



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA (TERCIARIO Y CUATERNARIO) DE ANACARDIACEAE CON BASE EN CARACTERES ANATÓMICOS DE LA MADERA

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE
BIOLOGA

PRESENTA

MARCELA MARTÍNEZ MILLÁN



DIRECTOR DE TESIS:

DR. SERGIO R. S. CEVALLOS FERRIZ

DIVISION DE ESTUDIOS PROFESIONALES



MEXICO, D. F.

2000

FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

MAT. MARGARITA ELVIRA CHÁVEZ CANO
Jefa de la División de Estudios Profesionales
P r e s e n t e

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

“Biogeografía Histórica (Terciario y Cuaternario) de Anacardiaceae con base en caracteres anatómicos de la madera”

realizado por Marcela Martínez Millán

Con número de cuenta 9550356-1 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

A t e n t a m e n t e

Director de tesis

Propietario

Dr. Sergio Rafael Silvestre Cevallos Ferriz

Propietario

Dr. Juan José Morrone Lupi

Propietario

M. en C. José Luis Ramírez Garduño

Suplente

Dra. Teresa Terrazas Salgado

Suplente

Dr. Juan Francisco Efraín De Luna García

Sergio Cevallos Ferriz
Juan José Morrone Lupi
José Luis Ramírez Garduño
Teresa Terrazas Salgado
Juan Francisco Efraín De Luna García

FACULTAD DE CIENCIAS
U. N. A. M.

Edna M. Suárez D.

Consejo Departamental de Biología
Dra. Edna María Suárez Díaz



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA

AGRADECIMIENTOS

Antes que a nadie más, quisiera agradecer a Geña quien se ha sacrificado siempre por darme lo mejor, le agradezco por darme todo su amor, todo su tiempo y toda su atención, y por haberse esmerado siempre por darme la mejor educación.

Quisiera agradecer a toda mi familia, mi mamá Marcela, mi papá Enrique, mis hermanos Arturo, Claudia y Mónica por darme siempre todo su apoyo y entender cuando por exceso de trabajo no podía estar con ellos. A mis tías Malena, Betty, Betty, Cecilia y Rosalía porque siempre me apoyaron y creyeron en mí. A todo el resto de mi familia, primos, tíos y abuelos que siempre me echaron porras. A mis amigos (en orden alfabético para evitar reclamaciones) Abraham, Angeles, Idalí, Juan Manuel, Laura, Miki, Natalia, Paola y Susana por siempre estar ahí y por aguantarme tantos años.

A la Maestra Ana María Jiménez Malanche porque gracias a ella, decidí dedicar mi vida a la biología.

Un especial agradecimiento al Dr. Sergio R. S. Cevallos Ferriz por ser un excelente director de tesis y amigo. A la Dra. Teresa Terrazas Salgado por compartir conmigo su conocimiento de la familia Anacardiaceae y por facilitarme el material utilizado para ilustrar este trabajo. A los revisores de este trabajo Dr. Juan José Morrone Lupi, Dr. J. F. Efraín de Luna García y M. en C. José Luis Ramírez Garduño por sus comentarios.

Al proyecto "Historia de la vegetación de México con base en sus fósiles" (clave IN205597) y al Instituto de Geología de la UNAM por el apoyo económico recibido durante la realización de esta tesis y durante la presentación de este trabajo en congresos internacionales.

Por último pero no por ello menos importante, un muy especial agradecimiento a la Dra. Ma. del Carmen Millán Acevedo (Chati, q.e.p.d.) quien decidió el curso de mi vida.

A Geña

A mi madre y familia

A Chati

ÍNDICE

Resumen	1
Introducción	
Familia Anacardiaceae	2
Taxonomía	2
La familia Anacardiaceae en México	4
Tectónica de placas en el Cretácico-Cenozoico	5
Nivel mundial	5
Hemisferio Norte	6
Hemisferio Sur	8
Las Antillas y Centroamérica	8
México	9
Condiciones climáticas en el Cretácico-Cenozoico	10
Hipótesis	14
Objetivo	14
Metodología	
Matrices de datos	14
Análisis fenético	19
Análisis filogenético	19
Análisis biogeográfico	20
Elección del análisis	20
Elección de árboles	21
Resultados	
Análisis fenético	22
Análisis filogenético	24
Análisis biogeográfico	27
Discusión	
La familia Anacardiaceae	31
Anacardiaceae y Burseraceae	31
Los caracteres de la madera	31
La filogenia	32
Biogeografía de la familia Anacardiaceae	33
Area ancestral de la familia Anacardiaceae	33
Las hipótesis antiguas y el cladograma	34
El registro fósil	36
Clados con registro fósil en México	38
Clados africanos	40
El caso de Malasia	41
La India	42
Los endemismos	42
Conclusión	43
Bibliografía	44
Apéndice A	47
Apéndice B	51
Apéndice C	55
Apéndice D	56
Apéndice E	58
Apéndice F	60

RESUMEN

La familia Anacardiaceae es actualmente un componente importante de la vegetación de México. La distribución geográfica actual de la familia es pantropical con varios representantes en regiones templadas. Este patrón sugiere una diversificación temprana, sobre todo en las regiones tropicales. Las ideas tradicionales dicen que hubo una diversificación principalmente en Gondwana y que de ahí, la familia radió hacia las demás zonas. En el caso particular de México, se piensa que en general las Anacardiaceae llegaron en tiempos relativamente recientes, cuando el Istmo de Panamá se formó, en el Plioceno, pero el registro fósil indica que la familia estaba presente en el territorio por lo menos desde el Cretácico. La historia de la familia en el territorio mexicano es entonces más compleja. Con el fin de identificar el área más probable de origen de la familia y de algunos grupos particulares con importancia para México, se llevó a cabo un análisis biogeográfico de la familia con el cual también se pretende establecer la(s) ruta(s) que tomó la familia para llegar al territorio mexicano, desde dónde arribaron y el tiempo probable en que este arribo sucedió; esto es, la historia biogeográfica de la familia. Las técnicas de análisis biogeográfico actuales requieren de un análisis filogenético previo de los taxones, el cual se realizó basándose únicamente en los caracteres anatómicos de la madera. Un análisis fenético determinó la utilidad de los caracteres de la madera para este fin. La familia Anacardiaceae tiene un antiguo registro fósil en México y Norteamérica, y el análisis de las distribuciones geográficas de los géneros actuales indican que muy probablemente esta familia de plantas llegó al territorio mexicano procedente del norte, de lo que hoy son las regiones templadas del Hemisferio Norte, durante un tiempo en el cual en esas regiones existía una flora con características tropicales denominada flora boreotropical, el Terciario temprano. Miembros de la familia Anacardiaceae formaban parte de dicha flora y de esa manera se distribuyeron por todas las regiones del Hemisferio Norte incluyendo México. En aquel tiempo (del Cretácico al Eoceno), las demás regiones geográficas estaban lo suficientemente cercanas para permitir una migración más o menos directa de la familia entre ellas (Africa, la India). El análisis también indica que México jugó un papel importante en la diversificación de la familia, lo cual se puede observar hoy en la gran cantidad de géneros endémicos que existen en el territorio mexicano.

