

00345 10
Dej



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

RELACIONES FILOGENÉTICAS DE LA
FAMILIA CORNACEAE Dumort.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS (BIOLOGÍA VEGETAL)
P R E S E N T A

BIÓL. SUSANA OCEGUEDA CRUZ

DIRECTORA DE TESIS: DRA. MERCEDES ISOLDA LUNA VEGA

MÉXICO, D. F.

1998

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

21/05/98



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

A mis padres, Alfredo y Rafaela
por su apoyo incondicional en
todos los momentos de mi vida.

A David y a mi pequeña Dianita,
que son el motivo principal que
me impulsa a seguir adelante.

A mis hermanos,
Salvador, Margarita,
Armando, Víctor,
Ma. Esther y Alfonso,
por su cariño y apoyo.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer el apoyo brindado para realizar esta tesis al proyecto DGAPA IN-207995 por otorgarme beca y financiar las estancias en los herbarios del New York Botanical Garden y del United States National Herbarium. Los responsables del proyecto son el Dr. Jorge Llorente Bousquets y el M. en C. David Espinosa Organista.

A mi directora de tesis, la Dra. Isolda Luna Vega por el apoyo recibido antes y durante la elaboración de ésta, por su amistad y sobretodo por su enorme paciencia. A todos los revisores de este trabajo, Dr. José Luis Villaseñor Ríos, M. en C. Jaime Jiménez Ramírez, Dra. Patricia Dávila Aranda, Dr. Rafael Lira Saade, Dr. Fernando Chiang Cabrera y Dr. Sergio Cevallos Ferriz, por sus comentarios y sugerencias para mejorarlo. El manuscrito final mejoró sobremedida gracias a las observaciones de todos ellos. Los errores u omisiones, no obstante, son de mi absoluta responsabilidad.

Al Dr. Juan José Morrone y al M. en C. David Espinosa Organista por la revisión del escrito final y por sus sugerencias y asesoría con respecto al análisis biogeográfico.

Al Dr. Dalton de Souza Amorim por la minuciosa asesoría en el manejo de los caracteres y por la revisión del manuscrito en diferentes etapas.

Al Dr. Nelson Papavero por sus valiosas críticas a los resultados preliminares que me permitieron reinterpretar algunos caracteres.

A la Dra. Lourdes Rico por su valiosa ayuda en la obtención de literatura y consulta a bancos de información. Al Dr. Keith Ferguson por enviarme ideas y comentarios acerca de su concepción de las Cornaceae. Al Dr. Dieter Wasshausen por permitirme consultar la información del Dr. Richard Eyde† acerca de la familia, por sus atenciones y amabilidad.

Al Biól. José Luis Ramírez Garduño por su asesoría en el reconocimiento de estructuras anatómicas de madera.

A todos aquellos que de alguna manera tuvieron relación con el desarrollo de este trabajo.

CONTENIDO

RESUMEN.....	1
CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN.....	3
CAPÍTULO 2. LA FAMILIA CORNACEAE.....	7
2.1. Características generales.....	7
2.2. Composición taxonómica.....	8
2.3. Relaciones filogenéticas propuestas para Cornaceae.....	12
2.4. Distribución.....	15
CAPÍTULO 3. EL GÉNERO <i>CORNUS</i>	17
3.1. Generalidades.....	17
3.2. Características generales.....	18
3.3. Problemas filogenéticos.....	19
3.3.1. Análisis de los criterios para la división del género <i>Cornus</i> en secciones.....	22
3.3.2. El género <i>Cornus</i> en México.....	24
3.4. Distribución.....	25
CAPÍTULO 4. CORRIENTES CONTEMPORÁNEAS EN SISTEMÁTICA.....	27
4.1. Programas de cómputo utilizados en el análisis cladístico.....	32
CAPÍTULO 5. MÉTODO.....	35
5.1. Elección de unidades.....	35
5.2. Elección del grupo externo.....	37
5.3. Elección de caracteres.....	38
5.4. Codificación de los caracteres.....	39
5.5. Análisis Cladístico.....	40
5.6. Análisis Biogeográfico.....	40
CAPÍTULO 6. RELACIONES FILOGENÉTICAS DE LA FAMILIA CORNACEAE.....	41
6.1. Análisis y discusión de caracteres.....	41
6.2. Análisis adicional con <i>Alangium</i> como grupo externo.....	72
6.3. Autapomorfias.....	74
6.4. Análisis cladístico de la familia Cornaceae + Nyssaceae.....	75
6.4.1. Comportamiento de los caracteres.....	75
6.4.2. Estructura taxonómica.....	85
6.4.3. Distribución geográfica.....	90
CONCLUSIONES.....	99
LITERATURA CITADA.....	102
APÉNDICE 1. Lista de ejemplares revisados de los géneros considerados en este trabajo	112
APÉNDICE 2. Resultados del análisis cladístico de la familia Cornaceae + Nyssaceae con el programa Hennig86, usando a <i>Garrya</i> como grupo externo.....	118
APÉNDICE 3. Resultados del análisis cladístico de la familia Cornaceae + Nyssaceae con el programa Hennig86, usando a <i>Alangium</i> como grupo externo.....	121
APÉNDICE 4. Matriz de áreas vs. componentes para los datos de Amorim y Tozoni (1994) y de las Cornaceae.....	128

RESUMEN

La familia Cornaceae se ha reconocido tradicionalmente como un grupo heterogéneo con relaciones filogenéticas confusas. Esto se comprueba cuando se revisa la literatura sobre el grupo y se encuentra que la composición de Cornaceae varía de un autor a otro. En algunos trabajos se han excluido algunos taxones de Cornaceae, por presentar características más afines a otras familias de plantas. Sin embargo, han sido pocos aquellos estudios en donde se hayan propuesto relaciones filogenéticas dentro de la familia. En este trabajo se llevó a cabo un análisis cladístico de la familia Cornaceae utilizando 29 caracteres, principalmente macromorfológicos. Se consideraron trece taxones terminales, que son los géneros *Aucuba*, *Cornus*, *Corokia*, *Curtisia*, *Griselinia*, *Helwingia*, *Kaliphora*, *Mastixia*, *Melanophylla* y *Torricellia*, que presumiblemente forman parte de Cornaceae, además de los miembros de Nyssaceae: *Camptotheca*, *Davidia* y *Nyssa*. Se eligió como grupo externo a la familia Garryaceae, representada por un solo género, *Garrya*. Adicionalmente se consideró a *Alangium* como grupo externo. Se discute la polaridad de cada carácter usado en el análisis. El análisis filogenético se efectuó con el programa Hennig86, versión 1.5, utilizando el algoritmo de parsimonia de Wagner y el método exacto (ie*, implicit enumeration). El mapeo de los caracteres se hizo con el programa CLADOS, versión 1.5. Se obtuvo un árbol con una longitud de 62 pasos e índices de consistencia de 0.59 y de retención de 0.65. Los resultados muestran que existe un grupo separado del resto de los taxones integrado por ((*Cornus* + *Mastixia*), (*Davidia*, (*Nyssa* + *Camptotheca*))). También indican que si se consideran a los géneros *Aucuba*, *Cornus*, *Corokia*, *Curtisia*, *Griselinia*, *Helwingia*, *Kaliphora*, *Mastixia*, *Melanophylla* y *Torricellia* como los taxones que conforman a la familia Cornaceae, ésta sería un grupo parafilético, pues existen algunos géneros dentro de ella, como *Cornus*, *Mastixia* y *Curtisia*, que tienen más relación con la familia Nyssaceae que con la familia Cornaceae misma. Los géneros *Griselinia*, *Corokia*, *Aucuba*, *Helwingia*, *Kaliphora*, *Melanophylla* y *Torricellia* se separan completamente de la agrupación anterior. El género *Curtisia* está relacionado cercanamente con el grupo que incluye a *Cornus*. Sin embargo, se discuten algunas razones por las que se considera separado del clado anterior. Los resultados de este trabajo indican que es necesario reconsiderar los límites taxonómicos de la familia Cornaceae, con análisis filogenéticos adicionales considerando un mayor número de caracteres y diferentes hipótesis de trabajo.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN

En cualquier estudio de tipo taxonómico se presenta una serie de problemas al intentar establecer los límites del grupo que se desea estudiar, pues la composición taxonómica del mismo varía de uno a otro autor. Posteriormente se presentan conflictos al tratar de establecer qué caracteres dan cohesión a este grupo que lo mantienen separado de otros taxones, y por último, qué relación filogenética guardan las unidades dentro de un taxón. En muchas ocasiones se supone que las relaciones propuestas con anterioridad para el taxón son verdaderas, sin siquiera cuestionarlas. Esto se acepta hasta que surge un nuevo trabajo que propone modificaciones al anterior, de tal manera que se llegan a tener tantas clasificaciones como autores han estudiado al grupo y la mayoría de las veces no existe acuerdo entre ellos.

Es numerosa la literatura donde se encuentran clasificaciones contradictorias o bien con problemas en la forma de nombrar a los taxones. Esto sin duda guarda una relación con el hecho conocido de que muchas de las descripciones o de las clasificaciones que hasta nuestros días se siguen utilizando, fueron generadas con base en similitud puramente fenética que comparten los taxones entre sí. Es decir, el grado de parecido entre taxones hace que éstos se ubiquen artificialmente dentro del mismo grupo.

En la tarea clasificatoria, que es una de las múltiples actividades que realizan los taxónomos, se busca que los sistemas de clasificación propuestos sean universales y predictivos, por lo tanto debe rechazarse una clasificación mantenida tan sólo por principio de autoridad. Se debe procurar tener una clasificación basada en argumentos científicos. Estos argumentos están sujetos a prueba y pueden conducir a la aceptación o refutación de hipótesis. En particular, el análisis taxonómico es un paso previo para la generación de sistemas clasificatorios.

Existen diferentes enfoques para el análisis taxonómico: el gradista, el feneticista y el cladista. Este último es el método de análisis que se eligió para este estudio. En el capítulo 4 se hace un análisis de las conveniencias del uso del cladismo sobre los otros métodos, para el estudio de relaciones filogenéticas. En el capítulo 5 se explica más ampliamente en qué consiste el uso del método cladista de reconstrucción filogenética.

La familia Cornaceae y en particular el género *Cornus* representan sólo un ejemplo de un grupo taxonómico con problemas en el estudio de sus relaciones de parentesco, que requiere que sean revisadas con detalle. Esta familia comprende 15 géneros según el sistema adoptado por Harms (1898) y 10 géneros según Wangerin (1910); Ferguson (1966a) señala que esta familia es tan heterogénea que los géneros que la forman varían de 7 a 16, según el punto de vista de cada autor e incluyen cerca de 100 especies (Sosa, 1978). *Cornus* L. es el género más grande dentro de la familia, con aproximadamente 45 especies organizadas en varias secciones o subgéneros, y es el único de la familia con representantes en América (Rzedowski y Calderón, 1981; Murrell, 1992).

Tradicionalmente se ha reconocido que la familia Cornaceae está relacionada con Alangiaceae, Nyssaceae y Garryaceae formando el orden Cornales, según la opinión de Cronquist (1981). Según Adams (1949) se agrupa con Alangiaceae, Nyssaceae, Araliaceae y Umbelliferae en el orden Umbellales por presentar un ovario infero de pocos carpelos, un cáliz reducido y una marcada tendencia a presentar una inflorescencia umbelada con muchas flores; además, igual que las araliáceas, tiene canales secretorios y un micrópilo extrorso. Las familias Garryaceae, Alangiaceae y Nyssaceae son familias estrechamente relacionadas que, de acuerdo con Harms (1898), constituyen la familia Cornaceae *sensu lato*.

Según Ferguson (1966a) la anatomía y morfología de Cornaceae son similares en algunos aspectos a las Caprifoliaceae y, en particular, señala que el polen de *Cornus* es similar al de los géneros *Viburnum* y *Sambucus*. Por su parte, Macbride (1929) considera

que algunas especies sudamericanas de *Viburnum* se habían descrito incorrectamente por él mismo como nuevas especies de *Cornus*. La historia nomenclatural del género *Cornus* se discute en el capítulo 3. Este trabajo es una fuente más de consulta para futuros estudios de la familia Cornaceae, pues recopila información de diferentes fuentes de caracteres taxonómicos y se analizan las relaciones filogenéticas al interior de la misma a la luz de estos datos.

En este trabajo se planteó como objetivo el análisis de las relaciones entre los géneros de las familias Cornaceae y Nyssaceae, con el fin de establecer si existen caracteres sinapomórficos que justifiquen la separación de estas familias, o bien de grupos monofiléticos menores, así como la estructura interna de los mismos.

CAPÍTULO 2

LA FAMILIA CORNACEAE

2.1. Características generales

Los miembros de la familia Cornaceae son plantas leñosas, rara vez hierbas, con hojas simples, usualmente deciduas, opuestas y enteras o algunas veces dentadas, ocasionalmente alternas, la mayoría de las veces pecioladas, frecuentemente con venas secundarias arqueadas, sin estípulas (Zomlefer, 1994). Presentan generalmente tricomas simples unicelulares, pero los tricomas dicotómicos y glandulares también se observan en ciertas especies. Comúnmente se presentan cristales de oxalato de calcio en algunas de las células de los tejidos parenquimatosos, ya sea de manera aislada, agrupada o en forma de arena cristalina (Metcalf y Chalk, 1979; Cronquist, 1981).

La inflorescencia es determinada, cimosa o paniculada, a veces umbelada, capitada o menos frecuentemente reducida a una flor solitaria, algunas veces rodeada por brácteas petaloides largas (generalmente blancas), terminales o axilares. Las flores son actinomorfas, perfectas o imperfectas, epíginas, pequeñas, con un disco nectarífero hacia el ápice del ovario (Zomlefer, 1994). Existen normalmente 4 ó 5 pétalos libres (raramente ausentes), generalmente valvados y un número igual de estambres alternos a los pétalos, con filamentos cortos y las anteras biloculares lateralmente dehiscentes, basifijas o dorsifijas; con frecuencia se presenta un disco epígino (Cronquist, 1981; Carranza, 1992). El ovario es ínfero, de 2 (raramente 1, 3 ó 4) carpelos fusionados, con 1 a 4 lóculos, con un óvulo solitario, péndulo y anátropo. Los óvulos son unitégmicos, crasinucelares. La placentación es axilar. El estilo es simple y el estigma capitado o lobado (Heywood, 1979; Cronquist, 1981). Las anteras son tetrasporangiadas, ditecas, con dehiscencia longitudinal, los granos de polen son binucleados, (2-)3(-6)-colporados. El saco embrionario es monosporico o algunas veces tetrasporico y con desarrollo del endospermo celular (Heywood, 1979; Cronquist, 1981; Goldberg, 1986). El fruto generalmente es una drupa,

raramente una baya, las semillas tienen la testa membranosa y el embrión es recto y está rodeado por un endospermo abundante y aceitoso (Ferguson, 1966a; Heywood, 1979; Carranza, 1992).

La polinización de las cornáceas es probablemente por insectos, pues muchas de las especies incluidas dentro de esta familia producen néctar (Ferguson, 1966a). El número cromosómico básico para las Cornaceae es $X=11$ (Goldblatt, 1978), no obstante, Cronquist (1981) cita $X=8-13, 19$.

2.2. Composición taxonómica

La composición taxonómica de las Cornaceae ha variado en el curso del tiempo. En el cuadro 2.1 (pág. 11) se presentan los géneros incluidos en la familia Cornaceae por diferentes autores. Por ejemplo, Bentham y Hooker (1867) definieron a las cornáceas básicamente por la posición del rafe en el óvulo; así, los géneros de esta familia se caracterizan por poseer óvulos con rafe dorsal, en contraste con las araliáceas, grupo al que las relacionan y donde los óvulos tienen rafe ventral. Estos autores excluyeron de Cornaceae a *Helwingia* Willd. y lo ubicaron en las Araliaceae, pero incluyeron a *Alangium* Lam., *Garrya* Douglas ex Lindl., *Marlea* Roxb. y *Nyssa* Gronov. Ex. L., además de *Aucuba* Thunb., *Cornus* L., *Corokia* A. Cunn., *Curtisia* Aiton, *Griselinia* J. R. Forst. & G. Forst., *Kaliphora* Hook. F., *Mastixia* Blume y *Torriceilia* DC., doce géneros en total en la familia. El género *Marlea* actualmente se considera una sección de *Alangium* (Eyde, 1968).

Harms (1898) cita 15 géneros en las Cornaceae: *Alangium*, *Aucuba*, *Camptotheca*, *Cornus*, *Corokia*, *Curtisia*, *Davidia*, *Garrya*, *Griselinia*, *Kaliphora*, *Helwingia*, *Mastixia*, *Melanophylla*, *Nyssa* y *Torriceilia*, incluidos en siete subfamilias: Alangioideae, Garryoideae, Nyssoidae, Davidioideae, Cornoideae, Curtisioideae y Mastixioideae. En la actualidad las cuatro primeras se consideran parte de tres familias distintas de Cornaceae, esto es, Alangiaceae, Garryaceae y Nyssaceae (Nyssoidae y Davidioideae). De los 15

géneros de Cornaceae según Harms (1898), Wangerin (1910) sólo considera 10 géneros y reconoce a *Alangium* (Alangiaceae), *Garrya* (Garryaceae) y a Nyssaceae como familias separadas.

Con base en algunas características de la madera, como tipo de porosidad, tipo de platina de perforación de los elementos de vaso, número de células que conforman los radios de la madera y presencia de engrosamientos en las paredes de los elementos de vaso, Adams (1949) establece varias subfamilias y tribus para Cornaceae (figura 2.1):

Subfamilia Mastixioideae: *Mastixia*

Subfamilia Curtisioideae: *Curtisia*

Subfamilia Cornoideae:

Tribu Griseliniæ: *Griselinia*, *Melanophylla*

Tribu Aucubæ: *Aucuba*

Tribu Corneæ: *Lautea*, *Corokia*, *Cornus*

Tribu Kaliphorieæ: *Kaliphora*

Tribu Helwingieæ: *Helwingia*

Tribu Torricellieæ: *Toricellia*

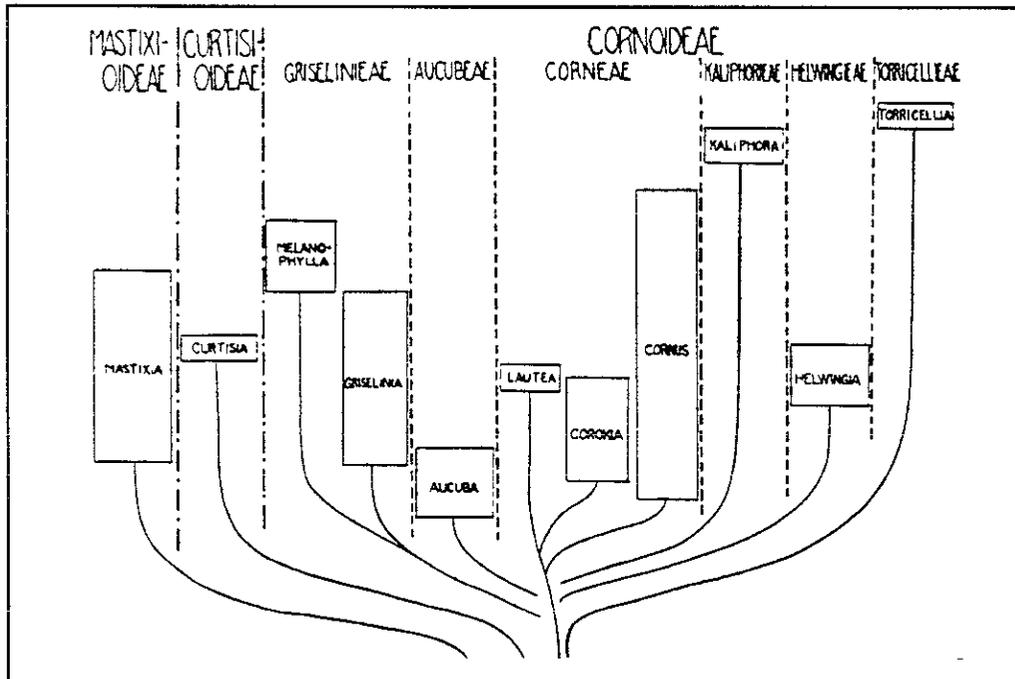


Figura 2.1. Relaciones filogenéticas entre géneros y tribus de Cornaceae según Adams (1949).

Melchior (1964) considera 10 géneros como parte de Cornaceae, incluyendo a *Afrocrania* y excluyendo a *Kaliphora*.

Hutchinson (1969) considera dentro de las Cornaceae a *Afrocrania*, *Chamaepericlymenum* y a *Svida*, que se han considerado parte del género *Cornus*. Heywood (1979) considera los mismos géneros que Wangerin (1910) excepto *Corokia* y *Kaliphora*.

Takhtajan (1980) separa a las Helwingiaceae como una familia independiente, mientras que Cronquist (1981) incluye 11 géneros en las Cornaceae, los 10 de Wangerin (1910) además de *Aralidium*.

Por otro lado, Thorne (1983, 1992) ubica a *Aucuba*, *Helwingia* y *Toricellia* en familias independientes, Aucubaceae, Helwingiaceae y Torricelliaceae, respectivamente.

Eyde (1988) sólo reconoce como géneros de Cornaceae a *Nyssa*, *Davidia*, *Camptotheca*, *Mastixia* y *Cornus*. Según este autor, *Mastixia* es el taxón hermano del género *Cornus*, punto de vista también compartido por Murrell (1992, 1993), pues tanto *Mastixia* como *Cornus* comparten la presencia de tricomas en forma de T sobre el envés de las hojas.

De todos los tratamientos que se han hecho, los trabajos de Eyde (1963, 1964, 1966a, 1966b, 1967, 1987 y 1988) son de los más detallados. Según la información del cuadro 2.1, los géneros que son incluidos por la mayoría de los autores en Cornaceae son los siguientes: *Aucuba*, *Cornus*, *Corokia*, *Curtisia*, *Griselinia*, *Helwingia*, *Kaliphora*, *Mastixia*, *Melanophylla* y *Toricellia*. Autores más recientes como Hufford (1992) y Xiang *et al.* (1993) sugieren que los géneros *Nyssa*, *Davidia* y *Camptotheca* también deberían ser considerados como parte de Cornaceae. La relación de Nyssaceae y Cornaceae está

Géneros	Bentham y Hooker (1867)	Harms (1898)	Wangerin (1910)	Adams (1949)	Melchior (1964)	Hutchinson (1969)	Heywood (1979)	Takhtajan (1980)	Cronquist (1981)	Thorne (1983)	Eyde (1988)
<i>Afrococcolia</i>	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>Alangium</i>	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Aspidium</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Aucuba</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	4	-
<i>Campyloteca</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Chamaecephalanthum</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Cornus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Corokia</i>	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-	-
<i>Curtisia</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
<i>Cynoxylon</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Davidia</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Dendrobenthamia</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Diplopanax</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Garrya</i>	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Griselinia</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-
<i>Helwingia</i>	+	+	+	+	+	-	+	-	+	2	-
<i>Lautia</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Kaliphora</i>	+	+	+	+	-	+	-	+	+	-	-
<i>Markea</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Maustixia</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>McLanophylla</i>	-	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-
<i>Nyssa</i>	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Syda</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Torrivellia</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	+	§	-

Cuadro 2.1. Géneros incluidos en la familia Cornaceae por diferentes autores. 1 - *Helwingia*, ubicada en Araliaceae. 2. *Helwingia*, en Helwingiaceae. 3. *Torrivellia*, en Torricelliaceae. 4. *Aucuba*, en Aucubaceae.

apoyada por análisis cladísticos de caracteres morfológicos (Hufford, 1992) y por datos moleculares (Xiang *et al.*, 1993). Este conjunto de trece géneros citados anteriormente, constituye el punto de interés de este trabajo, pues la delimitación de la familia Cornaceae merece especial atención pues no ha existido acuerdo entre diferentes autores.

2.3. Relaciones filogenéticas propuestas para Cornaceae

Diversos autores han reconocido que la familia Cornaceae constituye un grupo de plantas sumamente heterogéneo. Por lo anterior, se han asociado con las Alangiaceae, Garryaceae, Davidiaceae y Nyssaceae, de las cuales las tres primeras son monogénicas. Algunas de estas relaciones se exponen a continuación.

De acuerdo con Rickett (1945a) las características distintivas que separan a las cornáceas de las nisáceas, son los pétalos valvados y el ovario bilocular de las cornáceas, mientras que en las nisáceas los pétalos son imbricados y el ovario es unilocular. Otra característica que distingue a las nisáceas de las cornáceas es que el número de estambres es mayor en las flores de Nyssaceae (5-10) que en Cornaceae (4-5).

Li y Chao (1954), por su parte, destacan que la estructura de la madera de Nyssaceae indica que éstas son un grupo de plantas muy relacionadas con Cornaceae. Por ejemplo, en ambas familias la porosidad está igualmente distribuida, la longitud de los elementos de vaso es similar y la platina de perforación es escalariforme con muchas barras.

Fairbrothers y Johnson (1964) y Fairbrothers (1977) realizaron estudios serológicos comparativos dentro de las familias Cornaceae y Nyssaceae y con base en sus resultados plantearon que las dos familias deben considerarse separadas una de otra, pues no existe correspondencia serológica. Los datos serológicos apoyan la separación de Cornaceae y

Nyssaceae y además la existencia de dos subfamilias, Nyssoideae y Davidioideae dentro de Nyssaceae. La primera de ellas incluye a los géneros *Camptotheca* y *Nyssa* y la otra solo incluye a *Davidia*.

Graham (1966) señala que la familia Cornaceae está relacionada con la familia Araliaceae. De acuerdo con el punto de vista de esta autora, la información disponible sobre Cornaceae, Nyssaceae y Garryaceae hace suponer que estas familias divergieron del mismo tronco evolutivo. Así mismo, señala que dentro de este complejo de familias, las garriáceas son las más avanzadas en morfología floral y las araliáceas presentan características intermedias entre las familias más avanzadas, como las umbelíferas y garriáceas, y las más primitivas como Cornaceae y Nyssaceae. Por otra parte, en opinión de Ferguson (1966a) las garriáceas, alangiáceas y nisáceas son familias muy cercanamente relacionadas y más o menos recientemente se separaron de las cornáceas.

Existen varios trabajos en donde se plantea una relación cercana entre Nyssaceae y Cornaceae, como los de Bate-Smith *et al.* (1975), quienes reconocen esta cercanía entre Nyssaceae y Cornaceae con base en datos fitoquímicos.

Según Ferguson (1977), en cuanto a la morfología del polen, se ha encontrado que *Cornus*, *Mastixia* y *Curtisia* comparten la presencia de una endoabertura en forma de H.

Goldblatt (1978) con base en el número cromosómico de los géneros de Cornaceae y grupos emparentados, propone que las Cornaceae están más relacionadas citológicamente con Garryaceae y Alangiaceae, que con Nyssaceae y Davidiaceae, ya que comparten el mismo número cromosómico básico. Adicionalmente, este autor opina que la relación entre *Alangium* y *Garrya* con *Cornus* parece ser más estrecha que con *Griselinia*, *Toricellia* y *Helwingia*. Por otro lado, sugiere que *Helwingia* con $n=19$ muestra problemas de ubicación taxonómica dentro de las cornáceas. Los números cromosómicos sugeridos por este autor son los siguientes (cuadro 2.2):

FAMILIAS	GÉNEROS	NÚM. DE CROMOSOMAS (n)
Nyssaceae	<i>Nyssa</i>	22
	<i>Camptotheca</i>	22
Davidiaceae	<i>Davidia</i>	21
Cornaceae	<i>Helwingia</i>	19
	<i>Mastixia</i>	11 y 13
	<i>Curtisia</i>	13
	<i>Griselinia</i>	9
	<i>Toricellia</i>	12
	<i>Cornus</i>	10 y 11
Garryaceae	<i>Garrya</i>	11
Alangiaceae	<i>Alangium</i>	11

Cuadro 2.2. Números cromosómicos citados por Goldblatt (1978) para las cornáceas y géneros cercanos.

Breuer *et al.* (1987) hacen un estudio de los ácidos grasos de Cornaceae y sostienen que debido a la apariencia de un patrón común en estos ácidos, parece posible la relación taxonómica entre varias especies de Cornaceae y las Hamamelidaceae, Hydrangeaceae y Aquifoliaceae. Por otro lado, estos autores mencionan que, a diferencia de las otras Cornaceae, aparecen engrosamientos nodosos en los tricomas de *Davidia*, *Nyssa* y *Camptotheca*, lo que sugiere que dichos géneros deberían combinarse en una familia propia (Nyssaceae). Este grupo de cinco familias (Alangiaceae, Garryaceae, Davidiaceae, Nyssaceae y Cornaceae) se cree que tuvo su origen a partir del tronco saxifragáceo, pero existen otras afinidades que aún son materia de discusión. Según ellos mismos, la presencia de ácido petroselénico relaciona a *Garrya* con *Griselinia* y *Aucuba*.

Por su parte, Hegnauer (1969), Jensen *et al.* (1975), Bate-Smith *et al.* (1975), Cronquist (1981) y Dahlgren (1983) niegan cualquier relación de Cornaceae con Araliales, una opinión que ha sido también apoyada mediante datos químicos. Las Araliales contienen poliacetilenos y acumulan aceites esenciales y resinas, además de sintetizar

saponinas triterpénicas (Hegnauer, 1969); estos rasgos parecen estar ausentes en las Cornaceae. Los estudios bioquímicos han mostrado la presencia en las cornáceas de aucubina, un pigmento iridoide que le da color al fruto y que a menudo provoca una coloración negruzca (Strasburguer *et al.*, 1986), el cual está ausente en las umbelíferas y araliáceas.

Eyde (1988) considera a la familia Nyssaceae como un grupo muy cercano al género *Cornus*. En el trabajo de Burckhalter (1992) se analizaron flavonoides foliares de *Nyssa*, *Cornus* y *Garrya*, estableciéndose como grupo externo al género *Cornus*. Recientemente Xiang *et al.* (1993) realizan un análisis filogenético con caracteres moleculares para *Cornus* y géneros relacionados como *Aucuba*, *Corokia*, *Griselinia*, *Helwingia*, *Alangium* y *Curtisia* entre otros, estableciendo que las nisáceas forman parte del clado cornáceo.

2.4. Distribución

Los géneros estudiados en este trabajo son árboles y arbustos o rara vez hierbas perennes, las cuales crecen principalmente en las regiones templadas del hemisferio norte, con pocas especies representadas en los trópicos y subtropicos de América Central y del Sur, Africa, Madagascar, Indo-Malasia y Nueva Zelanda. La familia es principalmente asiática (Heywood, 1979) (figura 2.2, cuadro 2.3).

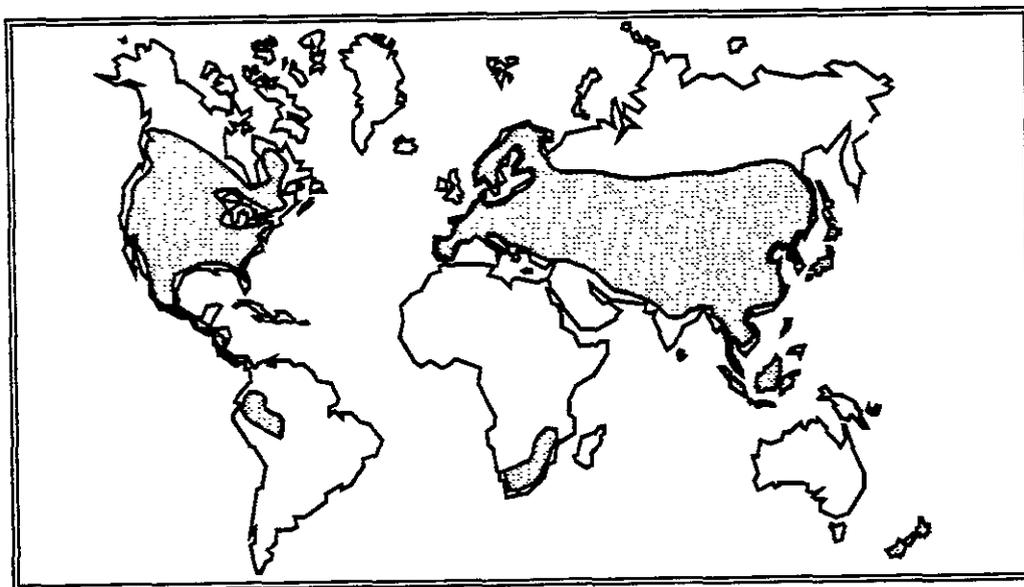


Figura 2.2. Distribución de los géneros tratados en este trabajo (Tomado de Heywood, 1979).

Género	# de spp.	Distribución
<i>Aucuba</i>	3-4	este del Himalaya a Japón
<i>Camptotheca</i>	1	sur y sureste de Asia
<i>Cornus</i>	45	Europa, Asia y América
<i>Corokia</i>	4	Nueva Zelanda
<i>Curtisia</i>	1	Sudáfrica
<i>Davidia</i>	1	suroeste de China
<i>Griselinia</i>	6	Nueva Zelanda, Chile y Brasil
<i>Helwingia</i>	3	este de Asia
<i>Kaliphora</i>	1	Madagascar
<i>Mastixia</i>	13	Indomalasia
<i>Melanophylla</i>	8	Madagascar
<i>Nyssa</i>	5	sur de Norteamérica, China e Indomalasia
<i>Toricellia</i>	3	este del Himalaya al oeste de China

Cuadro 2.3. Distribución de los géneros tratados en este trabajo según Mabberley (1987).

CAPÍTULO 3

EL GÉNERO *CORNUS*

Al igual que sucede con la familia Cornaceae, los estudios taxonómicos del género *Cornus* muestran que ha existido cierta dificultad para el establecimiento de sus límites. El análisis filogenético realizado por Murrell (1992) para *Cornus* es un trabajo que ordena la información existente de este taxón y establece los límites del género con base en varios caracteres sinapomórficos. Los subgéneros considerados por este autor están basados en caracteres exclusivos y son, por lo tanto, más confiables que algunas otras subdivisiones anteriores en las cuáles no era fácil reconocer, en todos los casos, los criterios de subdivisión o de fusión de subgrupos dentro de *Cornus*.

