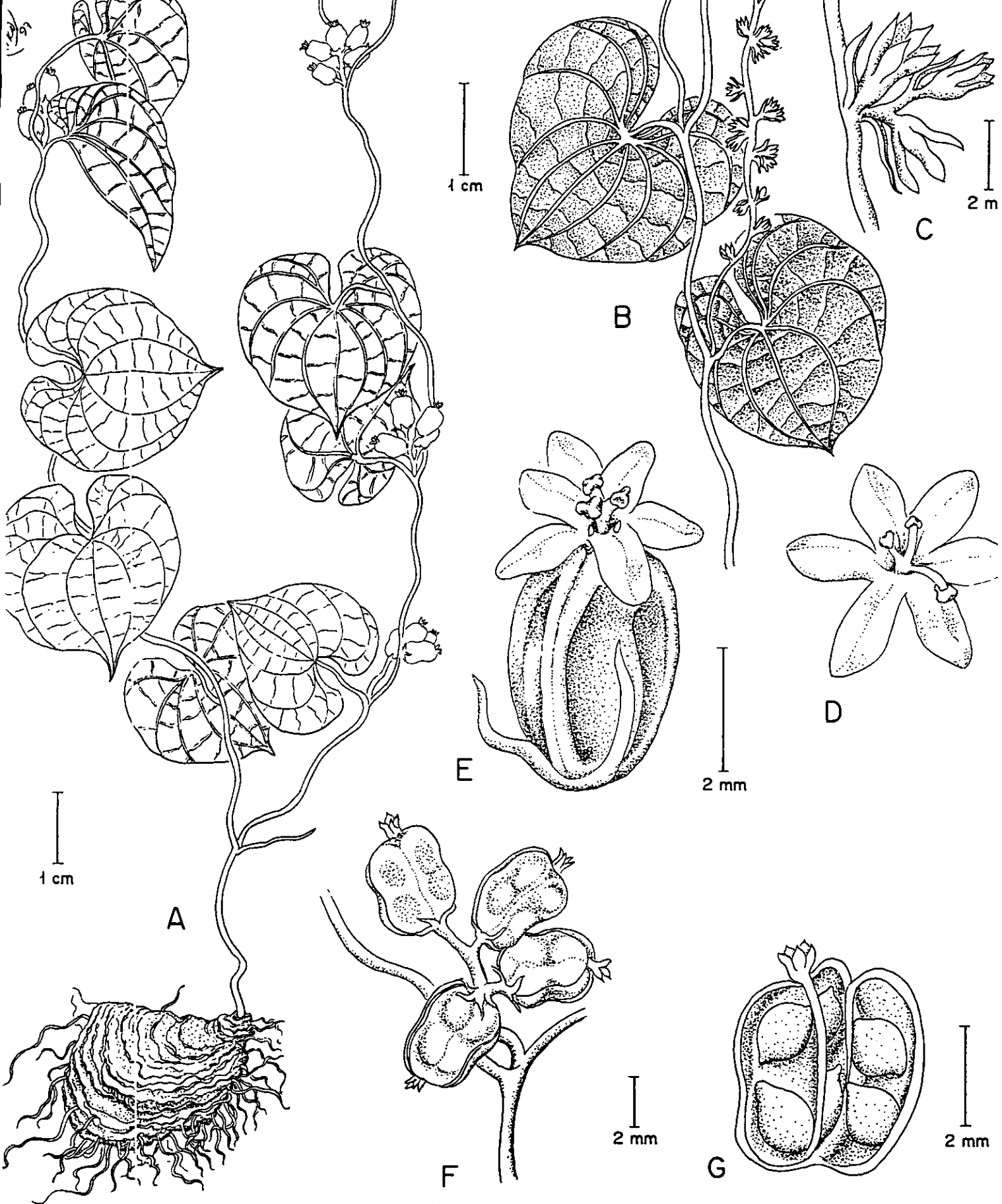


Figura 39. *Nanarepenta juxtlahuacensis* O. Téllez & P. Dávila, a) Hábito de la planta pistilada, mostrando infrutescencias y rizoma, b) Porción de la planta estaminada mostrando la disposición de las inflorescencias, c) Detalle de una címula estaminada, d) Detalle de una flor estaminada, mostrando los estambres, e) Detalle de las flores pistiladas, ovario fecundado, columna estilar, estaminodios y brácteas, f) Infrutescencia mostrando la disposición de los frutos, g) Frutos, mostrando el número y la posición de las semillas (tomado de Calzada 2021A).

a oblongo-lanceolados, en dos series una externa y otra interna; estaminodios 3, ca. 0.5 mm, cónicos. Cápsulas 1-1.2 cm de largo, 0.4-0.6 cm de ancho, oblongas, ligeramente carnosas, lisas, base y ápice obtuso; semillas 1-1.5 mm de largo, ca. 1 mm de ancho, ca. 1 mm de grosor, elipsoidales, castaño rojizo, testa geoméricamente ornamentada, células: subcuadradas, rómbicas a triangulares, formando un patrón reticulado.

Nanarepenta juxtlahuacensis está cercanamente relacionada con *N. guerrerensis* por la dirección de trepado de los tallos, el hábito semivoluble, la forma de la semilla y el patrón celular reticulado de la testa. Sin embargo, se diferencian claramente, ya que *N. juxtlahuacensis* se caracteriza por presentar inflorescencias pistiladas más cortas que las hojas, cápsulas oblongas y lisas y polen tectado-perforado, punteado. En contraste, *N. guerrerensis* presenta inflorescencias pistiladas conspicuamente más largas que las hojas, cápsulas subesféricas, fuertemente verrugosas y polen subtectado, microrreticulado.

Nanarepenta juxtlahuacensis es endémica del occidente del estado de Oaxaca, en donde tiene un intervalo de distribución muy estrecho. (Fig. 40). De esta especie también se conocen menos de 10 poblaciones, se encuentra en pocas localidades del Distrito de Juxtlahuaca en la Sierra Madre del Sur. Habita el ecotono entre los bosques de *Quercus* y los matorrales xerófilos con *Ipomoea murucoides* y *Brahea dulcis*, en elevaciones entre 1635-1665 msnm, en zonas con 900-950 mm de precipitación total anual. Esta especie florece y fructifica entre julio y octubre.

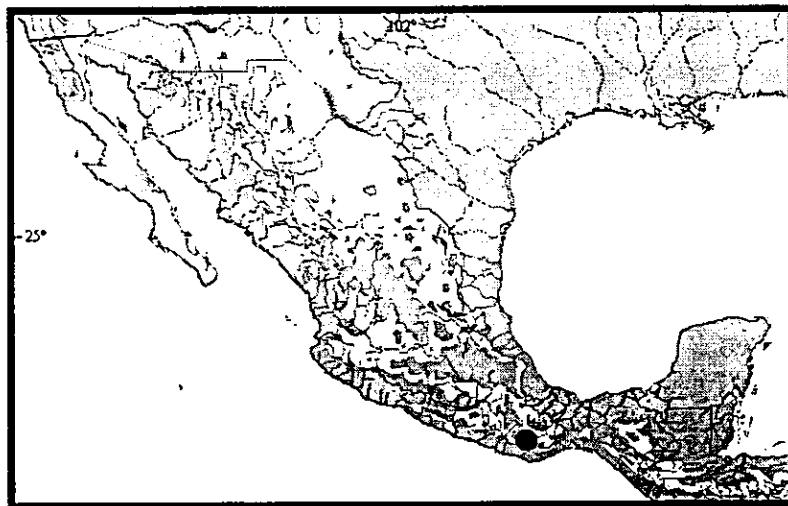


Figura 40. Distribución geográfica de *Nanarepenta juxtlahuacensis*

Ejemplares examinados: Oaxaca. Distrito de Santiago Juxtlahuaca: Mpio. San Juan Mixtepec; Cañada San Isidro, 15 km al SO de San Juan Mixtepec, bosque de *Pinus-Quercus*, en suelos superficiales, 25 julio 1989, *J. Reyes 1848* (MEXU). Distrito de Santiago Juxtlahuaca: Mpio. San Miguel Tlacotepec; sendero para el tanque de agua de San Miguel Tlacotepec, 17 27'24" N, 97 59'10" W, ecotono de bosque de *Juniperus*

flaccida con *Quercus* con palmar de *Brahea dulcis*, suelo negro, mucha roca caliza, alt. 1635 m, 02 septiembre 1995, *I. Calzada 20197* (MEXU). Distrito de Santiago Juxtlahuaca: Mpio. San Miguel Tlacotepec; sendero para el tanque de agua de San Miguel Tlacotepec, 17 27'24" N, 97 59'09" W, ecotono de bosque de *Quercus* y bosque tropical caducifolio, con *Juniperus*, *Brahea*, *Dodonea viscosa*, *Cnidioscolus*, *Ipomoea*, *Dalea*, suelo arcilloso con afloramiento de roca calcareo, alt. 1500 m, 21 agosto 1996, *G. Flores F. y J.J. Calzada 4680* (MEXU).

3. *Nanarepenta mcvaughii* (B.G. Schub.) O. Téllez & P. Dávila, comb. nov. *Dioscorea mcvaughii* B.G.

Schub., *Flora Novo-Galiciana* 15: 369. 1989. TIPO. México. Nayarit: Municipio Santa María del Oro; At the lago, Santa María del Oro, near the road a short distance beyond the first view of the lake, on hillsides under oaks, 800-1000 m, 6 October 1963, *B.G. Schubert y M. Sousa S. 2021* (holotipo, GH!; isotipos, MEXU!, MICH!).

Fig. 41.

Herbácea semierecta a postrada, de 10-20 cm de largo. Rizoma alargado, con crecimiento longitudinal, simple o generalmente con ramificaciones irregulares, 5-7 cm de largo, ca. 5 mm de grosor, delgado, corteza castaño oscuro, lisa, internamente blanco. Tallos sinistrorsos, lineados, con 1-2(-3) hojas, angulados, acanalados, glabros, pero los tallos, margen del seno basal, pecíolos, nervaduras del envés y ejes de las inflorescencias usualmente serrulados; pecíolo: 3-5 cm de largo. Hojas 8.5-12 cm de largo, 6-8.5 cm de ancho, ovadas, con puntos glandulares rojizos, ápice acuminado, base cordada, seno basal campanulado. Inflorescencias estaminadas 1-2 racimos o panículas de cúlulas; perianto ca. 3 mm, blanco, con puntos glandulares rojizos; estambres 3, ca. 1.5 cm, centrales; estaminodios 3, linguiformes, planos, 0.8-1 mm largo; pistilodio ca. 1 mm de alto, columnar. Inflorescencias pistiladas 1-2 racimos de 1-3 cm, con más de 5 flores sésiles; columna estilar ca. 1.7 mm de alto, ramas estilares 3, cortas, bifidas; estaminodios 6, 3 con anteras no funcionales, 3 linguiformes, cortos. Cápsulas ca. 1 cm de largo, 0.5-0.7(-0.8) cm de ancho, muy carnosas, rectangulares u orbiculares, lisas, con puntos glandulares; semillas ca. 3 mm de largo, ca. 2 mm de ancho, subtróncicas a elipsoidales, castaño-rojizo, aparentan estar colapsadas, con invaginaciones semejantes a circunvoluciones; testa reticular, con patrón celular cuadrado a subcuadrado, no evidente, aplanadas hacia la base y agudas en el ápice.