INTRODUCCIÓN

FAMILIA ANACARDIACEAE

• Taxonomía

La familia Anacardiaceae es un miembro importante de la flora de México, se encuentra ampliamente distribuida en el territorio y fósiles del Cretácico y Terciario no son escasos en localidades mexicanas (Cevallos-Ferriz y Ramírez 1998; Ramírez, 1999; Wolfe, com. pers., 1998); sin embargo, sus relaciones taxonómicas y evolutivas no han podido ser bien establecidas. La familia Anacardiaceae es moderadamente grande, se han descrito unos 110 géneros para la familia, sin embargo, muchos de estos son sinónimos. De acuerdo con la lista de géneros de los Jardines Botánicos Reales de KEW (Tabla 1), actualmente incluye 68 géneros y unas 600 especies con distribución pantropical, no obstante, el género *Dobinea* no se encuentra en dicha lista a pesar de que hay estudios que indican que pertenece a la familia (Terrazas, 1994). El género *Toxicodendron* es considerado en esta lista como un sinónimo de *Rhus*, sin embargo, hay suficientes diferencias en cuanto a frutos y resinas que indican que son dos géneros distintos (Judd et. al., 1999). La mayoría de las especies son árboles y arbustos aunque rara vez se encuentran lianas.

Tabla 1. Relación de géneros descritos como pertenecientes a la familia Anacardiaceae. Los nombres en negritas indican los géneros actualmente reconocidos por los Jardines Botánicos Reales de KEW, los demás son sinónimos de dichos géneros. Tomado de www.rbgekew.org.uk.

<i>Actinocheita</i> F.A.Barkley	<i>Dracontomelon</i> Blume
<i>Allospodias</i> (Pierre) Stapf = <i>Spondias</i> L.	<i>Drimycarpus</i> Hook.f.
<i>Amphipterygium</i> Schiede ex Standl.	<i>Duckera</i> F.A.Barkley(SUS) = <i>Rhus</i> L.
<i>Anacardium</i> L.	<i>Duvaua</i> Kunth = <i>Schinus</i> L.
<i>Anaphrenium</i> E.Mey. ex Endl. = <i>Heeria</i> Meisn.	<i>Emiliomarcetia</i> T.Durand & H.Durand =
<i>Anauxanopetalum</i> Teijsm. & Binn. = <i>Swintonia</i> Griff.	<i>Trichoscypha</i> Hook.f.
<i>Androtium</i> Stapf	<i>Euleria</i> Urb.
<i>Antrocaryon</i> Pierre	<i>Euroschinus</i> Hook.f.
<i>Apterokarpus</i> Rizzini = <i>Loxopterygium</i> Hook.f.	<i>Faguetia</i> Marchand
<i>Astronium</i> Jacq.	<i>Fegimanra</i> Pierre
<i>Astropetalum</i> Griff. = <i>Swintonia</i> Griff.	<i>Gluta</i> L.
<i>Blepharocarya</i> F.Muell.	<i>Haematostaphis</i> Hook.f.
<i>Bonetiella</i> Rzed.	<i>Haplorhus</i> Engl.
<i>Botryceras</i> Willd. = <i>Laurophyllus</i> Thunb.	<i>Harpephyllum</i> Bernh. ex Krauss
<i>Bouea</i> Meisn.	<i>Heeria</i> Meisn.
<i>Buchanania</i> Spreng.	<i>Holigarna</i> Buch.-Ham. ex Roxb.
<i>Camnosperma</i> Thwaites	<i>Juliania</i> Schlttdl.(SUH) =
<i>Cardenasiodendron</i> F.A.Barkley	<i>Amphipterygium</i> Schiede ex Standl.
<i>Choerospondias</i> B.L.Burt & A.W.Hill	<i>Koordersiodendron</i> Engl.
<i>Comeurya</i> Baill. = <i>Dracontomelon</i> Blume	<i>Lannea</i> A.Rich.
<i>Comocladia</i> P.Browne	<i>Lanneoma</i> Delile = <i>Lannea</i> A.Rich.
<i>Coniogeton</i> Blume = <i>Buchanania</i> Spreng.	<i>Laurophyllus</i> Thunb.
<i>Cotinus</i> Mill.	<i>Lithraea</i> Miers ex Hook. & Arn.
<i>Cyrtocarpa</i> Kunth	<i>Loxopterygium</i> Hook.f.
<i>Cyrtospermum</i> Benth. = <i>Camnosperma</i> Thwaites	<i>Loxostylis</i> A.Spreng. ex Rchb.
<i>Dasykarya</i> Liebm. = <i>Cyrtocarpa</i> Kunth	<i>Malosma</i> (Nutt.) Raf. = <i>Rhus</i> L.

Mangifera L.
Mauria Kunth
Melanochyla Hook.f.
Melanococca Blume = *Rhus* L.
Melanocommia Ridl. = *Semecarpus* L.f.
Melanorrhoea Wall. = *Gluta* L.
Metopium P.Browne
Micronychia Oliv.
Microstemon Engl. = *Pentaspadon* Hook.f.
Mosquitoxylum Krug & Urb.
Myracrodruon Allemao = *Astronium* Jacq.
Neostyphonia Shafer = *Rhus* L.
Nothopegia Blume
Nothopegiopsis Lauterb. = *Semecarpus* L.f.
Nothoprotium Miq. = *Pentaspadon* Hook.f.
Ochoterena F.A.Barkley
Odina Roxb. = *Lansea* A.Rich.
Oncocarpus A.Gray = *Semecarpus* L.f.
Operculicarya H.Perrier
Orthopterygium Hemsl.
Ozoroa Delile
Pachycormus Coville ex Standl.
Parishia Hook.f.
Pegia Colebr.
Pentaspadon Hook.f.
Phanrangia Tardieu = *Mangifera* L.
Phlebochiton Wall. = *Pegia* Colebr.
Pistacia L.
Pleiogynium Engl.
Poupartia Comm. ex Juss.

Protorhus Engl.
Pseudosmodingium Engl.
Pseudospondias Engl.
Quebrachia Griseb. = *Schinopsis* Engl.
Rhodosphaera Engl.
Rhus L.
Scassellatia Chiov. = *Lansea* A.Rich.
Schinopsis Engl.
Schinus L.
Sclerocarya Hochst.
Searsia F.A.Barkley = *Rhus* L.
Semecarpus L.f.
Skoliostigma Lauterb. = *Spondias* L.
Smodingium E.Mey. ex Sond.
Solenocarpus Wight & Arn. = *Spondias* L.
Sorindeia Thouars
Sorindeiopsis Engl. = *Sorindeia* Thouars
Spondias L.
Stagmaria Jack = *Gluta* L.
Swintonia Griff.
Syndesmis Wall. = *Gluta* L.
Tapirira Aubl.
Terminthia Bernh. = *Rhus* L.
Thyrsodium Salzm. ex Benth.
Toxicodendron Mill. = *Rhus* L.
Trichoscypha Hook.f.
Tropidopetalum Turcz. = *Bouea* Meisn.
Trujanoa La Llave = *Rhus* L.
Veatchia A.Gray = *Pachycormus* Coville ex Standl.