3.1. Generalidades

El género *Cornus* se conoce con el nombre vulgar de "cornejo"; algunas porciones de este género reciben el nombre de "cerezas cornelianas", "madreselva enana", "cornejos de grandes brácteas" y "cornejos sin brácteas". Según Murrell (1992) está compuesto de aproximadamente 45 especies y nueve subgéneros; estos son: *Yinquania* (Zhu) Murrell, *Kraniopsis* Raf., *Mesomora* Raf., *Arctocrania* Endlicher ex Reichenbach, *Afrocrania* (Harms) Wangerin, *Cornus* L., *Discocrania* (Harms) Wangerin, *Cynoxylon* Raf. y *Syncarpea* (Nakai) Xiang. Este autor opina que el género tiene un patrón de distribución Arcto-Terciario, con centros de diversidad en el este de Asia, este de Norteamérica, noroeste del Pacífico y las montañas de América Central. Sus especies muestran una variación especialmente considerable en la arquitectura y estructura de la inflorescencia, principalmente en el desarrollo y persistencia de las brácteas y en menor grado de la forma y tamaño del fruto (Murrell, 1992).

Dentro de su concepto de *Cornus*, Linneo (1753) reconoce la variación extrema en la estructura de la inflorescencia, desde una cabezuela capitada hasta un tirso abierto

y la variación en el hábito de crecimiento, incluyendo árboles, un arbusto y dos especies rizomatosas con renuevos herbáceos con flores. Esta variación ha intrigado a muchos estudiosos del género desde aquel tiempo y ha llevado a muchos a dividir al taxón en varios géneros o subgéneros. El segundo aspecto es que Linneo describió al cornejo 'hembra', *Cornus sanguinea* L., como "*Cornus arborea, cymis nudis*". Esta descripción de una inflorescencia ebracteada (*cymis nudis* = con cimas desnudas o sin brácteas) se contrastó con las otras cuatro especies con inflorescencias bracteadas. La descripción antigua del cornejo "hembra" como no bracteado se perpetuó en la literatura, llevando a autores posteriores a poner énfasis en la inflorescencia "sin brácteas" como la base sobre la cual dividen al taxón en diferentes grupos.

A principios del siglo XX, la exploración de América Central y del Sur dio por resultado que se describieran nuevas especies para México (Rose, 1903; Conzatti, 1903) y el descubrimiento de *Cornus* en Sudamérica (MacBride, 1929). Varios autores, entre los que está Rickett (1934, 1944, 1945a, 1945b y 1950) contribuyeron a aclarar algunos de los complejos problemas sistemáticos dentro del género *Cornus* y entre ellos destaca su estudio para la Flora de Norteamérica (Rickett, 1945b).

3.2. Características generales

Según Rickett (1945b), el género *Cornus* está compuesto principalmente por plantas leñosas; sólo tiene dos especies herbáceas: *C. canadensis* L. y *C. suecica* L. Murrell (1992) registra, además, algunas entidades con características morfológicas intermedias que se reconocen como especies del género *Cornus*: *C. unaleschkensis* Ledebour y *C. intermedia* (Farr) Calder & Taylor, además de un híbrido (*C. canadensis* x *C. suecica*). Las hojas de *Cornus* son simples, casi siempre pecioladas, enteras o denticuladas, generalmente opuestas, aunque también se presentan alternas en algunas especies y se agrupan hacia las partes terminales de las ramas (Murrell, 1992). La venación es reticulada y los nervios secundarios paralelos al margen (Carranza, 1992). La inflorescencia es terminal o axilar,

ramificada dicotómicamente, cimosa y ebracteada, panículada o en una cabezuela (cima reducida) rodeada por brácteas involucrales a veces petaloides y un anillo interno de bracteolas membranosas pequeñas (Ferguson 1966b). Las flores son hermafroditas, sésiles o cortamente pediceladas, blanquecinas, el tubo floral campanulado, la prefloración valvada, el cáliz con 4 lóbulos, 4 pétalos insertos sobre un disco pulviniforme glabro, con 4 estambres, exertos, las anteras oblongas, biloculares, versátiles, introrsas, con dehiscencia longitudinal, el ovario bicarpelar, bilocular, sincárpico, unido al tubo floral y al disco, los óvulos péndulos anátropos con rafe dorsal (Ferguson 1966b). El polen es 3-aperturado colporado, de 2 células. El fruto es una drupa globosa o elíptica, azulosa o rojiza, con cicatrices del perianto en el ápice y con el estilo algunas veces persistente, con 2 semillas por fruto, aplanadas; el embrión es recto, con testa membranosa y rodeado por un copioso endosperma (Carranza, 1992). La madera de *Cornus* es especialmente dura, característica por la que en la antigüedad se usaba para hacer armas (Eyde, 1987).

Existen estudios de diversa índole para *Cornus*. Por ejemplo, Jensen *et al.* (1973, 1975) citan la presencia de glucósidos iridoides en hojas y ramas de algunas de sus especies. Borowicz y Stephenson (1985), por su parte, se enfocan al estudio de la composición química del fruto, mientras Gunatilleke y Gunatilleke (1984) estudiaron la biología reproductiva de algunas especies. Finalmente, Blackwell (1982) cita fósiles que datan la existencia de *Cornus* en el pleistoceno en el centro de Mississippi, en los Estados Unidos.

3.3. Problemas filogenéticos

De acuerdo con el criterio de cada autor, las especies de *Cornus* han sido agrupadas en el género *Cornus* o incluso como secciones o subgéneros distintos. Se puede observar que existe poco acuerdo entre los autores para definir la jerarquía dentro del género. Esta jerarquía siempre se ha establecido con base en morfología total y no en una determinada por apomorfias *sensu* Hennig (1968).

Los problemas taxonómicos del género *Cornus* han sido recopilados por Ferguson (1966b), quien ha seguido la historia taxonómica y nomenclatural del género a través del tiempo. Los cambios más importantes son los siguientes: el género *Cornus* se estableció por Linneo (1753) con cinco especies: *C. mas*, *C. suecica*, *C. canadensis*, *C. sanguinea* y *C. florida*. Hill (1756, en Ferguson 1966a) estableció el género *Chamaepericlymenum* con base en *C. suecica* L. Dumortier (1827, en Ferguson 1966a) reconoció dos secciones en *Cornus*: *Thelycrania* y *Cornotypus*.

Por otro lado, Rickett (1934, 1944, 1945a) estudió por varios años al género, analizando confusiones nomenclaturales o bien proponiendo nuevas combinaciones en su interior. Finalmente, en otro trabajo reúne las confusiones nomenclaturales de *Cornus*, y plantea que los nombres que ha recibido el género a través del tiempo han sido las siguientes (Rickett, 1945b):

Chamaepericlymenum Hill, 1756. Los cornejos herbáceos fueron los únicos que no se llamaron *Cornus* desde el principio. *C. suecica* L., un "cornejo enano" fue primero llamado *Chamaepericlymenum*, que significa madre selva enana. Más tarde se incluyó también *C. canadensis* L. Pasaron 150 años hasta que Dillenius (1732, en Eyde 1987) vió que las flores y frutos hacían de esa especie un cornejo, no una madre selva y se les incluyó dentro del género *Cornus*. A pesar de esto Hill (1756, en Rickett, 1945a) los sigue llamando *Chamaepericlymenum*.

Benthamia Richard, 1828

Benthamia Lindl. 1833

Cynoxylon Raf. 1838

Eukrania Raf. 1838

Benthamidia Spach, 1839. Dentro de los cornejos de grandes brácteas, Spach separa a los que tienen un fruto compuesto de los que presentan un fruto simple y los nombra respectivamente *Benthamia* y *Benthamidia*. A todo lo demás le sigue llamando *Cornus*.

Swida Opiz, 1852. A los cornejos sin brácteas o con brácteas reducidas (bractless dogwoods) Opiz los ubica fuera de *Cornus* y les da el nombre de *Swida*, con la consideración de que este tipo de cornejos se conocían desde la antigüedad por los griegos, quienes les llamaban cornejos femeninos, especialmente refiriéndose a la especie *C. sanguinea* L., por tener la característica de que sus brácteas son ausentes y en las demás especies que se consideran *Cornus* las brácteas están presentes y pueden ser desarrolladas o rudimentarias.

Cornella Rydb. 1906
Macrocarpium Nakai, 1909
Arctocrania Nakai, 1909
Mesomora Lunell, 1916
Ossea Lunell, 1916

Adicionalmente, existen varios trabajos en donde se tratan estos problemas nomenclaturales para algunas especies del género *Cornus* (Buhl, 1935; Hara, 1948 y Calder y Taylor, 1965), mientras en otros (Farwell, 1932) se discute la jerarquía taxonómica de algunos de sus subgrupos dentro de *Cornus*.

En los trabajos antiguos como *Genera Plantarum* de De Jussieu (1789), *Cornus* se agrupó dentro de Caprifoliaceae, junto con *Hortensia*, *Sambucus* y *Hedera*, mientras que en el *Prodrromus* de De Candolle (1830), está colocado dentro de la familia Cornaceae. En otros trabajos, como el de Macbride (1929), se describe a *Cornus* como un nuevo género para Sudamérica, cuando en realidad se trataba del género *Viburnum* L. Según las observaciones de Ferguson (1966a), en cuanto a la anatomía y morfología de las cornáceas, éstos dos géneros son muy parecidos, particularmente en el polen que es similar morfológicamente al de *Viburnum* y *Sambucus* de las Caprifoliaceae. Por su parte Steyermark y Liesner (1987) proponen varios caracteres para distinguir a *Cornus* de *Viburnum*, entre los que están los siguientes: el género *Cornus* presenta el envés de las hojas con tricomas dicotómicos, unicelulares, nodosos con incrustaciones de CaCO₃, mientras que la pubescencia en *Viburnum*, cuando está presente es de tricomas simples, estrellados, peltados, fasciculados o glandulares. La flor en *Cornus* es tetrámera, mientras que en *Viburnum* es pentámera. La corola en *Cornus* es dialipétala y en *Viburnum* simpétala. *Cornus* presenta un ovario bilocular, mientras que en *Viburnum* es unilocular.

3.3.1. Análisis de los criterios para la división del género *Cornus* en secciones

La principal base para dividir a las secciones o subgéneros que conforman a *Cornus* han sido las características de la inflorescencia (Ferguson, 1966b), principalmente las brácteas, así como la forma de la drupa (Rickett, 1950). Para Ferguson (1966b) la utilización de estos caracteres no es suficiente para reconocer diferentes grupos. Según Rickett (1950) el género se compone de seis secciones (cuadro 3.1):

Secciones	Distribución	Forma de vida	Brácteas	Desarrollo de las brácteas	Inflorescencia
Thelycrania	Hemisferio Norte templado	leñosa	ausentes	poco desarrolladas	cima
Discocrania	Norteamérica	leñosa	deciduas, no petaloides	poco desarrolladas	cima reducida
Tanycrania	Europa, Asia, Japón, Korea, California	leñosa	deciduas, subpetaloides	poco desarrolladas	cima reducida
Cynoxylon	Norteamérica	leñosa	persistentes, petaloides	muy desarrolladas	cima reducida ó capituliforme
Arctocrania	Circumpolar en el Hemisferio Norte	herbácea	persistentes, petaloides	muy desarrolladas	capítulo o umbela
Afrocrania	Africa	leñosa	deciduas, no petaloides	poco desarrolladas	cima reducida

Cuadro 3.1. Principales secciones de *Cornus* según Rickett (1950).

En el trabajo de Wilkinson (1944) se analiza la anatomía floral de dieciseis especies del género *Cornus*. Según este autor las evidencias sugieren las siguientes tendencias evolutivas (cuadro 3.2):

Relaciones filogenéticas de la familia Cornaceae Dumort.

Carácter	Estado ancestral	Estado derivado
número de miembros por verticilo	muchos	pocos
sépalos	foliáceos, grandes	no foliáceos, diminutos
ovario	bilocular	unilocular
placenta	reducida	bien desarrollada
septo	(presencia) resulta de la fusión de dos placentas	ausencia
carpelo	multiovulado	uniovulado
pétalos	no vascularizados	vascularizados

Cuadro 3.2. Tendencias evolutivas para *Cornus* según Wilkinson (1944).

Con base en datos serológicos, Fairbrothers (1977) ha indicado que dentro del género *Cornus* existen tres agrupamientos distintos: (1) *C. florida*, *C. kousa* y *C. nuttallii*, (2) *C. amomum*, *C. stolonifera* y *C. racemosa* y (3) *C. canadensis* y *C. suecica*. El primer subgrupo corresponde a los "cornejos de brácteas grandes" y el tercero a los "cornejos enanos" de Eyde (1988).

Por su parte, Eyde (1988) separa por el color de los frutos a dos linajes dentro de *Cornus*, la línea azul y la línea roja. La línea roja presenta inflorescencias con brácteas basales y comprende unas pocas especies. Dentro de ésta existen tres subgrupos. El primero lo forman los llamados "cornejos enanos" (*C. canadensis*, *C. suecica* y *C. unalaschkensis*). El segundo subgrupo lo forman los árboles con flores sésiles que muestran grandes brácteas (*C. capitata*, *C. kousa*, *C. florida*, *C. nuttallii* y *C. disciflora*). Finalmente el tercer subgrupo, los "cerezos cornelianos" está formado por *Cornus mas*, *C. chinensis*, *C. officinalis*, *C. volkensii* y *C. sessilis*. La línea azul tiene inflorescencias que carecen de brácteas o bien que las presentan rudimentarias y comprende la mayoría de las especies. Dentro de esta existen cuatro subgrupos que difieren entre sí en la inflorescencia y en el tipo de compuestos iridoides. Este autor sostiene que los frutos azules de *Cornus*

son globosos, mientras que los frutos rojos son elipsoides; las excepciones a la división en estos dos linajes son los frutos de los “cornejos enanos” y los frutos fusionados en un agregado, como en *C. kousa*. El linaje azul, según Eyde (1988), es el grupo más viejo y enlaza a *Cornus* con las Nyssaceae.

Xiang *et al.* (1993) realizaron un análisis cladístico con datos moleculares y morfológicos y propusieron cuatro grupos dentro de *Cornus*, el grupo de “brácteas grandes”, el grupo de los “cornejos enanos”, el de “brácteas reducidas” y el de los “cerezos cornelianos”. Recientemente utilizando un grupo mayor de especies y mediante los sitios de restricción del ADN de cloroplasto, estos mismos autores encuentran concordancia entre estos resultados y los del trabajo previo. Sus conclusiones son que el género dió lugar a dos linajes principales, el grupo con fruto azul o blanco y el grupo con fruto rojo. El primero está formado por dos grupos, el de hojas alternas y el de hojas opuestas, mientras que la línea roja está formada por los “cerezos cornelianos”, los “cornejos enanos” y el grupo de “brácteas grandes”. Es decir, lo que Xiang *et al.* (1993) llamaron los cornejos con brácteas reducidas, en su trabajo posterior lo dividieron en dos linajes, el de hojas opuestas y el de hojas alternas. Con base en este análisis concluyen que cada linaje detectado mediante el ADN de cloroplasto constituye también un grupo distinto morfológicamente (Xiang *et al.* 1996). Estos agrupamientos concuerdan con la propuesta de Eyde (1988).

3.3.2. El género *Cornus* en México

Este apartado se ha incluido pues las especies mexicanas de este género son particularmente interesantes desde el punto de vista taxonómico y biogeográfico. Según Rickett (1950), las cinco especies de *Cornus* que han sido registradas para México pertenecen a tres de los subgrupos dentro de los cuales ha sido dividido el género. Estas secciones son *Thelycrania* Endl., *Discocrania* y *Cynoxylon*. La primera de ellas es la más

grande y más ampliamente distribuida. Esta sección se caracteriza por presentar una panícula cimosa más o menos difusa. Rickett (1950) considera que este tipo de inflorescencia parece primitiva en comparación con otros grupos cuya inflorescencia es más condensada. A este grupo pertenecen las especies mexicanas *C. excelsa* y *C. stolonifera*. Las secciones *Discocrania* Harms y *Cynoxylon* Raf. se encuentran sólo en Norteamérica, incluido México, pero *Cynoxylon* tiene una contraparte asiática. Las flores de estos dos grupos son cimas reducidas y no tienen un origen umbelado; las brácteas son deciduas. *Cornus disciflora* es un representante de *Discocrania* y *C. florida* y *C. florida* subsp. *urbiniana* Rose son de la sección *Cynoxylon*. Estos tres taxones se han citado para México.

Para explicar la distribución geográfica tan amplia del género, Rickett (1950) acepta a Sudamérica (con África) como un posible centro a partir del cual se dispersaron los tipos de *Cornus* (la Gondwana). Las especies mexicanas son interesantes, ya que representan tres secuencias de desarrollo en la inflorescencia de *Cornus*: reducción de la cima del tipo *Thelycrania* a la de *Discocrania* y *Cynoxylon*; retención de las brácteas de la inflorescencia en *Discocrania* y su desaparición en *Thelycrania* y por último el desarrollo de las brácteas a las estructurales petaloides de *Cynoxylon*. Este autor menciona que si los grupos de *Cornus* se originaron en el hemisferio sur, algunos de ellos se dispersaron a Norteamérica pasando por México y otros probablemente entraron a Norteamérica a través del estrecho de Bering. Sin embargo, resulta difícil pensar en un origen sudamericano-africano de *Cornus*, pues la mayor diversidad del género es en Laurasia. Sin duda sería necesario realizar trabajo biogeográfico fino para entender mejor qué patrones biogeográficos pudieron originar la distribución de los diferentes grupos dentro de *Cornus*.

3.4. Distribución

Cornus es un género con distribución principalmente asiática y americana; también habita en Europa y en África aunque su distribución no es tan amplia en estos continentes.

En Asia es donde se encuentran distribuidas la mayoría de sus especies. Casi todas las especies americanas de *Cornus* están en Norteamérica. Hay dos especies en Sudamérica: *C. peruviana* y *C. boliviana* (Steyermark y Liesner, 1987). Según Rickett (1950) en México está representado por cinco especies y una subespecie: *C. excelsa*, *C. disciflora*, *C. florida*, *C. florida* subsp. *urbiniana*, *C. lanceolata* y *C. stolonifera* .

CAPÍTULO 4

CORRIENTES CONTEMPORÁNEAS EN SISTEMÁTICA

Dentro del campo de la sistemática biológica contemporánea existe una revolución conceptual y metodológica entre las diferentes corrientes de pensamiento. Las tres escuelas reconocidas en la sistemática son la sistemática evolutiva o gradista, la fenética o numericista y la filogenética o cladista. La discusión tanto de los fundamentos, como de los métodos de cada una de ellas lleva varias décadas; como consecuencia lógica, se ha generado una gran cantidad de literatura referente al tema y cada una de las escuelas reconocen la necesidad de contar con un sistema de clasificación biológica universal.

De estos tres enfoques diferentes se eligió al cladismo para analizar las relaciones entre los géneros de *Cornaceae*, porque se considera que la información obtenida a partir del análisis cladístico es más valiosa para probar hipótesis de relación genealógica que la obtenida mediante los enfoques fenético y gradista. El cladismo trata de reconocer los patrones de parentesco entre los taxones a partir del principio de herencia con modificación y el de simplicidad o parsimonia. Estas dos características del método cladista permiten que la información generada acerca de las relaciones entre los taxones esté apoyada en caracteres sinapomórficos propios del taxón, que justifican sus límites y, por otro lado, que las hipótesis de relación obtenidas tengan el menor grado de especulación posible. La escuela fenética de hecho, no considera importante el establecimiento de relaciones filogenéticas entre las unidades de trabajo, sino solamente busca evaluar la cantidad de parecido total entre OTU's. La escuela gradista, ha sido duramente criticada por su carencia de método de análisis. Esto no hace posible, por ejemplo, reconstruir cuáles son los diferentes caracteres que dan cohesión a un grupo taxonómico particular y en muchas ocasiones, sólo el especialista de un grupo taxonómico entiende cuáles son los caracteres que dan unidad a su grupo de trabajo (Nelson y Platnick, 1981; Wiley, 1981; Ridley, 1986).

De manera tradicional, los taxónomos argumentaban con la experiencia que ciertos rasgos dentro de los grupos de organismos eran mejores indicadores de la filogenia que otros (Simpson, 1961; Mayr, 1969). Tales suposiciones, según algunos taxónomos, introducían un factor de subjetividad para el análisis de los datos. Bajo esta premisa surgió la taxonomía fenética, como una reacción contraria a la escuela evolutiva. Se buscaron clasificaciones que se alejaran de la "intuición" que había sido puesta en práctica por la escuela gradista. Esta reacción se reflejó en la no ponderación de los caracteres y en la presentación de un método que busca semejanzas promedio entre los grupos analizados (Ridley, 1986). Así, el feneticismo no busca relaciones de parentesco, sino de parecido o grado de similitud entre OTU's (Unidades Taxonómicas Operacionales), las cuales pueden o no tener lazos históricos.

El feneticismo sostiene como uno de sus fundamentos principales, que el tratar de reconstruir la filogenia es una tarea subjetiva, en donde la búsqueda de las relaciones está sujeta a juicios *a priori* del investigador y que se debe alejar de todo juicio y ser totalmente inductivista (Sneath y Sokal, 1973). Esto es algo muy discutido, pues aun en los datos cuantitativos se dirige la observación a unos atributos más que a otros. Crisci *et al.* (1994) reconocen la utilidad de las técnicas numéricas feneticistas en el campo de la taxonomía infraespecífica.

Al cladismo, al igual que al gradismo, le interesa encontrar las relaciones de ancestría-descendencia entre los taxones. Sin embargo, mientras que el gradismo postula relaciones entre especies, que son las unidades de evolución y de clasificación (Mayr, 1981), el cladismo reconoce más bien relaciones entre caracteres o estados de carácter, las cuales son sometidas a prueba (Nelson y Platnick, 1981).

Por otra parte, el gradismo acepta grupos monofiléticos y parafiléticos para su análisis (Mayr, 1981), lo cual puede originar relaciones confusas, pues se están comparando linajes diferentes que no comparten la misma historia evolutiva; el cladismo,

en cambio, establece que sólo los grupos monofiléticos se pueden definir a partir de caracteres homólogos derivados y compartidos. Sin embargo, en muchas ocasiones no se cuenta con hipótesis bien corroboradas acerca de la monofilia del taxón de nuestro interés, así como de los caracteres apomórficos que dan cohesión a este grupo (Donoghue y Cantino, 1984). Un análisis cladístico, de hecho, puede servir para reconocer grupos monofiléticos. Amorim (1994) opina que de no existir una hipótesis de monofilia del grupo, es necesario realizar un análisis filogenético en un nivel más inclusivo, es decir, que abarque un mayor número de taxones, intentando determinar los grupos monofiléticos internos.

Es necesario indicar que el cladismo tiene algunas desventajas que no son propiamente del enfoque mismo, sino de la naturaleza interna de los grupos a ser analizados. Por ejemplo, muchas veces existe dificultad en el uso del criterio del grupo externo para realizar la polarización de caracteres. Este se vuelve principalmente difícil cuando se tienen varios grupos externos que son muy variables entre sí. Es decir, cuando la homoplasia dentro del grupo externo es considerable. Esto hace difícil decidir cuál es la condición plesiomórfica de un par de condiciones homólogas y diferentes entre sí. Amorim (1994) opina que cuando no es posible reconocer (o designar) al grupo externo más adecuado desde el punto de vista operativo, es conveniente usar un grupo más alejado a todos los anteriores e incluirlos en el análisis, pues de esta forma se tendrá un análisis para las relaciones entre las familias.

El gradismo (Mayr, 1969, 1982) supone que la mejor clasificación será la que exprese la genealogía de los taxones y otros componentes de la filogenia, tales como el grado de divergencia con respecto al antecesor. De ahí que se permitan los grupos parafiléticos en sus clasificaciones. Este enfoque se basa en el criterio de diversos especialistas del grupo, los cuales proponen ciertas tendencias evolutivas dentro de un grupo y por medio de ese conocimiento se proponen nuevas relaciones o clasificaciones.

El cladismo, por otra parte, trata de seguir el método hipotético-deductivo en el análisis de datos taxonómicos. La polarización de caracteres es, por ejemplo, una hipótesis sujeta a prueba y a partir de las hipótesis corroboradas se pueden deducir las relaciones, más que entre especies, entre caracteres. Los algoritmos o procedimientos matemáticos propuestos por el cladismo se basan en el principio de simplicidad, en el de compatibilidad de caracteres y en el denominado "three-taxon statements" (Crisci *et al.*, 1994). La simplicidad de caracteres o parsimonia (Farris, 1970) es un artificio metodológico que supone que los cambios evolutivos se realizan de la manera más económica posible, desde el punto de vista de los cambios involucrados a nivel genético. Esto implica que se realicen el menor número de conjeturas a partir de la hipótesis que está siendo probada.

El método en el que se basan los cladistas para construir sus clasificaciones incluye la reconstrucción de las relaciones genealógicas de los taxa involucrados y su inclusión dentro de un sistema de clasificación filogenético. El mejor camino para aceptar o rechazar estas hipótesis es a través del análisis de caracteres. Ya que los caracteres relevantes son los homólogos sinapomórficos, el primer paso consiste en el reconocimiento de éstos (Hennig, 1968).

El reconocimiento de caracteres homólogos sinapomórficos es un proceso en dos etapas; la primera consiste en la aplicación de criterios para el reconocimiento de homologías entre estructuras donde están las diferencias observadas. La segunda etapa consiste en la determinación del estado primitivo o la polaridad evolutiva de los caracteres. Se reconoce que el principal criterio para este objetivo debe ser el de "Precedencia Ontogenética del Carácter" (Hennig, 1968; Wiley, 1981; Nelson y Platnick, 1981). Sin embargo, difícilmente se cuenta con datos suficientes para reconstruir las diferentes etapas de desarrollo de un taxón. En tal caso, se acude al criterio del grupo externo que es un método presentado originalmente de manera informal por Hennig (1968) y formalmente por Watrous y Wheeler (1981), Wiley (1981), Nelson y Platnick (1981) y Maddison *et al.* (1984). Este método establece que para un carácter dado con dos o más estados dentro de

un grupo, el estado que se presenta en los grupos relacionados se define por convención como el estado plesiomorfo, mientras que el encontrado únicamente dentro del mismo es el apomórfico (Maddison *et al.*, 1984). Sin embargo, esta regla es inadecuada cuando los caracteres varían entre los grupos relacionados (grupos externos). Wiley (1980) señala dos puntos importantes a este respecto; primero, que el grupo que se analice debe ser monofilético; si no lo es, entonces el grupo externo puede no ser un grupo externo verdadero. Por este motivo siempre es buena idea examinar varios grupos externos, sobre todo si uno sospecha que el grupo analizado es parafilético. Segundo, si las relaciones del grupo con otros grupos no se conocen bien, entonces deben examinarse muchos grupos externos.

Posterior al reconocimiento de caracteres homólogos sinapomórficos, se construye una matriz básica de datos, donde se ha realizado previamente la codificación de cada estado de carácter. Para el estado primitivo, por convención, se asigna un "cero" (0) y para el estado derivado se asigna un "uno" (1). Cada codificación constituye una hipótesis de relación ancestro-descendiente que debe probarse en el análisis cladístico.

Con esto se realiza el análisis cladístico y se obtiene el/los cladogramas que muestran las relaciones filogenéticas entre los individuos. La información que contienen los cladogramas es únicamente aquella referente a las relaciones de la historia evolutiva entre taxa que se infieren a partir de las sinapomorfias, no la información genealógica, pues esta incluye otros aspectos, como dirección del cambio evolutivo, grado de divergencia y relaciones cronísticas (Sober, 1988). En un cladograma cada ramificación representa un evento de especiación o cladogénesis, los taxones comparados se encuentran sólo en los extremos de cada rama. En caso de existir muchos cladogramas posibles, se analizan todos ellos y se seleccionan sólo aquellos donde exista consistencia en las relaciones obtenidas o bien donde se minimizan los caracteres homoplásticos (Nelson y Platnick, 1981).

4.1. Programas de cómputo utilizados en el análisis cladístico

Existen varios programas de computadora para realizar análisis cladísticos. De todos los cladogramas obtenidos se selecciona aquel cuyo número de pasos sea el menor (más parsimonioso). Entre los programas que incluyen algoritmos basados en la simplicidad de caracteres (parsimonia) están el Hennig86, desarrollado por Farris (1988), el PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony) desarrollado por Swofford (1991), el PHYLIP desarrollado por Felsenstein (1985, 1993), el MacClade creado por Maddison y Maddison (1992) y el CLADOS desarrollado por Nixon (1992). Los últimos dos son programas de tipo gráfico para analizar cladogramas y estudiar evolución de caracteres, que por lo general se emplean como complemento de otros programas. Los más usados son el Hennig86 y el PAUP.

Dentro de los algoritmos de simplicidad se distinguen el de Wagner (Farris, 1970), el de Camin y Sokal (1965) y el de Dollo (Farris, 1977). El programa Hennig86 trabaja con el algoritmo de Wagner, los programas PAUP y PHYLIP incluyen además de éste, los algoritmos de Camin y Sokal y de Dollo. El más usado es la parsimonia de Wagner. Este algoritmo admite todo tipo de homoplasias (tanto paralelismos como reversiones) y se usa principalmente cuando los caracteres son de tipo morfológico. En este trabajo se usó este algoritmo pues los caracteres son morfológicos, embriológicos, anatómicos y químicos. Para este conjunto de caracteres analizados, no existe una razón *a priori* para suponer que no se presentan los paralelismos y las reversiones. Por lo tanto, el algoritmo que da mayor libertad en los cambios de los caracteres es el de parsimonia de Wagner. El algoritmo de Camin y Sokal prohíbe todo tipo de reversiones. El algoritmo de Dollo se basa en la ley de irreversibilidad, que prohíbe tanto la pérdida de un carácter y su posterior aparición como su ganancia convergente (Crisci *et al.*, 1994). El algoritmo de Dollo es utilizado principalmente para datos de tipo molecular, donde interesan los sitios de restricción, puesto que es el que mejor se adapta al modelo de evolución molecular según Templeton (1983, en Crisci *et al.*, 1994). Cada uno de estos programas difiere en la forma en que

ingresan los datos y se obtienen los resultados, pero ambos tienen estimadores cuyo uso se ha estandarizado.

Aunque el término homoplasia es algunas veces usado para referirse a cualquier tipo de convergencia, paralelismo o reversión (Futuyma, 1986), su connotación es más limitada en análisis cladísticos. La homoplasia en este tipo de análisis resulta cuando las características hipotetizadas al comienzo de un análisis como homólogas, se encuentra que surgen más de una vez en el cladograma o bien se originan y luego se pierden (Patterson, 1982). La más frecuente medida de homoplasia en estudios cladísticos es el "índice de consistencia" (Kluge y Farris, 1969) que es generalmente interpretado como una medida de la bondad del ajuste de los datos para la topología de un árbol en particular. En algunos casos, la calidad de un estudio particular ha sido juzgada a partir de esta medida (Riggins y Farris, 1983).

Un carácter es perfectamente consistente (no muestra homoplasia en el cladograma) si todos los cambios de estado ocurren sólo una vez. El índice de consistencia es definido como el número mínimo de cambios de estados de carácter requerido para un grupo particular de datos dividido por el número total de cambios de estado requeridos para un ajuste más parsimonioso de todos los caracteres bajo un árbol en consideración. Si la homoplasia no existe, el índice de consistencia es 1.0 y disminuye hacia 0 conforme incrementa la homoplasia.

Los programas Hennig86 y PAUP tienen un conjunto de instrucciones para seleccionar los cladogramas que producen, no sólo por su longitud sino también por su consistencia. Es posible también realizar el procedimiento de ponderaciones sucesivas, que consiste en calcular para cada carácter un índice ponderado de consistencia.

Al aumentar la cantidad de taxones involucrados en un estudio aumenta exponencialmente el número de soluciones posibles y es necesario entonces recurrir a la

reducción de soluciones por medio de un análisis de consenso. En este trabajo se usó el consenso estricto, el cual consiste en la obtención de un árbol que contiene los grupos taxonómicos que se repiten en todas las soluciones generadas.

CAPÍTULO 5

MÉTODO

Se recopiló información de la literatura y de ejemplares de herbario para analizar caracteres de importancia morfológica para la elaboración del análisis filogenético de la familia Cornaceae. Se consideraron algunos trabajos clásicos como fuentes importantes de obtención de caracteres y trabajos más o menos recientes. Entre estos están los siguientes: Wangerin (1910), Adams (1949), Li y Chao (1954), Hutchinson (1973), Bate-Smith *et al.* (1975), Heywood (1979), Metcalfe y Chalk (1979), Cronquist (1981), Goldberg (1986) y Eyde (1988).

Los herbarios consultados fueron el del Instituto de Biología de la UNAM (MEXU), el de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (ENCB), el de la Universidad Autónoma Chapingo (CHAPA), el United States National Herbarium (US) y el del New York Botanical Garden (NY). También se consultó la colección de especímenes y bibliográfica de Richard Eyde en el United States National Herbarium (US). La lista de los ejemplares revisados se presenta en el apéndice 1.

En la figura 5.1 se muestra un diagrama de flujo que ilustra las etapas seguidas en este trabajo.