Nanarepenta mcvaughii está cercanamente relacionada con *N. guerrerensis*; comparten diversos atributos morfológicos, tales como los rizomas amorfos, con ramificaciones, las inflorescencias más largas que las hojas, las flores estaminadas y pistiladas blancas y las semillas con un patrón reticular en la testa. A su vez se distinguen porque *N. mcvaughii* es semierecta, produce 1-2(-3) hojas, las flores estaminadas tienen 3 estaminodios, cápsulas lisas y semillas con profundas invaginaciones. En contraste, *N. guerrerensis* es semivoluble, posee tallos más largos con un mayor número de hojas, cápsulas fuertemente verrugosas y semillas, sin invaginaciones.



Figura 41. *Nanarepenta mcvaughii* (B.G. Schub.) O. Téllez & Dávila. a) Hábito de la planta estaminada, mostrando inflorescencias (tomado de Téllez *et al.* 13079), b) Hábito de la planta pistilada, mostrando la infrutescencia con un sólo fruto y c) rizoma fragmentado (tomados de Schubert y Sousa 2021).

Por la presencia de 3 estaminodios que alternan con los estambres, se considera primitiva en el grupo; esto indica un estado intermedio entre el de 6 estambres y el de los 3 estambres con que se caracteriza a *Nanarepenta*. En este sentido, Burkill (1960) señala la derivación de algunas secciones a instancias de la reducción total de los tres estaminodios para dar origen a otra sección, como ocurre en las sect. *Strutantha* y *Periandrum* con tres estambres) formadas a partir de las sect. *Cryptantha* y *Sarcocapsa* (con tres estambres y tres estaminodios) respectivamente, a través del proceso de reducción. Situación que en *N. mcvaughii*, podría estar mostrando, como ha ocurrido el origen de este grupo, de la transición de una especie con 3 estambres y 3 estaminodios a un grupo con sólo 3 estambres predominantemente.

Nanarepenta mcvaughii está restringida a unas cuantas localidades, sólo se conocen cuatro poblaciones en el estado de Nayarit (Fig. 42), y al igual que de las especies anteriores sólo se conocen pocas poblaciones. Habita en bosques de *Quercus* entre 800 y 1080 msnm, más bien secos con 830-870 mm de precipitación total anual, en zonas estacionales, donde la lluvia se distribuye de junio a octubre principalmente. Florece de inicios de julio a la primera mitad de octubre; fructifica de julio a la primera mitad de noviembre.

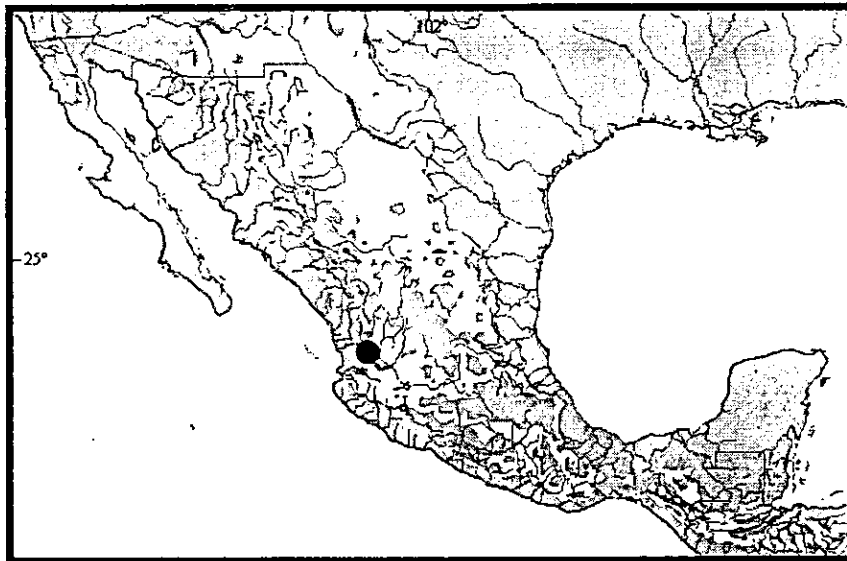


Figura 42. distribución geográfica de *Nanarepenta mcvaughii*.

Ejemplares examinados: NAYARIT: Mpio. Ahuacatlán: 5-11 km al S de Ahuacatlán camino a Amatlán de Cañas, 20 57' N, 104 33' W, bosque de *Quercus*, 7 octubre 1987, O. Téllez V. 11021 (MEXU). Mpio. Santa María del Oro: Above the lake at Santa María del Oro, near the road to short distance beyond the first view of the lake, on hillsides under oaks, 800-1000 m, 6 october 1963, Schubert, B.E. y M. Sousa S. 2031 (MEXU). Mpio. Santa María del Oro: a 2.2 km al este de Santa María del Oro camino a la Laguna de Santa María del Oro, a 200-400 m después de la primera vista de la laguna desde la carretera, 21 20'21" N, 104 34'34" W, bosque de *Quercus magnoliifolia* con *Calochortus hartwegianum*,

Phaseolus leptostachyus, *Tephrosia nicaraguensis*, *T. vicioides*, *Aeschynomene villosa*, etc., alt. 1080 m, 29 septiembre 1995, O. Téllez V. 13075 (MEXU). Mpio. Santa María del Oro: a 3.2 km al este de Santa María del Oro camino la Laguna de Santa María del Oro, a 1200-1400 m después de la primera vista de la laguna desde la carretera, 21 20'18" N, 104 33'35" W, bosque de *Quercus magnoliifolia* con *Pinus* sp., *Byrsonima crassifolia*, *Calochortus hartwegianum*, *Phaseolus leptostachyus*, *Tephrosia nicaraguensis*, etc., alt. 1035 m, 29 septiembre 1995, O. Téllez V. 13076 (MEXU). Mpio. Santa María del Oro: a 3.2 km al este de Santa María del Oro camino a la Laguna de Santa María del Oro, a 1200-1400 m después de la primera vista de la laguna desde la carretera, 21 20'18" N, 104 33'35" W, bosque de *Quercus magnoliifolia* con *Pinus* sp., *Byrsonima crassifolia*, *Calochortus hartwegianum*, *Phaseolus leptostachyus*, *Tephrosia nicaraguensis*, *Oxalis* sp., *Dioscorea plumifera*, etc., alt. 1035 m, 29 julio 1996, O. Téllez V. 13080 (MEXU).

4. *Nanorepenta minima* (B.L. Rob. & Seaton) O. Téllez & P. Dávila, comb. nov. *Dioscorea minima* B.L. Rob. & Seaton, *Proc. Amer. Acad. Arts* 28: 115. 1893. *Dioscorea pumila* Sessé & Mociffo. *Fl. Mex.* ed. 2. 231. 1894. TIPO. México: Michoacán; lava beds near Patzcuaro, July 1892, C.G. Pringle 4157 (holotipo, GH!; isotipo, MEXU!).

Fig. 43.

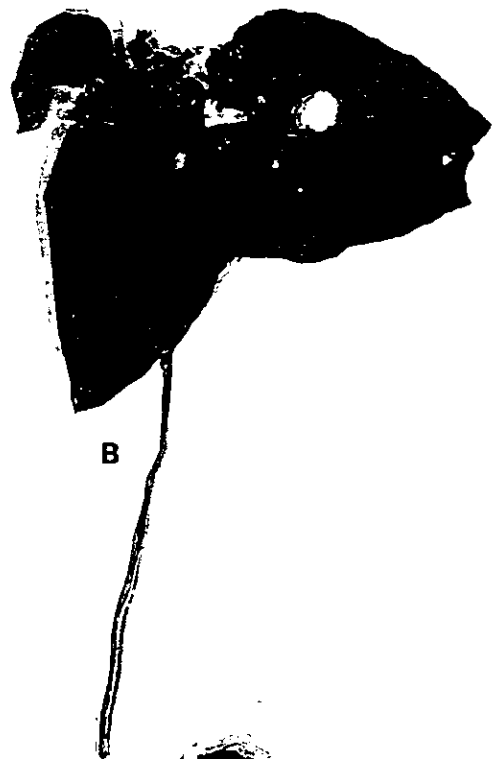
Herbácea de 5-10 cm de alto, erecta, usualmente con 1-2 hojas. Rizoma 1-3 cm en diámetro, elipsoidal, ligeramente aplanado, muy regular, corteza castaño, internamente blanco; en ocasiones se produce otro rizoma a partir de la primera rama del rizoma, como una forma de reproducción vegetativa. Hojas de 1-4 cm de largo, de 1-4 cm de ancho, ovado-cordadas, ápice agudo a redondeado, base cordada, seno basal triangular a campaniforme; pecíolo de 1-4 cm de largo; Inflorescencias estaminadas 1-4 cm de largo, de 1-6(-10) por axila, eje escabreloso; perianto 2(-3) mm, blanco; estambres 3, subcentrales ca. 1.5 mm de largo, anteras extrorsas; estaminodios ausentes; pistilodio cónico, muy corto a columnar, similar a la columna estilar en las flores pistiladas, 0.2-0.8 mm de largo, en diversos estados de absorción. Inflorescencias pistiladas cortas, con 1-5 flores; perianto blanco; columna estilar ca. 1.7 mm de alto, gruesa, con tres ramas estilares bifidas; estaminodios 3, de 0.5-1.5 mm de largo, con anteras no funcionales, adnados a la columna estilar. Cápsulas 3-5 mm de largo, 3-5 cm de ancho, esencialmente lisas, depreso-globosas; semillas 1.5-2 mm de largo, 1.5 mm de grosor, ovoide-orbiculares, turgentes, la testa con patrón celular geométrico rectangular, subcuadrado hacia los polos.

Schubert (1989), ha considerado a esta especie como idéntica a *N. toluicana*, señalando que podría ser una variación de la misma. Asimismo, indica que parece haber bases para reconocer taxa infraespecíficos, ya que las formas intermedias son comunes, señalando que los especímenes de las partes altas de Durango parecen ser intermedios entre *N. minima* y *N. toluicana*.

Sin embargo, de acuerdo con los resultados obtenidos en el presente estudio, se considera que ambos taxa representan especies independientes. El hecho de que puedan intergradar entre sí, en algunas zonas de los estados de



A



B



Figura 43. *Nanarepenta minima*. a) Hábito de las plantas estaminadas, mostrando numerosas inflorescencias y rizoma (tomado de Jasso, 1433), b) Hábito de la planta pistilada, mostrando la infrutescencia con numerosos frutos jóvenes y rizoma. (tomado de Rzedowski, 44893).