Durante muchos años se aceptó la clasificación propuesta por Cronquist (1988) donde la familia se encuentra dentro del Orden Sapindales, en la Subclase Rosidae de la Clase Magnoliopsida (Tabla 2). En este esquema, las familias Akaniaceae, Aceraceae, Staphyleaceae, Melianthaceae, Bretschneideraceae, Sapindaceae, Hippocastanaceae, Burseraceae, Julianiaceae, Simaroubaceae, Cneoraceae, Meliaceae, Rutaceae y Zygophyllaceae, se encuentran en el mismo orden. Un nuevo esquema de clasificación propuesto por "The Angiosperm Phylogeny Group" (1998) basado principalmente en caracteres moleculares confirma su posición en el Orden Sapindales dentro de las rosidas (Tabla 2) junto con las familias Biebersteiniaceae, Burseraceae, Kirkiaceae, Meliaceae, Nitrariaceae (+Peganaceae), Rutaceae, Sapindaceae y Simaroubaceae.

Tabla 2. Comparación de la posición taxonómica de la familia Anacardiaceae según dos esquemas de clasificación.

Cronquist, 1988	APG, 1998
Magnoliophyta	Angiospermas
Magnoliopsida	Eudicotiledóneas
Rosidae	"Core" eudicotiledóneas
Sapindales	Rosidas
	Eurosidas II
	Sapindales

En los primeros esquemas de clasificación a nivel infrafamiliar, los géneros de Anacardiaceae se colocaron junto con los de Burseraceae en una sola familia, Terebinthaceae (Terrazas, 1994), a lo largo del tiempo algunos géneros han sido excluidos y otros incluidos en la familia o en otras familias que ahora se consideran sinónimos (Tabla 3). Uno de los esquemas más utilizados es el propuesto por Engler en 1896 (Terrazas, 1994) quien la divide en 5 tribus; Mangifereae (o Anacardiaceae), Spondieae (o Spondiaceae), Rhoideae (o Rhoeae), Semecarpeae y Dobineae basado en caracteres florales y de organización de las hojas (Terrazas, 1994).

Tabla 3. Relación de diferentes nombres sinónimos de la familia Anacardiaceae que se han dado en la literatura, según los registros de los Jardines Botánicos Reales de KEW. Tomado de www.rbgekew.org.uk.

<i>Pistaciaceae</i>	Adans., Fam. Pl. 2: 332. Jul-Aug 1763.
<i>Terebinthaceae</i>	Durande, Notions Elém. Bot.: 292. 1782, <i>nom. illeg.</i>
<i>Cassuviaceae</i>	Juss. ex R. Br. in J.H. Tuckey, Narr. Exped. Zaire: 431. 5 Mar 1818, <i>nom. illeg.</i>
<i>Comocladaceae</i>	Martinov, Tekhno-Bot. Slovar: 144. 1820.
<i>Spondiaceae</i>	Martinov, Tekhno-Bot. Slovar: 594. 1820.
<i>Rhoaceae</i>	Spreng. ex Sadler, Fl. Comit. Pest. 1: 135. 1826.
<i>Anacardiaceae</i>	Lindl., Intr. Nat. Syst. Bot.: 127. Sep 1830, <i>nom. cons.</i>
<i>Vernicaceae</i>	Link, Handbuch 2: 123. Jan-Aug 1831.
<i>Schinaceae</i>	Raf., Fl. Tellur. 3: 55. Nov-Dec 1837.
<i>Sumachiaceae</i>	(DC.) Perleb, Clav. Class.: 31. 1838, <i>nom. illeg.</i>
<i>Podoaceae</i>	Baill. ex Franch., Pl. Delav.: 145. Mai 1889.
<i>Blepharocaryaceae</i>	Airy Shaw, Kew Bull. 18: 254. 8 Dec 1964.

- *La familia Anacardiaceae en México*

Representantes de la familia Anacardiaceae se encuentran ampliamente distribuidos en México, desde zonas templadas hasta tropicales y sus afinidades con géneros actuales son tanto con Norteamérica y las demás regiones del Hemisferio Norte (*Rhus*, *Cotinus*, *Toxicodendron*) como con Sudamérica (*Tapirira*, *Anacardium*) e incluso con otros continentes (*Pistacia* con Africa y Europa). Algunos géneros son particularmente importantes como la casi endémica *Comocladia* que actualmente sólo vive en México y las Grandes Antillas, *Cyrtocarpa* con distribución disyunta en México y Brasil y *Metopium* con representantes en México, Estados Unidos y Centroamérica y los géneros totalmente endémicos *Pseudosmodingium*, *Pachycormus*, *Actinocheita*, *Bonetiella* y *Malosma*.

Fósiles pertenecientes a miembros de la familia se han encontrado en diferentes localidades de México (Tabla 4) principalmente en Baja California Sur (Fm. El Cien, Oligoceno tardío-Mioceno temprano y Fm. Comondú, Mioceno) y Puebla (Fm. Pie de Vaca, Oligoceno) (Cevallos-Ferriz y Ramírez, 1998; Ramírez, 1999), así como en Veracruz (Fm. Paraje Solo, Plioceno-Pleistoceno) (Cevallos-Ferriz y Ramírez, 1998), Oaxaca (Mioceno) (Berry, 1923) y Chiapas (Fm. Simojovel, Mioceno) (Raven y Axelrod, 1974; Ramírez, com. pers., 1999). De particular interés es Coahuila (Fm. Olmos, Maastrichtiano) donde se ha encontrado el registro confiable más antiguo de la familia a nivel mundial (Wolfe, com. pers., 1998; Cevallos, com. pers., 1999).

Tabla 4. Relación de géneros de la familia Anacardiaceae que han sido encontrados como fósiles en el territorio mexicano. *=Género con afinidades inciertas, muy probablemente Anacardiaceae.

Fm. Olmos Coahuila Cretácico	Fm. Pie de Vaca Puebla Oligoceno	Fm. El Cien Baja California Sur Oligoceno-Mioceno	Fm. Comondú Baja California Sur Mioceno	Fm. Simojovel Chiapas Mioceno	Fm. Paraje Solo Veracruz Plioceno-Pleistoceno	? Veracruz-Oaxaca Mioceno
<ul style="list-style-type: none"> • hojas <i>Rhus</i> (por confirmar) • madera <i>Paraphyllanthoxylon*</i> 	<ul style="list-style-type: none"> • hojas <i>Rhus</i> <i>Haplorhus</i> <i>Pistacia</i> <i>Pseudosmodingium</i> <i>Comocladia</i> • polen <i>Anacardiaceae</i> 	<ul style="list-style-type: none"> • madera <i>Tapirira</i> 	<ul style="list-style-type: none"> • madera <i>Tapirira</i> 	<ul style="list-style-type: none"> • flores <i>Tapirira</i> 	<ul style="list-style-type: none"> • polen <i>Comocladia</i> 	<ul style="list-style-type: none"> • hojas <i>Anacardites</i>

La gran riqueza actual de géneros de Anacardiaceae en México, sus relaciones con diferentes continentes, la presencia de cinco géneros endémicos y el antiguo registro fósil indican una importante diversificación y una larga historia de la familia en el territorio mexicano. Esta historia y sus consecuencias (el presente) necesariamente están vinculadas con la historia del territorio, desde el Cretácico y durante el Cenozoico. Para poder comprender los mecanismos que dieron forma a la vegetación actual de México incluida la familia Anacardiaceae es necesario considerar los fenómenos y procesos que afectaron y aun afectan la vegetación, tanto los geológicos (tectónica de placas) como los climáticos.