5.1. Elección de unidades

Para elegir las unidades de trabajo se consideró la delimitación de Cornaceae con la cual la mayoría de los autores concuerdan (diez taxones), además de los géneros *Nyssa*, *Davidia* y *Camptotheca* (Nyssaceae), cuya relación con Cornaceae se ha reconocido como cercana desde el punto de vista filogenético (Hufford, 1992; Xiang *et al.*, 1993 y Zomlefer, 1994). De esta forma el grupo interno quedó constituido por trece taxones: *Aucuba*,

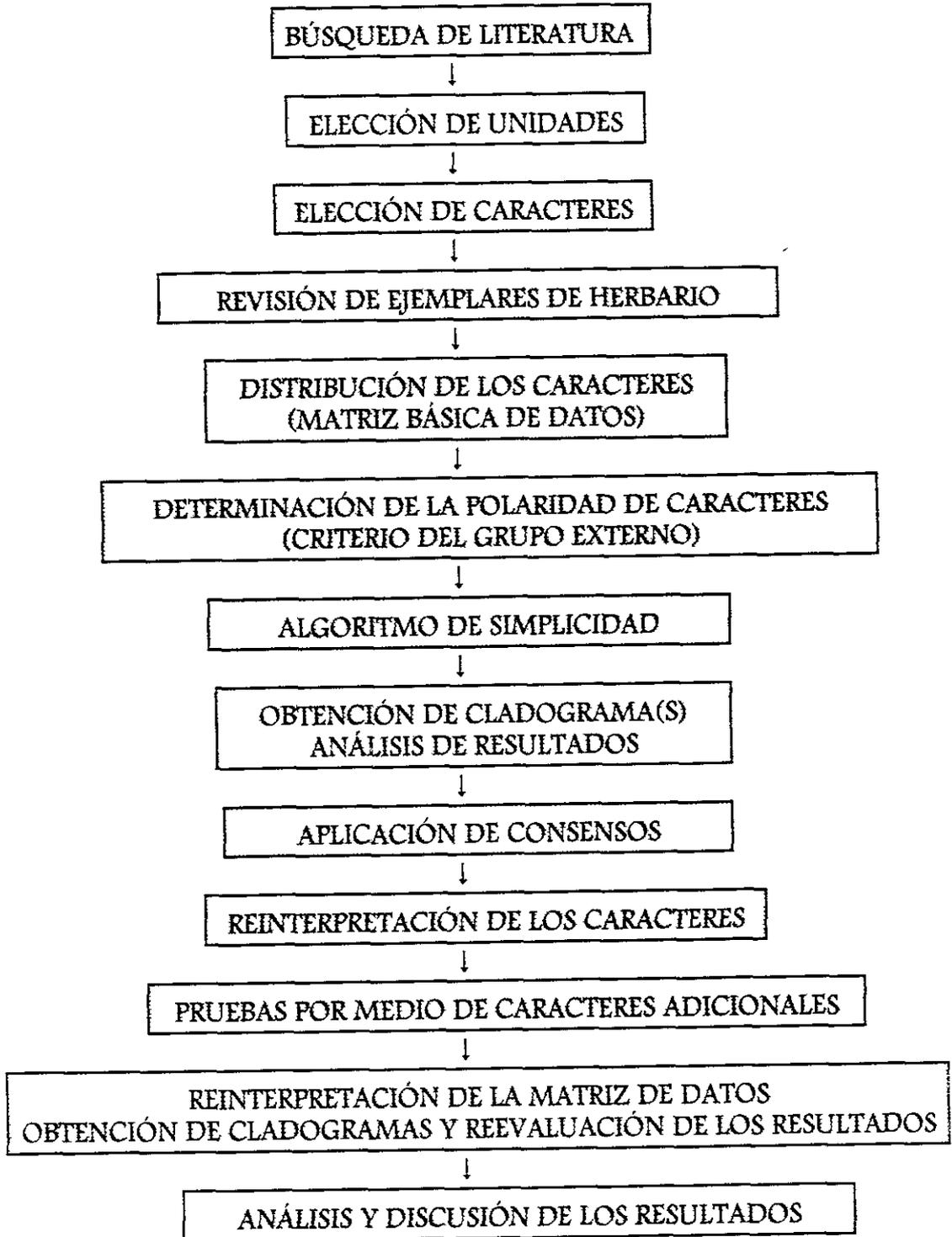


Figura 5.1. Diagrama de flujo que muestra las diferentes actividades que se realizaron durante este trabajo.

Camptotheca, Cornus, Corokia, Curtisia, Davidia, Griselinia, Helwingia, Kaliphora, Mastixia, Melanophylla, Nyssa y *Torricellia* (cap. 2).

5.2. Elección del grupo externo

En este estudio se realizaron varios análisis de tipo exploratorio, mediante el uso del programa Hennig86 1.5 y PAUP 3.0; mediante estos ensayos se probaron diferentes grupos externos a Cornaceae. Se había considerado en un principio a la familia Nyssaceae como el grupo externo de Cornaceae, sin embargo, la relación entre ambas familias fue especialmente cercana al probar a Garryaceae, una familia supuestamente más alejada a Cornaceae, como grupo externo a Cornaceae + Nyssaceae. Autores como Eyde (1988) proponen que la familia Garryaceae está filogenéticamente más alejada de Cornaceae que las Nyssaceae y que deberían considerarse como Cornaceae a los tres géneros de Nyssaceae (*Nyssa, Davidia* y *Camptotheca*) y a los géneros *Cornus* y *Mastixia* de Cornaceae.

Al observar la relación entre Cornaceae y Nyssaceae, se decidió entonces realizar el análisis en un nivel más inclusivo y entonces trabajar con Garryaceae como grupo externo. De esta forma se revisó la relación entre las cornáceas y las nisáceas de manera global.

Se realizó un análisis cladístico adicional, usando a Alangiaceae como grupo externo de Cornaceae + Nyssaceae. Esto se hizo con la finalidad de comparar los resultados de este nuevo análisis con el anterior en donde se usó a *Garrya* como grupo externo, pues tanto el género *Alangium* como *Garrya* se incluyeron dentro de Cornaceae por Harms (1898), por lo que se considera que mantienen una relación más o menos cercana y son grupos externos adecuados.

5.3. Elección de caracteres

Se seleccionó un conjunto de 29 caracteres para relacionar a los taxones de Cornaceae y Nyssaceae. Se consideraron aquellos rasgos para los que la información disponible fuera completa para la mayoría de los taxones. Se observó que los caracteres presentaran al menos dos estados, con el fin de que existiera variación en los mismos y se pudiera evaluar posteriormente la relación entre éstos. Los caracteres elegidos provienen de la literatura sobre éstas familias; algunos de estos rasgos fueron corroborados con ejemplares de herbario (apéndice 1). Con respecto a los caracteres sobre anatomía de madera, se consideraron los trabajos de Adams (1949) y Li y Chao (1954). En el primero de ellos se tomaron las muestras de madera de individuos maduros, mientras que Li y Chao (1954) mencionan que sus muestras provenían de individuos juveniles. Sin embargo, se compararon ambos grupos de datos y los dos caen dentro de las categorías (en el caso de tamaños) establecidas en este trabajo.

Con la información obtenida, se elaboró una matriz básica de datos (capítulo 6, cuadro 6.2). Enseguida se presenta la lista de los caracteres seleccionados:

1. Anatomía nodal (uni, tri o multilacunar)
2. Tipo de platina de perforación de los elementos de vaso de la madera (escalariformes, escalariformes + simples o simples)
3. Tipo de porosidad de la madera (difusa, semianular o anular)
4. Número de células de espesor que conforman los radios de la madera (> 10 , 4-10 o 1-3)
5. Tamaño de los elementos de vaso de la madera (medianos (350 - 800 μm) vs. grandes ($\geq 800 \mu\text{m}$))
6. Engrosamientos espirales de los elementos de vaso de la madera (presencia vs. ausencia)
7. Longitud de las fibras de la madera (corta ($\leq 900 \mu\text{m}$) vs. mediana (900 -1600 μm))
8. Filotaxia (hojas opuestas vs. hojas alternas)
9. Tipos de tricomas sobre el envés de las hojas (simples vs. en forma de T)
10. Diferenciación de la empalizada del mesófilo de la hoja (bien diferenciada vs. poco diferenciada)

11. Número de capas de la empalizada del mesófilo de la hoja (varias capas *vs.* una capa)
12. Tipo de estomas (paracíticos *vs.* anomocíticos)
13. Esclereidas en mesófilo de la hoja (presencia *vs.* ausencia)
14. Posición de la inflorescencia (axial, terminal o epífila)
15. Tipo de inflorescencia (indeterminada *vs.* determinada)
16. Relación androceo : perianto o perigonio (estambres isómeros al perianto o perigonio *vs.* estambres no isómeros al perianto o perigonio)
17. Presencia de perianto *vs.* perigonio
18. Tipo de estivación de los verticilos florales (valvada *vs.* imbricada)
19. Tipo de anteras (basifijas *vs.* dorsifijas)
20. Tipo de ornamentación de la exina del polen (lisa, granular, estriada o reticulada)
21. Granos de polen con endoaberturas en forma de H (ausencia *vs.* presencia)
22. Número de óvulos por lóculo (dos óvulos *vs.* un óvulo)
23. Tipo de nucela de los óvulos (crasinucelados *vs.* tenuinucelados)
24. Tipo de haces vasculares en los óvulos (centrales *vs.* transeptales)
25. Tipo de rafe (dorsal *vs.* ventral)
26. Placentación (parietal *vs.* axial)
27. Tipo de fruto (baya, drupa o sámara)
28. Valvas de germinación en las semillas (ausencia *vs.* presencia)
29. Tipo de desarrollo del endospermo (nuclear *vs.* celular)

5.4 Codificación de los caracteres

En el cuadro 6.2 se presenta la matriz básica de datos, en donde está contenida toda la información para los taxones estudiados.

Se usó el criterio del grupo externo para la polarización de los caracteres. En el caso de existir más de dos estados de carácter se propuso una codificación no secuencial, es decir, como caracteres multiestado desordenados. La matriz de datos codificada se muestra en el cuadro 6.3.

5.5. Análisis Cladístico

El análisis cladístico de los datos se realizó con el programa Hennig86 1.5. El mapeo de los caracteres dentro de los cladogramas se hizo mediante el programa CLADOS 1.5. Se usó el método exacto (ie*), que significa que se pidió la búsqueda de los árboles más exhaustiva que realiza el programa. El conjunto de instrucciones usadas para el procesamiento de la matriz de datos fue la siguiente: cc-.; que indica que se consideren todos los caracteres como no aditivos, es decir, desordenados. Después se tecleó: tplot tlist, que significa obtener la gráfica de los árboles y los árboles expresados en sistema de paréntesis. Para el diagnóstico de los árboles, se usó el comando xsteps seguido de hcml, estas siglas muestran la lista de los posibles estados de cada ancestro hipotético, h; la lista del ajuste de cada carácter a cada árbol, c; la lista del mejor y peor ajuste de cada carácter, m; y la longitud de cada árbol, l. Con el comando nelsen se construyó el árbol de consenso. Mediante la opción tread, los árboles construidos en el Hennig86 pudieron ser leídos y dibujados con el CLADOS, para realizar el mapeo de los caracteres. La discusión de estos resultados se presenta en el capítulo 6.

5.6. Análisis Biogeográfico

El árbol de consenso fue analizado en relación con su congruencia biogeográfica contra las relaciones biogeográficas inferidas a partir de otros taxones, los cuales se distribuyen en las mismas áreas que los grupos aquí estudiados. Este análisis se llevó a cabo mediante dos procedimientos: análisis de simplicidad de componentes (Brooks, 1985) usando el programa Hennig86 (Farris, 1988) y reconciliación de árboles (Page, 1994) mediante el programa COMPONENT 2.0 (Page, 1993).

CAPÍTULO 6

RELACIONES FILOGENÉTICAS DE LA FAMILIA CORNACEAE

En el cuadro 6.1 se presentan algunos caracteres para diferentes géneros que se han ubicado en Cornaceae, que los relacionan con esta familia o bien, que se han usado para proponer una reubicación en otras familias.

6.1. Análisis y discusión de caracteres

El cuadro 6.2 (págs. 69 y 70) muestra la matriz básica de datos para Cornaceae + Nyssaceae con Garryaceae como grupo externo. El cuadro 6.3 (pág. 71) es la matriz de datos codificada con 0 y 1.

Enseguida se presenta la lista de los caracteres seleccionados usando a *Garrya* como grupo externo y la discusión de cada uno de ellos:

Carácter 1. Anatomía nodal (uni, tri o multilacunar)

Las investigaciones de Sinnott (1914) revelaron que existen tres formas principales de anatomía nodal foliar en las angiospermas: la forma unilacunar, en la que la traza o trazas foliares están relacionadas a una sola ventana foliar; la forma trilacunar, en la que se presenta la asociación de tres ventanas con las trazas foliares divergentes y la forma multilacunar, en la cual numerosas trazas foliares están relacionadas con un número correspondiente de ventanas foliares. Sinnott (1914) concluyó que el nodo trilacunar es la condición primitiva en las angiospermas y que el nodo unilacunar surge filogenéticamente ya sea por la eliminación de las dos ventanas laterales y sus trazas o como resultado de la aproximación de las dos trazas laterales, las cuales, junto con la traza media, forman una traza foliar tripartida relacionada a una única ventana foliar en el cilindro vascular. De acuerdo con la interpretación de Sinnott (1914), el nodo

	Caracteres relacionados con Cornaceae	Caracteres relacionados con familias distintas de Cornaceae	Caracteres distintos de Cornaceae, sin mencionar con que familia existe relación
<i>Alangium</i>	Flores, frutos y óvulos muy semejantes a <i>Cornus</i> . Número cromosómico básico = 11. Polen binucleado. Tricomas en forma de T, aunque según Eyde (1988) no son homólogos a los de <i>Cornus</i> .		
<i>Garrya</i>	Patrón vascular de las flores. Características del gineceo similares a <i>Griselinia</i> y <i>Aucuba</i> .		Embriones diminutos y semillas con ácido petroselinico.
<i>Mastixia</i>	Granos de polen con aberturas en forma de H, relacionan a <i>Mastixia</i> con <i>Curtisia</i> .	Los canales secretorios de la médula sugieren una relación con Araliaceae	El fruto tiene haces vasculares corriendo arriba de la parte media. Estos haces no se presentan en Nyssaceae, <i>Mastixia</i> y <i>Cornus</i> (figura 6.1).
<i>Curtisia</i>			
<i>Helwingia</i>		Flores y frutos epifilos, ovarios con 3 a 5 lóculos, estipulas, nodos unilacunares, número cromosómico básico $x=19$ y ausencia de compuestos iridoideos. Familia independiente Helwingiaceae o Araliaceae por la presencia de estipulas.	
<i>Kaliphora</i>		Óvulos ascendentes y radícula inferior. Posición cerca de <i>Grevea</i> Baill., perteneciente a Saxifragaceae	Estructura del polen semejante entre <i>Kaliphora</i> y <i>Melanophylla</i> con respecto a la estructura de la endexina.
<i>Melanophylla</i>		Estilos separados y pelos capitados. Familia propia, Melanophyllaceae	
<i>Corokia</i>		Tricomas pluricelulares en forma de T, pétalos ligulados y haces vasculares que corren longitudinalmente desde el centro hasta la parte inferior del gineceo. Posición junto con <i>Argophyllum</i> J.R. Forsten (Argophyllaceae)	
<i>Toricellia</i>	Haces transeptales a los óvulos	Ramas gruesas y médula amplia semejante a <i>Sambucus</i> L. de Caprifoliaceae. Hojas palmatilobuladas, presencia de pelos glandulares multicelulares, platinas de perforación simples, inflorescencias laxas a manera de tirso. Familia propia, Toricelliaceae.	

Cuadro 6.1. Caracteres que se han usado para relacionar a algunos géneros con Cornaceae o para proponer su reubicación en otras familias (Eyde, 1988).

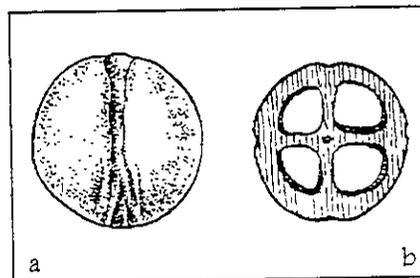


Figura 6.1 a y b. Frutos fósiles de *Curtisia*. En la figura 6.1a se observan unos haces vasculares que corren sobre el fruto. La figura 6.1b muestra los huecos que persisten en el centro, en donde en los ejemplares vivos se presentan los haces vasculares centrales (Tomado de Eyde, 1988).

multilacunar es también un tipo derivado que evolucionó a partir del nodo trilacunar por la formación de pares adicionales de trazas foliares.

En la figura 6.2c se presenta la condición trilacunar a partir de la cual se puede originar la condición unilacunar por eliminación de dos ventanas laterales y sus trazas (a) o por fusión de las trazas laterales (b) o bien, la condición multilacunar por la formación de pares adicionales de trazas foliares (d).

En Cornaceae los nodos trilacunares son los más ampliamente distribuidos en la familia (Cronquist, 1981), con excepción de dos géneros: *Helwingia* que presenta nodos unilacunares (Dickinson y Sattler, 1975; Metcalfe y Chalk, 1979) y *Griselinia* que presenta nodos multilacunares (Philipson, 1967; Cronquist, 1981). Los miembros de Nyssaceae (*Nyssa*, *Davidia* y *Camptotheca*) y el grupo externo, *Garrya*, por su parte, tienen nodos trilacunares. El grupo externo, *Garrya* también presenta nodos trilacunares. Se propuso la siguiente codificación:

0 = Nodos trilacunares

1 = Nodos multilacunares

2 = Nodos unilacunares

Carácter 2. Tipo de platina de perforación en los elementos de vaso de la madera (escalariformes, escalariformes + simples o simples)

Las células individuales que forman los vasos son llamadas elementos de vaso o miembros de vaso. Difieren de las traqueidas en que éstas últimas son células no perforadas, mientras que las paredes de los elementos de vaso están provistas con aberturas que se comunican entre sí, éstas son las llamadas platinas de perforación. En el curso de la evolución, los elementos de vaso surgieron de las traqueidas.

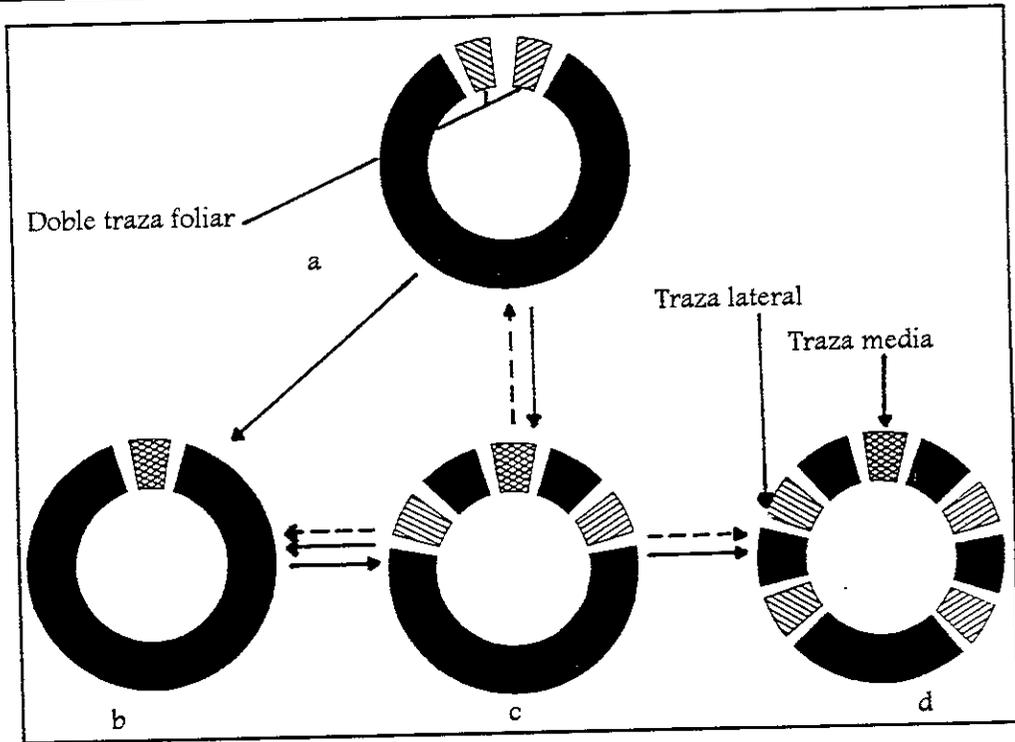


Figura 6.2. Origen filogenético de los tipos de anatomía nodal uni-, tri-, y multilacunar en las dicotiledóneas. a. Tipo primitivo de nodo unilacunar con doble traza foliar. b. Nodo unilacunar derivado de a por fusión de dos trazas. c. Nodo trilacunar derivado de a o b por adición de un par de trazas y ventanas laterales (la flecha apuntando a la izquierda indica un posible origen de b a partir de c por eliminación secundaria de ventanas y trazas laterales). d. Nodo multilacunar derivado de c por adición de un par de trazas y ventanas laterales. (Tomado de Marsden y Bailey (1955). Las flechas punteadas corresponden a la hipótesis de Sinnott (1914).

Bailey (1944) menciona que la evolución de la platina de perforación escalariforme está dirigida hacia la disminución en el número de aberturas. El tipo inicial es la platina de perforación con numerosas aberturas a manera de incisiones separadas por las barras que aún conservan sus bordes, heredados de los huecos bordeados escalariformes. La disminución en el número de barras incrementa la anchura de las aberturas, favoreciendo en consecuencia el movimiento más eficiente del agua. Así el decremento en el número de barras está relacionado con la necesidad de facilitar el libre paso del agua de célula a célula. El paso subsecuente es su completa desaparición. Debido a la desaparición de todas las barras, se forma una platina de perforación simple con una perforación grande y generalmente circular. La platina de perforación simple es el tipo más especializado de abertura entre los elementos de vaso.

Existe una transición desde los elementos de vaso engrosados helicoidalmente, pasando por la presencia de platinas de perforación escalariformes y foraminadas o simples, platinas sólo foraminadas o simples, elementos de vaso engrosados helicoidalmente con finales truncados, hasta llegar a elementos de vaso engrosados helicoidalmente, mostrando punteaduras areoladas (Bailey, 1944) (figura 6.3).

Según Adams (1949), siete géneros dentro de Cornaceae tienen exclusivamente platinas de perforación escalariforme: *Cornus*, *Mastixia*, *Curtisia*, *Corokia*, *Helwingia*, *Griselinia* y *Aucuba*; un género, *Melanophylla*, posee poros simples junto con platinas de perforación escalariforme de pocas barras. Dos géneros tienen exclusivamente perforaciones simples: *Toricellia* y *Kaliphora*. Las nisáceas tienen platinas de perforación escalariforme.

El grupo externo *Garrya*, presenta platinas de perforación escalariforme. Se codificó este carácter de la siguiente manera:

- 0 = Platina de perforación escalariforme
- 1 = Platina de perforación escalariforme y simple
- 2 = Platina de perforación simple

Carácter 3. Tipo de porosidad de la madera (difusa, semianular o anular)

La porosidad difusa de la madera es aquella en que los elementos de vaso tienen más o menos el mismo diámetro a lo largo del anillo de crecimiento. La porosidad semianular es aquella en la que los elementos de vaso en la madera temprana son más grandes que aquellos de la madera tardía del anillo de crecimiento previo, pero que existe un cambio gradual en el diámetro de los elementos de vaso del mismo anillo de crecimiento. La porosidad anular de la madera es en la que los elementos de vaso en la madera temprana son más grandes que aquellos de la madera tardía del previo y del mismo anillo de

crecimiento y forman una zona o anillo bien definido y en la cual existe una transición abrupta a la madera tardía del mismo anillo de crecimiento (figura 6.4).

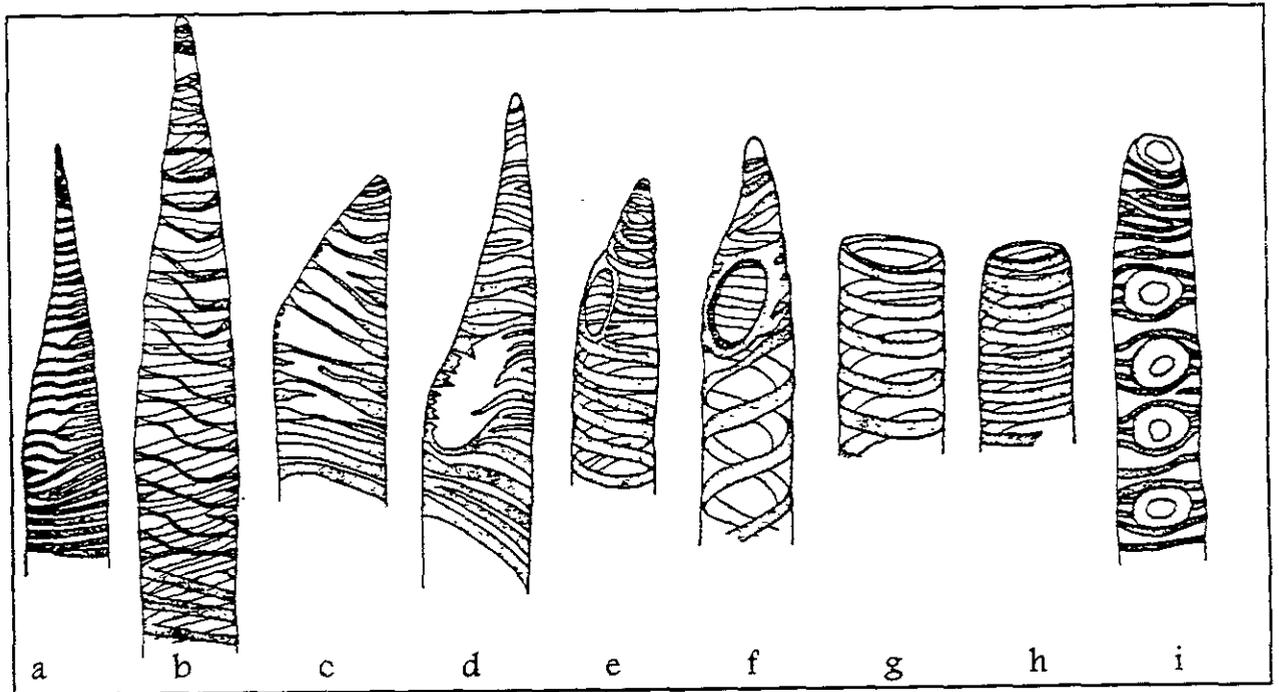


Figura 6.3. a y b. Elementos de vaso engrosados helicoidalmente con platinas de perforación escalariforme. c y d. Elementos de vaso engrosados helicoidalmente mostrando transiciones entre la platina de perforación escalariforme y foraminada. e y f. Elementos de vaso engrosados helicoidalmente con platinas de perforación foraminada. g y h. Elementos de vaso engrosados helicoidalmente con finales truncados. i. Elemento traqueal engrosado helicoidalmente de *Gnetum*, mostrando punteaduras areoladas. (Tomado de Bailey, 1944).

La familia Cornaceae presenta predominantemente porosidad difusa en *Cornus*, *Mastixia*, *Corokia*, *Griselinia* (Adams, 1949; Li y Chao, 1954), *Curtisia* y *Melanophylla* (Adams, 1949). Tres géneros varían de esta condición general, presentando una porosidad semianular; estos géneros son *Kaliphora*, *Helwingia* y *Aucuba* (Adams, 1949), mientras que un cuarto género, *Toricellia* (Adams, 1949; Li y Chao, 1954), presenta poros totalmente anulares. La familia Nyssaceae (*Nyssa*, *Davidia* y *Camptotheca*) presenta porosidad de la madera difusa (Titman, 1949; Li y Chao, 1954).

Garrya presenta porosidad difusa (Li y Chao, 1954). Este carácter se codificó como multiestado desordenado de la siguiente forma:

- 0 = Porosidad difusa
- 1 = Porosidad semianular
- 2 = Porosidad anular

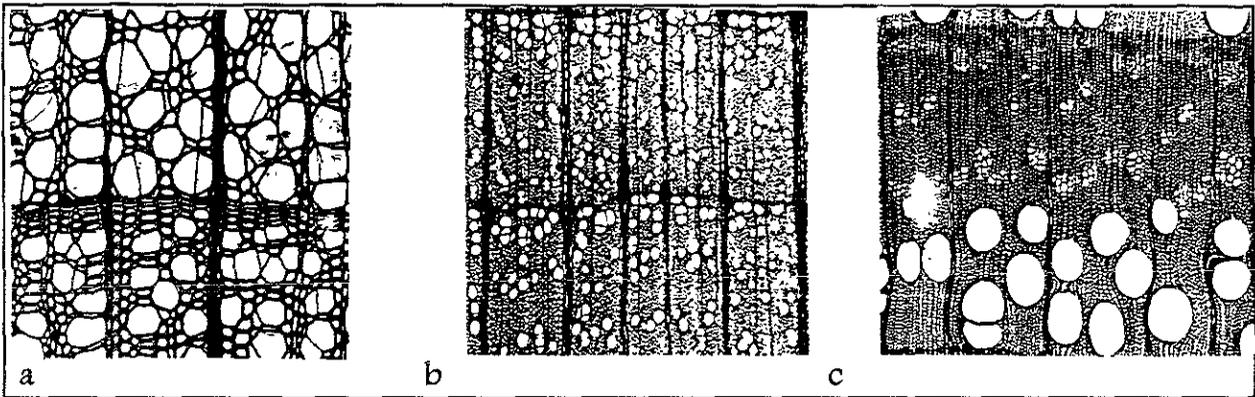


Figura 6.4. Ejemplos de porosidad: a, difusa; b, semianular y c, anular. (Tomado de IAWA, 1989).

Carácter 4. Número de células de espesor que conforman los radios de la madera (>10, 4-10 o 1-3)

Según la IAWA (International Association of Wood Anatomists 1964), un radio es un agregado de células semejante a una cinta, cuyo origen se debe al cambium vascular y el cual se extiende radialmente tanto en el xilema como en el floema.

Cronquist (1981) menciona que tanto la familia Cornaceae, como Nysaceae y Garryaceae presentan radios heterocelulares, es decir, se presentan mezclados los uniseriados y los multiseriados; éstos últimos en Cornaceae están formados por 3 a 8 células de ancho, en Nysaceae tienen de 2 a 4 células de ancho y en Garryaceae presentan de 8 hasta 14 células de ancho.

La IAWA (1989) reconoce cinco categorías para comparar los radios de la madera (figura 6.5), estas son:

- Radios exclusivamente uniseriados
- Radios con 1 a 3 células de ancho
- Radios con 4 a 10 células de ancho
- Radios de más de 10 células de ancho
- Radios con las porciones multiseriadas tan anchas como las porciones uniseriadas.

Tomando como base esta clasificación, la familia Cornaceae quedaría incluida en la categoría de 4 a 10 células de ancho, la familia Garryaceae quedaría incluida en la categoría de más de 10 células de ancho y la familia Nyssaceae en la categoría en donde se presentan de 1 a 3 células de ancho. Se propuso la siguiente codificación:

- 0 = Radios de más de 10 células de ancho
- 1 = Radios de 4-10 células de ancho
- 2 = Radios de 1-3 células de ancho

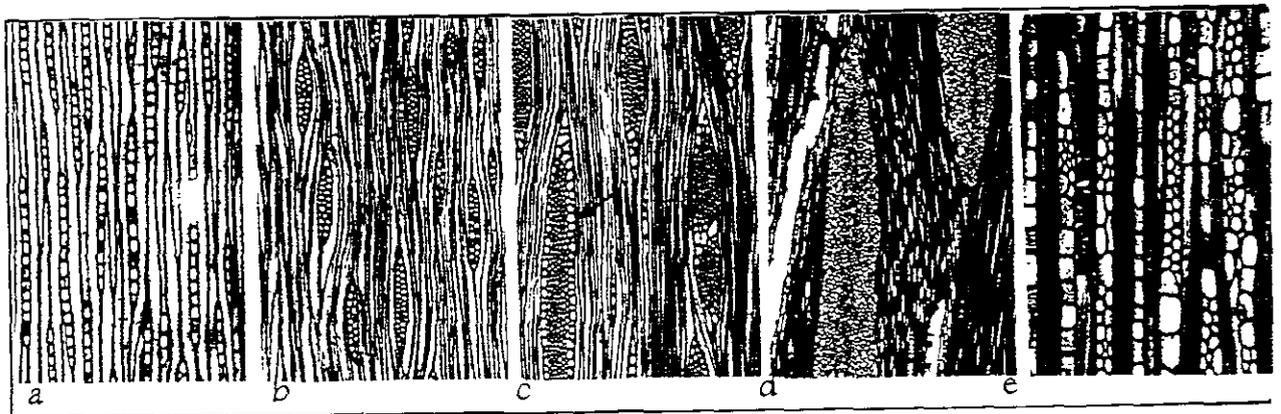


Figura 6.5. a. Radios exclusivamente uniseriados. b. Radios de una a tres células de ancho. c. Radios de 4 a 10 células de ancho. d. Radios de más de 10 células de ancho. e. Radios con la porción multiseriada tan ancha como las porciones uniseriadas (tomado de la IAWA, 1989).

Carácter 5. Tamaño de los elementos de vaso de la madera (medianos vs. grandes)

En el estudio de la anatomía de madera de Cornaceae, Li y Chao (1954) citan los tamaños de los elementos de vaso para los géneros de Cornaceae, además de las familias Garryaceae y Nyssaceae a quienes reconocen cercanamente relacionadas.

La IAWA (1989) estableció tres diferentes categorías para la longitud de los elementos de vaso:

$\leq 350 \mu\text{m}$

350 - 800 μm

$\geq 800 \mu\text{m}$

Con respecto a esta clasificación se tiene que los géneros *Garrya*, *Corokia*, *Melanophylla*, *Toricellia*, *Kaliphora* y *Helwingia* corresponden a la segunda categoría de tamaño (350 - 800 μm) a la que podríamos llamar, con fines prácticos, tamaño mediano de los elementos de vaso.

Los géneros de Nyssaceae (*Nyssa*, *Davidia* y *Camptotheca*) además de *Cornus*, *Mastixia*, *Curtisia*, *Aucuba* y *Griselinia* presentan un tamaño $\geq 800 \mu\text{m}$, presentando elementos de vaso de tamaño grande. La primera categoría de la clasificación de la IAWA ($\leq 350 \mu\text{m}$), no estaría representada por ningún taxón.

Este carácter se codificó como se muestra enseguida:

0 = Elementos de vaso medianos (350 - 800 μm)

1 = Elementos de vaso grandes ($\geq 800 \mu\text{m}$)

Carácter 6. Engrosamientos espirales de los elementos de vaso de la madera (presencia vs. ausencia)

Adams (1949) sostiene que el género *Aucuba* presenta un marcado engrosamiento espiral sobre las paredes de los elementos de vaso. En 1954, Li y Chao citan esta característica también para el género *Griselinia*. Estos autores mencionan que sólo dos taxones ubicados en Cornaceae, *Aucuba* y *Griselinia*, presentan paredes delgadas y elementos de vaso con engrosamientos espirales. Por esta razón tales géneros se han asociado con las familias Araliaceae y/o Caprifoliaceae.

El género *Garrya* también presenta engrosamientos espirales de los elementos de vaso. Este carácter se codificó de la siguiente forma:

0 = Presencia de engrosamientos espirales de los elementos de vaso

1 = Ausencia de engrosamientos espirales de los elementos de vaso

Carácter 7. Longitud de las fibras de la madera (corta vs. mediana)

Li y Chao (1954) estudiaron la variación en este carácter para la familia Cornaceae y familias relacionadas a ésta, como Araliaceae, Garryaceae, Alangiaceae y Caprifoliaceae y reportan la longitud promedio de las fibras de la madera.