Durango, Jalisco y Michoacán, en donde poblaciones de ambas entran en contacto, es muy probable. Pero, estas poblaciones intermedias no han sido registradas ahora.

Ambas especies parecen ser diferentes en varios aspectos, *Nanarepenta minima* tiene hojas 7-9-nervadas, con la base ampliamente campanulada, flores estaminadas y pistiladas blancas, cápsulas lisas y granos de polen con la exina escabrada. En contraste, *N. toluicana* tiene hojas (7-) 9-13-nervadas, con la base muy estrecha y los lóbulos basales de la hoja comúnmente se traslapan, flores estaminadas y pistiladas verdes, cápsulas verrugosas y granos de polen con la exina lisa.

Nanarepenta minima una de las especies de más amplia distribución geográfica y ecológica. Se encuentra en Sinaloa, Nayarit, Jalisco por la Sierra Madre Occidental, penetrando también en el Eje Volcánico Transversal hacia la porción central del país en el estado de Michoacán y llegando hasta el estado de Querétaro (Fig. 44). Habita en un intervalo altitudinal amplio entre 1300 y 2700 msnm y no obstante, el amplio intervalo altitudinal, todas las poblaciones ocurren en zonas con ca. 775-990 mm de precipitación total anual. Se le encuentra principalmente en pastizales o en las áreas abiertas de bosques de *Pinus*, pero conforme se desciende habita en bosques de *Quercus macrophylla* y de *Pinus-Quercus*. Esta especie florece entre junio y agosto y fructifica durante agosto y septiembre.

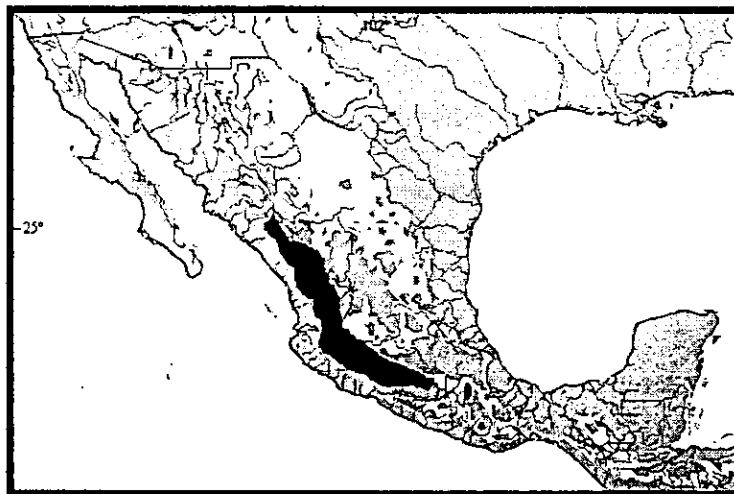


Figura 44. Distribución geográfica de *Nanarepenta minima*

Ejemplares examinados. MEXICO. JALISCO. Mpio. Ixtlahuacán: Ixtlahuacán del Río, bosque de pino-encino, alt. 1600 m, 1 agosto 1971, C.L. Diaz Luna 2347 (ENCB). Cerro Alto, Ixtlahuacán del Río, encinar perturbado con una asociación de *Quercus obtusata*, *Q. rugosa*, *Q. gentryi*, *Q. castanea* y *Q. deserticola*, alt. 2000-2300 m, 6 julio 1986, L.M. Gonzalez Villarreal y J.A. Pérez de la Rosa 2567 (IBUG). Mpio. Atenguillo: Sol

del Oro, 23 km al N de Los Volcanes, 20° 23' N, 104° 33' W, bosque de pino-encino, alt. 1830 m, 8 julio 1985, *P. Tenorio y T.P. Ramamoorthy* 9222 (MEXU). Mpio. Mascota: Km 22 carretera Mascota-Ameca, 20° 32'04.3" N, 104° 12'43.3" W, bosque de *Pinus-Quercus*, *I. Calzada, S. Gama L. y I. Rodríguez* 21516 (MEXU). Mpio. Talpa de Allende: Cerro La Campana, bosque de pino-encino, alt. 1800 m, 28 julio 1990, *R. Ramírez D. y R.G. Tamayo* 2150 (IBUG). Mpio. Tapalpa: Agua Escondida, bosque de *Pinus* y *Quercus*, alt. 2300 m, 19 agosto 1994, *L.M. Villarreal de Puga et al.* 3573 (IBUG). Mpio. Tapalpa: Brecha La Frontera-Juanacatlán, bosque de pino-encino, alt. 2200 m, 23 julio 1994, *R. Ramírez D. et al.* 3351 (IBUG). Mpio. Tapalpa: km 3.5 brecha de La Frontera-Temajac de Brisuelas, bosque de *Pinus-Quercus*, alt. 2150 m, 20 agosto 1995, *R. Ramírez s.n.* (MEXU). Mpio. Tapalpa: Sierra de Tapalpa, entre Juanacatlán y Ferrería de Tula, bosque de *Pinus-Quercus*, alt. 2200 m, 4 agosto 1989, *M. Chazaro B. et al.* 6056 (IBUG). Mpio. Tlajomulco de Zúñiga: Recorrido de la Bola del Viejo a la cañada, bosque de *Quercus*, alt. 1900 m, 13 agosto 1989, *J.A. Machuca* 6308 (IBUG). Mpio. Valle de Guadalupe: Rancho San Isidro, 4 km al oeste del poblado de Valle de Guadalupe, vegetación secundaria derivada del bosque tropical deciduo, presencia de *Acacia farnesiana*, *Opuntia* sp., alt. 1800 m, 19 julio 1988, *A. Rodríguez et al.* 1316 (IBUG). Mpio. Zapopan: Santa Lucía Tesistán, zacatal, alt. 1700 m, 26 octubre 1969, *L.M. Villarreal de Puga* 14644 (IBUG). MICHOACAN. Mpio. Acuitzio del Canje: 10 km adelante de Acuitzio del Canje, rumbo a Villa Madero, bosque de pino, alt. 2210 m, 25 julio 1989, *A. Espejo S. y A.R. López F.* 3669 (IBUG, UAMIZ). Cerro La Alberca, cerca de Villa Jiménez, pastizal perturbado, alt. 2100 m, 2 agosto 1986, *J. Rzedowski* 40206 (IE). Punguato, Vicinity of Morelia, alt. 2100 m, 26 June 1909, *G. Arsene* 2738 (GH, US). Punguato, Vicinity of Morelia, alt. 2100 m, 20 June 1912, *G. Arsene* 8299 (GH, US). On Cerro Punguato, near Morelia, 22 June 1968, *B.G. Schubert y A. Gómez-Pompa* 2152 (GH). Cerca del Puerto de los Copales, 8 km al E de Morelia, sobre la carretera a Mil Cumbres, pastizal con arbustos, alt. 2050 m, 17 Julio 1986, *J. Rzedowski* 39898, 39899 (IE, MEXU). Mpio. Charo: Al S de la carretera Morelia-Mil Cumbres, camino a las Mesas, matorral en ladera de cerro, orilla del camino, alt. 2100 m, 8 Julio 1986, *J. Santos M.* 1489 (IE, MEXU). Mpio. Coeneo; 2 km al NE de la desviación a Bellas Fuentes, bosque de *Quercus* sobre corriente basáltica, asociados *Yucca*, *Cedrela*, *Opuntia* y *Forestiera*, alt. 1970 m, 5 julio 1986, *H.D. Barriga y N. López* 2401 (IEB). Mpio. Indaparapeo: 3 km al W de Hidalgo, pastizal inducido con restos de matorral subtropical, alt. 1950 m, 12 julio 1986, *S. Zamudio R.* 4092 (IEB). Mpio. Morelia: 4 km al S de Jesús del Monte, pastizales secundarios, alt. 2100 m, 20 julio 1986, *J. Rzedowski* 39928 (IE, ENCB, MEXU). Mpio. Morelia: Km 302, 6 miles E of Morelia, alt. 6500 ft, 7 July 1965, *Weedons M-731* (MEXU). Mpio. Patzcuaro: Cerro Blanco, terrenos muy erosionados con pastizal inducido, alt. 2365 m, 26 junio 1986, *S. Zamudio R.* 3993 (IEB). Mpio. Patzcuaro: Cerro Las Coloradas, a 1 km al SE del Centro de Patzcuaro, bosque de pino, alterado, reforestado con *Cupressus*, asociado con *Acacia* sp., *Mimosa* sp. y *Dioscorea galeottiana*, 17 agosto 1987, *O. Téllez y S. Zamudio R.* 10758 (MEXU). Mpio. Santa Clara del Cobre, Opopeo, ladera de cerro con pastizal, potrero, alt. 2250 m, 23 agosto 1985, *J.M. Escobedo G.* 3 (IE). Mpio. Santa Clara del Cobre: Agua Verde, pastizal, terreno plano, potrero, alt. 2200 m, 8 julio 1986, *J.M. Escobedo* 992 (IEB, MEXU). Mpio. Santa Clara del Cobre, La Joya de Las Navas, pastizal en orilla de terreno de cultivo, alt. 2300 m, 28 julio 1989, *E. Pérez C.* 556 (MEXU). Exactamente en el Puerto de los Copales, 8 km al E de Morelia, sobre la carretera a Mil Cumbres, pastizal con *Acacia*, *Opuntia*, etc., alt. 2050 m, 28 agosto 1996, *O. Téllez V., J.L. Villaseñor R. y G. Flores F.* 13086 (MEXU). NAYARIT. Mpio. del Nayar: Sierra Madre, near Santa Teresa, Territorio de Tepic, 10 august 1897, *J.N. Rose* 2158 (GH, US). QUERÉTARO. Mpio. Amealco: Barranca de Amealco, bosque de encino con *Taxodium*, *Alnus*, *Fraxinus*, *Quercus*, *Croton*, *Salvia*, Compositae, alt. 2100 m, 15 agosto 1982, *E. Arguelles* 1892 (MEXU).

5 *Nanarepenta toluicana* Matuda, *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México* 32(1-2): 143-147. 1961. TIPO. México: Estado de México; en el Valle de Toluca, cerca de Hacienda de San Miguel, 24 km noroeste de Toluca, en llano de pastizal, orilla de un arroyo, alt. 2650 m, 23 septiembre 1961, E. Matuda 37246 (holotipo, MEXU!; isotipo, GH!). Fig.45.

Dioscorea multinervis Benth., *Pl. Hartw.* 52. 1840. TIPO. México: Michoacán; Near Morelia, *Hartweg* 393 (holotipo, K!; isotipo, LE!).

Dioscorea nana Schldl., *Linnaea* 18: 602. 1844., TIPO. México: Estado de México; planicie Toluicana reg. frigidiae imp. Mexicani, C.J.W. Schiede s.n. (holotipo, HAL!). non *Dioscorea nana* Poepp.