TECTÓNICA DE PLACAS EN EL CRETÁCICO-CENOZOICO

- *Nivel mundial*

Durante el Jurásico tardío se dio la separación de los continentes del Hemisferio Norte (Laurasia) de los del Hemisferio Sur (Gondwana) mediante la apertura del mar de Tethys. Estos movimientos y la actividad volcánica separaron a Norteamérica del Noroeste de Africa (González, 1998) y de Sudamérica mediante la apertura del Golfo de México y el Atlántico Central (www.scotese.com). Durante el periodo Cretácico, el rompimiento de Pangea continúa, el Atlántico Sur sigue abriéndose separando Sudamérica de Africa en dirección sur a norte, mientras que por otro lado, se abre el Océano Indico del Este. En el Hemisferio Norte, Norteamérica y Europa comienzan a separarse, en Norteamérica se produce la elevación de las Montañas Rocosas y la unión de varios terrenos a lo largo de la costa oeste (Tiffney, 1985b; Taylor, 1990; www.scotese.com). Es en el Cretácico que las islas de Cuba y la Española derivan desde el Pacífico (www.scotese.com).

En el Cretácico; una gran porción de los continentes estaba cubierta por aguas someras (Novacek, 1999; www.scotese.com) ya que el nivel del mar se encontraba entre 100 y 200 m más alto que en la actualidad, esto debido a que fue una época de rápida formación de fondo oceánico (www.scotese.com).

En el Eoceno, Australia y Antártica se separan de Africa y Sudamérica (www.scotese.com), hace unos 50 m.a. Australia se separa de la Antártica y rápidamente se mueve al norte en dirección a una colisión con el Sureste de Asia al igual que la India

(www.scotese.com) cuya primera colisión con Eurasia fue en el Eoceno medio (Raven y Axelrod, 1974), el Tibet y los Himalayas se forman en el Mioceno con su fase más fuerte en el Plioceno-Pleistoceno (Raven y Axelrod, 1974). Otras colisiones importantes son España con Francia formando la cordillera de los Pirineos, Italia con Francia y Suiza formando los Alpes, Grecia y Turquía con los Balcanes formando las montañas "Hellenide" y "Dinaride", Arabia con Irán formando las montañas Zagros y más recientemente Australia con Indonesia; todas estas colisiones ayudaron a cerrar el antiguo mar Tethys (www.scotese.com). Esto lleva a que el área continental decrezca (aunque su volumen es el mismo) y por tanto a que el área oceánica aumente provocando un descenso en el nivel del mar (www.scotese.com) hacia el Oligoceno tardío (Taylor, 1988)

Otros sucesos importantes que se dieron en el Cenozoico, particularmente en los últimos 20 m.a. son entre otros; la separación de la Península Arábiga de África con la apertura del Mar Rojo, la apertura del Mar de Japón con el movimiento de Japón hacia el este y el movimiento hacia el norte de Baja California abriendo el Golfo de California (www.scotese.com).

- *Hemisferio Norte*

Al final del Cretácico Euramérica estaba separada de Asiamérica por dos mares epicontinentales, el "Mid-Continental Seaway" que dividía lo que hoy es Norteamérica (Novacek, 1999) desde el Golfo de México hasta el Artico (Graham, 1993; Wendt, 1993) y el mar Turgai que dividía lo que hoy es Asia (Briggs, 1987; Wendt, 1993; Novacek, 1999). Briggs (1987) postula dos puentes de tierra que se establecen en el Paleoceno-Eoceno temprano (Novacek, 1999); la ruta Thulean (Labrador-isla de Baffin-Groenlandia-islas Faeroe-Escocia) y la ruta DeGeer (isla Ellesmere-Groenlandia-Spitsbergen-Escandinavia).

Se postula que la separación entre Groenlandia y Europa comenzó en el Paleoceno temprano al tiempo que el "Mid-Continental Seaway" se secó y que a principios del Eoceno (Briggs, 1987; Taylor, 1990; Graham, 1993), a mediados del Eoceno (Novacek, 1999) o tal vez a finales del Eoceno (Manchester, 1999), Europa se aísla cuando se forma el Atlántico Norte (Briggs, 1987; Graham, 1993). Sin embargo, nuevos datos indican que durante el Eoceno hubo puentes de tierra que comunicaban todas las tierras del Hemisferio Norte, por un lado el estrecho de Bering que fue intermitente (Tiffney, 1985b; Graham, 1993; Wendt, 1993; Novacek, 1999; Manchester, 1999) y por otro el puente de tierra del Atlántico Norte (Tiffney, 1985a,b; Graham, 1993; Wendt, 1993; Manchester, 1999; Novacek, 1999).

Tiffney (1985b) postula que hubo básicamente 4 puentes que cruzaban el Atlántico Norte (Fig. 1); dos de ellos entre Norteamérica y Groenlandia (Groenlandia-Isla de Baffin y Groenlandia-Isla Queen Elizabeth) y los otros dos entre Groenlandia y Europa (norte de Escocia-Islands Faeroes-Islandia-sur de Groenlandia o ruta Thulean y norte de Fennoscandia-norte de Groenlandia o ruta DeGeer); la ruta Thulean se encontraba a 45-50°N (Tiffney, 1985b; Graham, 1993; Wendt, 1993) mientras que la ruta DeGeer estaba 10-15° más al norte (Graham, 1993). En cuanto a las conexiones Europa-Groenlandia, en el Eoceno Escandinavia (Fennoscandia) se encontraba separada de Asia (Tiffney, 1985b) por la presencia del Mar Turgai aunque se postula que pudo haber un puente intermitente entre estas dos tierras (Tiffney, 1985b). Al parecer el mar que la separaba de Europa se secó para el Eoceno temprano (Tiffney, 1985b); este puente de

tierra ya existía en el Daniano y perduró hasta el Eoceno tardío-Oligoceno (Tiffney, 1985b; Taylor, 1990). En cuanto a la ruta Thulean hay mucha controversia en cuanto a su duración, no se sabe con certeza si desapareció en el Paleoceno tardío, en el Eoceno temprano (Taylor, 1990), en el Mioceno medio o si perduró durante todo el Terciario (Tiffney, 1985b). Una de las conexiones Norteamérica-Groenlandia (estrecho Davis que une Groenlandia con las Islas Queen Elizabeth) se formó en el Daniano y permaneció durante el Eoceno (Tiffney, 1985b).