La IAWA (1989) propone tres distintas categorías para dividir la longitud de las fibras de la madera:

$\leq 900 \mu\text{m}$

900 - 1600 μm

$\geq 1600 \mu\text{m}$

De acuerdo con esta clasificación, los géneros *Garrya*, *Torriceilia*, *Griselinia* y *Helwingia* presentan fibras cortas, menores o iguales a 900 μm , mientras que la familia Nyssaceae (*Nyssa*, *Davidia* y *Camptotheca*), además de los géneros *Cornus*, *Mastixia*, *Corokia* y *Aucuba* las presentan de tamaño mediano, entre 900 a 1600 μm . Este carácter se desconoce para los géneros *Curtisia*, *Melanophylla* y *Kaliphora*, por lo que se codificó como “?” para estos taxones en la matriz de datos. *Garrya* presenta fibras cortas. Se codificó este carácter de la siguiente manera:

0 = Longitud de las fibras corta ($\leq 900 \mu\text{m}$)

1 = Longitud de las fibras mediana (900 - 1600 μm)

Carácter 8. Filotaxia (hojas opuestas vs. hojas alternas)

En la figura 6.6 se ilustran los estados de carácter para cada taxón. Dentro de la familia Cornaceae, los géneros *Corokia*, *Melanophylla*, *Torriceilia*, *Kaliphora*, *Helwingia* y *Griselinia* presentan hojas alternas. Los géneros *Cornus*, *Curtisia* y *Aucuba* tienen hojas opuestas y el género *Mastixia* tiene tanto hojas alternas como opuestas, motivo por el cual Matthew (1976) separa al género en dos subgéneros, *Manglesia* y *Mastixia* y dentro del género *Mastixia* existen dos series, *Oppositae* y *Alternae*, con base en la filotaxia. En el trabajo de Murrell (1992), donde usa a *Mastixia* como grupo externo a *Cornus*, la presencia de hojas opuestas es un estado apomorfo en *Mastixia*, por lo que se codificó solamente la presencia de hojas opuestas en la matriz de datos de Cornaceae + Nyssaceae. Los géneros de Nyssaceae presentan hojas alternas. *Garrya* presenta hojas opuestas. Este carácter se codificó como se indica enseguida:

0 = Hojas opuestas

1 = Hojas alternas

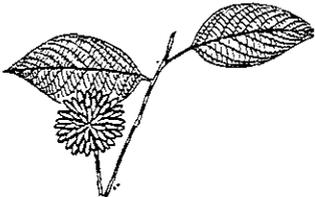
 <p>opuestas</p> <p><i>Garrya elliptica</i> Dougl.</p>	 <p>alternas</p> <p><i>Nyssa sylvatica</i> Marsh.</p>	 <p>alternas</p> <p><i>Davidia involucrata</i> Baill.</p>
 <p>alternas</p> <p><i>Camptotheca acuminata</i> Decne.</p>	 <p>opuestas</p> <p><i>Cornus stolonifera</i> Michx.</p>	 <p>opuestas</p> <p><i>Mastixia trichotoma</i> Blume</p>
 <p>opuestas</p> <p><i>Curtisia faginea</i> Ait.</p>	 <p>alternas</p> <p><i>Corokia macrocarpa</i> Kirk.</p>	 <p>alternas</p> <p><i>Melanophylla crenata</i> Baker</p>

Figura 6.6. Filotaxia de los géneros estudiados en este trabajo.

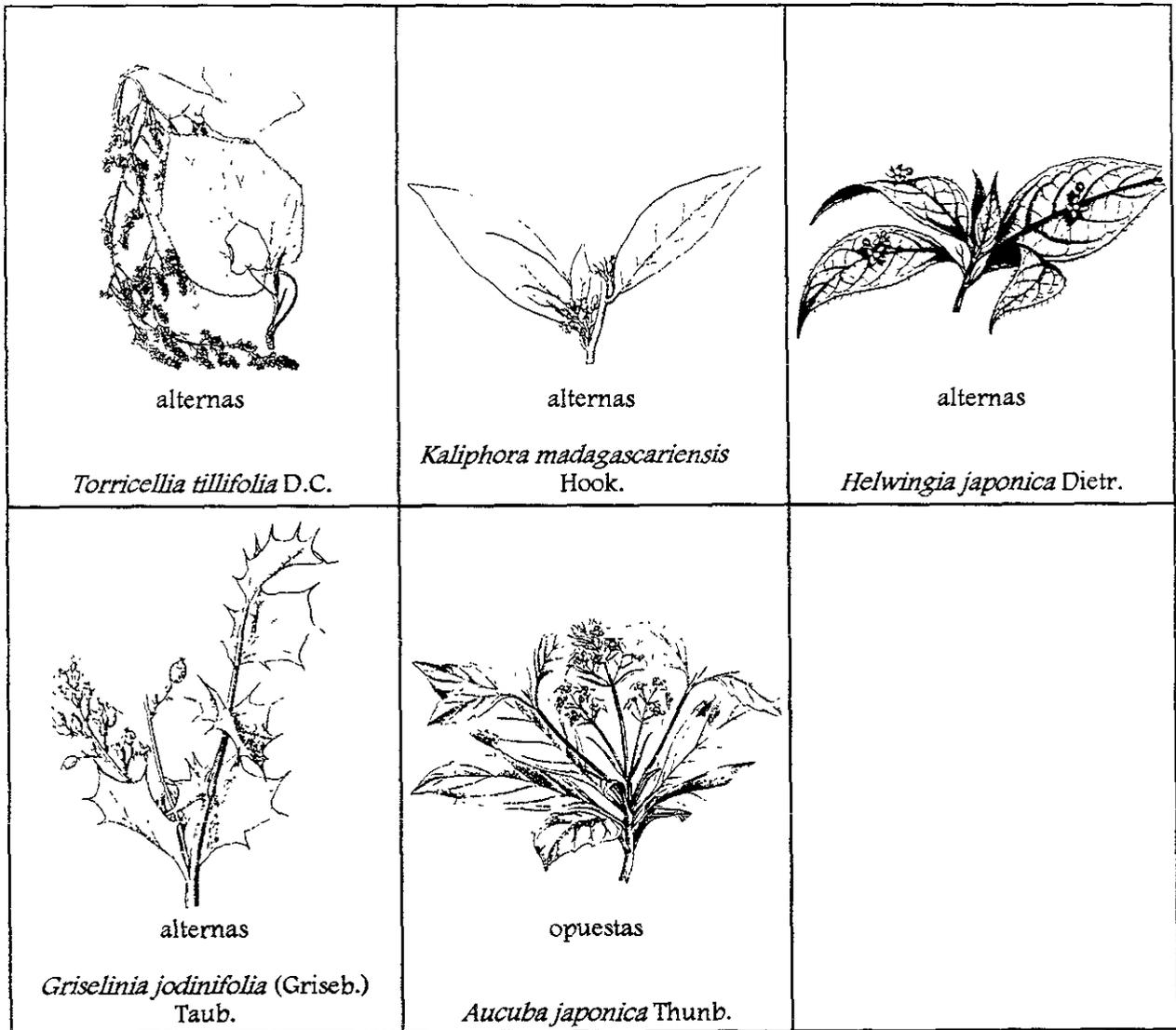


Figura 6.6. Filotaxia de los géneros estudiados en este trabajo (continuación).

Carácter 9. Tipos de tricomas sobre el envés de las hojas (simples vs. en forma de T)

Metcalfe y Chalk (1979) citan la existencia de tricomas unicelulares en forma de T en el género *Cornus*. Por su parte, Eyde (1988) los cita para *Cornus* y *Mastixia* (fig. 6.7). Aunque *Corokia* también presenta tricomas en forma de T, éstos son de dos células, por lo que este estado de carácter no es homólogo al anterior. Este autor menciona la existencia de tricomas parecidos en el género *Alangium*, que se ha considerado cercanamente relacionado a Cornaceae, aunque sugiere que no son homólogos, pues en *Cornus* y *Mastixia*, los extremos tienen el mismo tamaño y en *Alangium* éstos son de diferente tamaño. Eyde (1988) piensa que este carácter es muy importante en Cornaceae, pues considera que es uno de los caracteres que las definen como grupo monofilético. Esta característica está ausente en la familia Nyssaceae y en los géneros *Curtisia*, *Corokia*, *Melanophylla*, *Torricellia*, *Kaliphora*, *Helwingia*, *Griselinia* y *Aucuba*, que presentan tricomas simples, de igual manera que el grupo externo *Garrya*. Este carácter se codificó como sigue:

0 = Tricomas simples

1 = Tricomas en forma de T

Carácter 10. Diferenciación de la empalizada del mesófilo de la hoja (bien diferenciada vs. poco diferenciada)

Metcalfe y Chalk (1979) observan un mesófilo de la hoja con una empalizada poco diferenciada en los géneros *Torricellia*, *Kaliphora* y *Helwingia*. En *Cornus*, *Mastixia*, *Curtisia*, *Corokia*, *Melanophylla*, *Aucuba* y *Griselinia*, la empalizada está bien diferenciada, al igual que en Nyssaceae (*Nyssa*, *Davidia* y *Camptotheca*) y en *Garrya*, el grupo externo. Este carácter se codificó de la siguiente manera:

O = Empalizada bien diferenciada

I = Empalizada poco diferenciada

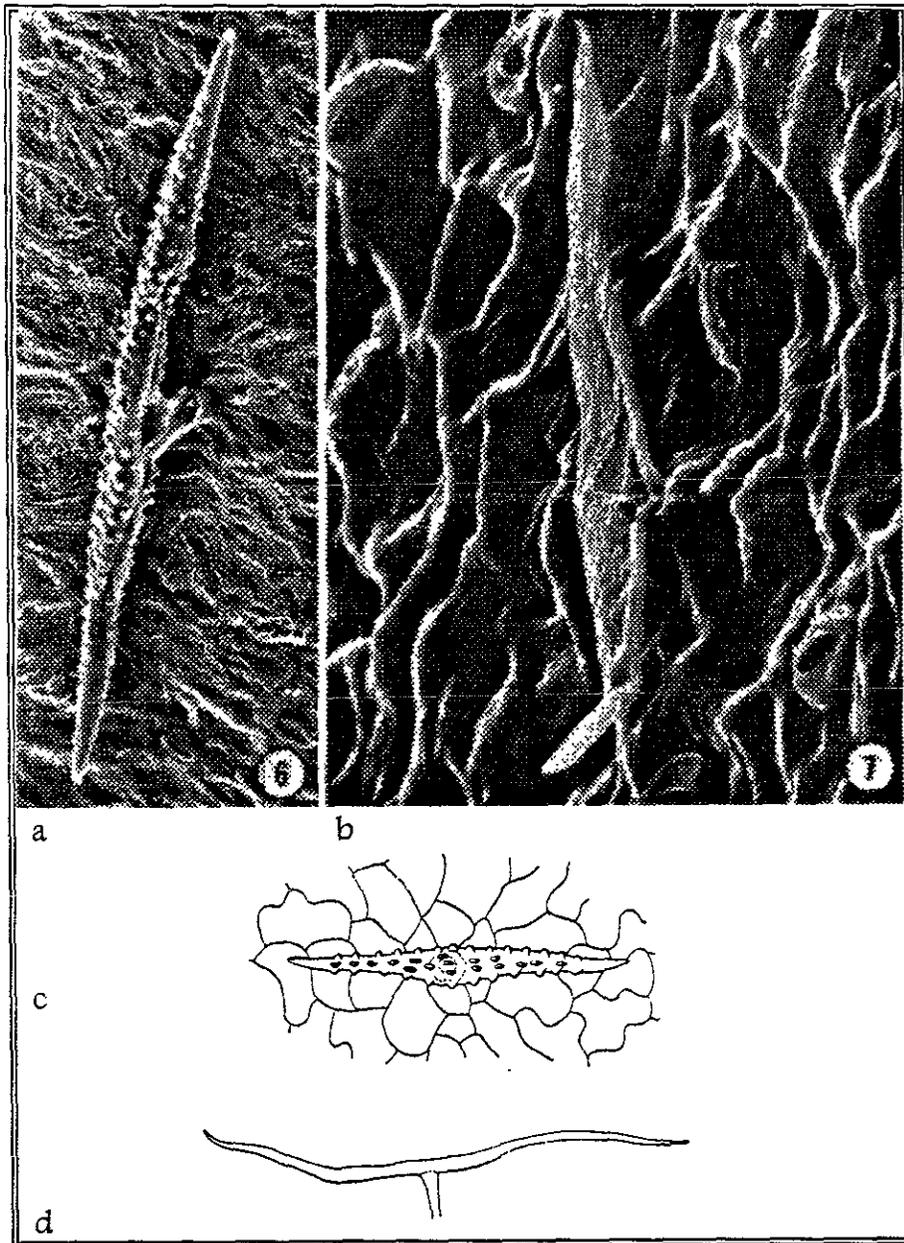


Figura 6.7. Tricomas unicelulares en forma de T para a) *Cornus alternifolia*, b) *Mastixia trichotoma*, c) *Cornus sp.* y d) *Corokia sp.* En esta última son de dos células. (Tomado de Eyde, 1988 (a y b) y Metcalfe y Chalk, 1979 (c y d).

Carácter 11. Número de capas de la empalizada del mesófilo de la hoja (varias capas vs. una capa)

Metcalf y Chalk (1979) además de distinguir si existe diferenciación en el número de capas que existen en la empalizada, citan que algunos géneros presentan una sola capa de células, como *Nyssa*, *Davidia Camptotheca* y *Curtisia*, mientras que otros tienen más de una capa, como *Cornus*, *Mastixia*, *Corokia*, *Melanophylla*, *Torricellia*, *Kaliphora*, *Helwingia*, *Griselinia*, *Aucuba* y el grupo externo *Garrya*. Se codificó este carácter como se muestra enseguida:

0 = Varias capas de células de empalizada

1 = Una sola capa de células de empalizada

Carácter 12. Tipo de estomas (paracíticos vs. anomocíticos)

Los estomas pueden estar rodeados por células epidérmicas ordinarias (anomocíticos) o por dos o más células subsidiarias morfológicamente distintas de las otras células epidérmicas (paracíticos, tetracíticos, anisocíticos, diacíticos, actinocíticos y otros tipos). Los estomas paracíticos son los más primitivos (Baranova, 1972). Se considera que todos los otros tipos, incluyendo el tipo anomocítico, el que está desprovisto de células subsidiarias, son derivados. En este trabajo cuando se habla de tipo de estomas se hace referencia al arreglo que guardan éstos con respecto a las células subsidiarias.

Metcalf y Chalk (1979) y Cronquist (1981) citan la existencia de estomas paracíticos en la familia Nyssaceae. Todos los géneros de Cornaceae poseen estomas anomocíticos, confinados al envés de la hoja (Metcalf y Chalk, 1979). *Garrya* presenta estomas paracíticos (Cronquist, 1981). Se codificó este carácter de la siguiente manera:

0 = Estomas paracíticos

1 = Estomas anomocíticos

Carácter 13. Esclereidas en mesófilo de la hoja (presencia vs. ausencia)

Dentro del tejido parenquimatoso de algunas especies, se pueden presentar células con paredes gruesas. Si éstas son de forma alargada, se llaman fibras y si son poligonales, pueden ser esclereidas o idioblastos. Las esclereidas pueden presentarse aisladas o en grupos (Esau, 1976). Metcalfe y Chalk (1979) citan la presencia de esclereidas en el mesófilo de *Griselinia* y *Mastixia*. En las nisáceas no se presentan esclereidas en mesófilo ni en el resto de las cornáceas. En el género *Garrya* sí están presentes. La codificación que se propuso para este carácter fue la siguiente:

0 = Presencia de esclereidas en mesófilo

1 = Ausencia de esclereidas en mesófilo

Carácter 14. Posición de la inflorescencia (axilar, terminal o epífila)

La figura 6.8 muestra los diferentes estados de carácter en los taxones analizados. Las inflorescencias de tipo terminal son las más ampliamente distribuidas en los géneros de Cornaceae; están presentes en *Cornus*, *Mastixia*, *Curtisia*, *Melanophylla*, *Toricellia* y *Aucuba* (Wangerin, 1910; Hutchinson, 1969). En *Davidia* y *Camptotheca* también son terminales. Las inflorescencias de tipo axilar se encuentran en *Corokia*, *Kaliphora*, *Griselinia* y *Nyssa* (Wangerin, 1910; Hutchinson, 1969).

El género *Helwingia* es el único dentro de Cornaceae que presenta una inflorescencia epífila, es decir, nace sobre la vena media de la hoja y se desarrolla sobre ella. Hara y Kurosawa (1975) consideran que la característica de presentar una inflorescencia epífila lo convierte en un género considerablemente diferente de los otros

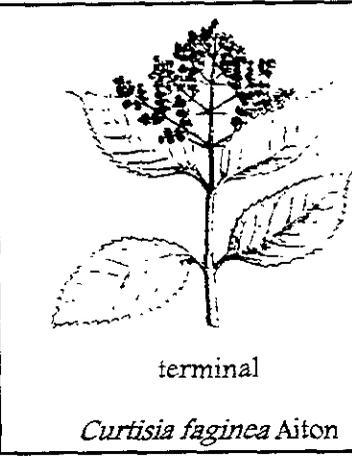
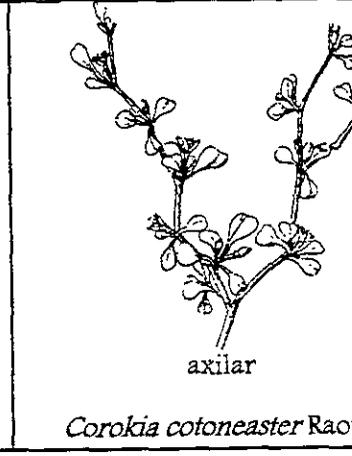
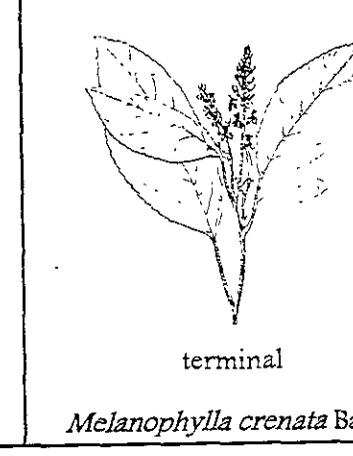
 <p>axilar</p> <p><i>Garrya wrightii</i> Torr.</p>	 <p>axilar</p> <p><i>Nyssa ogeche</i> Marsh.</p>	 <p>terminal</p> <p><i>Davidia involucreta</i> Baill.</p>
 <p>terminal</p> <p><i>Camptotheca acuminata</i> Decne.</p>	 <p>terminal</p> <p><i>Cornus disciflora</i> Moc. et Sessé ex DC.</p>	 <p>terminal</p> <p><i>Mastixia pentandra</i> Bl. ssp. <i>cambodiana</i> Pierre</p>
 <p>terminal</p> <p><i>Curtisia faginea</i> Aiton</p>	 <p>axilar</p> <p><i>Corokia cotoneaster</i> Raoul.</p>	 <p>terminal</p> <p><i>Melanophylla crenata</i> Baker</p>

Figura 6.8. Posición de la inflorescencia de los géneros estudiados en este trabajo.

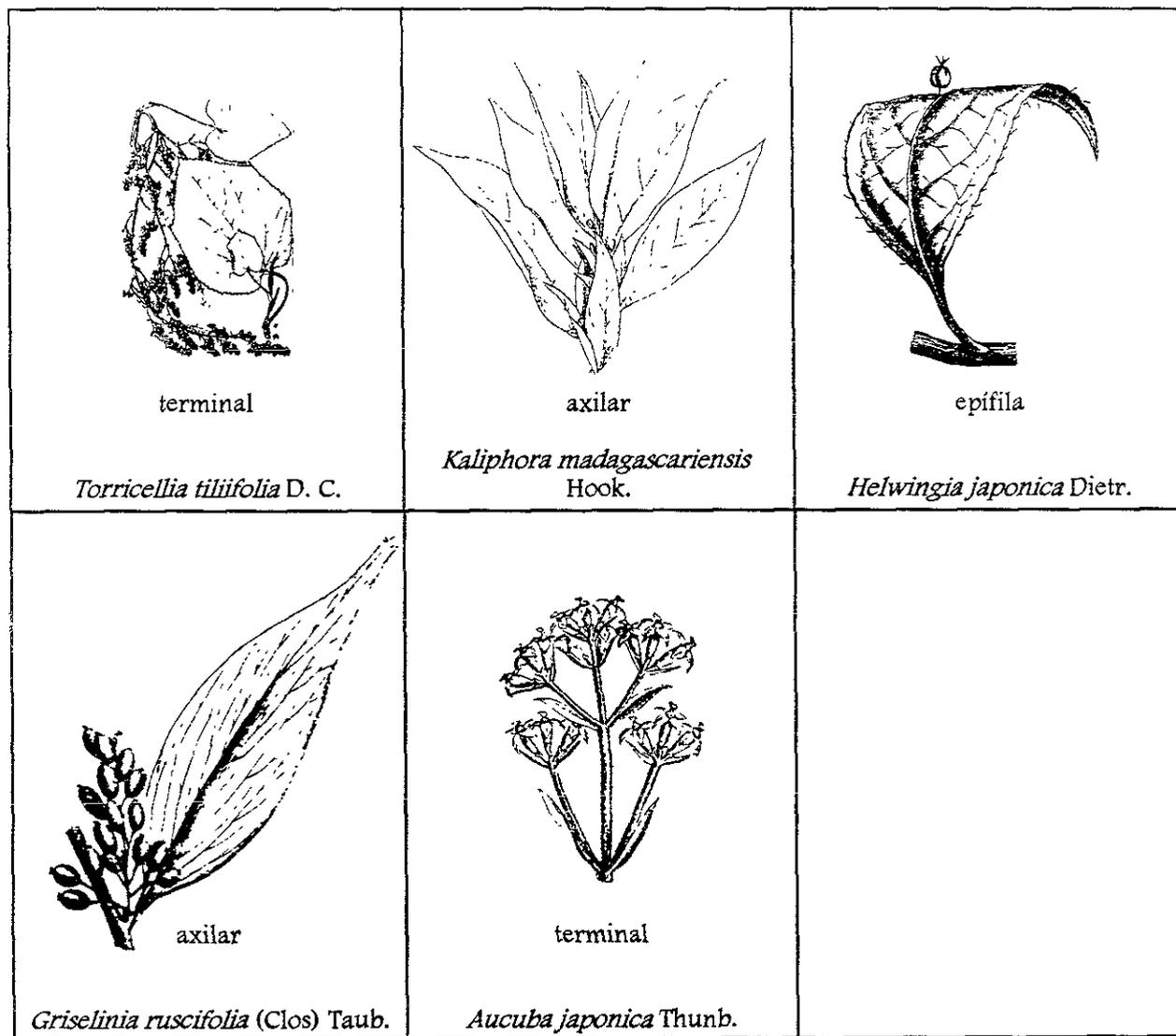


Figura 6.8. Posición de la inflorescencia de los géneros estudiados en este trabajo (continuación).

miembros de Cornaceae. Este género algunas veces ha sido considerado como una familia independiente, Helwingiaceae (Li y Chao, 1954) o algunas veces como un miembro de la familia Araliaceae (Bentham y Hooker, 1867; Hutchinson, 1942, 1969, 1973; Eyde, 1967). El género *Garrya* presenta inflorescencias axilares. Este carácter se codificó como desordenado de la siguiente manera:

- 0 = Inflorescencia axilar
- 1 = Inflorescencia terminal
- 2 = Inflorescencia epífila

Carácter 15. Tipo de inflorescencia (indeterminada vs. determinada)

La figura 6.9 ejemplifica los dos grandes grupos de inflorescencias, las determinadas y las indeterminadas. De acuerdo con el tipo de inflorescencia presente en los géneros estudiados se realizó la agrupación en estos dos grupos de inflorescencia. La familia Nyssaceae, además de los géneros *Cornus*, *Mastixia*, *Curtisia*, *Helwingia* y *Aucuba* presentan inflorescencias determinadas; mientras que *Garrya*, *Corokia*, *Melanophylla*, *Toricellia*, *Kaliphora* y *Griselinia* presentan inflorescencias indeterminadas. La codificación que se propuso fue la siguiente:

- 0 = Inflorescencia indeterminada
- 1 = Inflorescencia determinada

Carácter 16. Relación androceo: perianto o perigonio (estambres isómeros al perianto o perigonio vs. estambres no isómeros al perianto o perigonio)

En la familia Cornaceae se presenta el mismo número de estambres que de las partes del perianto. Los estambres siempre están dispuestos de manera alterna con los pétalos. En

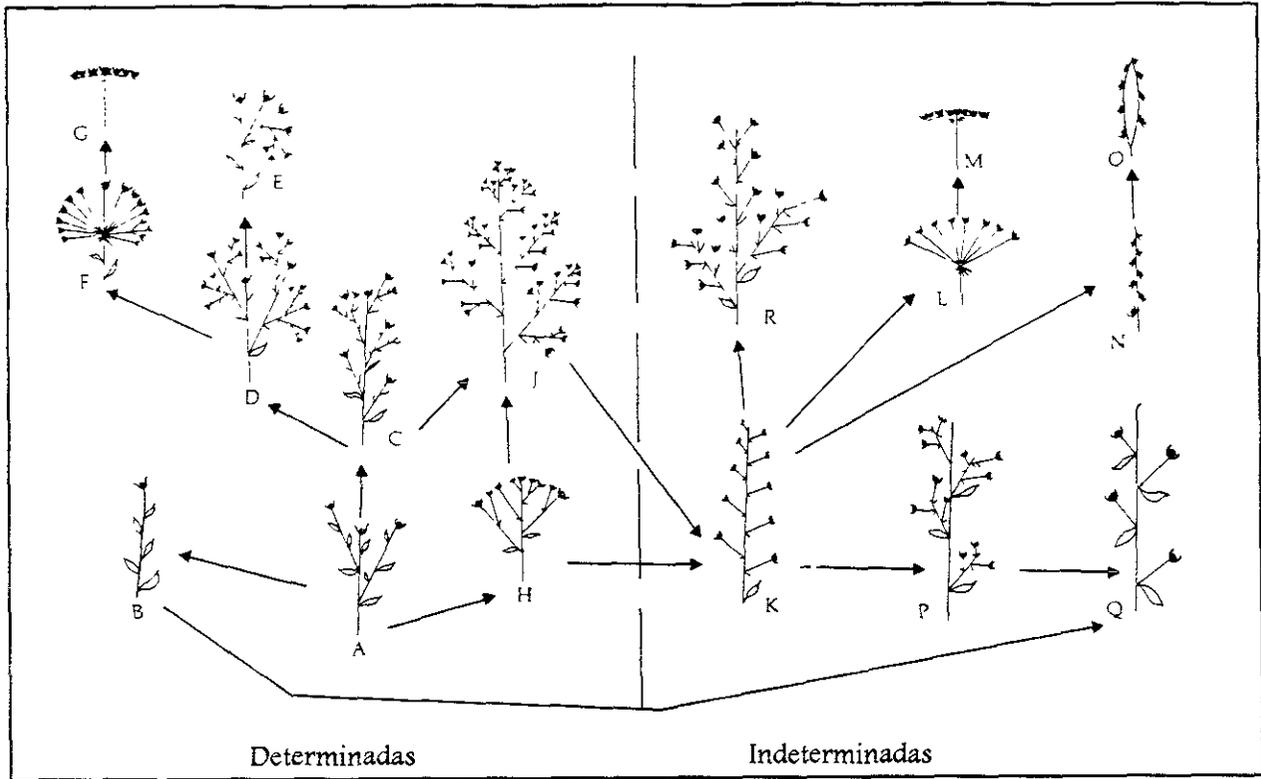


Figura 6.9. Ejemplos de inflorescencias determinadas e indeterminadas y sus tendencias evolutivas. A) cima con hojas, B) flor terminal solitaria, C) pleiocasio, D) dicasio compuesto, E) cima helicoidal, F) dicasio umbeliforme, G) dicasio capitado, H, J) parículas, K) racimo, L) umbela, M) capítulo, N) espiga, O) espádice, P) racimos axilares, Q) flores axilares solitarias, R) racimo compuesto. (Tomado de Takhtajan, 1991).

este caso, se tiene una diferenciación entre pétalos y sépalos y, por lo tanto, se puede hablar de la relación androceo: perianto. En la familia Nyssaceae se presentan estambres dispuestos en dos series y por lo tanto estos no son isómeros al perianto. El género *Garrya* presenta el mismo número de estambres que de tépalos, pues *Garrya* no presenta una diferenciación en pétalos y sépalos. En este caso particular, se hace referencia a la relación androceo: perigonio. Este último término se emplea cuando no existe una diferenciación en pétalos y sépalos. Este carácter se codificó como sigue:

0 = Estambres no isómeros al perianto o perigonio

1 = Estambres isómeros al perianto o perigonio

Carácter 17. Presencia de perianto vs. perigonio

Como se mencionó anteriormente, el género *Garrya* presenta perigonio y es el único dentro de los géneros considerados que presenta tépalos. El género *Davidia* carece tanto de pétalos como de sépalos o tépalos, sólo posee un par de brácteas de tipo petaloide que rodean la inflorescencia estaminada. Por lo tanto, en este caso se codificó como NC (no comparable) para el caso de *Davidia*. Todos los demás géneros presentan una diferenciación en pétalos y en sépalos, por lo que presentan perianto. Este carácter se codificó de la siguiente manera:

Presencia de perianto = 0

Presencia de perigonio = 1

Carácter 18. Tipo de estivación de los verticilos florales (valvada vs. imbricada)

Los géneros *Nyssa*, *Camptotheca*, *Melanophylla* y *Griselinia* presentan verticilos florales con estivación imbricada, mientras que *Cornus*, *Mastixia*, *Curtisia*, *Corokia*, *Toricellia*, *Kaliphora*, *Helwingia* y *Aucuba* la presentan valvada (Wangerin, 1910; Hutchinson, 1969; Cronquist, 1981). *Davidia* tiene una flor muy peculiar, sin pétalos, ni sépalos (Wangerin, 1910), por lo que se codificó como un carácter no comparable (NC). *Garrya* presenta los verticilos florales con estivación valvada (Wangerin, 1910; Hutchinson, 1969; Cronquist, 1981). La codificación para este carácter fue como se muestra enseguida:

0 = Estivación de los verticilos florales valvada

1 = Estivación de los verticilos florales imbricada

Carácter 19. Tipo de anteras (basifijas vs. dorsifijas)

Las anteras de tipo dorsifijo son las más comúnmente encontradas en la familia Cornaceae; los únicos géneros que presentan anteras basifijas son *Melanophylla*, *Toricellia* y *Kaliphora* (Wangerin, 1910; Hutchinson, 1969). La familia Nyssaceae también presenta anteras dorsifijas. *Garrya* presenta anteras basifijas (Wangerin, 1910; Hutchinson, 1969), por lo que se codificó como sigue:

0 = Anteras basifijas

1 = Anteras dorsifijas

Carácter 20. Tipo de ornamentación de la exina del polen (lisa, granular, estriada o reticulada)

Chao (1954) realiza un estudio comparativo sobre la morfología del polen en la familia Cornaceae y familias relacionadas, por ejemplo Garryaceae, Nyssaceae y Alangiaceae. El autor considera a Helwingiaceae y Torricelliaceae como familias separadas de Cornaceae, pero cercanamente relacionadas. La familia Nyssaceae tiene exina granular, al igual que los géneros *Mastixia*, *Helwingia*, *Griselinia*, *Corokia* y *Cornus*, mientras *Melanophylla*, *Kaliphora* y *Aucuba* presentan exina de tipo reticulada. *Curtisia* y *Toricellia* presentan exina totalmente lisa. *Garrya* presenta una exina de tipo estriado. La figura 6.10 ejemplifica cada uno de estos estados de carácter. Este carácter se codificó como multiestado desordenado de la siguiente manera:

0 = Exina estriada

1 = Exina granular

2 = Exina lisa

3 = Exina reticulada

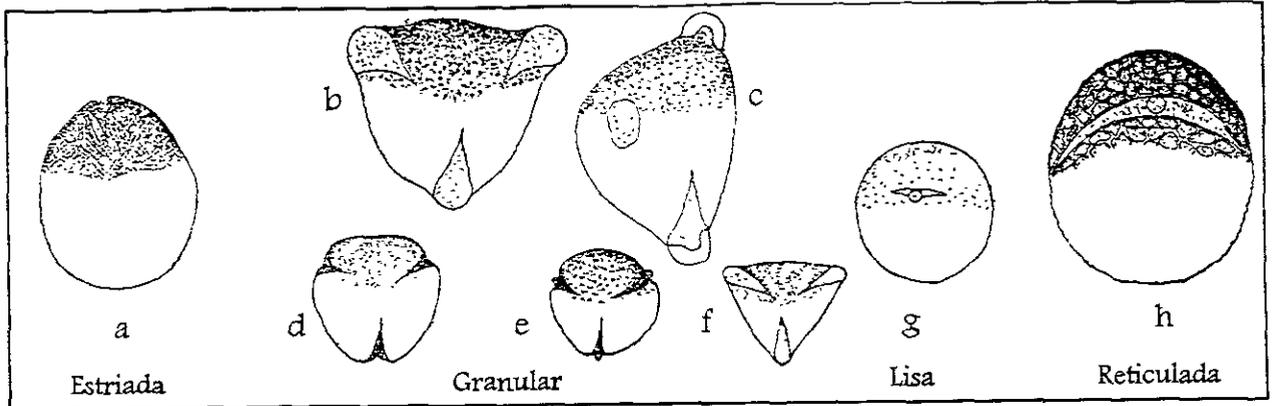


Figura 6.10. Diferentes tipos de ornamentación de la exina del polen que presentan algunos de los taxones estudiados. a) *Garrya*, b) *Davidia*, c) *Camptotheca*, d) *Cornus*, e) *Griselinia*, f) *Helwingia*, g) *Toricellia*, h) *Aucuba*. (Tomado de Chao, 1954).

Carácter 21. Granos de polen con endoaberturas en forma de H (ausencia vs. presencia)

Ferguson e Hideux (1978) mencionan que la familia *Cornaceae sensu lato* es un grupo heterogéneo, tanto macromorfológica como palinológicamente. Estos autores compararon la morfología del polen de los géneros ubicados en *Cornaceae* por Wangerin (1910) y por Hutchinson (1969) con géneros del “complejo saxifragáceo”. Varios autores han sugerido afinidades con este grupo, especialmente con referencia al género *Corokia* el cual ha sido ubicado en *Cornaceae* por Wangerin (1910), Melchior (1964) y Hutchinson (1969), y en *Escalloniaceae* por Thorne (1983) y Airy-Shaw (1972). *Corokia* tiene polen con algunas características similares a *Cornus*, pero también muestra una estrecha semejanza con *Argophyllum* J.R. Forst. & G. Forst. y *Cuttsia* F. Muell., lo que sugiere una relación con *Escalloniaceae*, familia a la que pertenecen. Entre los caracteres que apoyan esta relación está la presencia de endoaberturas en forma de H en los granos de polen, junto con un adelgazamiento de la endexina y lamelación asociada en la región de la abertura en el género *Curtisia* (Ferguson y Hideux, 1978). Eyde (1988) menciona que esta característica está presente también en el género *Mastixia*. Ninguno de los otros géneros de *Cornaceae* poseen esta característica.