Herbácea conspicuamente postrada, glabra. Rizoma 2-4 cm en diámetro, elipsoidal, ligeramente aplanado, muy regular, sin ramificaciones, corteza castaño claro, internamente blanco. Tallos sinistrorsos, hasta de 50 cm de largo y con 1-10 hojas, o plantas muy pequeñas con sólo 1-2 hojas; pecíolo . Hojas 2-7 cm de largo, 2-10 cm de ancho, ovadas a comunmente suborbiculares, ápice obtuso a corto acuminado, base cordada, seno basal estrecho, y los lóbulos comúnmente se traslapan; sésiles o con peciolo ocasionalmente de 1-2 cm de largo; nervaduras lineadas. Inflorescencias estaminadas de 2-5(-10) cm de largo, fasciculadas o paniculadas; brácteas ca. 2 mm largo, ca. 0.5 mm ancho, linear-lanceoladas; flores subsésiles, secundariamente solitarias o arregladas en cimulas laterales con 2-5 flores, ejes de las cimulas 1-2.5 mm de largo; perianto verde, ca. 1 mm, ocasionalmente con glándulas naranja-rojizas, escasas; tépalos 1-2.5 mm de largo; estambres 3, ca. 0.7 mm de largo, subcentrales, anteras extrorsas; estaminodios generalmente ausentes, muy ocasionalmente filiformes, muy cortos; pistilodio ca. 0.2 mm, cónico a triangular o ausente. Inflorescencias pistiladas de menos de 2 cm, con 1-8 flores; perianto 1.5-2.0 mm de largo, algunas veces subestipitado; tépalos 1.5-2.5 mm de largo, oblongos, formando un pequeño tubo periantal de ca. 1 mm de largo; estaminodios 3, 0.1-0.5 mm de largo, subanteriorferos, rómbicos, filiformes, espatuláceos o bilobados; columna estilar 0.5-1.5 mm de largo, las ramas cortas, curvadas hacia afuera, ramas estilares 3, cortamente bífidas; ovario elipsoide, carnoso muricado-crestado. Cápsula 4-7 mm de largo y ancho, subglobosa u ovoide-elipsoidal, carnosa, verrugosa; semillas 1.5-2 mm de largo y grueso, elipsoides, la testa con patrón celular geométrico rectangular, subcuadrado hacia los polos.

Nanarepenta toluicana es una especie con amplia distribución geográfica, desde Chihuahua, Durango y Nayarit a través de la Sierra Madre Occidental, y en Michoacán y el Estado de México por el Eje Volcánico Transversal (Fig. 46). Como parte de sus preferencias ecológicas, habita en un intervalo altitudinal entre 2000 y 2700 msnm, ocurre en zonas con ca. 850-990 mm de precipitación total anual. Se le encuentra principalmente en pastizales o en zonas abiertas en bosques de *Pinus*, pero conforme se desciende habita en bosques de *Quercus* y de *Pinus-Quercus* o en matorrales sabanoides secundarios. Florece entre junio y octubre y fructifica de junio a noviembre.

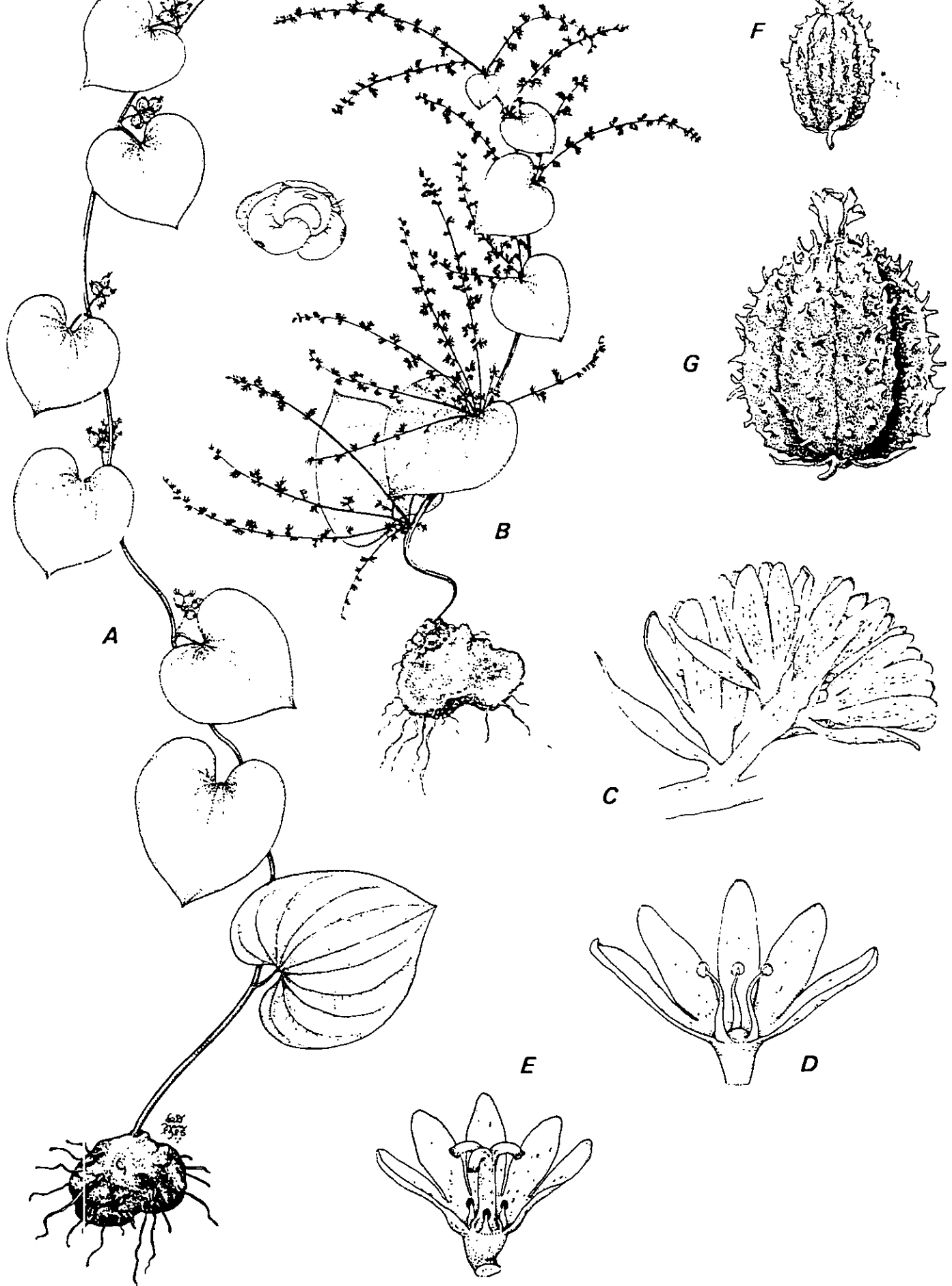


Figura 45. *Nanarepenta toluicana* Matuda, a) Hábito de la planta pistilada, mostrando infrutescencias y rizoma, b) Planta estaminada mostrando la disposición de las inflorescencias, c) Detalle de una címula estaminada, d) Detalle de una flor estaminada, mostrando los estambres, e) Detalle de una flor pistilada, columna estilar y estaminodios, f) Flor pistilada

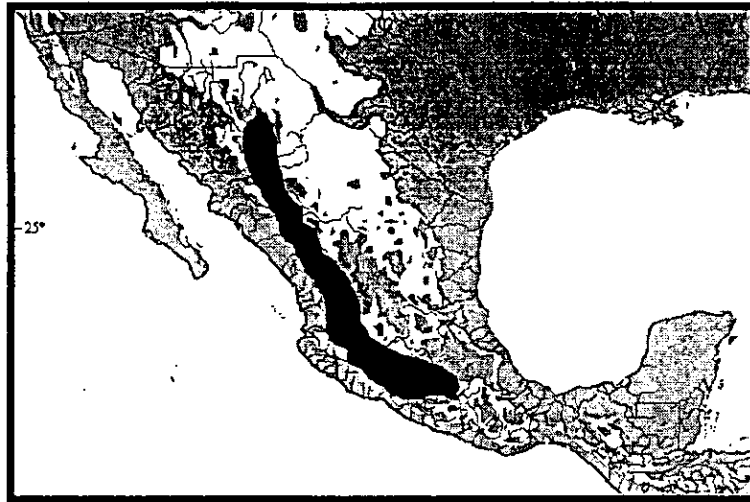


Figura 46. Distribución geográfica de *Nanarepenta toluicana*

Ejemplares examinados. DURANGO. Mpio. El Salto: 46 km del entronque de la brecha a San Miguel de Cruces con la carr. Durango-Mazatlán, bosque de pino-encino, altitud 2,200 m, 8 julio 1982, *P. Tenorio L. y C. Romero de T. 868* (MEXU). Mpio. El Salto: km 11 a San Miguel de Cruces o a 11 km al N del entronque de caminos Durango-Mazatlán-San Miguel de Cruces, bosque de *Pinus*, 4 agosto 1987, *O. Téllez V., O. Dorado R. y S. Zona 10662* (MEXU). Mpio. El Salto: 11 km del entronque de la brecha a San Miguel de Cruces con la carr. Durango-Mazatlán, bosque de pino-encino, altitud 1900 m, *P. Tenorio L. y C. Romero de T. 843* (MEXU). Laguna del Progreso, 34 road miles north of railroad at Coyotes, lumber camp in dense oak-pine forest on south facing slopes of barranca, elev. 2500-2600 m, 21 July 1955, *J.H. Maysilles 7906a* (MEXU) Mpio. El Salto: 46 km de la desviación hacia San Miguel de Cruces, bosque de pino-encino principalmente, alt. 2200 m, 8 julio 1982, *R. Hernández M. 7758* (MEXU). Mpio. de Mezquital: sur de Santa María Ocotán, bosque de *Pinus lumholtzii* con *Quercus* de hoja ancha, alt. 2,200 m, 16 julio 1986, *M. González 1926* (MEXU). Mpio. Santiago Papasquiaro: 54 km de Altates, por el camino a Canelas, bosque de *Quercus sideroxyloides* con *Pinus* spp., alt. 2270 m, 31 agosto 1991, *S. González, S. Acevedo y J. Panero 4992* (MEXU). ESTADO DE MEXICO. Km 25 de la carretera Toluca-Zitácuaro, o a 2 km al oeste de San Pedro por la carretera Toluca-Zitácuaro, 19 23'32" N, 99 50'26" W, alt. 2612 m, manchón de bosque de *Pinus-Juniperus*, asociada con *Commelina*, *Desmodium*, *Dichondra argentea*, *Eragrostis*, *Fimbristylis*, *Lupinus*, *Macroptilium gibbosifolium*, *Oxalis*, *Peperomia campyloptropa*, *Plantago*, *Tagetes*, 15 julio 1996, *O. Téllez V. y E. Poo 13079* (MEXU). Km 29.3 de la carretera Toluca-Zitácuaro, o a 300 m al oeste del entronque con terracería a Tabernillas de la carretera Toluca-Zitácuaro, 19 25'16" N, 99 51'57" W, alt. 2620 m, manchón de bosque de *Pinus*, asociada con *Bachcharis*, *Castilleja*, *Commelina*, *Desmodium*, *Dichondra argentea*, *Eragrostis*, *Fimbristylis*, *Lithospermum*, *Lupinus*, *Macroptilium gibbosifolium*, *Oxalis*, *Peperomia campyloptropa*, *Plantago*, *Rumex*, *Tagetes*, *Zornia reticulata*, 18 julio 1995, *O. Téllez V. 13073* (MEXU). Cortijo El Torito, km 15 de Toluca carretera a Zitacuaro, llano de zacate, alt. 2500 m, 10 octubre 1970, *E. Matuda 38058* (MEXU). Villa de Allende, valle de Toluca, en llano bajo húmedo, 25 julio 1971, *E. Matuda 38565* (MEXU). Carretera Toluca-Ixtlahuaca frente al campo de aviación, 26 octubre 1970, *E. Matuda 38066* (MEXU). Sur de Toluca, 18 km en carretera Toluca a Patzcuarc, Michoacán, 31 octubre 1970, *E. Matuda 38060* (MEXU). 9 miles east Villa Victoria on Mex. 15, boggy area in steppe, grassy sheepplanc, elev. ca. 8000 ft, 29 July 1965, *R. Kral 25147B* (ENCB). 36.2 km W (on highway 15) from the western most Pemex in Toluca and