En cuanto a los mares continentales que cruzaban el Hemisferio Norte; el Mar Turgai se secó en el Oligoceno temprano (Tiffney, 1985b) mientras que el mar epicontinental "Mid-Continental Seaway" se secó a finales del Cretácico-Paleoceno al mismo tiempo que se levantaban las Rocosas (Tiffney, 1985b; Briggs, 1987; Graham, 1993). La regresión comienza en el Cretácico (Graham, 1993) de modo que para el Paleoceno es una extensión del Golfo de unos 300-500 km (Graham, 1993; Novacek, 1999). Las tierras al este incluyendo Florida estuvieron sumergidas desde el Jurásico y emergen en el Oligoceno (Raven y Axelrod, 1974)

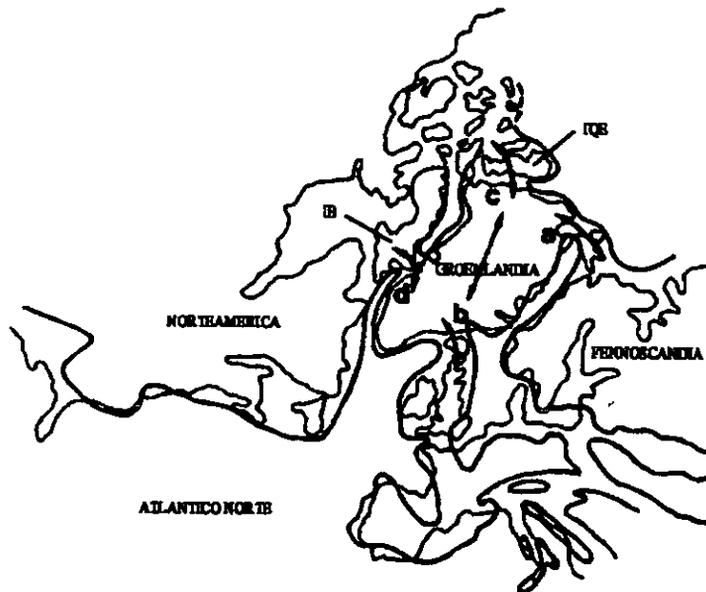


Fig. 1. Paleogeografía del Atlántico Norte en el Eoceno temprano mostrando los 4 puentes de tierra. "a"=Ruta de Escandinavia-norte de Groenlandia (Ruta DeGeer), "b"=Ruta del suroeste de Europa-sur de Groenlandia (Ruta Thulean), "c"=Ruta del norte de Groenlandia-Islas Queen Elizabeth (Estrecho Davis), "d"=Ruta de Groenlandia-Isla Baffin. IQE= isla Queen Elizabeth, IB= isla Baffin, Líneas oscuras= paleocostas, líneas claras= costas actuales. Tomado de Tiffney (1985b).

El estrecho de Bering se establece por primera vez en el Cretácico (Briggs, 1987) a una latitud de 75°N (Raven y Axelrod, 1974; Graham, 1993) y es intermitente durante el Cenozoico (Taylor, 1990; Wendt, 1993; Novacek, 1999) existiendo controversia en cuanto a los periodos en que estuvo disponible. Graham (1993) postula que no estuvo disponible en el Paleoceno ni en el Eoceno medio mientras que Manchester (1999) opina que en ambos periodos estuvo disponible. Ambos coinciden en que para el Eoceno temprano estaba disponible (Graham, 1993; Manchester, 1999) aunque para el Eoceno tardío vuelve a haber discrepancia, Graham (1993) opina que no estaba disponible y Manchester (1999) opina que lo estuvo desde el Eoceno medio hasta el Mioceno medio, aunque Tiffney (1985b) opina que en el Mioceno medio no estaba disponible.

- *Hemisferio Sur*

Sudamérica se separa de las tierras del Hemisferio Norte desde el Jurásico temprano con la aparición del Mar de Tethys, pero es en el Cretácico, hace unos 125-130 m.a. (Raven y Axelrod, 1974) cuando se separa de Africa y queda aislada como una isla-continente (Taylor, 1988; Burnham y Graham, 1999; Novacek, 1999) a unos 3000 km de la parte sur de Norteamérica (Raven y Axelrod, 1974) hasta la consolidación del istmo de Panamá durante el Mioceno o Plioceno tardío, hace unos 3.5-3.1 m.a. según Burnham y Graham (1999), 3 m.a. según Wendt (1993), 2.5 m.a. según González (1998), 2.7-2.5 m.a. según Novacek (1999) o incluso 5.7 m.a. según Raven y Axelrod (1974). La separación entre Sudamérica y Africa se postula ocurrió hace unos 95 m.a. ya que hace 85 m.a. existió un mar de unos 800 km entre ambos continentes que correspondería al Protoatlántico del Sur (Raven y Axelrod, 1974; Wendt, 1993; Burnham y Graham, 1999), además de mares epicontinentales en el sur y este de Africa (Raven y Axelrod, 1974). Si alguna vez la península antártica y Sudamérica estuvieron unidas, su separación fue anterior al Cretácico tardío (Raven y Axelrod, 1974). Un importante suceso en Sudamérica ocurre en el Mioceno-Plioceno cuando se levanta la cordillera de los Andes (Burnham y Graham, 1999).

Mientras Sudamérica y Africa se separaban, Madagascar y la India también se separan de Antártica y Australia fragmentando aún más a Gondwana, abriendo con esto el Océano Indico del Este (Raven y Axelrod, 1974; www.scotese.com). El Océano Indico del Oeste tiene un origen más antiguo, en el Jurásico tardío debido a erupciones volcánicas en las costas de Africa, Madagascar y Australia (www.scotese.com). Durante el Cretácico se dio la separación entre la India y Madagascar comenzando una gran migración de la primera hacia el noreste que eventualmente la llevaría a chocar con Asia en el Eoceno (www.scotese.com).

Hace 80 m.a. Nueva Zelanda y Nueva Caledonia se separaron de Australia llegando a su posición actual en el Paleoceno y después de esto Australia se separó de Antártica hace 55 m.a. aunque la separación de la corteza continental es hace 49 m.a. (Raven y Axelrod, 1974) formando el pasaje Drake, 50 m.a. es más aceptado (www.scotese.com) o tal vez el Oligoceno medio (Graham, 1993).

Africa estuvo conectada a Europa pero en el Jurásico-Cretácico (148-80 m.a.) sufrió una rotación y posteriormente (80-53 m.a.) un movimiento al oeste (Raven y Axelrod, 1974). En el Paleoceno temprano Africa conectaba con Europa vía España y con Asia vía Arabia (Raven y Axelrod, 1974); del Paleoceno al Eoceno, Africa y Europa están separadas hasta hace 17 m.a. cuando vuelven a unirse (Raven y Axelrod, 1974).

- *Las Antillas y Centroamérica*

Se han propuesto dos teorías para explicar la formación de las Antillas (Briggs, 1987; Taylor, 1988, 1990). La primera dice que el movimiento más importante fue el latitudinal de Norte y Sudamérica (Taylor, 1990) y que las Antillas se formaron *in situ* después del Eoceno a excepción de Cuba (Briggs, 1987). Raven y Axelrod (1974) proponen que hubo islas continentales durante el Cretácico ocupando la región de Centroamérica nuclear (norte)

vinculadas por pequeñas islas volcánicas en la zona sur, también habría habido una serie de islas volcánicas en la zona de las Bahamas y de las Antillas (mayores y menores) separadas del margen sureste de Norteamérica por unos 1200 km (Raven y Axelrod, 1974); esta condición duraría del Cretácico al Paleoceno. Al final del Cretácico habría habido levantamiento de la parte norte de Centroamérica y de los Andes del norte; el levantamiento de la zona sur de Centroamérica se daría en el Mioceno tardío-Plioceno (Raven y Axelrod, 1974).