La familia Nyssaceae y el género *Garrya* no presentan este tipo de aberturas. La codificación para este carácter fue la siguiente:

0 = Polen sin aberturas en forma de H

1 = Polen con aberturas en forma de H

Carácter 22. Número de óvulos por lóculo (dos óvulos vs. un óvulo)

Cronquist (1981) usa el carácter de número de óvulos por lóculo para separar a la familia Garryaceae (dos óvulos por lóculo) del resto de las familias que considera parte de Cornales. Tanto Nyssaceae como Cornaceae presentan un óvulo solitario en cada uno de los lóculos. Este carácter se codificó como sigue:

0 = Dos óvulos por lóculo

1 = Un óvulo por lóculo

Carácter 23. Tipo de nucela de los óvulos (crasinucelados vs. tenuinucelados)

Rao (1972; en Eyde, 1988) describe a los óvulos de los géneros *Nyssa* y *Camptotheca* como tenuinucelados. Todos los géneros de Cornaceae presentan óvulos crasinucelados, al igual que el género *Davidia*. *Garrya* presenta óvulos crasinucelados. Se codificó esta característica como se muestra enseguida:

0 = Óvulos crasinucelados

1 = Óvulos tenuinucelados

Carácter 24. Tipo de haces vasculares en los óvulos (centrales vs. transeptales)

Eyde (1988) opina que los haces transeptales *versus* haces centrales a los óvulos son una característica muy importante para diferenciar a las verdaderas Cornaceae, que según este autor son los géneros *Nyssa*, *Davidia*, *Camptotheca*, *Cornus* y *Mastixia*. En estos taxones está presente la característica transeptal. *Melanophylla* y *Torriceilia* también comparten esta característica. El grupo externo *Garrya* presenta haces centrales, al igual que el resto de los géneros. Esta característica se codificó como sigue:

0 = Haces vasculares centrales en los óvulos

1 = Haces vasculares transeptales en los óvulos

Carácter 25. Tipo de rafe (dorsal vs. ventral)

De acuerdo con Harms (1898), los géneros *Mastixia* y *Curtisia* tienen semillas con rafe ventral, mientras que las demás Cornaceae (*Cornus*, *Corokia*, *Melanophylla*, *Torriceilia*, *Kaliphora*, *Helwingia*, *Griselinia* y *Aucuba*) las presentan con rafe dorsal. Nyssaceae presenta un rafe ventral y el género *Garrya* tiene rafe dorsal (Harms, 1898). Este carácter se codificó así:

0 = Rafe dorsal

1 = Rafe ventral

Carácter 26. Placentación (parietal vs. axial)

En Cornaceae la condición predominante es la presencia de placentación axial (Zomlefer, 1994). Solamente *Aucuba* presenta placentación de tipo parietal, al igual que *Garrya* (Constance, 1961). La familia Nyssaceae tiene placentación axial (Constance, 1961). Se codificó esta característica como sigue:

0 = Placentación parietal

1 = Placentación axial

Carácter 27. Tipo de fruto (baya, drupa o sámara)

La mayoría de las Cornaceae tienen un fruto drupáceo, a excepción de *Griselinia* y *Aucuba* que presentan una baya (Wangerin, 1910; Hutchinson, 1969; Cronquist, 1981). En *Davidia* y *Nyssa* se presenta drupa, pero en *Camptotheca* se presenta una sámara (Wangerin, 1910; Hutchinson, 1969; Cronquist, 1981). En el grupo externo, *Garrya* se presenta una baya (Wangerin, 1910; Hutchinson, 1969; Cronquist, 1981), por lo que se codificó como multiestado desordenado de la siguiente manera:

0 = Baya

1 = Drupa

2 = Sámara

Carácter 28. Valvas de germinación en las semillas (ausencia vs. presencia)

Eyde (1988) cita la presencia de valvas al momento de la germinación en los géneros *Cornus*, *Mastixia* y *Melanophylla*, además de *Nyssa*, *Davidia* y *Camptotheca* de la familia Nyssaceae. El resto de los géneros y *Garrya* carecen de estas valvas de germinación. Este carácter se codificó como sigue:

0 = Ausencia de valvas de germinación

1 = Presencia de valvas de germinación

Carácter 29. Tipo de desarrollo del endospermo (nuclear vs. celular)

Todos los géneros de Cornaceae presentan un endospermo celular, al igual que *Davidia*, mientras que *Nyssa*, *Camptotheca* y *Garrya* presentan un endospermo de tipo nuclear (Cronquist, 1981). Esta característica se codificó como se muestra enseguida:

0 = Desarrollo del endospermo nuclear

1 = Desarrollo del endospermo celular

CARÁCTER/TAXÓN	<i>Garrya</i>	<i>Nyssa</i>	<i>Davidia</i>	<i>Campylotheca</i>	<i>Cornus</i>	<i>Mastixia</i>	<i>Curtisia</i>	<i>Corekia</i>	<i>McLanophylla</i>	<i>Toricollia</i>	<i>Kaliphora</i>	<i>Helwingia</i>	<i>Griselinia</i>	<i>Aucuba</i>
Anatomía nodal mad. 1	trilac.	trilac.	trilac.	trilac.	trilac.	trilac.	trilac.	trilac.	trilac.	trilac.	trilac.	unilac.	multifl.	trilac.
Perf. elem. de vaso 2	escolar.	escolar.	escolar.	escolar.	escolar.	escolar.	escolar.	escolar.	esc. y sim.	simples	simples	escolar.	escolar.	escolar.
Tipo de porosidad 3	difusa	difusa	difusa	difusa	difusa	difusa	difusa	difusa	difusa	anular	semian.	semian.	difusa	semian.
No. céls. de los rayos 4	> 10	1-3	1-3	1-3	4-10	4-10	4-10	4-10	4-10	4-10	4-10	4-10	4-10	4-10
Tamaño elem. de vaso 5	medianos	grandes	grandes	grandes	grandes	grandes	grandes	medianos	medianos	medianos	medianos	medianos	grandes	grandes
Pres. de engros. espir. 6	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
Long. fibras madera 7	corta	mediana	mediana	mediana	mediana	mediana	?	mediana	?	corta	?	corta	corta	mediana
Filotaxia 8	opuestas	alternas	alternas	alternas	opuestas	opuestas	opuestas	alternas	alternas	alternas	alternas	alternas	alternas	opuestas
Tipos de tricomas 9	simples	simples	simples	simples	en forma de T	en forma de T	simples	simples	simples	simples	simples	simples	simples	simples
Dif. de la empalizada 10	bien	bien	bien	bien	bien	bien	bien	bien	bien	poco	poco	poco	bien	bien
No. capas empalizada 11	varias	una	una	una	varias	varias	una	varias	varias	varias	varias	varias	varias	varias
Tipo de estomas 12	parac.	parac.	parac.	parac.	anomoc.	anomoc.	anomoc.	anomoc.	anomoc.	anomoc.	anomoc.	anomoc.	anomoc.	anomoc.
Escler. mes. de hoja 13	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-
Posición de la infl. 14	axilar	axilar	terminal	terminal	terminal	terminal	terminal	axilar	terminal	terminal	axilar	epifila	axilar	terminal
Tipo de inflor. 15	indeter.	deter.	deter.	deter.	deter.	deter.	deter.	indeter.	indeter.	indeter.	indeter.	deter.	indeter.	deter.

Cuadro 6.2. Matriz básica de datos para Cornaceae + Nyssaceae, con *Garrya* como grupo externo.

CARÁCTER/VARXÓN	<i>Garrya</i>	<i>Nyssa</i>	<i>Davidia</i>	<i>Campthoeca</i>	<i>Cornus</i>	<i>Mastixia</i>	<i>Curtisia</i>	<i>Corylia</i>	<i>Melanophylla</i>	<i>Tortellia</i>	<i>Kaliphora</i>	<i>Helwingia</i>	<i>Gitchellia</i>	<i>Aucuba</i>
Estam. isómer. per. o perigonio 16	si	no	NC	no	si	si	si	si	si	si	si	si	si	si
Pres. perian. vs. perig. 17	perig.	perian.	NC	perian.	perian.	perian.	perian.	perian.	perian.	perian.	perian.	perian.	perian.	perian.
Tipo de Estivación 18	valvada	imbric.	NC	imbric.	valvada	valvada	valvada	valvada	imbric.	valvada	valvada	valvada	imbric.	valvada
Tipo de anteras 19	basifijas	dorsif.	dorsif.	dorsif.	dorsif.	dorsif.	dorsif.	dorsif.	basifijas	basifijas	basifijas	dorsif.	dorsif.	dorsif.
Ornam. del polen 20	estrinda	granular	granular	granular	granular	granular	lisa	granular	reticulada	lisa	reticulada	granular	granular	reticulada
Endosbenturas en forma de II del polen 21	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-
No. óvulos p/ loculo 22	dos	uno	uno	uno	uno	uno	uno	uno	uno	uno	uno	uno	uno	uno
Tipo de nucela de los óvulos 23	crasin.	tenuin.	crasin.	tenuin.	crasin.	crasin.	crasin.	crasin.	crasin.	crasin.	crasin.	crasin.	crasin.	crasin.
Tipo de haces de ov. 24	centrales	transcp.	transcp.	transcp.	transcp.	transcp.	centrales	centrales	transcp.	transcp.	centrales	centrales	centrales	centrales
Tipo de raíz 25	dorsal	ventral	ventral	ventral	dorsal	ventral	ventral	dorsal	dorsal	dorsal	dorsal	dorsal	dorsal	dorsal
Placentación 26	parietal	axilar	axilar	axilar	axilar	axilar	axilar	axilar	axilar	axilar	axilar	axilar	axilar	parietal
Tipo de fruto 27	baya	drupa	drupa	strawberry	drupa	drupa	drupa	drupa	drupa	drupa	drupa	drupa	baya	baya
Pres. de valv. germ. 28	-	+	+	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-
Tipo de des. endosp. 29	nuclear	nuclear	celular	nuclear	celular	celular	celular	celular	celular	celular	celular	celular	celular	celular

Cuadro 6.2. Matriz básica de datos para Cornaceae + Nyssaceae, con *Garrya* como grupo externo (continuación).

CAR. VAX.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
<i>Garrya</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nyssa</i>	0	0	0	2	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0
<i>Davidia</i>	0	0	0	2	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	?	?	?	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
<i>Camplotheca</i>	0	0	0	2	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	2	1	0
<i>Cornus</i>	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1
<i>Mastixia</i>	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>Curtisia</i>	0	0	0	1	1	1	?	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	2	1	1	0	0	1	1	1	0	1
<i>Corokia</i>	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1
<i>Melanophylla</i>	0	1	0	1	0	1	?	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	3	0	1	0	1	0	1	1	1	1
<i>Tortecilla</i>	0	2	2	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	2	0	1	0	1	0	1	1	0	1
<i>Kaliphora</i>	0	2	1	1	0	1	?	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	3	0	1	0	0	0	1	1	0	1
<i>Holwingia</i>	2	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	2	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1
<i>Grisebinia</i>	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1
<i>Atcuba</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	3	0	1	0	0	0	0	0	0	1

Cuadro 6.3. Matriz polarizada de datos para Cornaceae + Nyssaceae, con *Garrya*, como grupo externo.

6.2. Análisis adicional con *Alangium* como grupo externo

Se realizó un análisis adicional con Alangiaceae como grupo externo. Enseguida se describe el tipo de codificación usado para aquellos casos en los que los estados presentes sean diferentes de los de Garryaceae.

Carácter 2. Tipo de platina de perforación en los elementos de vaso de la madera

- 0 = Platina de perforación simple
- 1 = Platina de perforación escalariforme + simple
- 2 = Platina de perforación escalariforme

Carácter 4. Número de series de células de espesor que conforman los rayos de la madera

- 0 = Rayos de 4-10 series de células de ancho
- 1 = Rayos de 1-3 series de células de ancho

Carácter 8. Filotaxia

- 0 = Hojas alternas
- 1 = Hojas opuestas

Carácter 11. Número de capas de la empalizada del mesófilo de la hoja

- 0 = Una capa de células de la empalizada
- 1 = Varias capas de células de la empalizada

Carácter 12. Tipo de estomas

- 0 = Estomas anomocíticos
- 1 = Estomas paracíticos

Carácter 13. Esclereidas en mesófilo de la hoja

- 0 = Ausencia de esclereidas en mesófilo
- 1 = Presencia de esclereidas en mesófilo

Carácter 15. Tipo de inflorescencia

- 0 = Inflorescencia determinada
- 1 = Inflorescencia indeterminada

Carácter 16. Relación androceo: perianto o perigonio

- 0 = Estambres no isómeros al perianto o perigonio
- 1 = Estambres isómeros al perianto o perigonio

Carácter 20. Tipo de ornamentación de la exina del polen

- 0 = Exina reticulada
- 1 = Exina granular
- 2 = Exina lisa

Carácter 24. Tipo de haces vasculares de los óvulos

- 0 = Haces transeptales
- 1 = Haces centrales

Carácter 26. Tipo de placentación

- 0 = Axial
- 1 = Apical
- 2 = Parietal

Carácter 27. Tipo de fruto

- 0 = Drupa
- 1 = Baya
- 2 = Sámara

Carácter 29. Tipo de desarrollo del endospermo

- 0 = Celular
- 1 = Nuclear

6.3. Autapomorfias:

Cinco caracteres fueron excluidos del análisis por tratarse de autapomorfias y ser por lo tanto no informativos para establecer relaciones entre los taxones considerados. Estos fueron los óvulos ascendentes de *Kaliphora*, las incrustaciones de carbonato de calcio sobre el envés de las hojas de *Cornus*, los pelos de dos células de *Corokia*, los pelos con prominencias de *Griselinia* y la presencia de canales secretorios de *Mastixia*.

Davidia presenta un carácter que podría considerarse como una autapomorfia, que es la presencia de brácteas petaloides de aproximadamente 10 cm de largo y 5 cm de ancho. Estas se presentan en algunas especies de *Cornus*, como *C. florida*, pero su tamaño es más reducido con respecto a las de *Davidia*, pues cuando mucho alcanza los 6 cm de longitud.

6.4. Análisis cladístico de la familia Cornaceae + Nyssaceae

En el análisis en el que se usó a *Garrya* como grupo externo, y a partir del método exacto (ie*) del Hennig86 1.5, se obtuvo un árbol con una longitud de 62 pasos e índices de consistencia de 0.59 y de retención de 0.65. La figura 6.11 muestra el mapa de los caracteres y la secuencia de cambios dentro del cladograma mediante el programa CLADOS.

6.4.1. Comportamiento de los caracteres

En el apéndice 2 (pág. 118), se presentan los resultados obtenidos con el programa Hennig86. Primero se muestra el árbol obtenido con cada uno de sus nodos y los taxones a los que agrupa, enseguida se presenta una lista con los cambios de cada carácter para cada nodo. Finalmente se encuentran los estadísticos del árbol en donde se muestra el número de carácter, el número de cambios de éste dentro del árbol y los índices de consistencia y de retención (pág. 120). Estos dos índices nos dan idea de la cantidad de homoplasia presente. El número 100 nos indica que los caracteres son buenos para justificar los agrupamientos, pues el cambio desde un estado plesiomórfico a uno apomórfico ocurre una sola vez dentro del árbol. A partir de estos valores se observa que los caracteres 1, anatomía nodal; 2, tipo de platina de perforación de los elementos de vaso; 4, número de células de espesor que conforman los radios de la madera; 7, longitud de las fibras de la madera; 9, tipos de tricomas sobre el envés de las hojas; 16, relación androceo : perianto o perigonio; 17, presencia de perianto vs. perigonio; 22, número de óvulos por lóculo y 23, tipo de nucela de los óvulos, tienen índices de consistencia como de retención muy altos (100) y por lo tanto son sinapomorfias para las relaciones genealógicas que justifican.

Los caracteres 5, tamaño de los elementos de vaso de la madera; 15, tipo de inflorescencia; 24, tipo de haces vasculares en los óvulos; 25, tipo de rafe y 28, valvas de

germinación en las semillas, tienen el índice de retención igual o por arriba de 75, mientras que el de consistencia es de 50. Los caracteres 3, tipo de porosidad de la madera; y 26, tipo de placentación, tienen índices de retención de 0 y por esto podría decirse que son caracteres completamente homoplásicos. De hecho, se menciona que la porosidad de la madera varía mucho dependiendo del lugar del que se obtenga la muestra así como del ambiente en el que se desarrollan las plantas. El resto de ellos son medianamente homoplásicos, sus valores para los índices de consistencia y retención van de 33 a 66. Estos son el 6, engrosamientos espirales de los elementos de vaso de la madera; 8, filotaxia; 10, diferenciación de la empalizada del mesófilo de la hoja; 11, número de capas de la empalizada del mesófilo de la hoja; 12, tipo de estomas; 13 esclereidas en mesófilo de la hoja; 14, posición de la inflorescencia; 18, tipo de estivación de los verticilos florales; 19, tipo de anteras; 20, tipo de ornamentación de la exina del polen; 21, granos de polen con endoaberturas en forma de H; 27, tipo de fruto y 29, tipo de desarrollo del endospermo. Esto quiere decir que de 29 caracteres empleados en este trabajo, 14 tienen índices de consistencia por arriba de 75 y por lo tanto, justifican total o parcialmente los agrupamientos y los 15 restantes son homoplásicos, según los estadísticos obtenidos para el árbol.

Los caracteres 6, 13 y 27 se representan como sinapomorfias en el cladograma, relacionando a todos los géneros del grupo interno con excepción de *Griselinia*, aunque los tres presentan reversiones posteriores. El carácter 6, estado 1, ausencia de engrosamientos espirales de los elementos de vaso de la madera, se presenta como una sinapomorfia para los géneros incluidos en el nodo 24 y con una reversión en *Aucuba*. Aunque este carácter podría considerarse “bueno”, no es muy confiable, pues la relación que representa está dada por la ausencia de una característica, lo cual daría relaciones taxonómicas dudosas. Para que este carácter tuviera valor en este estudio, tendría que probarse que esta ausencia de engrosamientos espirales se debe a una pérdida secundaria, es decir, que en algún ancestro del grupo el carácter existió y que su actual ausencia se

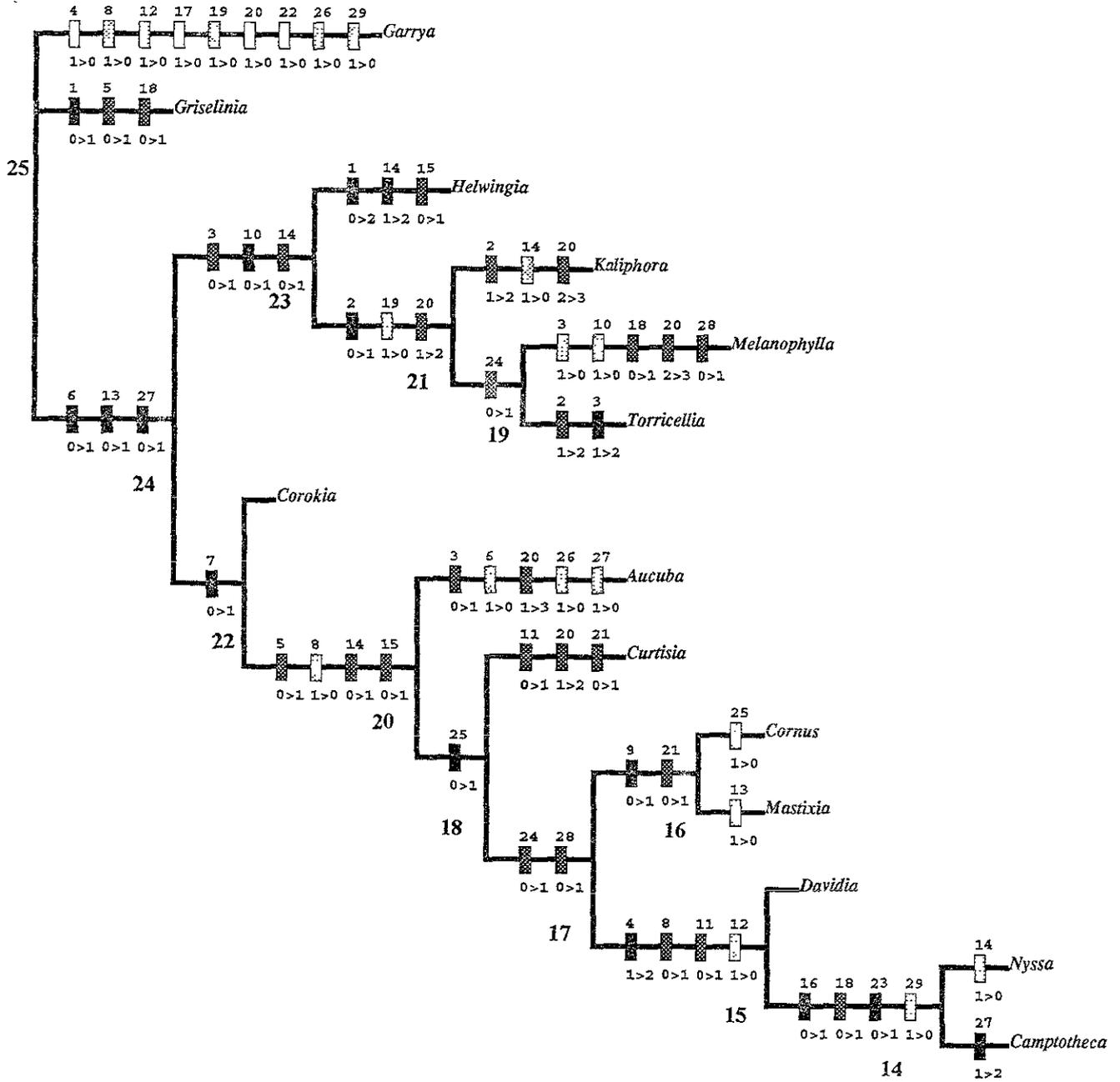


Figura 6.11. Cladograma obtenido para Cornaceae + Nyssaceae usando a *Garrya* como grupo externo. Los caracteres se dibujaron con el programa CLADOS. Las barras negras representan sinapomorfias, las de color gris representan paralelismos, las más oscuras son ganancias, las claras son reversiones y las barras blancas representan reversiones únicas.

debe a una pérdida posterior. Para este mismo carácter, Adams (1949) sostiene que la ausencia de engrosamientos en las paredes de los vasos es un carácter plesiomorfo. En este trabajo los caracteres del grupo externo se codificaron como "0" y por esta razón el grupo interno presenta una "aparente sinapomorfia" aunque en realidad se trata de un carácter que solo está presente en el grupo externo (*Garrya*) y en dos de los taxones (*Aucuba* y *Griselinia*). El género *Alangium* que es el otro grupo externo que se usó, también presenta estos engrosamientos, esto confirma que es una ausencia del carácter para casi todos los taxones del grupo interno y por lo tanto se trata de una falsa sinapomorfia.

En taxones cuya distribución es muy amplia, abarcando tanto el hemisferio norte como el sur, se ha observado que la presencia de engrosamientos espirales puede estar correlacionada con factores de tipo ambiental, incluso dentro de un mismo taxón. Sin embargo, en el caso particular de los taxones considerados en este trabajo, en donde se presentan estos engrosamientos, se puede considerar que no está influenciada de manera importante por los cambios ambientales, pues la distribución de cada uno de estos géneros no abarca ambos hemisferios. *Griselinia* se distribuye en Chile, Brasil y Nueva Zelanda (hemisferio sur) y *Aucuba* en los Himalaya y Japón (hemisferio norte).

El carácter 13, en su estado 1, ausencia de esclereidas en mesófilo de la hoja, presenta el mismo problema que el 6, pues la relación que apoya está dada por la ausencia de la característica. Este carácter presenta una reversión en *Mastixia*. El carácter 27, tipo de fruto, está relacionando a los taxones que presentan fruto drupáceo, cambiando a una condición plesiomorfa en *Camptotheca* y en *Aucuba*. Este carácter tampoco es confiable para establecer relaciones, pues la presencia compartida de un fruto drupáceo ocurre de manera independiente en muchos grupos de plantas. Ambos caracteres, el 13 y el 27 según los estadísticos obtenidos, son homoplásicos.

A partir de este primer grupo, en el cladograma existen dos agrupamientos que se pueden analizar por separado. El mayor de ellos lo forman los géneros del nodo 22

relacionados por el carácter 7, estado 1, longitud mediana de las fibras de la madera. Este carácter es completamente sinapomórfico pues sólo cambia una vez dentro del árbol. Esau (1976) menciona que, a través de la filogenia, las fibras experimentan un acortamiento al aumentar la especialización del xilema. Siguiendo este punto de vista se tiene que los géneros que conforman este segundo subgrupo son más plesiomórficos que el resto de los taxones con respecto a este carácter, ya que las fibras de la madera más cortas se presentan en los géneros que no están relacionados por el carácter 7. Los géneros que se usaron como grupos externos por separado en los análisis, *Garrya* y *Alangium*, presentan fibras cortas de la madera, lo que indicaría que tienen un xilema más especializado que Cornaceae y Nyssaceae, de acuerdo con el punto de vista de Esau (1976).

Un grupo menor es el del nodo 20 y está apoyado por los caracteres 5, 8, 14 y 15. De éstos, el 5 y 15 tienen índices de consistencia altos y los otros dos son homoplásicos. El carácter 5, estado 1, elementos de vaso grandes, se presenta además en *Griselinia*. El carácter 15, estado 1, inflorescencia determinada, es un paralelismo para *Helwingia* y el nodo 20. El carácter 8, filotaxia, cambia tres veces en el árbol. Aunque Goldberg (1986) opina que las hojas alternas son las plesiomorfias con respecto a las opuestas, también menciona que esta característica es reversible, lo que se observa en el cladograma, por lo que este carácter al ser tan variable, no es muy confiable para establecer relaciones taxonómicas. El carácter 14, cambia de inflorescencia axilar (0), a terminal (1) para la mayoría de los taxones e independientemente a epífila en *Helwingia*. Bailey y Nast (1945) consideran que las inflorescencias axilares son plesiomorfias con respecto a las terminales, pues la familia Winteraceae, que se considera una de las más primitivas dentro de las angiospermas, presenta inflorescencias siempre axilares. Estos autores sostienen que es común que se presente reversibilidad en esta característica. En el caso particular de Cornaceae se cumple esta tendencia que se observa en general en las angiospermas, pues las inflorescencias terminales se presentan como caracteres apomórficos.

El carácter 25, estado 1, tipo de rafe ventral, relaciona a los géneros del nodo 18 como un carácter sinapomórfico y sólo con una reversión a rafe dorsal en *Cornus*. Este carácter tiene índice de consistencia alto y se observa que tanto *Garrya* como *Alangium* presentan rafe dorsal por lo que existe una congruencia total con respecto a las relaciones que apoyan en ambos análisis.

Un grupo más pequeño, dentro del nodo 18, está formado por ((*Cornus* + *Mastixia*), ((*Davidia*, (*Nyssa* + *Camptotheca*))) está apoyado por los caracteres 24 y 28 (nodo 17). El carácter 24, en su estado 1, presencia de haces vasculares transeptales en los óvulos, no sólo se presenta en estos cinco taxones, sino que también está presente en los géneros *Melanophylla* y *Toricellia*. El carácter 28, estado 1, presencia de valvas en las semillas al momento de la germinación, relaciona además de los cinco géneros anteriores a *Melanophylla*. Ambos caracteres, el 24 y el 28, no son exclusivos para estos taxones, no obstante, presentan índices de retención por arriba de 75 y justifican la agrupación entre *Cornus*, *Mastixia*, *Davidia*, *Nyssa* y *Camptotheca*.

Los caracteres 4, 8, 11 y 12 apoyan el clado que agrupa a las nisáceas (nodo 15). De éstos el 4 es consistente, mientras que los restantes, 8, 11 y 12 son homoplásicos. El carácter 4, número de células que conforman los radios de la madera cambia de más de 10 células (estado 0), de forma independiente a 4-10 células (estado 1) en Cornaceae y a 1-3 células (estado 2) en Nyssaceae, por lo que se observa como una sinapomorfia para esta última familia.

Dentro del nodo 15 hay un clado menor que está formado por los géneros *Cornus* y *Mastixia* (nodo 16). El carácter 9, estado 1, presencia de tricomas en forma de T, es una sinapomorfia para *Cornus* y *Mastixia* que los relaciona como un grupo monofilético, siendo por lo tanto, géneros hermanos. Este carácter se considera diagnóstico para Cornaceae (Metcalf y Chalk, 1979). Los géneros *Garrya* y *Alangium* no presentan este tipo de tricomas. *Cornus* y *Mastixia* a su vez son el grupo hermano de la familia Nyssaceae.

Estos cinco géneros forman la familia *Cornaceae sensu stricto*, de acuerdo con Eyde (1988). Sin embargo, en este trabajo no hay una sinapomorfía que los justifique.

El hecho de que *Curtisia* permanezca cercana a *Cornus* y *Mastixia*, se debe a la presencia compartida de estos tres géneros de una endoabertura en forma de H en los granos de polen (Ferguson, 1977), carácter 21, estado 1.

El carácter 16, estado 1, es una sinapomorfía para *Nyssa* y *Camptotheca*. Estos taxones tienen estambres no isómeros al perianto. Stebbins (1974) menciona que en las angiospermas el número de partes producidas serialmente o simultáneamente de cualquier estructura, como sépalos, pétalos, estambres, carpelos por flor y óvulos por carpelo, pueden ser reversibles, pero con gran dificultad. Goldberg (1986) sostiene que en su condición primitiva las partes del perianto son indefinidas en número y como estado derivado se tienen partes definidas en número. En los géneros estudiados se observa la situación contraria, pues el carácter más apomórfico es la presencia de estambres no isómeros al perianto.

El carácter 23, estado 1, presencia de óvulos tenuinucelados, es una sinapomorfía para *Nyssa* y *Camptotheca* (nodo 14). Este carácter cambia en los géneros estudiados de acuerdo con la tendencia evolutiva para las angiospermas propuesta por Goldberg (1986), quien sostiene que los óvulos tenuinucelados son derivados de los crasinucelados. En este trabajo se apoya esta opinión, pues los géneros *Garrya* y *Alangium* que se consideraron grupos externos presentan óvulos crasinucelados.

El segundo subgrupo que se presenta en el árbol está formado por los taxones del nodo 23 por medio de los caracteres 3, 10 y 14, porosidad semianular de la madera, poca diferenciación de la empalizada e inflorescencia terminal, respectivamente. Estos tres caracteres cambian más de una vez dentro del árbol y tienen índices bajos, tanto de consistencia como de retención, por lo que puede decirse que la relación entre los taxones

del clado que ellos apoyan no es muy confiable, pues estos caracteres no son robustos. Un grupo menor (nodo 21) está apoyado por los caracteres 2, 19 y 20. El 2 es sinapomórfico, pero el 19 y el 20 son homoplásticos. El carácter 2, en su estado 1, es decir, platina de perforación con elementos de vaso escalariformes junto con simples, se comporta como una sinapomorfia en ese nodo, aunque posteriormente se presenta un cambio en *Kaliphora* y *Torricellia* a la condición 2, platina de perforación simple, estado más apomórfico y que para este caso queda representado como un paralelismo, aunque de una condición inicialmente sinapomórfica.

El carácter 19, en su estado 0, anteras basifijas, se presenta como una reversión para *Kaliphora*, *Melanophylla* y *Torricellia*, además del género *Garrya* que se usó como grupo externo. Es decir, la condición inicial 1, anteras dorsifijas, es la que está presente en los demás taxones. Goldberg (1986) menciona que en las angiospermas las anteras basifijas son primitivas y las dorsifijas derivadas. Este mismo autor postuló la posibilidad de reversión en este carácter. En el caso de Cornaceae se presenta una reversión a la condición de anteras basifijas, pues la condición apomórfica es anteras dorsifijas. Esta situación es válida también cuando se usa a *Alangium* como grupo externo.

El carácter 20 en su estado "0", exina estriada sólo se presenta en *Garrya* y la polarización más parsimoniosa que resulta de haber usado el programa, es que la mayoría de los taxones presentan exina granular (1), de esta condición se pasa a exina lisa (2) y posteriormente a exina reticulada (3) en *Kaliphora*. Goldberg (1986) menciona que el polen con la exina lisa se considera el estado plesiomorfo y que cualquiera de los diferentes tipos de ornamentaciones son características apomórficas. En este trabajo *Garrya* presenta un tipo de exina que se considera derivado.

El siguiente clado (*Melanophylla* + *Torricellia*) (nodo 19) está apoyado por el carácter 24, estado 1, haces vasculares transeptales, que tiene un índice de consistencia

de 83, según los estadísticos para el árbol, pero también se usa para justificar a las *Cornaceae sensu* Eyde (1988). Este carácter cambia dos veces dentro del cladograma.

Los caracteres 17 y 22 se presentan solamente en el género *Garrya*. El carácter 17, relación perianto vs. perigonio se muestra como una reversión para *Garrya*. La unión de estructuras florales, en este caso, pétalos y sépalos para dar origen a tépalos, es decir perigonio, se ha considerado como un carácter derivado e irreversible (Goldberg, 1986; Stebbins, 1974). En este caso, la presencia de perigonio se codificó como "0", para tener homogeneidad en la codificación de "0" para los caracteres del grupo externo. Sin embargo, esta sería una autapomorfia para el grupo externo, que lo separa del resto de los taxones. El carácter 22, estado 1, dos óvulos por lóculo, también es una reversión para *Garrya*. Cronquist (1981) usa a este carácter, junto con otros, en una clave taxonómica, para separar a *Garryaceae* de *Cornaceae*, *Nyssaceae* y *Alangiaceae*.

El carácter 18, estivación de los verticilos florales imbricada es un paralelismo para los géneros *Griselinia*, *Melanophylla*, *Nyssa* y *Camptotheca*. Goldberg (1986) sostiene que en las angiospermas la estivación imbricada es un estado plesiomorfo con respecto a las partes valvadas y que no existe la posibilidad de reversibilidad en este rasgo taxonómico. Sin embargo en las *Cornaceae* la estivación imbricada se presenta como el carácter apomórfico, con respecto a las partes valvadas de los verticilos florales, lo cual representa una reversión a las tendencias generales propuestas.