30.6 km W on highway 15 from the intersection of highways 15 and 1, 27 July 1978, *J.M. Poole, M. Lane y J. Mauseth 1564* (MEXU). 20 miles west of Toluca, in open grassy, bouldery meadow, elev. 8000 ft, 12 July 1940, *C.L. Hitchcock y L.R. Stanford 7128* (CAS, GH). 25 km NE de Toluca-Querétaro, en taludes de pastizal, alt. 2700 m, 23 octubre 1966, *A. Gómez P. y B.G. Schubert 1800* (GH, MEXU). Crucero de Mestepec [Metepec] west of Toluca, near km 101, Toluca-Morelia, secondary grassland [pastizal], 20 June 1968, *B.G. Schubert y A. Gómez P. 2150* (A). Del Río, hills, 30 august 1890, *C.G. Pringle 3642* (GH). JALISCO. Mpio. Tala: A lo largo del Arroyo Caliente y Letreros, Bosque Escuela La Primavera, vegetación acuática y semiacuática, ligada a los arroyos, presencia de *Phoebe psychotrioides*, *Lysiloma acapulcense* y *Salix humboldtiana*, alt. 1,450 m, 2 julio 1988, *A. Rodríguez C. y J. Reynoso D. 1267* (IBUG). Mpio. Tapalpa: Las Piedrotas, 6 km al N de Tapalpa, camino a Chiquilistlán, bosque de *Pinus lumholtzii*, asociado a *Tigridia mexicana* ssp. *lilacina*, *Ranunculus petiolaris* y *Erigeron velutipes*, alt. 2100 m, 14 junio 1992, *L.M. Villarreal de Puga y J. Suarez s.n.* (IBUG). Mpio. Tapalpa: above El Salto of rio Tapalpa 2 km NW of Tapalpa, ca. 19 57' N, 103 48' W, open, rocky *Pinus* woods, alt. 1800-2000 m, 7 August 1960, *H.H. Iltis, R. Koeppen y F. Iltis 795* (ENCB). MICHOACAN. Cerca de Quiroga, en llano de pinada, 19-20 octubre 1964, *E. Matuda 38510* (MEXU). Marcador del km 10 de la carretera de Jacona a Los Reyes, matorral secundario con *Opuntia*, *Eysenhardtia* y *Crotalaria*, 16 agosto 1987, *O. Téllez V. 10756* (MEXU). 3 miles near of Naranja, near highway 15 at km 387, open sloping, grassy area, alt. 7,100 ft, 13 July 1963, *E. Molseed y H. Rice 223* (MEXU). km 234, Toluca-Morelia, alt. 2,500 m, 12 octubre 1970, *E. Matuda 38054* (MEXU). 4.5 km al SE de Naranja de Tapia, matorral secundario con *Opuntia* y *Eysenhardtia*, 16 agosto 1987, *O. Téllez V. 10757* (MEXU). 6 km WSW of Jacona (on road to Los Reyes), ca. 19 54' N, 102 22' W, dry, rocky, level heavily grazed *Acacia-Hilaria-Aristida-Opuntia* grassland-savanna, with many herbs (*Calochortus*, *Ruellia*, *Oxalis*, *Artemisia*, *Salvia*, *Mimulus*, etc.), alt. ca. 2000 m, 29 July 1963, *H.H. Iltis, R. Koeppen y F. Iltis 531* (ENCB, MEXU). Mpio. Churintzio: El Llano del Chupadero, Zinaparo, prairie, alt. 1,980 m, 2 aout 1984, *J.H. Labat JNL1046* (MEXU). Mpio. Coeneo: 3 km al E de Comanja, sobre la carretera a Quiroga, encinar y claros adyacentes, alt. 2100 m, *J. Rzedowski 38628* (ENCB). La Mina, pie de Mil Cumbres, alt. 2500 m, 10 octubre 1970, *E. Matuda 38055* (MEXU). Cerro Tipicato, desviación a Bellas Artes, ladera con pastizal secundario, alt. 2100 m, 5 julio 1986, *H. Diaz B. y N. López 2413* (IBUG, IEB, MEXU). Mpio. Etucuario: cerca de Zamora en el km 427, bosque claro de encinos, entre zacates, 19 septiembre 1963, alt. 1800 m, *R. Hernández M. 25* (MEXU). Mpio. Etucuario: Cerca de Chilchota (km 427), a 5 km al N del Rancho Los Nogales, pastizal al borde de bosque de encino, alt. 1800 m, *R. Hernández M. 896* (MEXU). Mpio. Patzcuaro: near Patzcuaro, damp glades, 23 July 1892, *C.G. Pringle 4158* (GH, MEXU). Mpio. Patzcuaro: near km 344 on Morelia-Patzcuaro road just before turnoff to Patzcuaro (about 2 miles west of Capula), roadside gravel, 21 June 1968, *B.G. Schubert y A. Gómez P. 2151* (A). Mpio. Zinapécuaro: ladera E del Cerro de la Cruz, Ucareo, bosque de pino, alt. 2,575 m, 16 septiembre 1986, *S. Zamudio R. 4550* (IEB, MEXU). NAYARIT. Mpio. Santa María del Oro: on the Tepic-Guadalajara (route 15) road between intersection of Santa María del Oro and Chapalillo [Chapalilla] near km 860, in pine-oak woods, alt. 1320 m, 15 octubre 1963, *B.G. Schubert y M. Sousa S. 2090* (A). Mpio. Santa María del Oro: on the Tepic-Guadalajara (route 15) road between intersection of Santa María del Oro and Chapalillo [Chapalilla] near km 860, in pine-oak woods, alt. 1320 m, 15 octubre 1963, *B.G. Schubert y M. Sousa S. 2091* (A). Mpio. Santa María del Oro: 25 miles southeast of Tepic along highway to Guadalajara, oak woodland on volcanic highland, elev. 3500-4000 ft., 16 July 1951, *H.S. Gentry 10868* (MEXU). Mpio. Santa María del Oro: 40 km al SE de Tepic, sobre la carretera a Guadalajara, terrenos planos con vegetación de bosque de *Quercus macrophylla*, alt. 1300 m, 4 septiembre 1960, *J. Rzedowski 14315* (ENCB). Mpio. Santa María del Oro: 25 miles southeast of Tepic, meadow in oak woodland, 2 August 1951, *H.S. Gentry 11032* (MEXU). Mpio. Nayar: 6.5-11.5 km al NE de la Mesa del Nayar, camino a La

Ciénega, alt. 1800-2000, 22 18' N, 104 50'W, bosque de *Pinus-Quercus*, 21 octubre 1989, G. Flores F., P. Tenorio L., O. Téllez V. y A. Cadena 1722 (MEXU).

CAPITULO 13

BIBLIOGRAFIA CITADA

- Akahori, A. 1965a. Studies on the steroidal components of domestic plants. - XLIV. Steroidal sapogenins contained in Japanese *Dioscorea* sp. *Phytochemistry* 4: 97-106.
- Akahori, A. 1965b. Morphological and paper chromatographical differences between *D. tokoro* and *D. tenuipes*. *Acta Phytotax. Geobot.* 21: 149-152.
- Al-Shehbaz, I. y B.G. Schubert 1987. The Dioscoreaceae in the Southeastern United States. *J. Arnold Arb.* 70: 57-95.
- Aquino, R., I. Behar, F. de Simone, C. Pizza y F. Senatore 1985. Phenanthrene derivatives from *Tamus communis*. *Bioch., Syst. and Ecol.* 13(3): 251-252.
- Ayensu, E. 1966. Taxonomic status of *Trichopus*: anatomical evidence. *J. Linn. Soc. Bot.* 59: 425-430.
- Ayensu, E. 1968. Comparative vegetative anatomy of the Stemonaceae (Roxburghiaceae). *Bot. Gaz.* 129: 160-165.
- Ayensu, E. 1969. Aspects of the complex nodal anatomy of Dioscoreaceae. *J. Arnold Arbor.* 50: 124-137.
- Ayensu, E. 1970a. Analysis of the complex vascularity in stems of *Dioscorea composita*. *J. Arnold Arbor.* 51: 228-240.
- Ayensu, E. 1970b. Comparative anatomy of *Dioscorea rotundata* Poir. and *Dioscorea cayennensis* Lam. *J. Linn. Soc. (Bot.)* 63 suppl. 1, 127-136.
- Ayensu, E. 1972. The anatomy of the monocotyledons. VI. Dioscoreales. Oxford Press. 176 pp.
- Baker, E.A., J.T. Martin y A.P. Wilson 1966. The distribution of Diosgenin in *Dioscorea* spp. *Ann. Appl. Biol.* 58: 203-211.
- Baquer, S.R. 1980. Chromosome behavior in Nigerian yams (*Dioscorea*). *Genetica* 54: 1-9.
- Barroso, G.M., D. Sucre, E.F. Guimaraes, L.F. de Carvalho, M.C. Valente, J.D. e Silva, J. Bonzani da S., F.R. Timno Rosenthal, C.M. Barbosa, A.N. Roseira, O.M. Barth y A.F. Barbosa. 1974. Dioscoreaceae. En: *Flora da Guanabara*. *Sellowia* 25: 9-256.
- Bartlett, H.H. 1910. The source of the drug *Dioscorea*, with a consideration of the Dioscoreae found in the United States. U.S. Dept. Agr. Bur. Pl. Industry Bull. 189: 1-29.
- Barua, A.K., D. Chakravarti y R.N. Chakravarti 1956. Steroid sapogenins from Indian *Dioscorea* plants. Part II. *J. Indian Chem. Soc.* 33: 799-803.
- Bate-Smith, E.C. 1968. The Phenolic constituents of plants and their taxonomic significance. *J. Linn. Soc. Bot.* 60: 325-356.
- Behnke, D.H. 1965. Über das phloem der Dioscoreaceen unter besonderer Berücksichtigung ihrer Phloembecken. I. Lichtoptische Untersuchungen zur Struktur der Phloem-becken und ihrer Einordnung in das Sprossleitsystem. *Zeitschr. Pflanzenphysiol.* 53: 97-125.
- Behnke, D.H. 1967. Über den Aufbau der Siebelement-Plastiden einiger Dioscoreaceen. *Zeitschr. Pflanzenphysiol.* 57: 243-254.
- Behnke, D.H. 1981. Siebelement-Plastiden, Phloem-protein und Evolution der Blütenpflanzen: II. Monokotyledonen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 94: 647-662.