La segunda teoría propone que el movimiento longitudinal es el más importante (Taylor, 1990), que alguna vez las Antillas, un arco de islas en el Maastrichtiano-Paleoceno denominado Protocaribe (Taylor, 1988), ocuparon la posición que hoy tiene Centroamérica y que hubo un movimiento de estas hacia el noreste (Briggs, 1987; Taylor, 1988, 1990; Wendt, 1993; Cevallos-Ferriz y Ramírez, 1998; Ramírez, 1999), desde el Pacífico en el caso de Cuba e Hispaniola rodeando la parte sur de México hasta llegar a su posición actual (www.scotese.com). Entonces su lugar fue ocupado por un segundo arco de islas que corresponden a la parte sur de Centroamérica (Cevallos-Ferriz y Ramírez, 1998; Ramírez, 1999), las cuales también se habrían formado en una posición más hacia el oeste que en la actualidad (Wendt, 1993; www.scotese.com); la parte norte correspondería a un bloque continental procedente de México denominado bloque Chortis (Wendt, 1993; Cevallos-Ferriz y Ramírez, 1998); este bloque habría tenido un movimiento al sureste propiciado por el choque de la placa oceánica de Farallón contra la costa oeste de México (Cevallos-Ferriz y Ramírez, 1998; Ramírez, 1999; www.scotese.com).

- *México*

México corresponde a la parte sur de Laurasia (Wendt, 1993) aunque muchos de sus terrenos sobretodo en la costa oeste son alóctonos (Morán, 1994). Desde el Paleozoico y hasta el Reciente, la costa oeste se ha caracterizado por ser una zona de intensa actividad volcánica y tectónica. Siendo un lugar de choque de placas, numerosos arcos de islas se han formado y han chocado para formar parte del continente. La zona que actualmente es Baja California probablemente se hallaba en una posición 200-300 km más hacia el sur (Graham, 1993). Durante el Cretácico y parte del Cenozoico sólo subsistió una zona de subducción que marca la frontera convergente entre las Placas de Norteamérica y de Farallón (Morán, 1994). Esta subducción estuvo asociada a vulcanismo desde el Cretácico tardío hasta el Mioceno. La colisión entre la Placa de Norteamérica y la cordillera del Pacífico que dividió a la Placa de Farallón y del Pacífico comenzó en el Oligoceno (Morán, 1994).

Este choque tuvo un movimiento lateral desde el punto de contacto ocupando en un principio el borde continental y posteriormente la zona del sistema de San Andrés (Morán, 1994). La apertura del Golfo de California y el desarrollo de su sistema de cordillera se inició hace unos 4 m.a. (Morán, 1994), este sistema es la manifestación del movimiento relativo entre las Placas de Norteamérica y del Pacífico y es la prolongación del sistema de San Andrés (Morán, 1994). Una consecuencia evidente de este choque es el movimiento que tuvo Baja California hacia el norte (Cevallos-Ferriz y Ramírez, 1998; Ramírez, 1999), movimiento que aún continúa.

Un importante suceso producto del choque de la Placa de Farallón fue la fragmentación de una faja de tierra que se encontraba al oeste de lo que hoy es Baja California, los diferentes fragmentos tomaron diferentes direcciones y se unieron al continente en diferentes puntos,

incluso tan al norte como Columbia Británica, Canadá (Cevallos-Ferriz y Ramírez, 1998). Uno de estos fragmentos conocido como Bloque de Chortis tuvo un movimiento hacia el sureste a lo largo de las costas de Jalisco, Michoacán, Guerrero y Oaxaca (Wendt, 1993; Cevallos-Ferriz y Ramírez, 1998) hasta formar lo que actualmente es Honduras, El Salvador y parte de Guatemala (Cevallos-Ferriz y Ramírez, 1998; Ramírez, 1999; www.scotese.com) reemplazando al arco volcánico que a la vez tiene un movimiento al noreste y forma parte actualmente de las Antillas (Wendt, 1993; Cevallos-Ferriz y Ramírez, 1998; www.scotese.com) y propiciando con su movimiento, el levantamiento de la Sierra Madre del Sur (Cevallos-Ferriz y Ramírez, 1998; Ramírez, 1999).

También a principios del Cretácico tardío se dieron los primeros episodios volcánicos que formaron la base de la Sierra Madre Occidental cuyo periodo principal se dio en el Oligoceno tardío (Morán, 1994) Esta Sierra está formada por dos secuencias ígneas correspondientes a dos periodos, la más vieja (al norte) tiene una antigüedad de 100-45 m.a. y la más joven (al sur) de 34 a 27 m.a. (Morán, 1994; Cevallos-Ferriz y Ramírez, 1998).

La porción norte y noreste del país son más antiguas, del Precámbrico y Paleozoico sobre las que hubo sedimentación (propiciada por la apertura del Golfo de México y la transgresión marina que llegó hasta Tabasco y Veracruz durante el Jurásico tardío) y gran deformación durante el Mesozoico (Morán, 1994) aunque en el Paleógeno era una planicie costera (Cevallos-Ferriz y Ramírez, 1998). Esta deformación se dio desde el Cretácico tardío hasta el Eoceno (Graham, 1990; Morán, 1994; González, 1998), se conoce como Orogenia Laramide y es la responsable de la formación de la Sierra Madre Oriental; tal vez este asociada al movimiento de Norteamérica hacia el noroeste y con los eventos del oeste del país, la subducción de la placa Farallón y la formación de la Sierra Madre Occidental (Morán, 1994). Durante el Cretácico, la Península de Yucatán era una zona estable pero sumergida (Morán, 1994), hacia el Eoceno emerge (Raven y Axelrod, 1974).

El Eje Neovolcánico es más reciente, del Terciario temprano y tardío (Graham, 1990). Las primeras manifestaciones de actividad volcánica se dieron en el Oligoceno superior mientras que los últimos periodos de actividad pertenecen al Cuaternario (Morán, 1994; Cevallos-Ferriz y Ramírez, 1998) aunque también se ha dicho que se origina en el Terciario medio (González, 1998). Se han reconocido cinco puntos focales de actividad y en la zona centro hasta siete fases de vulcanismo (Morán, 1994). En general se considera que hay dos periodos de actividad, en el Oligoceno-Mioceno y en el Plioceno-Cuaternario (Morán, 1994; Cevallos-Ferriz y Ramírez, 1998). Su origen se relaciona a la subducción de la Placa de Cocos, un derivado de la Placa Farallón (Wendt, 1993) que comenzó en el Oligoceno aunque también se ha relacionado con una zona de desplazamiento lateral activa en el pasado (Morán, 1994).

CONDICIONES CLIMÁTICAS EN EL CRETÁCICO-CENOZOICO

Durante el Mesozoico el clima mundial era más cálido de lo que es actualmente, se han registrado tanto animales como plantas más allá de los círculos polares y en el sur de Australia, no existió en ningún momento durante esa era hielo polar (www.scotese.com). Esto se debe en parte a que los mares tenían un nivel mayor al que tienen en la actualidad y había una gran cantidad de mares someros en los continentes los cuales tenían un efecto de amortiguamiento, tal

como en la actualidad lo tiene el Mediterráneo sobre el clima de Europa (www.scotese.com), además era posible el transporte de agua cálida de las zonas ecuatoriales hacia los polos haciéndolos más cálidos (www.scotese.com).