Según la figura 6.11, existen dos subgrupos dentro del grupo interno. Un grupo está formado por los géneros *Corokia*, *Aucuba*, *Curtisia*, *Cornus*, *Mastixia*, *Davidia*, *Nyssa* y *Camptotheca* justificado por la presencia de fibras de la madera de longitud mediana (carácter 7), como sinapomorfia. El otro subgrupo está apoyado por el carácter 10, presencia de una empalizada poco diferenciada en el mesófilo de la hoja y está compuesto por los géneros *Helwingia*, *Kaliphora*, *Melanophylla* y *Toricellia*. En *Melanophylla*, aunque está unida a este clado, se presenta una reversión en este carácter.

Como se mencionó en el método, todos los caracteres multiestado fueron considerados como desordenados. En este caso el programa realiza la polarización que resulte “más parsimoniosa”, es decir, que involucre el menor número de cambios en el cladograma. En el caso de los caracteres doble estado, estos fueron polarizados con respecto al criterio del grupo externo. En este trabajo, los caracteres multiestado fueron el 1, 2, 3, 4 y 14. El resultado después de usar el programa fue que sólo el carácter 1 resultó con polarización no aditiva y el resto con polarización aditiva. El carácter 1, tipo de anatomía nodal, indica que la serie de transformación evolutiva va de nodos trilacunares a unilacunares y a multilacunares, de manera independiente, lo cual concuerda con lo propuesto en la literatura. El carácter 2, tipo de platina de perforación cambia de escalariforme a escalariforme con poros simples y a una platina de perforación sólo con poros simples. Esto concuerda con la idea general acerca de las tendencias evolutivas en las angiospermas apoyada por Bailey (1944), entre otros autores. El carácter 3, tipo de porosidad de la madera, va de difusa a semianular a anular, aunque esta forma de cambio parecería lógica, este carácter en particular está sujeto fuertemente al tipo de ambiente en el que se desarrollan las plantas, así como a la parte de la planta donde se efectúa el corte para hacer observaciones, por lo que los cambios en él no necesariamente tendrían que resultar en este orden. El carácter 4, número de células que conforman los radios de la madera, cambia de acuerdo al programa de > de 10 células a 4-10 y a 1-3 células; no existe información sobre las tendencias evolutivas en cuanto a este carácter. Por último el carácter 14, tipo de inflorescencia cambia de axilar a terminal. Al parecer el cambio en este carácter es la tendencia evolutiva más común, pero como lo menciona Goldberg (1986) existe reversibilidad en el mismo. La inflorescencia epífila es considerada como una novedad evolutiva del género *Helwingia*, por lo que varios autores la ubican en una familia propia, las Helwingiaceae.

6.4.2. Estructura taxonómica

Los resultados de este trabajo apoyan dos formas diferentes aunque compatibles de concebir a las Cornaceae. La primera de ellas, que es la que se apoya de manera más robusta en los análisis realizados, es considerar a Cornaceae *sensu stricto* formada por los géneros *Nyssa*, *Davidia*, *Camptotheca*, *Cornus*, *Mastixia* y *Curtisia* (nodo 18). La inclusión de *Curtisia* es endeble con respecto a la distribución geográfica como se discutirá más adelante. Los géneros *Griselinia*, *Aucuba*, *Helwingia*, *Corokia*, *Melanophylla*, *Torriceilia* y *Kaliphora* quedarían excluidos de la familia.

La segunda propuesta considera a Cornaceae *sensu lato*, es decir conformada por dos subgrupos: el primero formado por los géneros *Corokia*, *Aucuba*, *Curtisia*, *Cornus*, *Mastixia*, *Davidia*, *Nyssa* y *Camptotheca* (nodo 22); y el segundo por *Helwingia*, *Kaliphora*, *Melanophylla* y *Torriceilia* (nodo 23). El género *Griselinia* quedaría fuera de esta agrupación. Esta segunda hipótesis estaría apoyada por los caracteres 6, 13 y 27 que como ya se discutió no son muy confiables.

Con base en lo anterior, se observa que *Griselinia*, *Helwingia*, *Kaliphora*, *Melanophylla* y *Torriceilia* guardan una posición taxonómica aislada dentro de las Cornaceae *sensu lato*, pues estos géneros están menos relacionados con *Cornus* y *Mastixia* que la familia Nyssaceae (*Nyssa*, *Davidia* y *Camptotheca*). En este análisis el género *Curtisia* se mantiene cerca de los cinco géneros anteriores, como su grupo hermano y podría considerarse parte de Cornaceae.

Los géneros (*Davidia*, (*Nyssa* + *Camptotheca*)) de las Nyssaceae quedan colocados como los taxones con caracteres más avanzados con respecto a los miembros de las Cornaceae. El género *Davidia* de las Nyssaceae se ha considerado como el que posee los rasgos más plesiomorfos por varios autores (por ejemplo Rodríguez, 1971). Las características de la madera, estambres numerosos y varios detalles histológicos de *Davidia*,

indican una posición cercana a la base del tronco del grupo. En este trabajo también se mantiene la posición de *Davidia* en la base del clado de las Nyssaceae.

Con la idea de corroborar los resultados obtenidos para este trabajo, se decidió probar un grupo externo adicional: la familia unigenérica Alangiaceae, misma que han sugerido Cronquist (1981), Dahlgren (1983) y Thorne (1983) como cercanamente relacionada con Cornaceae. La polarización para algunos caracteres cambió al usar un grupo externo distinto, pero en la mayoría de los casos fue la misma. Lo importante aquí es que, al utilizar dos grupos externos distintos, en ambos casos se obtiene un mismo resultado: un grupo formado por Nyssaceae (*Nyssa*, *Davidia* y *Camptotheca*), *Cornus*, *Mastixia* y *Curtisia* que se separa claramente del resto de los otros géneros.

En este análisis adicional usando a la familia Alangiaceae, se usaron 27 caracteres de los 29 usados en el análisis con *Garrya* como grupo externo. Los dos caracteres excluidos son el 17, relación perianto vs. perigonio y el 22, número de óvulos por lóculo. La razón para excluirlos del análisis es porque ellos no presentan variabilidad dentro de los taxones, por lo que no son útiles para obtener relaciones entre estos. Se obtuvieron 11 árboles con 59 pasos mediante el método exacto (ie*) y los índices de consistencia y de retención fueron de 0.57 y de 0.63, respectivamente. Estos resultados se presentan en el apéndice 3 (pág. 121).

Los once cladogramas obtenidos en este nuevo análisis muestran un grupo que se repite en todos ellos: ((*Curtisia*, (*Cornus* + *Mastixia*)), (*Davidia*, (*Nyssa* + *Camptotheca*))), de la misma manera que en el análisis con *Garrya*. La figura 6.12 es el árbol de consenso estricto que muestra este mismo grupo. Los demás géneros cambian su posición dentro de los árboles. El cladograma obtenido por consenso estricto muestra que se mantienen unidos como grupos no resueltos los géneros *Melanophylla* y *Toricellia* junto con *Alangium* en la base del cladograma, después aparece *Kaliphora* y posteriormente otro grupo no

resuelto, que contiene a *Corokia*, *Helwingia* y *Griselinia*. *Aucuba*, se une después al clado antes mencionado.

A partir de los resultados de los dos análisis se comprueba que la relación entre Cornaceae *sensu lato* y Nyssaceae es estrecha. El clado que relaciona a Nyssaceae con *Cornus*, *Mastixia* y *Curtisia*, es un grupo consistente, pues se mantiene a pesar del grupo externo usado. Los géneros, *Cornus*, *Mastixia* y *Curtisia*, que están más relacionados a Nyssaceae que a los demás géneros que supuestamente forman parte de Cornaceae, como *Aucuba*, *Corokia*, *Griselinia*, *Helwingia*, *Kaliphora*, *Melanophylla* y *Torricellia*. La familia Cornaceae *sensu lato*, formada por todos los géneros anteriores además de *Cornus*, *Curtisia* y *Mastixia*, constituye un grupo parafilético. Este grupo está caracterizado por la presencia de rasgos que no son exclusivos de la familia, sino que se comparten con familias relacionadas como Nyssaceae, Garryaceae y Alangiaceae.

Los resultados obtenidos en este trabajo son similares a los reportados por Xiang *et al.* (1993), quienes encontraron que, con base en datos moleculares y morfológicos, los géneros *Nyssa*, *Camptotheca*, *Davidia*, *Mastixia*, *Cornus* y *Curtisia* pertenecen a lo que ellos llaman el “clado cornáceo”. También obtienen a partir de este análisis que los géneros *Aucuba*, *Corokia*, *Griselinia* y *Helwingia*, no guardan una relación filogenética tan cercana a *Cornus* como las Nyssaceae (figura 6.13). La congruencia entre los resultados de este trabajo y los obtenidos por Xiang *et al.* (1993), aunque no incluyeron a los géneros *Kaliphora*, *Melanophylla* y *Torricellia* es particularmente importante, pues se obtienen resultados similares a partir de fuentes de caracteres de distinto tipo.

En el cuadro 6.1 se presentaron algunas características para algunos géneros considerados en Cornaceae, que se han usado para relacionarlos con esta familia o bien para incluirlos en familias diferentes. A partir de la información de este cuadro se puede observar que los géneros *Helwingia*, *Kaliphora*, *Melanophylla* y *Torricellia* presentan

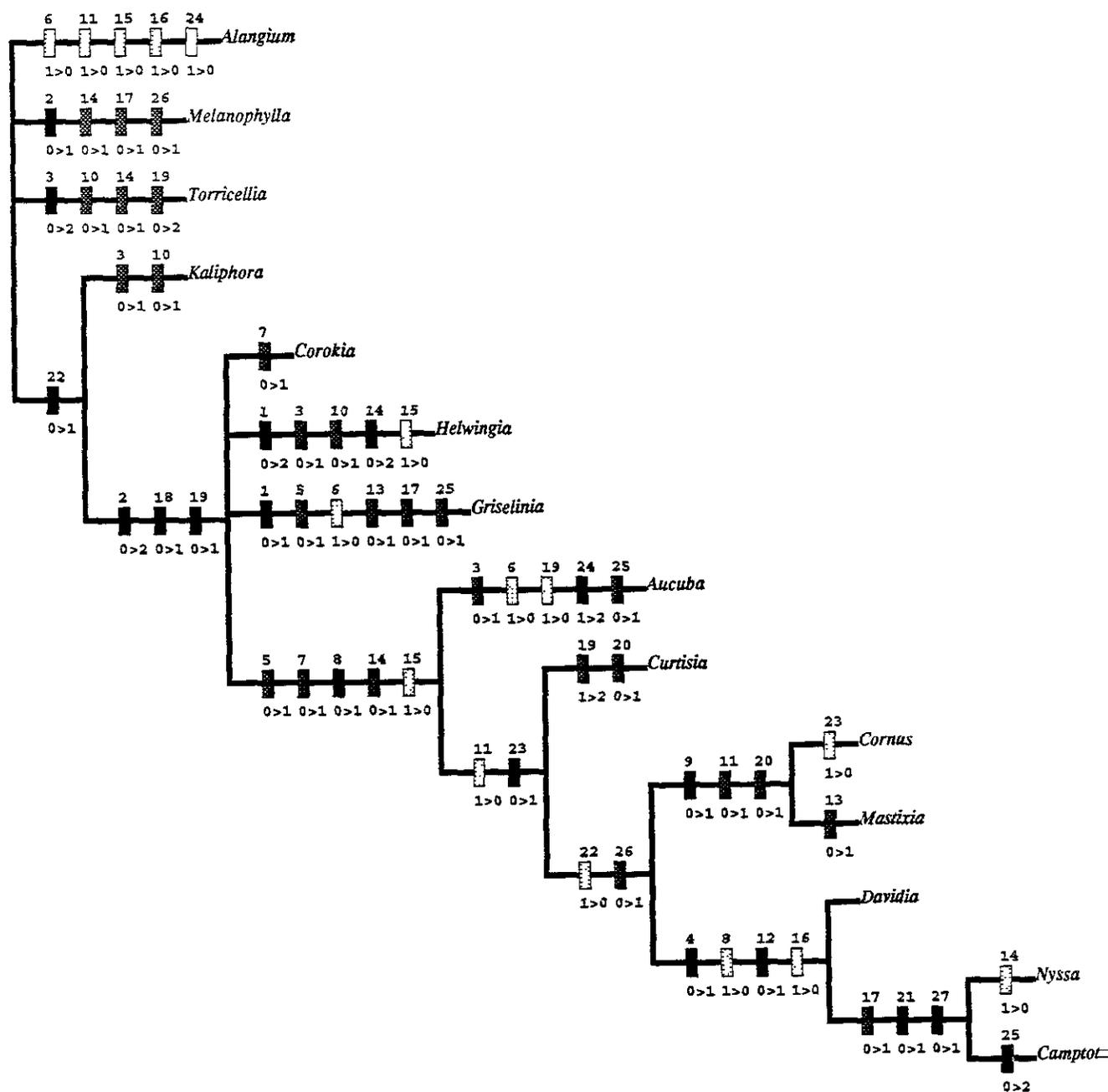


Figura 6.12. Cladograma de consenso estricto obtenido para Cornaceae + Nyssaceae usando a *Alangium* como grupo externo. Los caracteres se dibujaron con el programa CLADOS. Las barras negras representan sinapomorfias, las de color gris representan paralelismos, las más oscuras son ganancias y las claras son reversiones.

Relaciones filogenéticas de la familia Cornaceae Dumort.

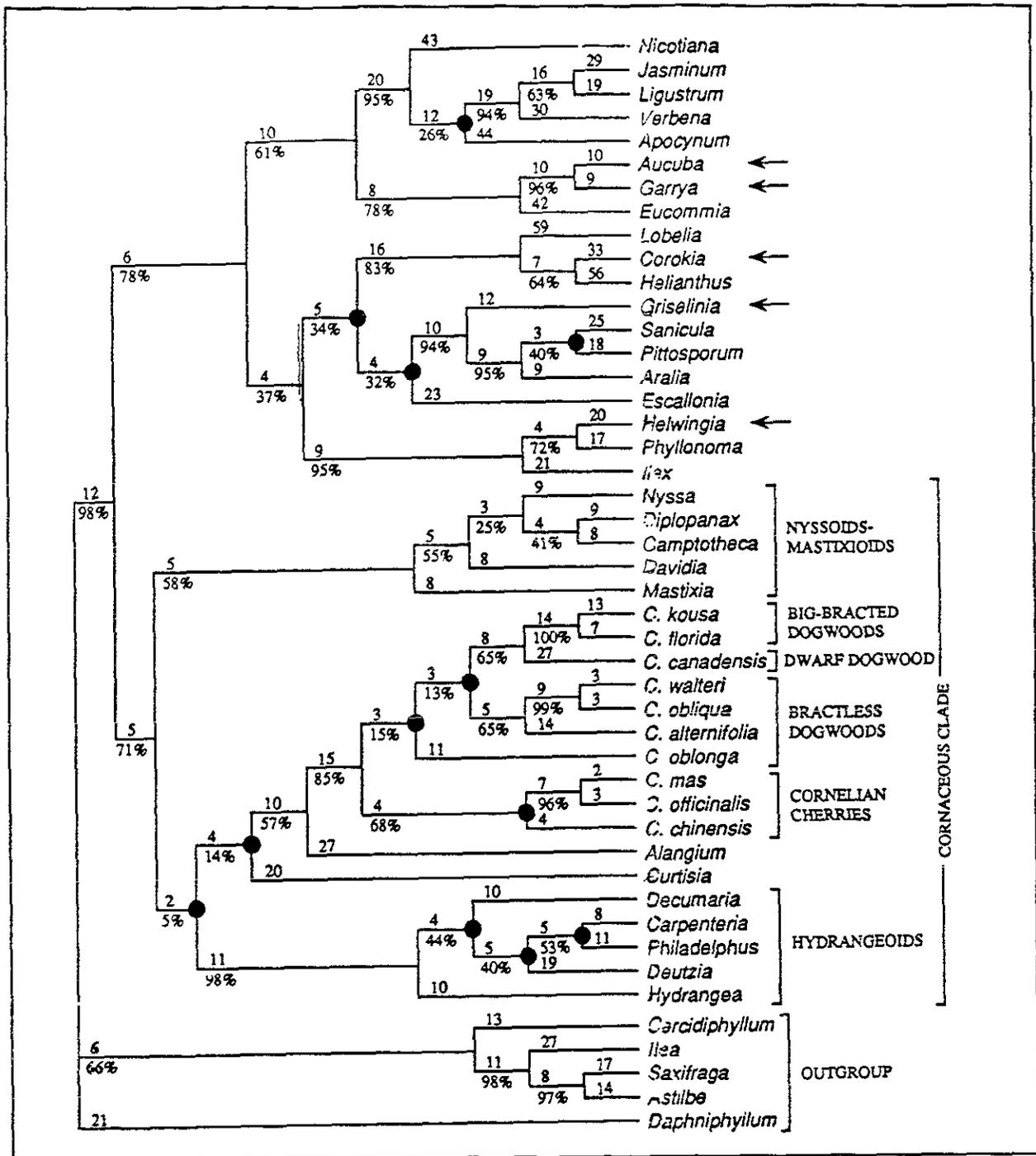


Figura 6.13. Análisis cladístico con datos moleculares y morfológicos para el género *Cornus* y géneros relacionados (tomado de Xiang *et al.*, 1993).

características que los hacen diferentes de Cornaceae y, por lo tanto, se sugiere que sean excluidos de esta familia. Los géneros *Helwingia*, *Melanophylla* y *Toricellia* se han propuesto como miembros de familias propias, las Helwingiaceae, Melanophyllaceae y Toricelliaceae. Estas observaciones son congruentes con lo observado en el cladograma, pues dentro del grupo interno se observaron dos grupos claramente separados. Uno de ellos contiene a estos tres géneros y el otro contiene a *Cornus*, *Mastixia* y las Nyssaceae. Este último queda aquí confirmado como Cornaceae *sensu stricto*.

6.4.3. Distribución geográfica

Con la finalidad de analizar las relaciones biogeográficas entre los géneros estudiados, se sustituyó en el cladograma taxonómico obtenido a partir de este análisis, la distribución geográfica de cada uno de los géneros, obteniendo así un cladograma de áreas. Esta distribución se representó en dos mapas distintos, uno para cada clado obtenido. El primer grupo formado por los géneros *Helwingia*, *Kaliphora*, *Melanophylla* y *Toricellia* presenta una distribución anfiíndica (figura 6.12a). El segundo grupo tiene una distribución cosmopolita. Básicamente anfipacífica y está formado por los géneros *Corokia*, *Aucuba*, *Curtisia*, *Cornus*, *Mastixia*, *Davidia*, *Nyssa* y *Camptotheca* (figura 6.12b).

Con la idea de contrastar las relaciones biogeográficas de las Cornaceae con otros grupos con una distribución semejante, se realizó una comparación entre los elementos de Cornaceae con los Anisopodoidea (Diptera, Bibionomorpha) estudiados por Amorim y Tozoni (1994). En este trabajo se analizaron juntos los datos de Anisopodoidea con otros grupos que mostraban relaciones intercontinentales. Dentro de estos grupos están las Ditomyiidae y Scatopsidae de Diptera, las Laroniinae (Araneae) y las Passalidae (Coleoptera). Estos autores dividen las áreas habitadas por los géneros que estudiaron, resultando un total de 22 áreas. Sin embargo, como la distribución de Cornaceae es más restringida, se consideraron sólo 12 áreas, algunas de las cuales resultan de la unión de dos o tres de las consideradas por Amorim y Tozoni (1994) (Fig. 6.13).

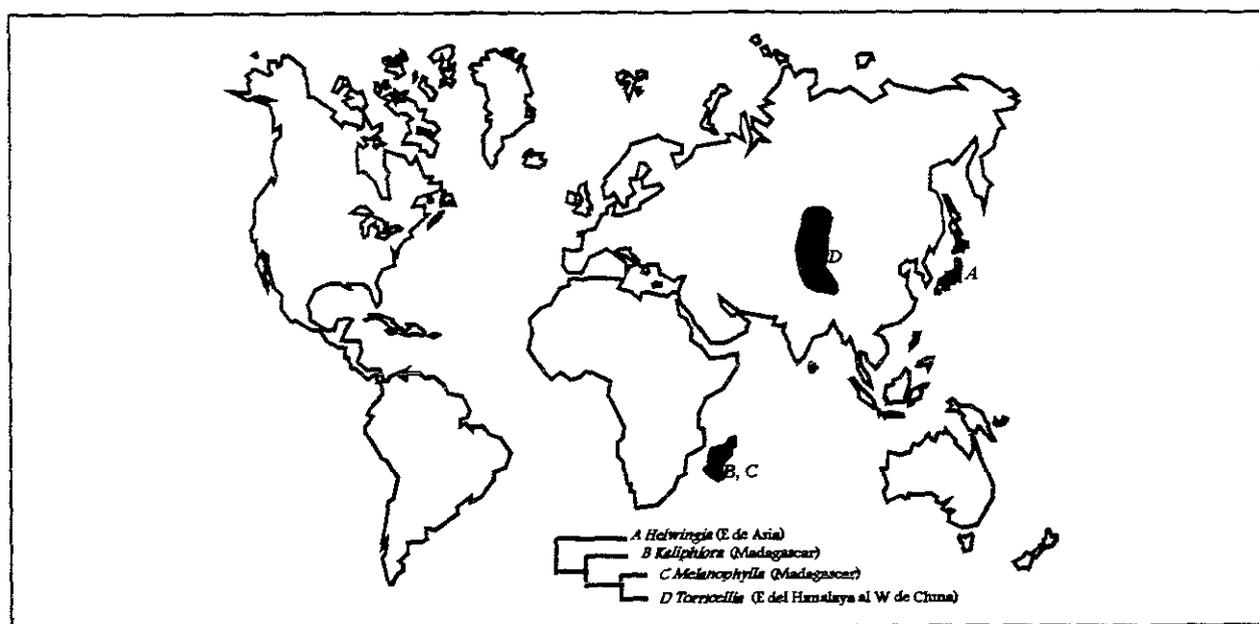


Figura 6.12a. Distribución geográfica del primer clado obtenido en el análisis filogenético de los géneros estudiados. Este clado muestra una distribución anfiíndica.

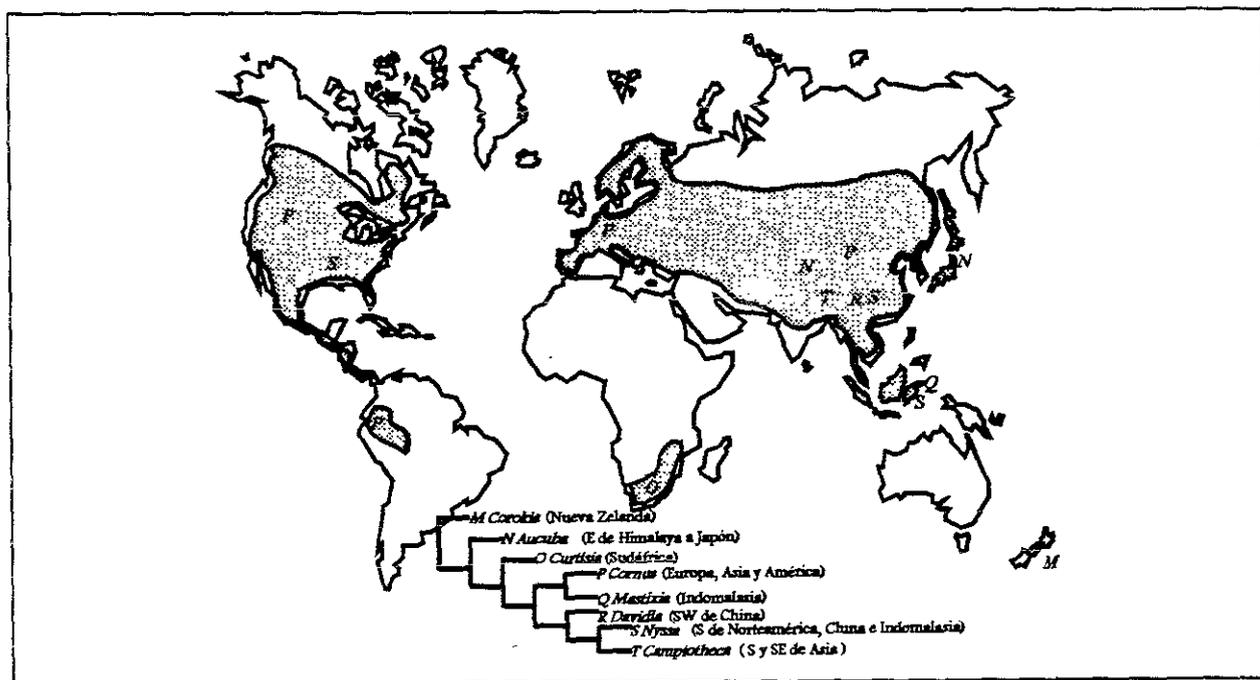


Figura 6.12b. Distribución geográfica del segundo clado obtenido en el análisis filogenético de los géneros estudiados. Este clado muestra una distribución anfi-pacífica.

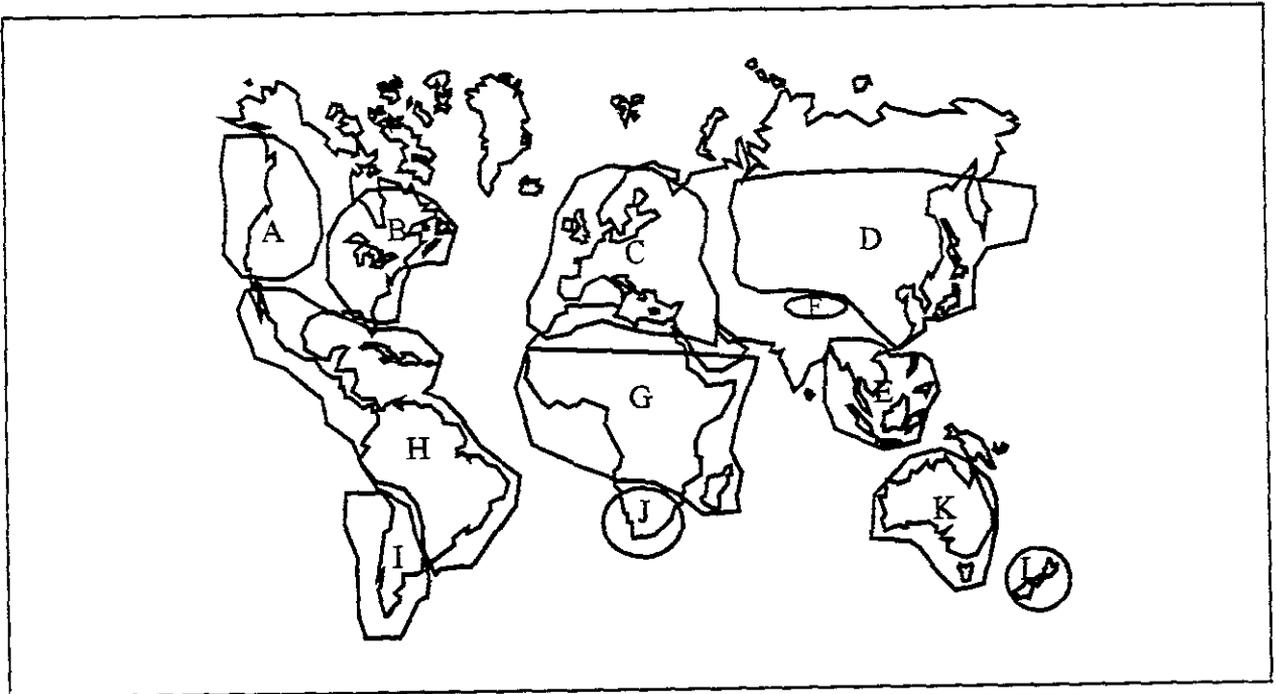


Figura 6.13. Areas reconsideradas para el análisis conjunto de los datos de Amorim y Tozoni (1994) y de las Cornaceae.

Con base en este trabajo se construyó una matriz de áreas vs. componentes (apéndice 4) que fue analizada por medio del método de simplicidad de componentes (BPA) (Brooks, 1985; Morrone *et al.*, 1996). Este método se basa en el supuesto 0, lo cual significa que acepta las relaciones del cladograma original de áreas y construye una matriz de áreas por componentes, a la que se aplica el algoritmo de simplicidad de Wagner. El método comprende los siguientes pasos:

1. Seleccionar cladogramas de taxones monofiléticos distribuidos en las áreas de estudio.
 2. Reemplazar en los cladogramas taxonómicos los taxones terminales por las áreas que ocupan, para obtener cladogramas particulares de áreas.
 3. Construir una matriz con base en la información proporcionada por todos los cladogramas particulares de áreas.
 4. Aplicar un algoritmo de simplicidad para obtener un cladograma general de áreas.
- Este método se realizó mediante el programa Hennig86.

También se realizó un método llamado reconciliación de árboles, con el fin de comparar ambos resultados. Este método fue desarrollado por Page (1994), por medio del cual se trata de “reconciliar” los distintos cladogramas de áreas, de manera que se maximice la historia compartida entre los mismos. El método consiste en:

1. Seleccionar cladogramas de taxones monofiléticos distribuidos en las áreas a estudiar.
2. Reemplazar en los cladogramas taxonómicos los taxones terminales por las áreas que ocupan, para obtener cladogramas particulares de áreas.
3. Reconciliar los cladogramas particulares de áreas, aplicando las siguientes medidas de ajuste:

- a. Duplicaciones. Número de veces que se debe duplicar un clado (nodos redundantes).

- b. Hojas adicionales o nodos añadidos. Nelson y Platnick (1981) midieron el grado de ajuste entre dos árboles como el número de nodos añadidos para crear un árbol reconciliado. Esta diferencia en el número de nodos de los cladogramas comparados son las hojas o nodos adicionales (= ítems de error).

- c. Pérdidas. Número de nodos “perdidos”.

4. Obtener el cladograma general de áreas que minimice dichos criterios para el conjunto de cladogramas de áreas. Este método se aplicó con el programa COMPONENT 2.0 (Page, 1993).

Después de aplicar el método de análisis de simplicidad de componentes, se obtuvo el cladograma de la figura 6.14. En él se observa la relación entre las áreas que se compararon tanto de los grupos estudiados por Amorim y Tozoni (1994) como las de este trabajo. El grupo de las Nyssaceae y el género *Mastixia* se mantienen claramente unidos, pero las áreas ocupadas por *Cornus* se encuentran separadas. Las áreas ocupadas por los géneros *Curtisia* y *Corokia* se mantienen alejadas.

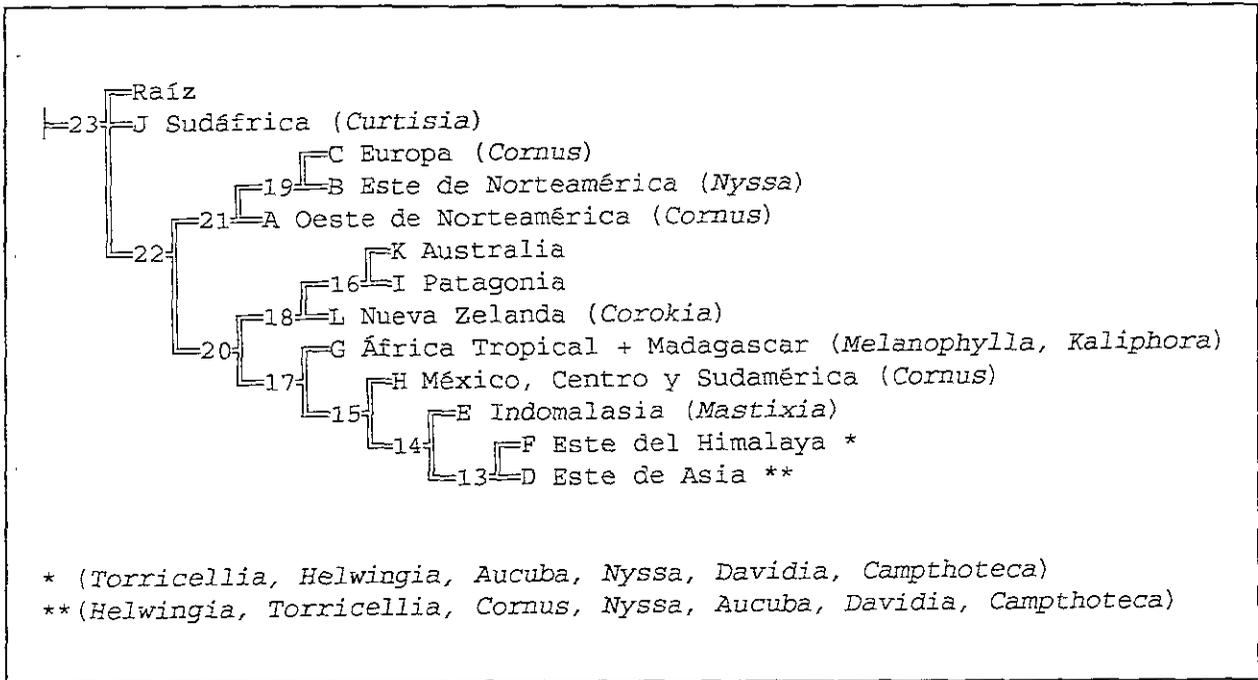


Figura 6.14. Cladograma obtenido después de la aplicación del método de análisis de simplicidad de componentes para los datos de Amorim y Tozoni (1994) junto con los de las Cornaceae.