Ciénega, alt. 1800-2000, 22 18' N, 104 50'W, bosque de *Pinus-Quercus*, 21 octubre 1989, G. Flores F., P. Tenorio L., O. Téllez V. y A. Cadena 1722 (MEXU).

CAPITULO 13

BIBLIOGRAFIA CITADA

- Akahori, A. 1965a. Studies on the steroidal components of domestic plants. - XLIV. Steroidal sapogenins contained in Japanese *Dioscorea* sp. *Phytochemistry* 4: 97-106.
- Akahori, A. 1965b. Morphological and paper chromatographical differences between *D. tokoro* and *D. tenuipes*. *Acta Phytotax. Geobot.* 21: 149-152.
- Al-Shehbaz, I. y B.G. Schubert 1987. The Dioscoreaceae in the Southeastern United States. *J. Arnold Arb.* 70: 57-95.
- Aquino, R., I. Behar, F. de Simone, C. Pizza y F. Senatore 1985. Phenanthrene derivatives from *Tamus communis*. *Bioch., Syst. and Ecol.* 13(3): 251-252.
- Ayensu, E. 1966. Taxonomic status of *Trichopus*: anatomical evidence. *J. Linn. Soc. Bot.* 59: 425-430.
- Ayensu, E. 1968. Comparative vegetative anatomy of the Stemonaceae (Roxburghiaceae). *Bot. Gaz.* 129: 160-165.
- Ayensu, E. 1969. Aspects of the complex nodal anatomy of Dioscoreaceae. *J. Arnold Arbor.* 50: 124-137.
- Ayensu, E. 1970a. Analysis of the complex vascularity in stems of *Dioscorea composita*. *J. Arnold Arbor.* 51: 228-240.
- Ayensu, E. 1970b. Comparative anatomy of *Dioscorea rotundata* Poir. and *Dioscorea cayennensis* Lam. *J. Linn. Soc. (Bot.)* 63 suppl. 1, 127-136.
- Ayensu, E. 1972. The anatomy of the monocotyledons. VI. Dioscoreales. Oxford Press. 176 pp.
- Baker, E.A., J.T. Martin y A.P. Wilson 1966. The distribution of Diosgenin in *Dioscorea* spp. *Ann. Appl. Biol.* 58: 203-211.
- Baquar, S.R. 1980. Chromosome behavior in Nigerian yams (*Dioscorea*). *Genetica* 54: 1-9.
- Barroso, G.M., D. Sucre, E.F. Guimaraes, L.F. de Carvalho, M.C. Valente, J.D. e Silva, J. Bonzani da S., F.R. Timno Rosenthal, C.M. Barbosa, A.N. Roseira, O.M. Barth y A.F. Barbosa. 1974. Dioscoreaceae. En: *Flora da Guanabara*. *Sellowia* 25: 9-256.
- Bartlett, H.H. 1910. The source of the drug *Dioscorea*, with a consideration of the Dioscoreae found in the United States. U.S. Dept. Agr. Bur. Pl. Industry Bull. 189: 1-29.
- Barua, A.K., D. Chakravarti y R.N. Chakravarti 1956. Steroid sapogenins from Indian *Dioscorea* plants. Part II. *J. Indian Chem. Soc.* 33: 799-803.
- Bate-Smith, E.C. 1968. The Phenolic constituents of plants and their taxonomic significance. *J. Linn. Soc. Bot.* 60: 325-356.
- Behnke, D.H. 1965. Über das Phloem der Dioscoreaceen unter besonderer Berücksichtigung ihrer Phloembecken. I. Lichtoptische Untersuchungen zur Struktur der Phloem-becken und ihrer Einordnung in das Sprossleitsystem. *Zeitschr. Pflanzenphysiol.* 53: 97-125.
- Behnke, D.H. 1967. Über den Aufbau der Siebelement-Plastiden einiger Dioscoreaceen. *Zeitschr. Pflanzenphysiol.* 57: 243-254.
- Behnke, D.H. 1981. Siebelement-Plastiden, Phloem-protein und Evolution der Blütenpflanzen: II. Monokotyledonen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 94: 547-662.

- Behnke D.H. 1984. Plant trichomes - structure and ultrastructure: general terminology, taxonomic applications, and aspects of trichome-bacteria interaction in leaf tip of *Dioscorea*. En: eds. E. Rodriguez, P.L. Healey y I. Mehta. Biology and Chemistry of Plant Trichomes. Procc. Symp. Biol. and Bioch. of Plant Trichomes. Plenum Press. N.Y.
- Bhat, B.K. y B.B. Bindroo 1980. Sex chromosomes in *Dioscorea deltoidea* Wallf. Cytologia 45: 739-742.
- Bolkhovskikh, Z., V. Grif, T. Matvejeva y O. Zakharyeva 1969. Chromosome numbers of flowering plants. Edit. A.A. Federov. Leningrad, 926 pp.
- Blunden, G., C.J. Briggs y R. Hardman 1968. Steroidal constituents of aerial parts of *Dioscorea* and *Tamus* species. Phytochemistry 7: 453-458.
- Blunden, G., R. Hardman y G.E. Trease 1963. The anatomy of *Dioscorea belizensis* Lundell. J. Pharm. Pharmac. 15: 394-405.
- Blunden G. y R. Hardman 1964. Thin layer chromatography of *Dioscorea* sapogenins. J. Chromatography 15: 273-276.
- Bouman, F. 1995. Seed structure and Systematics in Dioscoreales. In: P.J. Rudall, P.J. Cribb, D.F. Cutler & C.J. Humphries (eds.) . Monocotyledons: Systematics and Evolution, pp. 139-156. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Brewbaker, J.L. 1967. The distribution and phylogenetic significance of binucleate and trinucleate pollen grains in the angiosperms. Amer. J. Bot. 54: 1069-1083.
- Brouwer, R. 1953. The arrangement of the vascular bundles in the nodes of the Dioscoreaceae. Acta Bot. Neerlandica 2(1): 66-73.
- Brundin, L.Z. 1981. Croizat's Panbiogeography versus Phylogenetic Biogeography. En: G.Nelson y D.E. Rosen (Eds.), Vicariance Biogeography: A Critique. Columbia University Press. New York.
- Boucherer, E. 1889. Beitrage zur morphologie und anatomie der Dioscoreaceen. Biblioth. Bot. 3(16): 1-35.
- Burkill, I.H. 1937a. The life cycle of *Tamus communis* L. J. Bot. 75: 1-12.
- Burkill, I.H. 1937b. The life cycle of *Tamus communis* L. J. Bot. 75: 33-43.
- Burkill, I.H. 1937c. The life cycle of *Tamus communis* L. J. Bot. 75: 65-74.
- Burkill, I. H. 1937d. Growth and tensions between nerves in the leaf blade of *Tamus communis* L. J. Bot. 77: 325-333.
- Burkill, I. H. 1940. The distribution of raphides in the leaves of *Tamus communis* L. J. Bot. 78: 17-19.
- Burkill, I.H. 1960. Organography and Evolution of the Dioscoreaceae. J. Linnean Soc. Bot. 56(367): 319-412.
- Cedron, C, P. Brenac y Y. Sauvaire 1995. Occurrence of Diosgenin in *Borderea pyrenaica*, an Endemic Dioscoreaceae from the Pyrennes. Biochemical Systematics and Ecology 23(2): 211-212.
- Chan, K.C. 1973. Steroid sapogenins from *Dioscorea* in Malasya. Planter 49: 146-151.
- Chang, M.C., Z.J. Wu, H.C. Chin y C.T. Ting 1982. The comparative anatomy of chinese Diosocrea and its meaning in sectional divisions. Bull. Nanjing Bot. Gard. (Mem. Sun Tan Sen) 1982: 1-8.
- Chatters, R.M. 1950. The anatomy and morphology of *Dioscorea bartlettii* from Guatemala. Bull. Oklahoma Agric. Mech. College 47(24): 1-8.
- Cheadle, V.I. 1942. The occurrence and types of vessels in the various organs of the plant i Monocotyledoneae. Amer. J. Bot. 29: 441-450.
- Chien, Pei 1979. A preliminary systematic study of *Dioscorea* L. ect. *stenophora* Uline. Acta Phytotax. Sinica 17(3): 61-76.
- Clarke, G.C.S. y M.R. Jones 1981. The Northwest European Pollen Flora, 23. Dioscoreaceae. Rev. Paleobotany and Palynology 33: 45-50.
- Conover, F.M. 1983. The vegetative morphology of the reticulate-veined Liliiflorae. Telopea 2(4): 401-412.
- Conran, J.Ci. 1995. Family distributions in the Liliiflorae and their biogeographical implications. J. Biogeography 22: 1023-1034.