Conforme se dan las colisiones entre continentes, el volumen de estos disminuye (se forman pliegues, cadenas montañosas) y el nivel del mar desciende exponiendo más tierra (www.scotese.com). La tierra refleja la energía solar hacia el espacio mientras que los mares la retienen, así, mayor superficie de tierra provoca que el clima se vuelva más estacional y en algunas zonas más seco, además de que propicia la formación de hielo polar con el consecuente descenso del nivel del mar (www.scotese.com). El hielo refleja aún más energía solar hacia el espacio resultando en un enfriamiento global que culmina en una era glaciaria (www.scotese.com). Durante la última mitad del Cenozoico, la tierra entró en un periodo de enfriamiento global, se formó hielo polar en la Antártica hacia el Eoceno temprano (Graham, 1999), Eoceno medio (Graham, 1994, 1999), Mioceno temprano (Raven y Axelrod, 1974) o Mioceno medio (Graham, 1993) y después en el Artico durante el Mioceno (Graham, 1993, 1994, 1999; Burnham y Graham, 1999), aunque se ha postulado la existencia de hielo polar desde el Paleoceno (Graham, 1994). Este enfriamiento global resultó en uno de los periodos más fríos de la Tierra, los últimos 5 m.a. son una era glaciaria (www.scotese.com).

Las curvas de paleotemperaturas (Fig. 2) muestran que durante el Cretácico hubo un calentamiento global cuyo máximo fue alcanzado hace unos 100 m.a. (Novacek, 1999), esto se relaciona a la gran cantidad de mares someros (www.scotese.com) y a la separación de los continentes (Novacek, 1999; www.scotese.com). Hacia el final del Cretácico hay un enfriamiento, al principio gradual y al final, abrupto (Novacek, 1999). Al entrar al Eoceno la temperatura global aumenta significativamente llegando a su punto más alto en todo el Cenozoico (Tiffney, 1985a,b; Graham, 1993; Wendt, 1993; Manchester, 1999; Novacek, 1999). El enfriamiento comienza en el Eoceno medio (Graham, 1995; Novacek, 1999) o tardío (Tiffney, 1985a,b; Wendt, 1993) y hacia la frontera Eoceno-Oligoceno la caída de la temperatura es dramática (Tiffney, 1985a,b; Graham, 1993; González, 1998; Novacek, 1999). El periodo de recuperación comienza en el Oligoceno medio y dura casi todo el Mioceno (Tiffney, 1985a,b), pero nunca se recupera el nivel que tuvo en el Eoceno (Wendt, 1993; González, 1998; Novacek, 1999). Otro enfriamiento se da en el Mioceno tardío y a partir de ahí se dan fluctuaciones que culminan con las glaciaciones del Pleistoceno (Tiffney, 1985a,b; González, 1998)

Norteamérica durante el Cretácico tenía un clima subtropical a templado (Graham, 1993), se ha postulado que la temperatura del mar en el Cretácico tardío para los alrededores de Groenlandia era de 17°C (Graham, 1993). Para el Eoceno temprano a medio, el sureste de Norteamérica tenía un clima tropical a subtropical (Graham, 1993). Por otro lado, la regresión del mar epicontinental y el levantamiento de las Rocosas provocan un clima más continental en el oeste, con inviernos más fríos (Tiffney, 1985a,b). En el Eoceno medio el mar alrededor de la isla Ellesmere tenía una temperatura de 15°C (Graham, 1993), en ese tiempo y durante la mayor parte del Terciario, la temperatura de los mares tropicales era de 28°C (Graham, 1990, 1994), muy semejante a la actual.

La separación de Australia y Antártica tienen un efecto significativo en el clima mundial; la apertura del pasaje Drake permite el flujo de corrientes frías polares hacia el ecuador (Graham, 1993), lo cual tiene como consecuencia que los inviernos sean más fríos y el clima en general

más seco (Graham, 1993). La isla-continente Sudamérica hace contacto con Norteamérica hace unos 15 m.a. con la subsecuente formación del istmo de Panamá hace unos 3.5-3 m.a. provocando un cambio en las corrientes que repercute a nivel global. Las corrientes cálidas llegan hasta el Artico y se rompe la conexión del estrecho de Bering (Graham, 1995; Burnham y Graham, 1999).

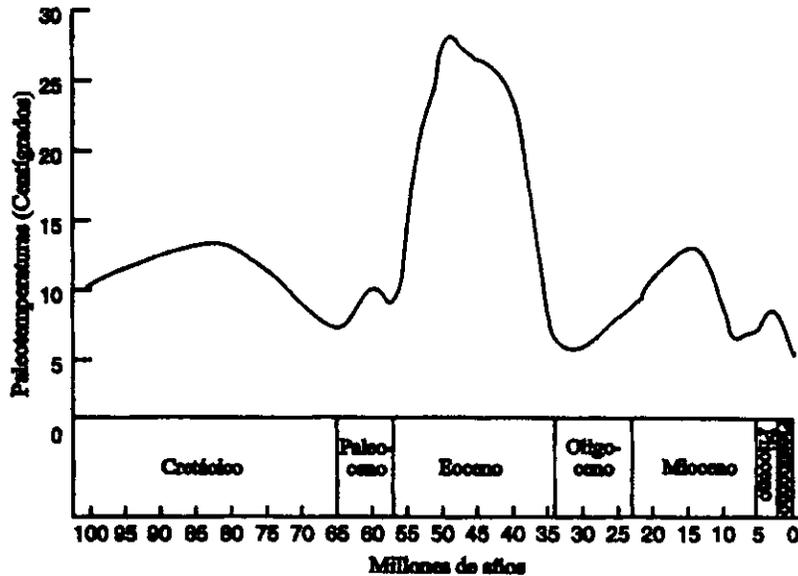


Fig. 2. Curva para la temperatura anual promedio para las altas latitudes del hemisferio norte según los isótopos de oxígeno y datos paleobotánicos. Tomado de Novacek (1999).

Las condiciones cálidas del periodo Cretácico-Eoceno temprano permiten el desarrollo e intercambio (Graham, 1995) de una flora en altas latitudes del hemisferio norte que combina elementos templados, subtropicales y tropicales denominada flora Boreotropical (Tiffney, 1985a,b; Taylor, 1990; Wendt, 1993). Esta flora se extiende desde Norteamérica, hacia Europa por medio de los puentes del Atlántico norte y por el Tethys hacia Asia e incluso Egipto (Tiffney, 1985a,b; Taylor, 1990). La regresión de los dos mares epicontinentales del hemisferio norte permite el intercambio entre las partes este y oeste tanto de Asia como de Norteamérica lo que lleva a una mayor expansión de la flora boreotropical (Tiffney, 1985a,b; Graham, 1993; Wendt, 1993; Manchester, 1999).