Mediante la aplicación del método de reconciliación de árboles se obtuvo el cladograma de la figura 6.15. En este se observa que los géneros *Helwingia*, *Kaliphora*, *Toricellia*, *Melanophylla* y *Aucuba* están muy alejados de los géneros que se consideraron en este trabajo como la familia Cornaceae después de realizar el análisis. Los géneros *Curtisia* y *Corokia* están en una posición intermedia en cuanto a su relación con las Cornaceae. Para poder “reconciliar” los árboles se necesitan siete duplicaciones, resultando 58 hojas totales (nodos totales), 46 hojas añadidas (nodos adicionados) y 23 pérdidas. Esto quiere decir que son necesarios muchos cambios para poder mantener la estructura del cladograma. Los géneros que se mantienen relativamente cercanos entre sí son *Cornus*, *Mastixia*, *Nyssa*, *Davidia* y *Camptotheca*. El arreglo de estos géneros en el cladograma sugiere la posible existencia de dos subfamilias dentro de Cornaceae: la primera subfamilia, Cornoideae, estaría integrada por *Cornus* y *Mastixia* y la segunda, la subfamilia Nyssodeae, por los géneros *Nyssa*, *Davidia* y *Camptotheca* (cuadro 6.4)

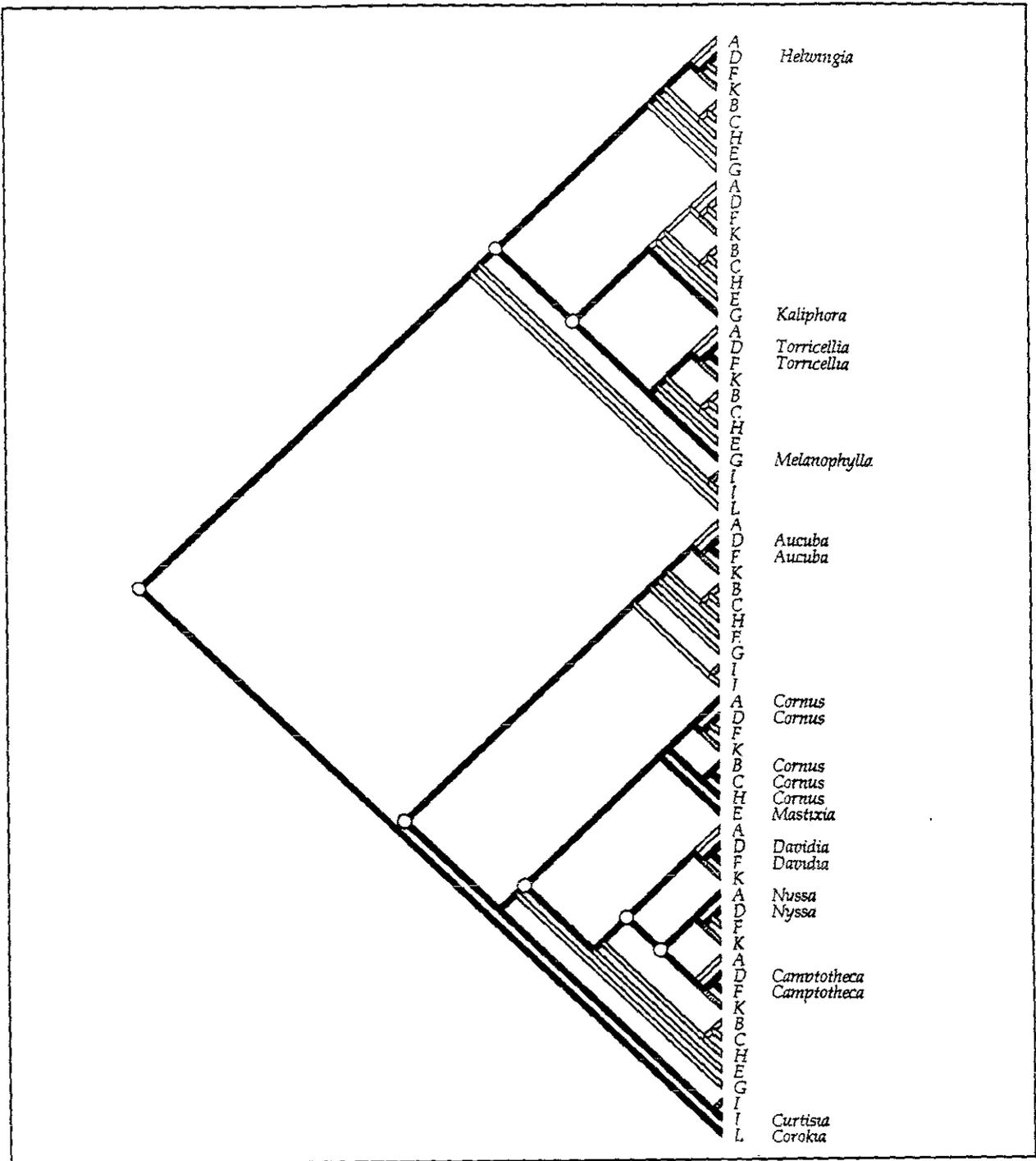


Figura 6.15. Cladograma obtenido después de la aplicación del método de reconciliación de árboles para los datos de Amorim y Tozoni (1994) junto con los de las Cornaceae.

Cornaceae	Cornoideae	<i>Cornus</i>
		<i>Mastixia</i>
	Nyssoideae	<i>Nyssa</i>
		<i>Davidia</i>
		<i>Camptotheca</i>

Cuadro 6.4. Estructura taxonómica propuesta para Cornaceae después del análisis filogenético y biogeográfico.

Al comparar los resultados de ambos análisis biogeográficos junto con los resultados de la parte filogenética, se observa lo siguiente:

La familia Cornaceae *sensu lato* está formada por géneros muy distantes tanto filogenética como biogeográficamente; por lo anterior, se sugiere que sólo sean considerados los géneros *Cornus*, *Mastixia*, *Nyssa*, *Davidia* y *Camptotheca* en Cornaceae, que son aquellos que guardan relaciones tanto biogeográficas como filogenéticas más estrechas que el resto de los géneros estudiados. Se propone de manera preliminar la consideración de dos subfamilias dentro de Cornaceae, las cuales se mencionaron anteriormente.

En la distribución geográfica del clado mayor (grupo anfipacífico), sin embargo, el grupo formado por *Cornus*, *Mastixia*, *Davidia*, *Nyssa* y *Camptotheca* tiene una distribución eminentemente holártica, por lo que su relación con *Corokia*, *Aucuba* y *Curtisia*, cuya distribución es anfiíndica, parece ser muy antigua.

El grupo anfipacífico tiene una distribución más amplia que el grupo anfiíndico, además de ubicarse hacia la base del cladograma, lo que sugiere que es el más antiguo. La distribución de *Helwingia* parece ser la más antigua y alopátrida en relación con su grupo hermano. Los géneros *Helwingia*, *Kaliphora*, *Toricellia*, *Melanophylla* y *Aucuba*

se mantienen alejados unos de otros en cuanto a sus relaciones biogeográficas, pues en el cladograma de la figura 6.15, se observa que cada uno de ellos se mantiene en un clado distinto e independiente. Esta lejanía también se observa en cuanto a sus relaciones filogenéticas. Ambos análisis sugieren que cada uno de estos géneros sean considerados como familias independientes, en tanto no se aclaren sus relaciones entre sí o con otras familias.

En el trabajo de Enghoff (1995) se discuten dos hipótesis acerca del origen de la región Holártica. Este autor menciona que desde que Laurasia se separó de Gondwana durante el jurásico (hace 160-180 millones de años), las infraregiones holárticas se han interconectado varias veces. Esta región se ha dividido tradicionalmente en las regiones Neártica y Paleártica que están separadas entre sí por los océanos Atlántico y Pacífico. La segunda hipótesis considera una región llamada Euramérica y otra llamada Asiamérica. El este de la región Neártica y el oeste de la región Paleártica (Euramérica) se considera que fueron conectados por medio de un puente trans-Atlántico. El oeste de la región Neártica y el este de la región Paleártica (Asiamérica) estuvieron conectadas durante el terciario y probablemente durante la última parte del cretácico. Esta segunda hipótesis está apoyada por la existencia de grupos taxonómicos con una distribución que sigue este patrón.

En la distribución de las Cornaceae se observa un patrón similar al propuesto por Enghoff (1995) acerca de las regiones Euramérica y Asiamérica, pues los géneros *Cornus* y *Nyssa* tienen una distribución principalmente en Asia y América. Este mismo patrón biogeográfico resultó mediante el método de análisis de parsimonia de Brooks, al usar los datos de Amorim y Tozoni (1994) en conjunto con los de Cornaceae. En el cladograma de la figura 6.14 se observa una relación hacia la base del cladograma entre Europa y este de Norteamérica y en otra parte del cladograma, se manifiesta la relación entre Asia y el oeste de Norteamérica. Por lo tanto el grupo de géneros estudiados en este trabajo apoya la existencia de las sub o infraregiones Euramérica y Asiamérica.

CONCLUSIONES

De acuerdo con los resultados obtenidos en este trabajo, la distribución geográfica de los taxones estudiados además de las conclusiones de Eyde (1988) y Xiang *et al.* (1993), existen razones para considerar que la familia Cornaceae está formada por los siguientes géneros: *Cornus*, *Mastixia*, *Nyssa*, *Camptotheca* y *Davidia*. Se propone la consideración de dos subfamilias Cornoideae (*Cornus* y *Mastixia*) y Nyssoideae (*Nyssa*, *Davidia* y *Camptotheca*). Los demás géneros deberían ser revisados a la luz de un mayor número de caracteres; de manera preliminar se propone su ubicación en familias independientes.

La estrecha relación de las Nyssaceae con las Cornaceae (*Cornus*, *Mastixia*) está apoyada por Eyde (1988) y por Xiang *et al.* (1993), a partir de información molecular; otros autores también han apoyado esta relación como Thorne (1992), Murrell (1992, 1993) y Zomlefer (1994).

Dentro de las Cornaceae, *Cornus* es el grupo hermano de *Mastixia*; estos dos taxones comparten un carácter exclusivo que apoya esta relación, que es la presencia de tricomas en forma de T con extremos de igual tamaño sobre el envés de las hojas. El género *Curtisia* está emparentado con estos dos géneros, posiblemente como su grupo hermano. Sin embargo, la distribución geográfica de este género no apoya una relación clara con Cornaceae. Los géneros *Nyssa*, *Camptotheca* y *Davidia* son los que presentan los caracteres más apomórficos con respecto a los demás taxones.

Comparando los cladogramas obtenidos en este trabajo con los de los trabajos de Eyde (1988) y Xiang *et al.* (1993), se observa que existe congruencia con ellos, pues el clado que une a *Cornus* y *Mastixia* con la familia Nyssaceae, se mantiene en la mayoría de los árboles, mientras que *Aucuba*, *Corokia*, *Griselinia*, *Helwingia* y *Garrya* quedan excluidos de este clado. Aunque Xiang *et al.* (1993) no incluyeron en su análisis a los géneros *Melanophylla*, *Torriceilia* y *Kaliphora*, los resultados de su análisis con datos

Caracteres moleculares y morfológicos son comparables con los obtenidos en el presente trabajo basado en datos sólo morfológicos.

Los resultados del análisis filogenético presentado están sujetos a prueba y corroboración y lo que faltaría por hacer sería realizar otros análisis utilizando diferentes grupos externos, por ejemplo, las Hydrangeales, que según Xiang *et al.* (1993) están relacionadas de manera cercana con Cornaceae. También se propone trabajar con un número mayor de caracteres.

Entre las hipótesis filogenéticas que tendrían que probarse están la relación de *Helwingia* como parte de Araliaceae (Hooker, 1867), *Kaliphora* como parte de Saxifragaceae o Montiniaceae (Capuron, 1969; Tandon y Herr, 1971) y *Corokia* relacionada con Argophyllaceae o Saxifragaceae (Eyde, 1988); *Torricellia* y *Melanophylla* se han propuesto como familias unigenéricas, las Torricelliaceae y Melanophyllaceae respectivamente (Airy-Shaw, 1972; Eyde 1988). *Aucuba* y *Griselinia* guardan cierta relación con *Garrya* por la presencia compartida de ácido petroselinico en las semillas, aunque su posición taxonómica ha sido materia de discusión y algunos autores también las ubican en familias propias (Engler y Prantl, 1897; Melchior, 1964). Estas observaciones hacen necesaria una reconsideración de la posición taxonómica de estos géneros.

Una fuente importante de caracteres taxonómicos para los taxones considerados y que no se consideró en este trabajo es la presencia de algunos compuestos químicos, por ejemplo, iridoídes (Bate-Smith *et al.*, 1975). Desafortunadamente, para algunos géneros no se han efectuado estudios al respecto y hasta el momento no se tiene una matriz completa con datos de esta índole para poder realizar nuevos análisis. Esta carencia de información aumenta considerablemente el número de árboles obtenidos y no ayuda en la resolución de las relaciones entre los géneros.

Los flavonoides según Burckhalter (1992) son también importantes desde el punto de vista filogenético, pues existen flavonoides del mismo tipo en *Nyssa* y en *Cornus*. El género *Garrya*, según este autor presenta flavonoides que sugieren una relación más lejana entre *Garrya* con *Cornus* y *Nyssa*, desde el punto de vista bioquímico.

Otras fuentes de caracteres que se sugiere sean exploradas son los números cromosómicos y la embriología pues este tipo de información ayudaría a resolver algunos de los problemas taxonómicos de la familia *Cornaceae sensu lato*.

Con respecto a las relaciones biogeográficas de las *Cornaceae* se presentan dos componentes, uno anfiíndico y otro anfipacífico. Este último parece ser el más antiguo. Los análisis biogeográficos realizados sugieren la consideración de varios géneros de las *Cornaceae sensu lato*, como integrantes de familias independientes. Por otro lado, la distribución de los taxones aquí estudiados, apoya la hipótesis de Enghoff (1995) acerca de la existencia de dos sub o infraregiones Euramérica y Asiamérica.

LITERATURA CITADA

- Adams, J. E. 1949. Studies in the comparative anatomy of the Cornaceae. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* 65: 218-244.
- Airy Shaw, H. K. 1972. A new species of *Melanophylla* Baker (Melanophyllaceae). *Kew Bull.* 26: 491-493.
- Amorim, D. S. 1994. *Elementos básicos de sistemática filogenética*. Sociedade Brasileira de Entomologia. São Paulo. 314 pp.
- Amorim, D. S. y S. H. S. Tozoni. 1994. Phylogenetic and biogeographic analysis of the *Anisopodoidea* (Diptera, Bibionomorpha), with an area cladogram for intercontinental relationships. *Revta. Bras. Entomol.* 38(3/4):517-543.
- Bailey, I. W. 1944. The development of vessels in angiosperms in morphological research. *Amer. J. Bot.* 31: 421-428.
- Bailey, I. W. y C. G. Nast. 1945. The comparative morphology of the Winteraceae. VII. Summary and conclusions. *J. Arnold Arbor.* 26: 37-47.
- Baranova, M. 1972. Systematic anatomy of the leaf epidermis in the Magnoliaceae and some related families. *Taxon* 21:447-469.
- Bate-Smith, E. C., I. K. Ferguson, K. Hutson, S. R. Jensen, B. J. Hielsen y T. Swain. 1975. Phytochemical interrelationships in Cornaceae. *Biochem. Syst. Ecol.* 3: 79-89.
- Bentham, G. y J. D. Hooker. 1867. *Genera Plantarum*. Vol. 1. London. 949 pp.
- Blackwell, W. H. 1982. Fossil "dogwood" from the Pleistocene of central Mississippi. *Bot. Gaz. (Crawfordsville)* 143(3): 395-400.
- Borowicz, V. A. y A. G. Stephenson. 1985. Fruit composition and patterns of dispersal of two *Cornus* spp. *Oecologia* 67: 435-441.
- Breuer, B., T. Stuhlfauth, H. Fock y H. Huber. 1987. Fatty acids of some Cornaceae, Hydrangeaceae, Aquifoliaceae, Hamamelidaceae and Styracaceae. *Phytochemistry* 26(5): 1441-1445.
- Brooks, D. R. 1985. Historical ecology: A new approach to studying the evolution of ecological associations. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 72:660-680.
- Buhl, C. A. 1935. The nomenclature of some species of *Cornus*. *Rhodora* 37: 222-223.

- Burckhalter, R. E. 1992. The genus *Nyssa* (Cornaceae) in North America: a revision. *Sida* 15(2): 323-342.
- Calder, J. A. y R. L. Taylor. 1965. New taxa and nomenclatural changes with respect to the flora of Queen Charlotte Islands, British Islands. *Canad. J. Bot.* 43: 1396-1397.
- Camin, J. H. y R. R. Sokal. 1965. A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution* 19: 311-326.
- Capuron, R. 1969. Contribution à l'étude de la flore forestière de Madagascar: sur la place du genre *Kaliphora* Hook. f. *Adansonia* 9: 395-397.
- Carranza, G. E. 1992. Cornaceae. Fasc. 8. In: *Flora del Bajío y de regiones adyacentes*. Fasc. 8. Instituto de Ecología A.C. Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Michoacán, México. 11 pp.
- Chao, C. Y. 1954. Comparative pollen morphology of the Cornaceae and allies. *Taiwania* 5: 93-106.
- Constance, L. 1961. "Umbellales". Reimpreso de: P. Gray (Ed.). The encyclopedia of the Biological Sciences. Reinhold, New York.
- Conzatti, C. 1903. *Los géneros vegetales mexicanos*. Oficina Tip. de la Sría. de Fomento. México. 377 pp.
- Crisci, J., A. Lanteri y E. Ortiz-Jaureguizar. 1994. Programas de computación en sistemática y biogeografía histórica: revisión crítica y criterios para su selección. In: J. Llorente e I. Luna (comps.). *Taxonomía Biológica*. Ediciones Científicas Universitarias. FCE. México. pp. 207-225.
- Cronquist, A. 1981. *An Integrated System of Classification of Flowering Plants*. Columbia University Press. New York. 1262 pp.
- Dahlgren, R. 1983. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. *Nordic J. Bot.* 3(1): 119-149.
- De Candolle, A. 1830. *Prodromus Systematis naturalis Regni vegetabilis*. Vol. 4. Treuttel et Würtz. Paris.
- De Jussieu, A. L. 1789. *Genera Plantarum*. Tomus XXXV. In: *Historiae naturalis classica*. J. Cramer & H. K. Swann (Eds.) (1964). New York.

- Dickinson, T. A. y R. Sattler. 1975. Development of the epiphyllous inflorescence of *Helwingia japonica* (Helwingiaceae). *Amer. J. Bot.* 62(9): 962-973.
- 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.
- Engelhoff, H. 1995. Historical biogeography of the holarctic: area relationships, ancestral areas, and dispersal of non-marine animals. *Cladistics* 11:223-263.
- Engler, A. y K. Prantl 1897. *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. IV(41). Kreysing. Leipzig. 110 pp.
- Esau, K. 1976. *Anatomía Vegetal*. Ed. Omega, Barcelona, España.
- Eyde, R. H. 1963. Morphological and paleobotanical studies of the Nyssaceae. I. A survey of the modern species and their fruits. *J. Arnold Arbor.* 44(1): 1-59.
- Eyde, R. H. 1964. Inferior ovary and generic affinities of *Garrya*. *Amer. J. Bot.* 51(10): 1083-1092.
- Eyde, R. H. 1966a. Systematic anatomy of the flower and fruit of *Corokia*. *Amer. J. Bot.* 53(8): 833-847.
- Eyde, R. H. 1966b. The Nyssaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 47: 117-125.
- Eyde, R. H. 1967. The peculiar gynoeceal vasculature of Cornaceae and its systematic significance. *Phytomorphology* 17: 172-182.
- Eyde, R. H. 1968. Flowers, fruits, and phylogeny of Alangiaceae. *J. Arnold Arbor.* 49(2): 167-192.
- Eyde, R. H. 1987. The case for keeping *Cornus* in the broad Linnaean sense. *Syst. Bot.* 12(4): 505-518.
- Eyde, R. H. 1988. Comprehending *Cornus*: Puzzles and progress in the Systematics of the Dogwoods. *Bot. Rev.* 54(3): 233-351.
- Fairbrothers, D. E. 1977. Perspectives in plant serotaxonomy. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 64: 147-160.

- Fairbrothers, D. E. y M. A. Johnson. 1964. Comparative serological studies within the families Cornaceae (dogwood) and Nyssaceae (sour gum). In: C. A. Leone (ed.), *Taxonomic biochemistry and serology*. Ronald Press. New York. pp. 305-318.
- Farris, J. S. 1970. Methods for computing Wagner trees. *Syst. Zool.* 19: 83-92.
- Farris, J. S. 1977. Phylogenetic analysis under Dollo's Law. *Syst. Zool.* 26: 77-88.
- Farris, J. S. 1988. *Hennig86*. Manual de referencia. Version 1.5. Port Jefferson. New York. 14 pp.
- Farwell, O. A. 1932. *Eukrania* and *Cynoxylon* not genera of Rafinesque. *Rhodora* 34: 29-30.
- Felsenstein, J. F. 1985. Confidence limits as phylogenies. An approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.
- Felsenstein, J. F. 1993. Phylip. *Phylogeny inference package*. Ver. 3.5. University of Washington. Seattle.
- Ferguson, I. K. 1966a. The Cornaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 47: 106-116.
- Ferguson, I. K. 1966b. Notes on the nomenclature of *Cornus*. *J. Arnold Arbor.* 47: 100-105.
- Ferguson, I.K. 1977. *World pollen and spores*. Angiospermae. Flora 6. Cornaceae Dum. Almqvist & Wiksell. Stockholm. pp. 1-35.
- Ferguson, I. K. y M. J. Hideux 1978. Some aspects of the pollen morphology and its taxonomic significance in Cornaceae sens. lat. *Proc. IV Int. Palynol. Conf., Lucknow.* 1: 240-249.
- Futuyma, D. J. 1986. *Evolutionary Biology*. 2nd. ed. Sinauer. Massachusetts. 600 pp.
- Goldberg, A. 1986. *Classification, Evolution, and Phylogeny of the families of Dicotyledons*. Smithsonian Contributions to Botany. Number 58. Washington. pp. 228-230.
- Goldblatt, P. 1978. A contribution to cytology in Cornales. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 65: 650-655.

- Graham, S. A. 1966. The genera of Araliaceae in the Southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 47: 126-136.
- Gunatilleke, C. V. e I. A. Gunatilleke. 1984. Some observations on the reproductive biology of three species of *Cornus* (Cornaceae). *J. Arnold Arbor.* 65: 419-427.
- Hara, H. 1948. The nomenclature of the flowering dogwood and its allies. *J. Arnold Arbor.* 29: 111-115.
- Hara, H. y S. Kurosawa. 1975. A revision of the genus *Helwingia*. *Univ. Mus., Univ. Tokyo* 8: 393-413.
- Harms, H. 1898. Cornaceae. In: A. Engler y K. Prantl (eds.). *Die natürlichen Pflanzenfamilien.* III (8). W. Engelmann. Leipzig.
- Hegnauer, R. 1969. Chemical evidence for the classification of some plant taxa. In: Harborne, J. B. y T. Swain (eds.). *Perspectives in Phytochemistry.* pp. 121-138.
- Hennig, W. 1968. *Elementos de una Sistemática Filogenética.* EUDEBA. Buenos Aires. 317 pp.
- Heywood, V. H. (Ed.) 1979. *Flowering Plants of the World.* Oxford University Press. Oxford. 335 pp.
- Hooker, J. D. 1867. Cornaceae. In: G. Bentham y J. D. Hooker. *Genera Plantarum.* Vol 1, Part 3. London.
- Hufford, L. 1992. Rosidae and their relationships to other nonmagnoliid dicotyledons: a phylogenetic analysis using morphological and chemical data. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79: 218-248.
- Hutchinson, J. 1942. Neglected generic characters in the family Cornaceae. *Ann. Bot.* 6, ser. 2 (21): 83-93.
- Hutchinson, J. 1969. *Evolution and phylogeny of flowering plants.* Academic Press. London. pp. 213-222.
- Hutchinson, J. 1973. *Families of flowering plants.* Third Edition. Oxford University Press. Great Britain.
- IAWA Committee 1964. *Multilingual glossary of terms used in wood anatomy.* Konkordia, Winterthur.

- IAWA Committee 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bulletin* n.s. 10(3): 219-332.
- Jensen, S. R., A. Kjaer y B. J. Nielsen. 1973. Glucosides in *Cornus capitata* and *Cornus kousa*. *Phytochemistry* 12: 2301.
- Jensen, S. R., A. Kjaer y B. J. Nielsen. 1975. The genus *Cornus*: non-flavonoid glucosides as taxonomic markers. *Biochem. Syst. Ecol.* 3: 75-78.
- Kluge, A. G. y J. S. Farris. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Syst. Zool.* 18: 1-32.
- Li, H.-L. y Chao C.Y. 1954. Comparative anatomy of the woods of the Cornaceae and allies. *Quart. J. Taiwan Mus.* 7(1-2): 119-136.
- Linneo, C. 1753. *Species Plantarum*. Vol 1. Holmiae (Stockholm): Impensis Laurentii Salvii. pp. 117-118.
- Mabberley, D. J. 1987. *The Plant-Book. A portable dictionary of the higher plants*. Cambridge University Press. Cambridge, USA. 707 pp.
- Macbride, J. F. 1929. *Cornus*, a genus new to South America. *Trop. Woods* 19: 4-5.
- Maddison, W. P., M. J. Donoghue y D. R. Maddison. 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Syst. Zool.* 33(1): 83-103.
- Maddison, W. P. y D. R. Maddison. 1992. *MacClade 3. Analysis of phylogeny and character evolution*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. 398 pp.
- Marsden, M. F. P. y I. W. Bailey. 1955. A fourth type of nodal anatomy in dicotyledons, illustrated by *Clerodendron trichotomum* Thunb. *J. Arnold Arb.* 36: 1-51.
- Matthew, K. M. 1976. A revision of the genus *Mastixia* (Cornaceae). *Blumea* 23: 51-93.
- Mayr, E. 1969. *Principles of systematic zoology*. McGraw Hill Book Co. New York. 428 pp.
- Mayr, E. 1981. Biological Classification: Toward a synthesis of opposing methodologies. *Science (New York)* 214: 510-516.
- Mayr, E. 1982. *The growth of biological thought. Diversity, evolution and inheritance*. The Belknap Press of Harvard Univ. Press. Cambridge, USA.

- Melchior, H. (Ed.). 1964. Reihe Umbelliflorae. In: A. Engler's *Syllabus der Pflanzenfamilien*. Vol. II. 12 th. Ed. Angiospermen. Gebrüder Borntraeger, Berlin. pp. 367-379.
- Metcalf, C. R. y L. Chalk. 1979. *Anatomy of the dicotyledons*. Vol. 1. Clarendon Press-Oxford. 724 pp.
- Morrone J. J., D. Espinosa y J. Llorente. 1996. *Manual de Biogeografía Histórica*. UNAM. 155 pp.
- Murrell, Z. E. 1992. Systematics of the genus *Cornus* (Cornaceae). Ph. D. Dissertation, Department of Botany, Duke University, Michigan, USA. 286 pp.
- Murrell, Z. E. 1993. Phylogenetic relationships in *Cornus* (Cornaceae). *Syst. Bot.* 18(3): 469-495.
- Nelson G. y N. I. Platnick. 1981. *Systematics and Biogeography, Cladistics and Vicariance*. Columbia University Press. New York. 567 pp.
- Nixon, K. C. 1992. *CLADOS 1.5. IBM PC compatible character analysis program*. Program and Documentation. Trumansburg, New York.
- Page, R. D. M. 1993. *COMPONENT user's manual*. Release 2.0. The Natural History Museum, Londres.
- Page, R. D. M. 1994. Maps between trees and cladistic analysis of historical associations among genes, organisms, and areas. *Syst. Biol.* 43:58-77.
- Patterson, C. 1982. Morphological characters and homology. In: K. A. Joysey and A. E. Friday (eds.) *Problems of phylogenetic reconstruction*. Academic Press. London. pp. 21-74.
- Philipson, W. R. 1967. *Griselinia* Forst. Fil.- Anomaly or link. *N. Z. Jl. Bot.* 5: 134-165.
- Rickett, H. W. 1934. *Cornus amomum* and *Cornus candidissima*. *Rhodora* 36(428): 269-274.
- Rickett, H. W. 1944. *Cornus stolonifera* and *Cornus occidentalis*. *Brittonia* 5(2): 149-159.
- Rickett, H. W. 1945a. Cornales. *North American Flora* 28B: 297-316.
- Rickett, H. W. 1945b. New combinations in *Cornus*. *Bull. Torrey Bot. Club* 72(2): 223.

- Rickett, H. W. 1950. *Cornus* in Mexico, with notes on the evolution of the genus. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México* 21(1): 83-94.
- Ridley, M. 1986. *Evolution and Classification. The reformation of Cladism*. Ed. Longman. London. 201 pp.
- Riggins, R. y J. S. Farris. 1983. Cladistics and the root of angiosperms. *Syst. Bot.* 8: 96-101.
- Rodríguez, R. L. 1971. The relationships of the Umbellales. *In*: V. H. Heywood (Ed.) *The biology and chemistry of the Umbelliferae*. Academic Press. New York. pp. 63-91
- Rose, J. N. 1903. Cornaceae. The Mexican species of *Cornus*. *Contr. U. S. Natl. Herb.* 3: 53-55.
- Rzedowski, J. y G. Calderón. 1981. *Flora Fanerogámica del Valle de México*. Vol. II. CECSA. México. pp. 185-187.
- Simpson, G. G. 1961. *Principles of animal taxonomy*. Columbia University Press. New York. 247 pp.
- Sinnott, E. W. 1914. Investigations on the phylogeny of the angiosperms. *Amer. J. Bot.* 1(7): 303-321.
- Sneath, P. H. A. y R. R. Sokal. 1973. *Numerical Taxonomy. The principles of Numerical Classification*. Freeman. San Francisco. 573 pp.
- Sober, E. 1988. *Reconstructing the Past. Parsimony, Evolution and Inference*. The MIT Press. Cambridge. 265 pp.
- Sosa, V. 1978. Cornaceae. Fasc. 2. *In*: A. Gómez-Pompa (ed.), *Flora de Veracruz*. Instituto de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa. 10 pp.
- Stebbins, G. L. 1974. *Flowering plants: Evolution above the species level*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. 399 pp.
- Steyermark, J. A. y R. Liesner. 1987. Notes on *Cornus* (Cornaceae) in South America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74: 429-430.
- Strasburger, E., F. Noll, H. Schenck, y A. F. W. Schimper. 1986. *Tratado de botánica*. Séptima edición española. Ed. Marín. Barcelona. 1098 pp.

- Swofford, D. L. 1991. *PAUP. Phylogenetic analysis using parsimony*. Ver. 3.0. Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois. 179 pp.
- Takhtajan, A. L. 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *Bot. Rev. (Lancaster)* 46(3): 226-350.
- Takhtajan, A. L. 1991. *Evolutionary trends in flowering plants*. Columbia University Press, New York.
- Tandon, S. R. y J. M. Herr Jr. 1971. Embryological features of taxonomic significance in the genus *Nyssa*. *Canad. J. Bot.* 49: 505-514.
- Thorne, R. F. 1983. Proposed new realignments in the Angiosperms. *Nord. J. Bot.* 3: 85-117.
- Thorne, R. F. 1992. Classification and geography of the flowering plants. *Bot. Rev.* 58: 225-348.
- Titman, P. W. 1949. Studies in the woody anatomy of the family Nyssaceae. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* 65: 245-261.
- Wangerin, W. 1910. Cornaceae. IV(41). In: A. Engler (ed.), *Das Pflanzenreich*. W. Engelmann. Leipzig. 110 pp.
- Watrous, L E. y Q. D. Wheeler 1981. The out-group comparison method of character analysis. *Syst. Zool.* 30(1): 1-11.
- Wiley, E. O. 1980. Phylogenetic Systematics and Vicariance Biogeography. *Syst. Bot.* 5(2): 194-220.
- Wiley, E. O. 1981. *Phylogenetics: the theory and practice of Phylogenetic Systematics*. Wiley-Interscience. New York. 439 pp.
- Wilkinson, A. M. 1944. Floral anatomy of some species of *Cornus*. *Bull. Torrey Bot. Club* 71(3): 276-301.
- Xiang, Q.-Y., D. E. Soltis, D. R. Morgan y P. S. Soltis. 1993. Phylogenetic relationships of *Cornus* L. *sensu lato* and putative relatives inferred from *rbcL* sequence data. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 723-734.
- Xiang, Q.-Y., S. J. Brunfeld, D. E. Soltis y P. S. Soltis. 1996. Phylogenetic relationships in *Cornus* based on chloroplast DNA restriction sites: implications for biogeography and character evolution. *Syst. Bot.* 21(4):515-534.

Zomlefer, W. B. 1994. *Guide to flowering plant families*. The University of North Carolina Press. Chapel Hill & London. 430 pp.

APÉNDICE 1. Lista de ejemplares revisados de los géneros considerados en este trabajo.
US: Herbario Nacional de los Estados Unidos
NY: Herbario del New York Botanical Garden

Alangium barbatum (R. Brown ex C. B. Clarke Harms)
Bhupendra Nath Roy Choudhury 62; US-1170106
H.B.G. Garrett 1317; US-2157395
E. H. Wilson 4505; US-777729

Alangium begoniifolium (Roxb.) Baill.
G. Forrest 24588; US-1377433
Thorel 0; US-1270696

Alangium faberi Oliver
R.C. Ching 6237; US-1508634
T.C. Lee 2689; US- 1969727

Aucuba chinensis Benth.
W. P. Fang 6155; NY
G. Forrest 19374; US-1278907
A. Henry 10123; US-357611
A. Henry 4588; US-800929
E. D. Merrill 1360; US-874833
Y. W. Taam 1374; US-2063707
W. T. Tsang 21533; NY
Y. Tsiang 20395; US- 1753633
Y. Tsiang 7512; US-1575024
C. Wang 35593; US-1670576
C. Wang 36513; NY
E. H. Wilson 9757; US- 1054209
E. H. Wilson 11070; US-1054288

Aucuba japonica Thunb.
Geo Basey 0; US-90141
D. E. Boufford 25318; NY
H. Kanai 404; US-2751534
Savatier 351; US-484068
Y. Tateishi 10077; NY
Norman Taylor 1327; NY
T. Yahara 10040; NY
J. Jutila Yamazaki 267; NY

Aucuba omeiensis Fang
C.L. Chow 4712; US-1990464

Wen-Kuang Hu 8914; US-1991032

T.C. Lee 3749; US-1990241

Camptotheca acuminata Decne.

B. Bartholomew 32; US-3042960

C.Y. Chiao 18701; US-1554145

R.C. Ching 1577; US-2155926

Austin Griffiths, Jr. and Ross 4613; US-2423113

S.K. Lau 4252; US-1752952

W.T. Tsang 27824; US-1757249

W.T. Tsang 27800; US-1757228

R.N. Yin 197; US-1863604

W.P. Fang 2276; US-1626875

P.P. Wan & K.S. Chow 79088; US-2985323

Cornus capitata L.

J.F. Rock 5042; US-1511114

Q.-Y. Xiang 0; US-3172143

Cornus florida L.