- Correll, D.S., B.G. Schubert, H.S. Gentry y W.O. Hawley 1955. The search for plant precursors of Cortisone. *Econ. Bot.* 9: 305-375.
- Cox, D.K., A. Hernández C., E. Matuda y J.G. González D. 1958. Estudio de las dioscóreas mexicanas. I. *Dioscorea spiculiflora* Hemsl. *Bot. Soc. Bot. México* 22: 12-27.
- Crisci, J.V. y T.F. Stuessy 1980. Determining Primitive Character States for Phylogenetic Reconstruction. *Syst. Bot.* 5(2): 112-135.
- Cronquist, A. 1987. A Botanical Critique of Cladism. *Bot. Rev.* 53(1): 1-52.
- Cruden, R.W. y Hermann-Parker, S.M. 1977. Temporal Dioecism: An alternative to dioecism?. *Evolution* 31: 863-866.
- Dahlgren, R.M.T. 1980. A revised system of classification of the angiosperm. *Bot. J. Linn. Soc.* 80: 91-124.
- Dahlgren, R.M.T. y F.N. Rasmussen 1983. Monocotyledon evolution: Character and phylogenetic estimation. En: M.K. Hecht, B. Wallace y G.T. Prance, eds. *Evolutionary Biology*, vol. 16. London.
- Dahlgren, R.M.T., S. Rosendal-Jensen y B.J. Nielsen 1981. A revised classification of the angiosperms with comments on correlation between chemical and other characters. En: D.A. Young y D.S. Seigler, eds. *Phytochemistry and Angiosperm phylogeny*. New York.
- Dahlgren, R.M.T., H.T. Clifford y P.F. Yeo 1985. *The families of the Monocotyledon: Structure, Evolution and Taxonomy*. Springer Verlag. Berlin.
- Donoghue, M.J. y P.D. Cantino 1984. The Logic and Limitations of the Outgroup substitution Approach to Cladistic Analysis. *Syst. Bot.* 9(2): 192-202.
- Edeoga, H.O. y B.E. Okoli 1995. Histochemical studies in the leaves of some *Dioscorea* L. (*Dioscoreaceae*) and the taxonomic importance. *Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* 106(1-2): 113-120.
- Ekundayo, C.A. 1972. Stomatal development in *Dioscorea* and *Elaeis guineensis*. *Trans. Missouri Acad. Sci.* 6: 6-11.
- Erdtman, G. 1952. Pollen morphology and plant taxonomy. The Chronica Botanica Co., Waltham, Mass., U.S.A.
- Erdtman, G. 1969. *Handbook of Palynology - An introduction to the study of pollen grains and spores*. Munksgaard. Copenhagen.
- Essad, S. 1984. Variation géographique de nombres chromosomiques de base et polyploidie dans le genre *Dioscorea* a propos du dénombrement des especes *transversa* Brown, *pilosiuscula* Bert. et *trifida* L. *Agronomie* 4: 611-617.
- Farris, J.S. 1983. The Logical Basis of Phylogenetic Analysis. En: N.I. Platnick y V.A. Funk, eds., *Advances in Cladistics. Proceedings of the Second meeting of the Willi Hennig Society*. Vol. 2.
- Ferguson, I.K. 1986. Observations on the variation in pollen morphology of Palmae and its significance. *Can. J. Bot.* 64: 3079-3090.
- Ferry, B. 1995. Seed structure and Systematics in Dioscoreales. En: P.J. Rudall, P.J. Cribb, D.F. Cutler y C.J. Humphries (Eds.) . *Monocotyledons: systematics and evolution*, pp. 139-156. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Funk, V.A. y D.R. Brooks 1990. Phylogenetic systematics as the basis of comparative biology. *Smithsonian Contr. Bot.* 73: 1-45.
- García B.,M. y R.J. Antor 1995. Sex ratio and sexual dimorphism in the dioecious *Borderea pyrenaica* (*Dioscoreaceae*). *Oecologia* 101: 59-67.
- García B.,M., R.J. Antor y X. Espadaler 1995. Ant pollination of the Palaeoendemic dioecious *Borderea pyrenaica* (*Dioscoreaceae*). *Pl. Syst. Evol.* 198: 17-27.
- Gaussen, H. 1965. Revision des *Dioscorea* (*Borderea*) Pyreneens. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 100: 383-399.
- Gentry, A.H. 1982. Neotropical Floristic Diversity: Phytogeographical connections between Central an South America, Pleistocenic Climatic fluctuations, or an accident of the Andean Orogeny?. *Ann. Missouri. Bot. Gard.* 69: 557-539.

- Giral, F. 1957. Las dioscóreas en la industria farmacéutica. *Rev. Soc. Cuba. Bot.* 14: 12-26.
- Goldblatt, P. (Ed.) 1981. Index to plant chromosome numbers 1975-1978. *Monographs Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 5: 204.
- Goldblatt, P. (Ed.) 1984. Index to plant chromosome numbers 1979-1981. *Monographs Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 8: 160-161.
- Goldblatt, P. (Ed.) 1985. Index to plant chromosome numbers 1982-1983. *Monographs Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 13: 85.
- Goldblatt, P. (Eds.) 1988. Index to plant chromosome numbers 1984-1985. *Monographs Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 23: 96.
- Goldblatt, P. y D.E. Johnson (Eds.) 1990. Index to plant chromosome numbers 1986-1987. *Monographs Syst. Bot.* 30: 78.
- Goldblatt, P. y D.E. Johnson (Eds.) 1991. Index to plant chromosome numbers 1988-1989. *Monographs Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 42: 92.
- Goldblatt, P. y D.E. Johnson (Eds.) 1994. Index to plant chromosome numbers 1990-1991. *Monographs Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 51: 87.
- Gómez-Pompa, A. 1962. Notas botánicas sobre algunas dioscóreas de importancia farmacéutica. *Ciencia* 21: 221-229.
- González, Z., M.A., J.A. Elena-Rosello y A.F. Navarro 1989. Números cromosómicos para la Flora Española. 504-515. *Lagascalia* 15: 112-119.
- Harrison, I.T., M. Valasco y C. Djerassi 1961. Chiapagenin and isochiapagenin. Two new steroidal sapogenins from *Dioscorea chiapasensis*. *J. Organ. Chem.* 26: 155-158.
- Hashimoto, T., K. Hasegawa y A. Kawarada 1972. Batatasins; new dormancy inducing substances of yam bulbils. *Planta* 108: 369-374.
- Henderson, A. 1990. *Arecaceae*. Part I. Introduction and the Irianteinae. *Flora Neotropica*. Monograph 53: 100. New York Bot. Gard.
- Heslot, F. 1953. Le nombre chromosomique des Dioscoreacees pyreneennes et leur rattachement au genre *Bordeira* Miegville. *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris* 237: 433-434.
- Heusser, C.J. 1971. *Pollen and Spores of Chile. Modern types of the Pteridophyta, Gymnospermae, and Angiospermae.* The University of Arizona Press.
- Huber, H. 1969. Die Samenmerkmale und Verwandtschaftsverhältnisse der Liliifloren. *Mitt. Bot. München* 8: 219-538.
- Hui-Cher, Ch., Ch. Mei-Chen, L. Ping-Ping, T. Chih-Tsun y D. Fang-Ping 1985. A cytotaxonomic study on chinese *Dioscorea* L. --- The chromosome numbers and their relation to the origin and evolution of the genus. *Acta Phytotax. Sinica* 23(1): 11-18.
- Huynh, K. 1976. Arrangement of some monosulcate, disulcate, trisulcate, dicolpate, and tricolpate pollen types in the tetrads, and some aspects of evolution in the angiosperms. En: Ferguson, I.K. y J. Muller, eds. *The Evolutionary significance of the exine.* Linn. Soc. Symposium Ser. 1.
- Ireland, C.R., W.W. Schwab y D.G. Coursey 1981. The occurrences of Batatasins in the Dioscoreaceae. *Phytochemistry* 20: 1569-1571.
- Jensen, H.W. 1937. Meiosis in several species of dioecious Monocotyledoneae. I. The possibility of sex-chromosomes. *Cytologia Fujii Jub.* vol.: 96-103.
- Johansen, D.A. 1940. *Plant Microtechnique.* McGraw Hill Co., New York.
- Kadkade, P.G., C. Rolz y J.D. Dwyer 1976. Steroidal sapogenins of the tubers of Dioscoreaceae: a chemotaxonomic study. *Lloydia* 39: 416-419.

- Kale, N.N. y R.M. Pai 1979. The floral anatomy of *Trichopus zeylanicus* Gaertner. Proc. Indian Acad. Sci. B. 88(part 2): 63-67.
- Karnick, C.R. 1971. Phytochemical investigations of some *Dioscorea* species and varieties found in India. Quart. J. Crude Drug Res. 11: 1761-1773.
- Karnick, C.R. 1972. The effects of photoperiod on steroidal sapogenins and other constituents in *Dioscorea deltoidea* Wall. Ann. Bot. II. 36: 605- 610.
- Kaul, B y E.J. Staba 1969. Dioscorea tissue cultures. I. Biosynthesis and isolation of diosgenin from *Dioscorea deltoidea* callus and suspension cells. Lloydia 31: 171-179.
- Knuth, R. 1924. Dioscoreaceae. In: Engler, Das Pflanzen. IV. 43 (Heft 87): 1-388.
- Kuprianova, L.A. 1948. Pollen morphology and phylogeny of the monocotyledons. Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS 1. Syst. 7: 163-262.
- Lawton, J.R.S. 1966. A note on callose distribution in the phloem of Dioscoreaceae. Zeitschr. Pflanzenphysiol. 55: 287-291.
- Li, D.G. y Y.C. Ruan 1980. Diosgenin and yamogenin from four species of *Dioscorea* L. in Yunnan. Acta Bot. Yunnanica 2: 476-479.
- Ling, P.P., Z.J. Wu y H.C. Chin 1982. Some observations on the epidermis of chinese *Dioscorea* and its taxonomical significance. Bull. Nanjing Bot. Gard. (Mem. Sun Yat Sen) 1982: 9-16.
- Maddison, W.P., M.J. Donoghue y D.R. Maddison 1984. Outgroup analysis and Parsimony. Syst. Zool. 33(1): 83-103.
- Magdon, J.A.H. 1983. A systematic revision of the genus *Dioscorea* (Dioscoreaceae) in the Indian subcontinent. Ph.D. Thesis City N.Y. University.
- Marker, R.E., R.B. Wagner, P.R. Ushafer, E.L. Wittbecker, D.P.J. Goldsmith y C.H. Ruof. 1943. J. Am. Chem. Soc. 65: 1199.
- Martin, F.W. 1966. Sex ratio and sex determination in *Dioscorea*. J. Hered. 57: 95-99.
- Martin, F.W. 1969. Species of *Dioscorea* containing sapogenin. Econ. Bot. 23: 373-379.
- Martin, F.W. 1976. Tropical yams and their potential. 3. *Dioscorea alata*. U.S. Dep. Agr. Handb. 495. 40 pp.
- Martin, F.W. y E. Cavanillas 1963. A wild hybrid of sapogenin-bearing *Dioscorea* species. Bull. Torrey Bot. Club 90: 232-237.
- Martin, F.W. y S. Ortiz 1963. Chromosome numbers and behavior in some species of *Dioscorea*. Cytologia 28(1): 96-101.
- Martin, F.W. y S. Ortiz 1966. New chromosome numbers in some *Dioscorea* species. Cytologia 31(1): 105-107.
- Matuda, I. 1953. Las Dioscóreas de México. Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México, Ser. Bot. 24(2): 279-390.
- Matuda, I. 1961. Nuevas Plantas de México. Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México, Ser. Bot. 32(1-2): 143-147.
- Matuda, I. 1974. Nueva *Nanarepenta* de Guerrero. Cact. Suc. Mex. 19(3): 70-71.
- Maxted, N. 1992. Towards defining a taxonomic revision methodology. Taxon 41: 653-660.
- Medellín L., F. 1959. Anatomía floral y embriogenia de *Dioscorea galeottiana*. Acta Ci. Potos. 3: 9-70.
- Medina L., R., P. Hiriart V., O. Téllez V. y E. Martínez H. (en prep.). Relevancia de la palinología en la Sistemática de *Dioscorea* (Dioscoreaceae).
- Medina L., R., O. Téllez V. y E. Martínez H. (en prep.). Análisis palinológico de la sección *Apodostemon* (*Dioscorea*; Dioscoreaceae).
- Miege, J. 1982. De quelques caracteres discriminatoires entre les taxons intraspecifics de *Dioscorea bulbifera* L. En: J. Miege y S.N. Lyonga. eds. Yams. Oxford.
- Moore, R.L. (ed.). 1973. Index to plant chromosome numbers 1967-1971. Regnum Veg. 90: 1-539.

- Murty Y.S. y Purnima 1983. Morphology, anatomy and development of bulbil in some dioscoreas. Proc. Indian Acad. Sci. Pl. Sci. 92: 443-449.
- Nakajima, G. 1937. Cytological studies in some dioecious plants. Cytologia Fujii Jub. Vol.: 282-292.
- Ornduř, R. ed. Index to plant chromosome numbers for 1966. Regnum Veg. 55: 1-126.
- Orr, M.Y. 1926. On the secretory organs of Dioscoreaceae. Notes Bot. Gard. Edinb. 15: 133-146.
- Ozo, C.N., J.C. Caygill y D.G. Coursey 1984. Phenolics of five yams (*Dioscorea*) species). Phytochemistry 23: 329-331.
- Patel, R.J. 1971. Epidermal Structure and Ontogeny of stomata in some Dioscoreaceae and Taccaceae. Flora 160: 562-572.
- Pei, C. y C.T. Ting 1976. Studies on Chinese *Dioscorea* sect. *Stenophora* Prain & Burkill and their chromosome numbers. Acta Phytotax. Sinica 14(1): 65-72.
- Pophani, R.A., T.J. Johnson y A.P. Chan 1948. Safranin and anilin blue with Delafield's hematoxylin for staining cells walls in shoot apices. Stain Technology 23(4): 185-190.
- Pragłowski, J. 1971. Reticulate and allied exine. Grana 11: 79-86.
- Pragłowski, J. y W. Punt 1973. An elucidation of the microreticulate structure of the exine. Grana 13: 45-50.
- Pragłowski, J. y B. Raj 1979. On some pollen morphological concepts. Grana 18: 109-113.
- Punt, W., S. Blackmore, S. Nilsson y A. LE Thomas. 1994. Glossary of Pollen and Spore terminology. LPP Contributions Series No. 1. LPP Foundation, Utrecht. pp. 71.
- Purnima y A.K. Srivastava 1985. Leaf epidermal studies in *Dioscorea* Linn. Acta Bot. Indica 13: 171-180.
- Raghavan, R.S. 1958. A chromosome survey of Indian dioscoreas. Proc. Indian Acad. Sci. B. 48: 59-63.
- Raghavan, R.S. 1960. Studies in the genus *Dioscorea* L. Bull. Bot. Surv. India 2: 379-386.
- Ramachandran, K. 1962. Studies on the cytology and sex determination of Dioscoreaceae. J. Indian Bot. Soc. 41(1): 93-98.
- Ramachandran, K. 1968. Cytological studies in Dioscoreaceae. Cytologia 33: 401-410.
- Rao, V.F., y U.R. Murty 1975. Meiotic studies in species and hybrids in medicinal yams. Curr. Sci. Bangalore 44: 24-25.
- Reiche, K. 1908. Zur Kenntnis der Dioscoreaceen-Gattung *Epipetrum* Phil. Bot. Jahrb. 42: 178-190.
- Romeike, A. 1978. Tropane alkaloids - occurrence and systematics importance in angiosperms. Bot. Not. 131: 85-96.
- Sadik, S. y O.U. Okereke 1975. Flowering, pollen grain germination, fruiting, seed germination and seedling development of white yam, *Dioscorea rotundata* Poir. Ann. Bot. II. 39: 597-604.
- Shah, G.L., y B.V. Gopal 1972. Some observations on the diversity of stomata and trichomes of six species of *Dioscorea*. Ann. Bot. II. 36: 997- 1004.
- Shah, J.J. 1963. Coenocytic vessel elements in *Dioscorea alata*. Nature 197: 1125.
- Sharma, A.K. y D.N. De 1956. Polyploidy in *Dioscorea*. Genetica 28: 112-120.
- Sharma, O.P. 1976. Anatomy, origin and development of the rhizome of *Dioscorea deltoidea* Wallich. Proc. Indian Acad. Sci. B. 84: 50-55.
- Sharma, O.P. 1978. Ontogeny and morphology of bulbil and its seedling tuber in *Dioscorea melanophyma*. Phytomorphology 28 : 192-197.

- Sharma, O.P. 1980. Ontogeny and morphology of the tuber of *Dioscorea floribunda* Mart. Et Gal. Proc. Indian Acad. Sci. (Pl. Sci.) 89: 47-55.
- Sharma, O.P. 1986. Ontogeny of seedling rhizome in *Dioscorea prazeri*. Phytomorphology 36 : 229-234.
- Schubert, B.G. 1973. Aspects of taxonomy in the genus *Dioscorea*. Publ. Especial 8. Instituto Nacional Investigaciones Forestales, México, D.F.
- Schubert, B.G. 1989. Dioscoreaceae. En: W.R. Anderson (ed.). Flora Novo-Galiciana. A Descriptive Account of the Vascular Plants of Western Mexico. Univ. Michigan Herb. 15: 355-388.
- Sengupta, J., G.C. Mitra y A.K. Sharma 1986. Chromosomal behavior in cultured cells of *Dioscorea floribunda*. Cytologia 51: 219-224.
- Sharma, M. 1967(1968). Pollen morphology of Indian monocotyledons. J. Palynology. Special Volume. 100 pp.
- Sinclair, C.B. y B. Dunn 1960. Surface printing of plant leaves for Phylogenetic studies. Stain Technology 36: 299-304.
- Smith, B.W. 1937. Notes on the cytology and distribution of the Dioscoreaceae. Bull. Torrey Bot. Club 64: 189-197.
- Sober, E.R. 1983. Parsimony methods in Systematics. En: N.I. Platnick y V.A.Funk, eds., Advances in Cladistics. Proceedings of the Second meeting of the Willi Hennig Society. Vol. 2.
- Stebins, G.L. y G.S. Khush. 1961. Variation in the organization of the stomatal complex in the leaf epidermis of monocotyledons and its bearing on their phylogeny. Amer. J. Bot. 48: 51-59.
- Su, P. 1987. Pollen morphology of *Dioscorea* in China. Acta Phytotax. Sinica 25: 357-365.
- Takeda, K. 1972. The steroidal sapogenins of the Dioscoreaceae. En: Eds. L. Reinhold y Y. Liwscitz. Progress in Phytochemistry Vol. 3. Pp. 287-333. John Wiley and Sons. New York.
- Takeuch, Y., T. Iwao y A. Akahori 1979. Chromosome numbers of some Japanese *Dioscorea* species. Acta Phytotax. Geobot. 24: 4-6.
- Tan, A.S. y A.N. Rao 1974. Studies on the developmental anatomy of *Dioscorea sansibarensis* Pax. (Dioscoreaceae). Bot. J. Linn. Soc. 69: 211-227.
- Tang, W. y G. Eisenbrand 1992. Chinese Drugs of Plant Origin. Chemistry, Pharmacology, and Use in Traditional and Modern Medicine. Springer-Verlag. New York.
- Teichman und L.I. von., P.J. Robbertse y H.P. van der Schijff. 1977. The subterranean intermediary organs of *Dioscorea cotinifolia* Kunth: 1. the germination, development, morphology and vegetative reproduction of the tuberous swollen and cylindrical intermediary organs. J. South Afr. Bot. 43(1): 41-56.
- Tomlinson, P.B. 1974. Development of the stomatal complex as a taxonomic character in the monocotyledons. Taxon 23: 109-128.
- Tomlinson, P.B. y E. Ayensu 1969. Notes on the vegetative morphology and anatomy of the Peternmanniaceae (Monocotyledones). Bot. J. Linn. Soc. 62: 17-26.
- Ugborogho, R.E., N.Q.Ng.G. Thottappilly y S.K. Hahn. 1993. The relevance of stomatal frequency, type and size in the delimitation of three complex species of *Dioscorea* L. (Dioscoreaceae). Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 104(7-8): 485-496.
- Uline, E.E. 1898. Eine monographie der Dioscoreaceen. Bot. Jahrb. 25: 126-165.
- Uline, E.E. 1908. Dioscoreaceae. En: Engler y Prantl (Eds.). Nat. Pflanzefam. zu II. 5. Nacht. 2-3. Leipzig.
- Van Cottham, W.R.J. 1970. A classification of stomatal types. J. Linn. Soc. Bot. 63: 235-246.

- Verrlaque, R., M. Scidenbinder y P. Donadille 1987. Biol. Ecol. Medit. 10: 273-289.
- Vesey, E.L. y J.K. Skvarla 1994. Searching for foveolate pollen exine. Rev. Paleobot. 83: 73-81.
- Villaseñor R., J.L. y P.D. Dávila A. 1992. Breve introducción a la metodología Cladística. Coordinación de Servicios Editoriales. Facultad de Ciencias UNAM. México, D.F. pp. 48.
- Wagner, P. 1977. Vessel types of the monocotyledons: a survey. Bot. Not. 130: 383-402.
- Walens, H.A., S. Serota y M.E. Wall 1955. Steroidal sapogenins. XXXI. Gentrogenin and correllogenin, new sapogenins from *D. spiculiflora*. J. Am. Chem. Soc. 77: 5196-5197.
- Wall, M.E., C.S. Fenske, H.E. Kenney, J.J. Willaman, D.S. Correll, B.G. Schubert y H.S. Gentry 1957. Steroidal sapogenins. XLIII. Survey of plants for steroidal sapogenins and other constituents. J. Am. Pharm. Assoc. 46: 653-684.
- Wall, M.E., J.W. Garvin, J.J. Willaman, Q. Jones y B.G. Schubert 1961. Steroidal sapogenins. LX. Survey of plants for steroidal sapogenins and other constituents. J. Pharm. Sci. 50: 1001-1034.
- Wiley, E.O. 1981. Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics. John Wiley and Sons. New York. pp. 439.
- Willaman, J.J., C.S. Fenske y D.S. Correll 1953. Occurrence of Alkaloids in *Dioscorea*. Science 118: 329-330.
- Willaman, J.J. y H.L. Li 1970. Alkaloid-bearing plants and their contained alkaloids, 1957-1968. Lloydia 33 (3A, supplement). iv + 286 pp.
- Willaman, J.J. y B.G. Schubert 1961. Alkaloid-bearing plants and their contained alkaloids. U.S. Dept. Agr. Tech. Bull. 234. 287 pp.
- Xifreda, C.C. 1990. Observaciones sobre la histología caulinar en *Dioscorea multiflora* (Dioscoreaceae). Darwiniana 30(1-4): 11-19.
- Zavada, M.S. 1983. Comparative Morphology of Monocot Pollen and Evolutionary Trends in Apertures and Wall Structures. Bot. Rev. 49(4): 331-379.