F. R. Fosberg 43594; US-2643526

E. J. Palmer 8213; US-1730240

Cornus hemsleyi Schneid et Wanger

A. Henry 10747; 458040

J.F. Rock 17228; US-1334633

Cornus sanguinea L.

J. Domell Smith 0; US-795151

Cornus sibirica Loddiges

A. Busch 0; US-1155063

Cornus slavinii C.

Schneider 0; US-1526166

Cornus suecica L.

Aune Haakana 0; US-2511479

Huron H. Smith 1108; US-2039001

G. Engelmann 0; US-90116

Cornus wilsoniana Wanger T. M. Tsui 471; US-1754681

Corokia cotoneaster Raoul.

P. Carpenter; US-2436998

Corokia macrocarpa Kirk.

P. Carpenter; US-2436997

Curtisia dentata (Burm. f.) C. A. Smith.

L. Bernardi 8865; US-2896929

C. E. Fries 3829; NY

Ellen S. Kemp 1200; US-2897085

P. Lange 368; US-2449624

Curtisia faginea Ait.

L. MacOwan 509; NY

C.F.M. Swynnerton 637; US-945882

Robert J. Rodin 3147; US-1991252

Robert J. Rodin 4104; US-2063008

L. E. Taylor 590; NY

Davidia involucrata Baill.

W.P. Fang 6088; US-1627002

W.P. Fang 7666; US-1627023

W. P. Fang 430; NY

G. Forrest 21613; US-1278955

A. Henry 5577; US-801207

Loconte 801; NY

J.F. Rock 11234; US-1511150

J.F. Rock 21992; US-1512603

E. H. Wilson 642; US-596520

E. H. Wilson 2919; US-599699

E. H. Wilson 510; US-598972

E. H. Wilson 510; US-598974

Davidia involucrata var. *vilmoriana* (Dode) Hemsl.

J. F. Rock; US-1511148

Diplopanax stachyanthus Hand.-Mazz.

Shi Jin-hua 1; US-3173051

Shi Jin-hua 1; US-3173052

Shi Jin-hua 1; US-3173050

Garrya elliptica Dougl.

Th. Horvell 0; US-478444

Huron H. Smith 3403; US-981805
A. N.S. Steward 6707; US-2348877
H.D. House 4764; US-623094
F. A. Walpole 2135; US-417012

Griselinia jodinifolia (Griseb.) Taub.
Walter J. Eyerdam 1053; US-2372051

Griselinia lucida Forst.
R. Cooper 6120; US-2975245
E.H. Walker 4282; US-1993744
Forst. R. Cooper 6229; US-2947673
A. Mecbold 4783; NY

Griselinia ruscifolia (Clos) Taubert
Reitz & Klein 5125; US-2268958
Reitz & Klein 6852; NY
G. Hatschbach 43940; US-2931763
P. R. Reitz 4626; US-2172832
J. Badini 2789; US-2196937
G. Hatschbach 16835; US-2536604
B. D. Patterson; NY
T. Meyer 9635; NY
A. C. Cervi 3705; NY
G. Pabst 21922; NY
P. Dusen 6674; NY

Griselinia scandens (Ruiz & Pavón) Taub.
3796; US-1134379
1084; US-1390978
B. D. Patterson; NY
H. Ellenberg 4669; NY
L. R. Landrum 4397; NY
C. Skottsberg 1383; NY

Helwingia chinensis Batalin ex Diels
E. H. Wilson 682; US-596516

Helwingia himalaica Hook. f. ex Thomes
A. Henry 5282; US-801032
G. Forrest 5758; US-1279217
F. Kingdon-Ward 17204; NY

Helwingia japonica (Thunb) Dietr.

G. Forrest 21942; US-1279014
E. D. Merrill 14467; US-1426880
R.C. Ching 6012; US-1508591
A. N.S. Steward 7135; US-1279971
A. Henry 9032; US-456665
R.C. Ching 1418; US-1246327
Wm. Purdom 910; US-1092861
S.P. Barchet 0; US-597520
S.L. Shang 1103; US-1968370
J.F. Rock 5895; US-1511289
R.C. Ching 2355; US-1247183
E. H. Wilson 132; US-776993
C.Y. Chiao 18596; US-1553933
Dietr. J.F. Rock 8619; US-1511290
K. Yao 11456; NY
K. Yao 8990; NY
T. Yahara 7074; NY
D. E. Boufford 25346; NY
M. Hutch. 24860; NY

Helwingia rusciflora Willd.

Barchet 196; US-595910
Th. Bullock 128; US-456515

Kaliphora madagascariensis Hook. f.

H. Humbert 11075; US- 2493824
F. R. Fosberg 52604; US-2922672
F. R. Fosberg 52610; US-2922664
L.J. Dorr & L.C. Barnett 3244; US-3088114
M. R. Decary 7455; US-2493823
M. R. Decary 7309; NY
F. R. Fosberg 52613; US-2889401

Mastixia pentandra Blume ssp. *philippinensis* (Wangerin) Mat

M. Ramos 23353; NY (Isotype)
M. Ramos 16548; US-902214
P.T. Barnes 151; US-850987
A.D.E. Elmer 18452; US-1237767
M. Ramos 1090; US-1155407
H.M. Curran 17653; US-710026
M. Ramos 10057; US-629438
Th. E. Borden 735; US-852550

A.P. Racilis 19670; US-775929

R. Meyer 2773; US-852459

Melanophylla alnifolia Bak.

H. Humbert 6621; US-2493822

Nyssa aquatica L.

L.M. Umbach 0; US-339060

Nyssa ogeche Marsh.

R. Burckhalter y R. H. Eyde; 1577; US-3140674

R. K. Godfrey; US-2538059

Roland M. Harper; US- 511220

J. L. Steams; US-090043

Nyssa sylvatica Marsh.

R. Burckhalter 1479; US-3180193

R. Burckhalter 1402; US-3180168

E. D. McDonald, Jr.; US-1888497

E.L. Mosely 0; US-1465887

Torriceilia angulata Oliv.

A. Petelot 6363; US-1759438

E. H. Wilson 2349; US-718471

E. H. Wilson 4611; US-777744

A. Henry 10793; US-458073

Ho-Ch'ang Chow 648;NY

Torriceilia tiliaefolia DC.

B. Bartholomew 3784; US-3105985

A. Henry 11909; NY

D.H. Nicolson 3281; US-2571194

D.H. Nicolson 3282; US-2571195

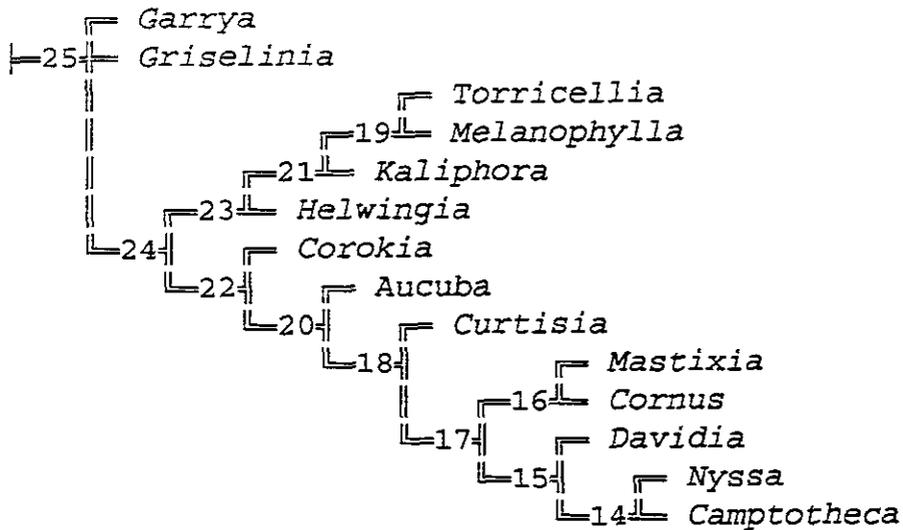
Bis Ram 415;NY

APÉNDICE 2. Resultados del análisis cladístico para la familia Cornaceae + Nyssaceae con el programa Hennig86, usando a *Garrya* como grupo externo.

Cladograma obtenido por medio de la opción ie* (implicit enumeration)

longitud 62 ci 59 ri 65, 1 árbol

árbol 1



Este árbol expresado en forma de paréntesis, se presenta a continuación. Los números representan cada una de las ramas que se van uniendo.

árbol 1

(0 12 ((11 (10 (8 9)))(7 (13 (6 ((4 5)(2 (1 3))))))))

Estadísticos para el árbol obtenido con la opción ie*.

árbol 1 nodo	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
carácter												
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0
3	0	0	0	0	0	012	0	01	0	01	0	0
4	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
5	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0
6	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
7	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0
8	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1
9	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0
11	1	1	0	01	01	0	0	0	0	0	0	0
12	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
13	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
14	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
15	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0
16	1	01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
17	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
18	1	01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
19	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1
20	1	1	1	1	1	3	1	3	1	1	1	1
21	0	0	1	01	01	0	0	0	0	0	0	0
22	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
23	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0
25	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
26	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
27	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
28	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
29	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

árbol 1 longitud 62 ci 59 ri 65

Estadísticos del árbol

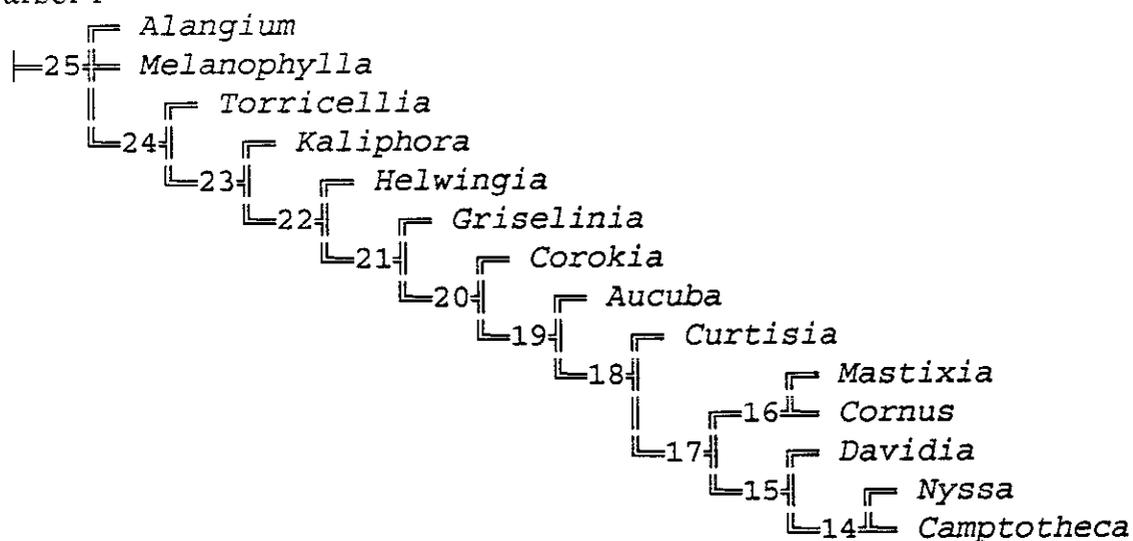
carácter/ pasos/ci/ri	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
1	2	2	2	2	1	3	1	2	2	2	2	4	2	1	1	3	2	5	2	1
100	100	50	100	50	100	33	100	50	50	50	50	50	50	100	100	33	50	60	50	100
100	100	0	100	80	100	50	100	50	66	66	50	50	80	100	100	33	66	33	50	100
23	24	25	26	27	28	29														
1	2	2	2	3	2	2														
100	50	50	50	66	50	50														
100	83	75	0	50	80	50														

Estos resultados permiten evaluar los caracteres por medio de los índices de consistencia y retención. Los índices con valores de 100 en ambos estadísticos indican que se trata de caracteres sinapomórficos, mientras que aquellos en donde se tienen valores diferentes de 100 indican la presencia de caracteres homoplásicos.

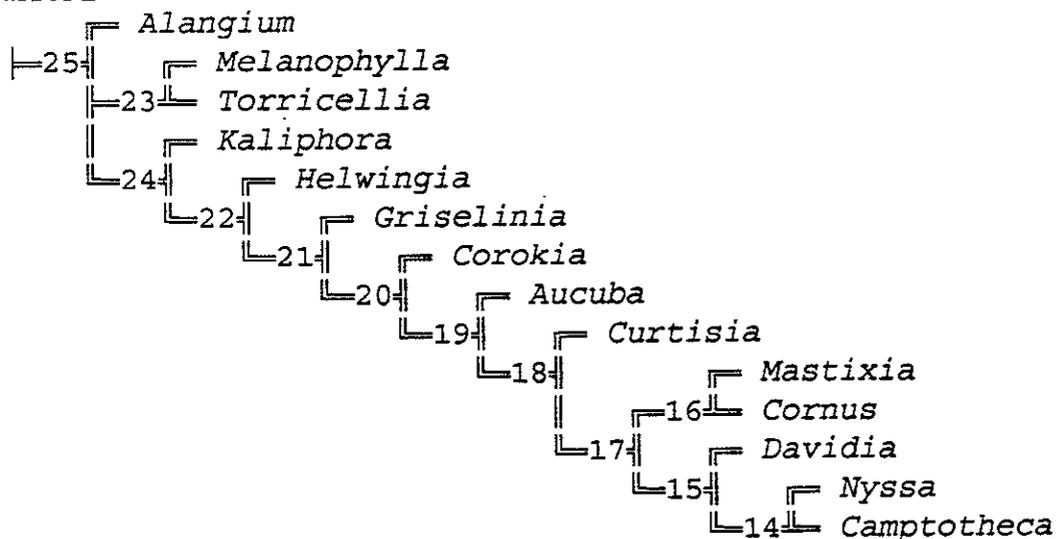
APÉNDICE 3. Resultados del análisis cladístico para la familia Cornaceae+ Nyssaceae con el programa Hennig86, usando a *Alangium* como grupo externo.

Opción ie* longitud 59 ci 57 ri 63, 11 árboles

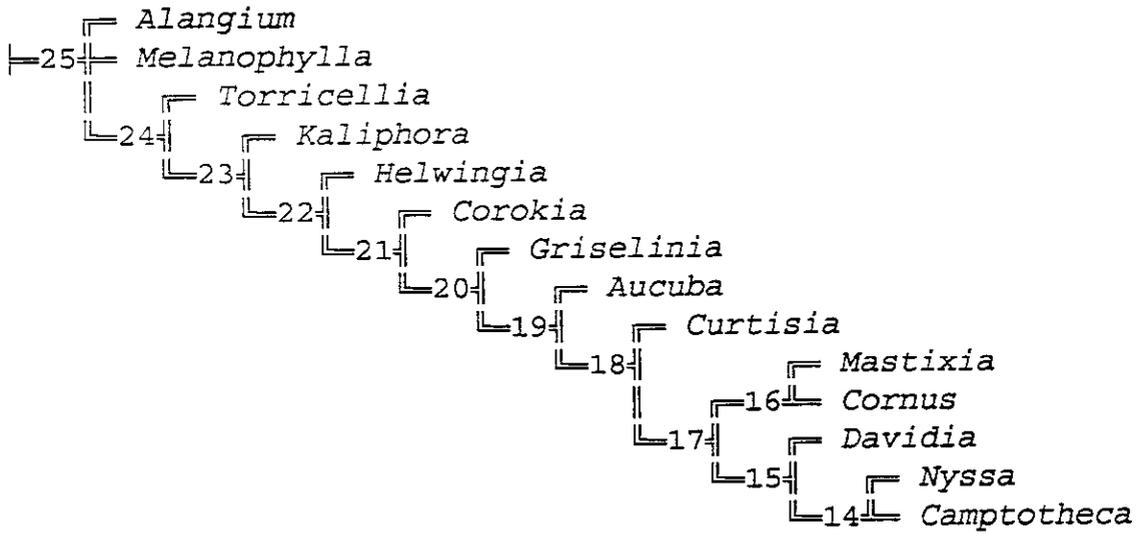
árbol 1



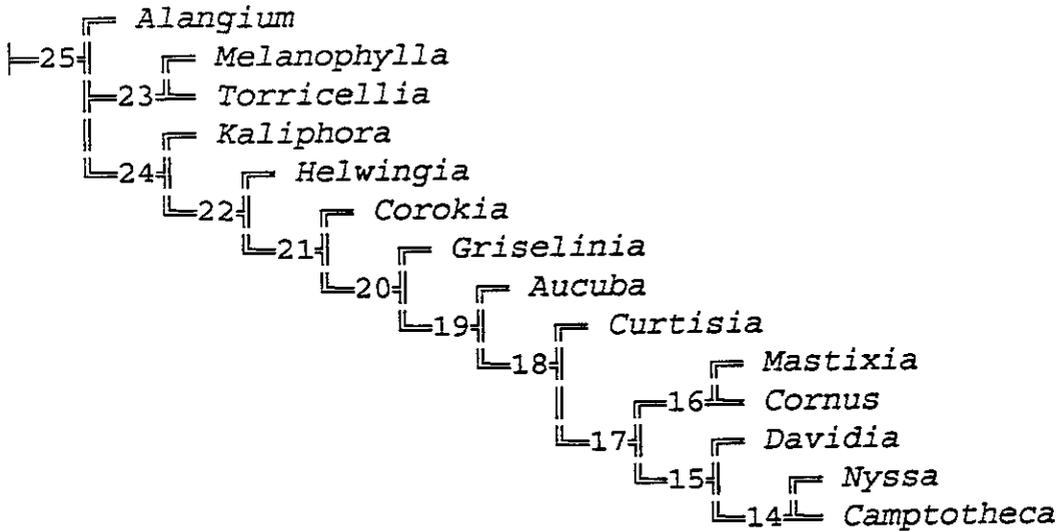
árbol 2



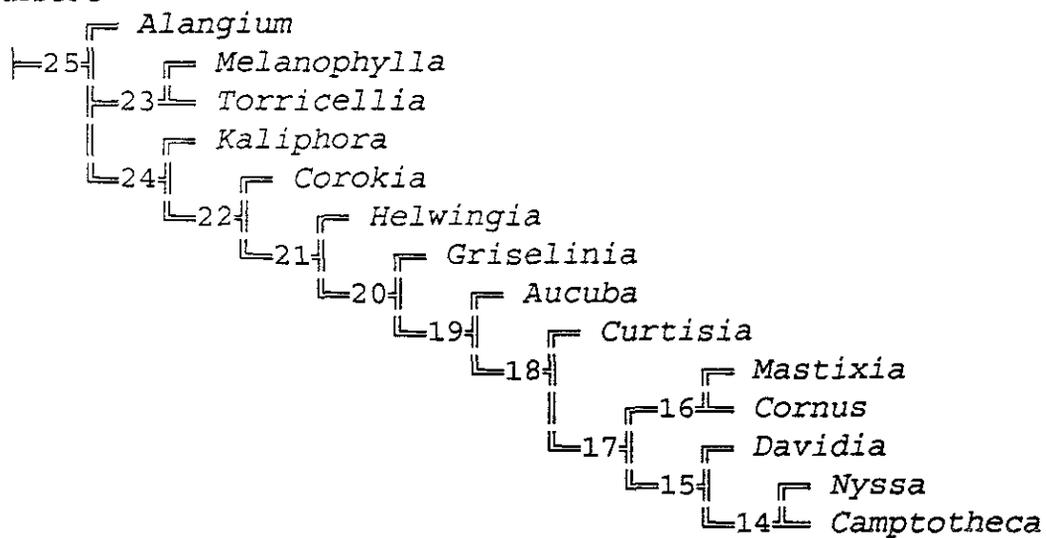
árbol 3



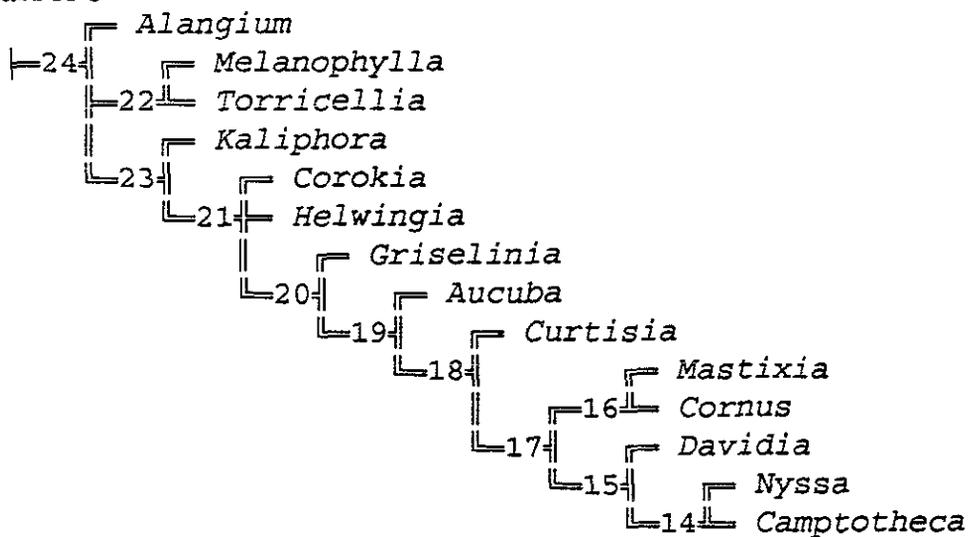
árbol 4



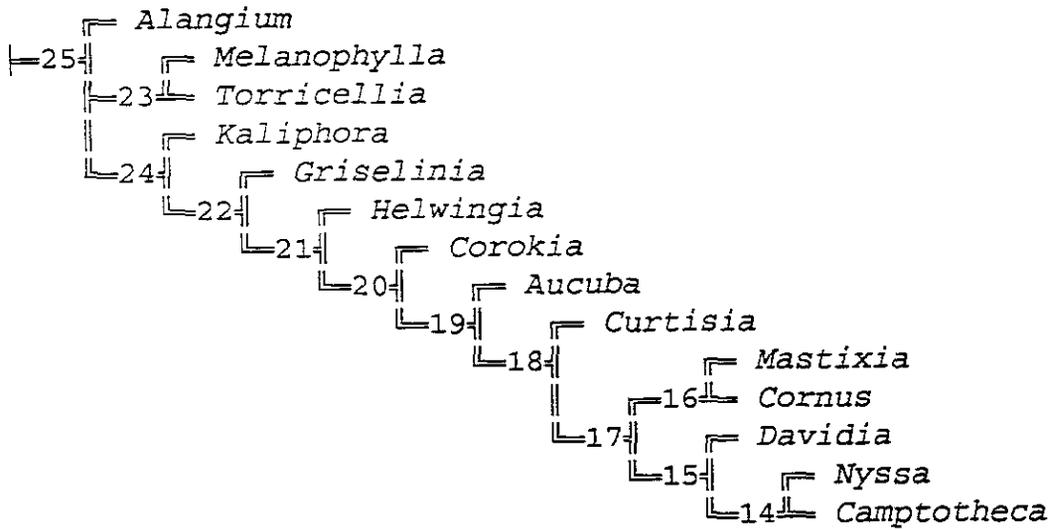
árbol 5



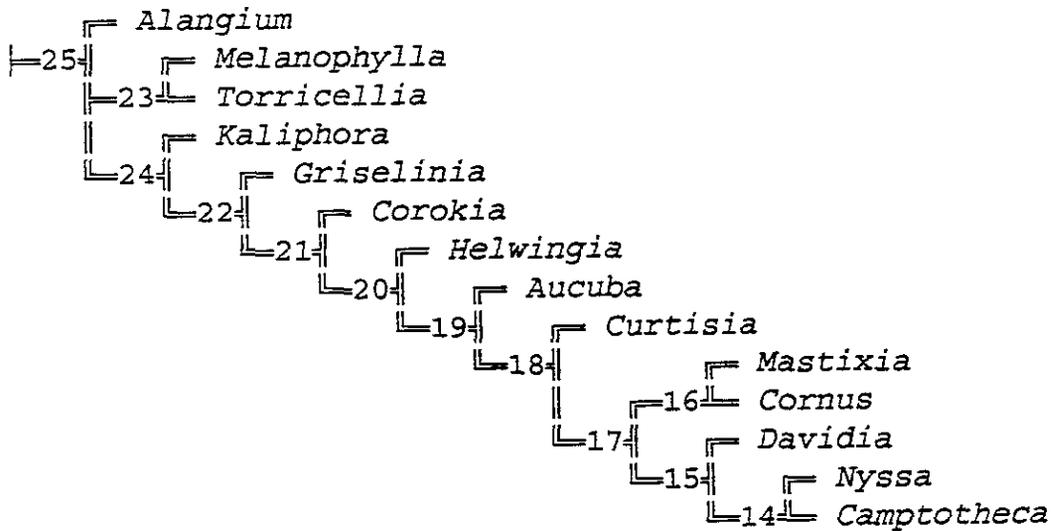
árbol 6



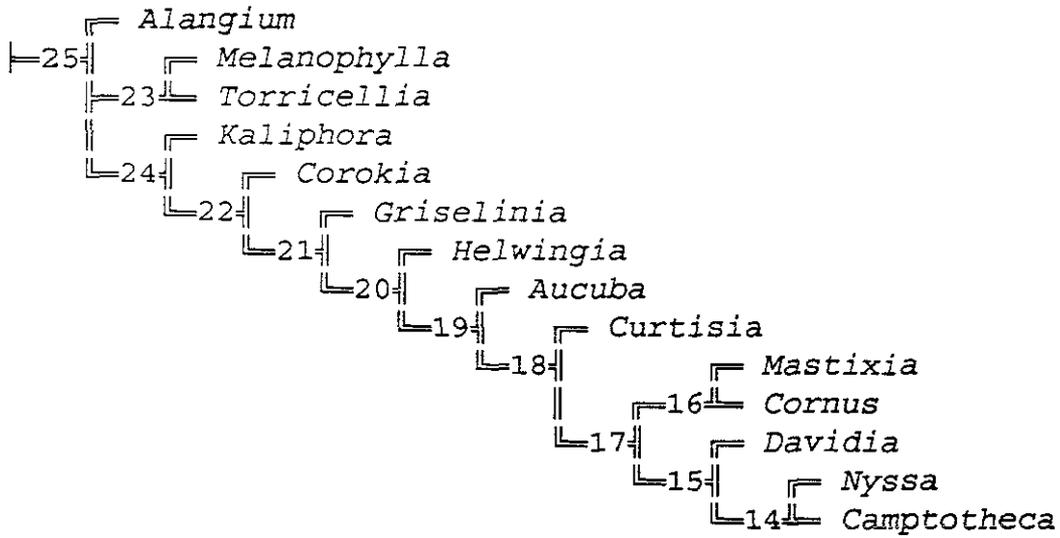
árbol 7



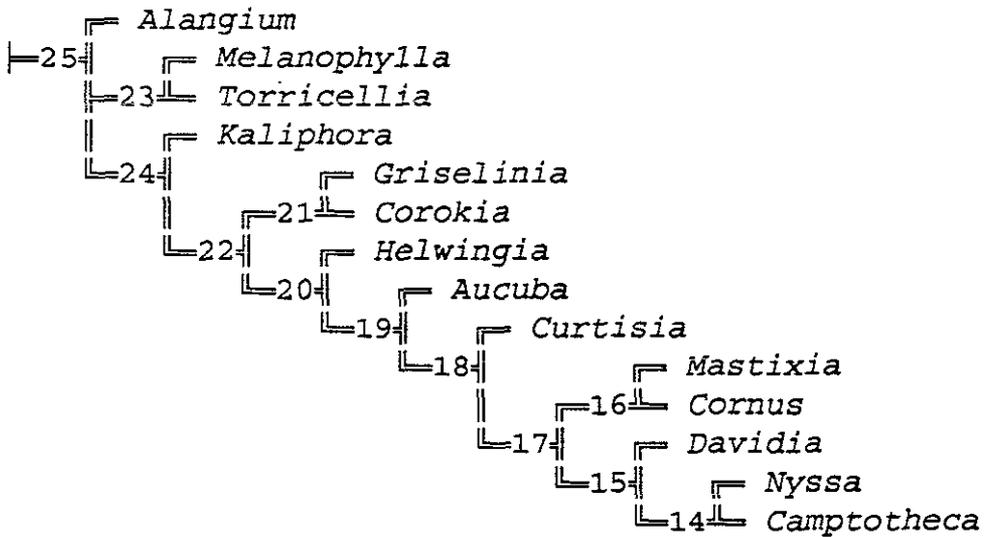
árbol 8



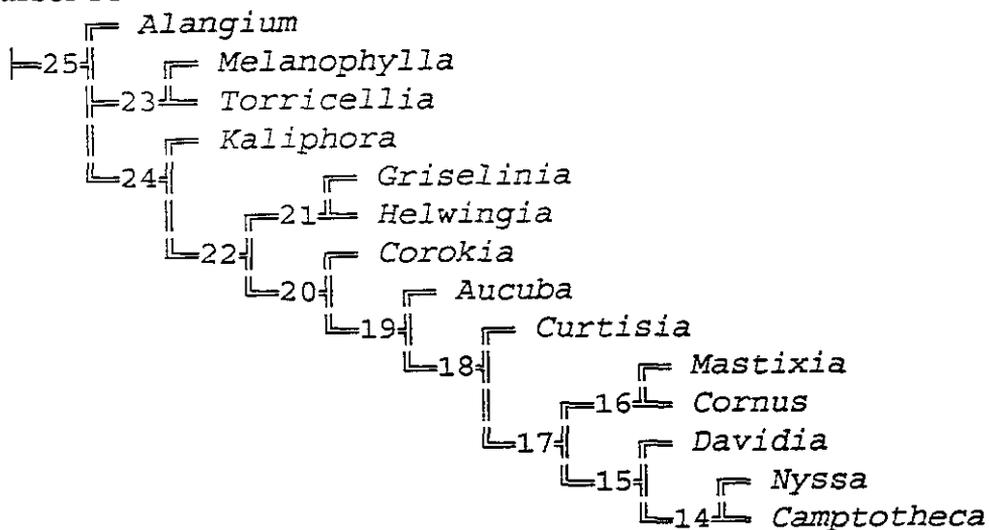
árbol 9



árbol 10



árbol 11



Lista de árboles a partir de la opción ie*, 11 árboles

árbol 1

(0 8 (9 (10 (11 (12 (7 (13 (6 ((4 5)(2 (1 3))))))))))))

árbol 2

(0 (8 9)(10 (11 (12 (7 (13 (6 ((4 5)(2 (1 3))))))))))

árbol 3

(0 8 (9 (10 (11 (7 (12 (13 (6 ((4 5)(2 (1 3))))))))))))

árbol 4

(0 (8 9)(10 (11 (7 (12 (13 (6 ((4 5)(2 (1 3))))))))))

árbol 5

(0 (8 9)(10 (7 (11 (12 (13 (6 ((4 5)(2 (1 3))))))))))

árbol 6

(0 (8 9)(10 (7 11 (12 (13 (6 ((4 5)(2 (1 3))))))))))

árbol 7

(0 (8 9)(10 (12 (11 (7 (13 (6 ((4 5)(2 (1 3))))))))))

árbol 8

(0 (8 9)(10 (12 (7 (11 (13 (6 ((4 5)(2 (1 3))))))))))

árbol 9

(0 (8 9)(10 (7 (12 (11 (13 (6 ((4 5)(2 (1 3))))))))))

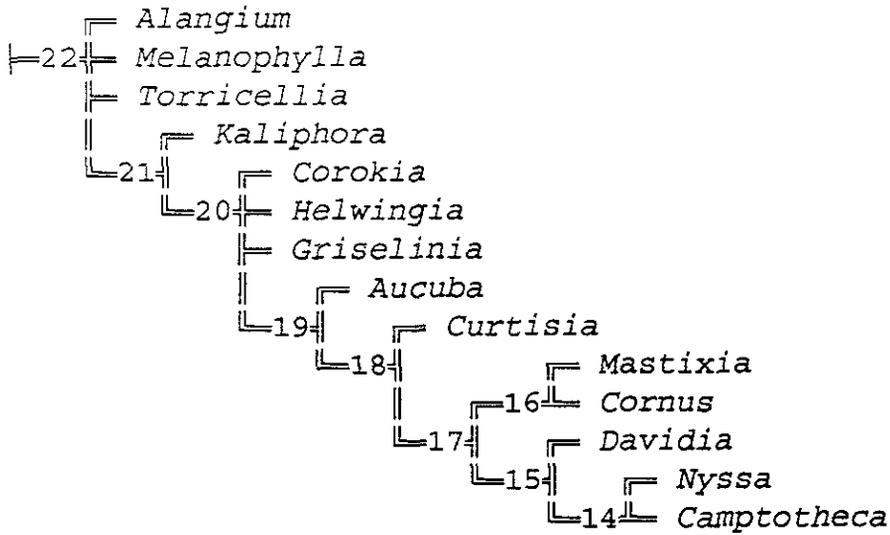
árbol 10

(0 (8 9)(10 ((7 12)(11 (13 (6 ((4 5)(2 (1 3))))))))))

árbol 11

(0 (8 9)(10 ((11 12)(7 (13 (6 ((4 5)(2 (1 3))))))))))

Arbol por consenso de Nelson a partir de los 11 árboles de la opción ie*



(0 8 9 (10 (7 11 12 (13 (6 ((4 5)(2 (1 3))))))))

APÉNDICE 4. Matriz de áreas vs. componentes para los datos de Amorim y Tozoni (1994) y de las Cornaceae.

```

a00 0000 000 000000 000000 00000000 00 000 00000 00 0000000 0000000 000 0
a01 0101 000 000000 100011 11100111 00 111 00011 00 0000000 0000000 000 0
a02 0111 011 100111 100111 10000011 11 000 00011 00 0101101 0011111 000 1
a03 1011 011 001111 001111 00000000 00 000 11100 00 0000101 0000111 111 1
a04 0000 111 000000 010111 00011001 00 000 00000 00 1111111 1101111 111 1
a05 1011 011 001111 001111 00000000 00 000 00000 00 1111111 1111111 000 1
a06 0000 011 100001 000111 01000111 11 111 00011 00 1111111 0000000 000 0
a07 0000 011 000000 000111 00100111 00 011 00000 00 0000000 0000001 000 1
a08 0000 000 000000 000000 00000000 00 001 00000 00 0000000 0000111 000 1
a09 0000 101 000000 010001 00001001 00 000 10101 01 0000000 0011111 000 1
a10 0000 101 010011 010001 00001001 00 000 01101 00 0000000 0011111 000 1
a11 0000 101 010011 010001 00001001 00 000 01101 11 0000000 0011111 000 1
a12 1011 101 010011 011111 00011001 01 000 10101 11 0000011 1111111 111 1

```