Aunque no había una clara división entre elementos tropicales y templados (Taylor, 1990), Bering y el puente más norte del Atlántico norte, ambos a aprox. 75°N (Raven y Axelrod, 1974; Graham, 1993), no estarían disponibles para elementos megatermales perennes sino que estaban ocupados principalmente por elementos templados deciduos (Tiffney, 1985a,b; Taylor, 1988; Graham, 1993) y gimnospermas (Graham, 1993), a una temperatura de 13°C (Graham, 1993). Los elementos tropicales perennes se intercambiarían por el puente más sur del Atlántico norte (Tiffney, 1985a,b; Graham, 1993) y probablemente por una pequeña faja al sur de Bering o por las Aleutianas (Tiffney, 1985a,b; Taylor, 1990; Wendt, 1993). Hacia el sur de Laurasia, México, en el Eoceno temprano a medio el clima habría permitido la existencia de una vegetación semejante a un bosque templado lluvioso (Graham, 1999).

HIPÓTESIS

La distribución actual de la familia Anacardiaceae parece indicar como muchos autores han supuesto, que la familia llegó a México procedente de Sudamérica (Raven y Axelrod, 1974). La diversidad de Anacardiaceae en México y su registro fósil tanto en el territorio mexicano como en otras regiones del mundo sugieren una historia diferente. La familia Anacardiaceae ha vivido en México y otras regiones de Laurasia desde el Cretácico. A través del Cenozoico algunos géneros (*Tapirira*) muestran un desplazamiento de norte a sur (Cevallos-Ferriz y Ramírez, 1998). La propuesta es que la familia llegó a México procedente del norte, de las demás regiones de Laurasia; posteriormente tuvo una importante diversificación en el territorio mexicano y es probable que de México se haya dispersado hacia Sudamérica.

OBJETIVO

- Establecer las relaciones biogeográficas de la familia Anacardiaceae especialmente para aquellas que se encuentran actualmente y como fósiles en el territorio mexicano.

METODOLOGÍA

MATRICES DE DATOS

La matriz de datos para los análisis fenético y filogenético incluye 62 géneros pertenecientes a la familia Anacardiaceae (Tabla 5), representando las 5 tribus definidas por Engler en 1896, 58 de éstos corresponden con aquellos aceptados por los Jardines Botánicos Reales de KEW (Tabla 1) más *Dobinea*, *Malosma*, *Myracrodruon* y *Toxicodendron*. En la matriz también se incluye a la familia Burseraceae dando así un total de 63 taxones.

Para cada taxón se obtuvo un total de 78 caracteres referentes a la anatomía de la madera (Tabla 6) definidos con base principalmente en la lista de caracteres publicada por el IAWA Comitee (1989) y en los rangos definidos para caracteres cuantitativos por Terrazas (1994). La descripción de la madera de los géneros de Anacardiaceae se obtuvo a partir del trabajo de Terrazas (1994) y para la familia Burseraceae se utilizó el trabajo de Webber (1941). Los caracteres que presentan el mismo estado de carácter absolutamente en todos los géneros o sinapomorfías totales (Wiley, 1981; Wiley et. al., 1991; Villaseñor y Dávila, 1992; Lipscomb, 1998) así como los caracteres que sólo un género presenta o autapomorfías (Wiley, 1981; Wiley et. al., 1991; Villaseñor y Dávila, 1992; Lipscomb, 1998) fueron excluidos del análisis.

Debido a las restricciones de cada programa utilizado (PAUP, Hennig86 y NTSYS), se construyeron básicamente tres matrices de datos; una, para el análisis fenético en la que los caracteres continuos no son divididos en estados de carácter (Tabla 6) y otras dos para el análisis filogenético, una para cada programa, en las cuales estos caracteres continuos son divididos en estados de carácter (Tabla 6). Los caracteres cualitativos multiestado y binarios fueron definidos dentro de lo posible de la misma manera en las tres matrices (Apéndices A-C).

HIPÓTESIS

La distribución actual de la familia Anacardiaceae parece indicar como muchos autores han supuesto, que la familia llegó a México procedente de Sudamérica (Raven y Axelrod, 1974). La diversidad de Anacardiaceae en México y su registro fósil tanto en el territorio mexicano como en otras regiones del mundo sugieren una historia diferente. La familia Anacardiaceae ha vivido en México y otras regiones de Laurasia desde el Cretácico. A través del Cenozoico algunos géneros (*Tapirira*) muestran un desplazamiento de norte a sur (Cevallos-Ferriz y Ramírez, 1998). La propuesta es que la familia llegó a México procedente del norte, de las demás regiones de Laurasia; posteriormente tuvo una importante diversificación en el territorio mexicano y es probable que de México se haya dispersado hacia Sudamérica.

OBJETIVO

- Establecer las relaciones biogeográficas de la familia Anacardiaceae especialmente para aquellas que se encuentran actualmente y como fósiles en el territorio mexicano.

METODOLOGÍA

MATRICES DE DATOS

La matriz de datos para los análisis fenético y filogenético incluye 62 géneros pertenecientes a la familia Anacardiaceae (Tabla 5), representando las 5 tribus definidas por Engler en 1896, 58 de éstos corresponden con aquellos aceptados por los Jardines Botánicos Reales de KEW (Tabla 1) más *Dobinea*, *Malosma*, *Myracrodruon* y *Toxicodendron*. En la matriz también se incluye a la familia Burseraceae dando así un total de 63 taxones.

Para cada taxón se obtuvo un total de 78 caracteres referentes a la anatomía de la madera (Tabla 6) definidos con base principalmente en la lista de caracteres publicada por el IAWA Comité (1989) y en los rangos definidos para caracteres cuantitativos por Terrazas (1994). La descripción de la madera de los géneros de Anacardiaceae se obtuvo a partir del trabajo de Terrazas (1994) y para la familia Burseraceae se utilizó el trabajo de Webber (1941). Los caracteres que presentan el mismo estado de carácter absolutamente en todos los géneros o sinapomorfias totales (Wiley, 1981; Wiley et. al., 1991; Villaseñor y Dávila, 1992; Lipscomb, 1998) así como los caracteres que sólo un género presenta o autapomorfias (Wiley, 1981; Wiley et. al., 1991; Villaseñor y Dávila, 1992; Lipscomb, 1998) fueron excluidos del análisis.

Debido a las restricciones de cada programa utilizado (PAUP, Hennig86 y NTSYS), se construyeron básicamente tres matrices de datos; una, para el análisis fenético en la que los caracteres continuos no son divididos en estados de carácter (Tabla 6) y otras dos para el análisis filogenético, una para cada programa, en las cuales estos caracteres continuos son divididos en estados de carácter (Tabla 6). Los caracteres cualitativos multiestado y binarios fueron definidos dentro de lo posible de la misma manera en las tres matrices (Apéndices A-C).

HIPÓTESIS

La distribución actual de la familia Anacardiaceae parece indicar como muchos autores han supuesto, que la familia llegó a México procedente de Sudamérica (Raven y Axelrod, 1974). La diversidad de Anacardiaceae en México y su registro fósil tanto en el territorio mexicano como en otras regiones del mundo sugieren una historia diferente. La familia Anacardiaceae ha vivido en México y otras regiones de Laurasia desde el Cretácico. A través del Cenozoico algunos géneros (*Tapirira*) muestran un desplazamiento de norte a sur (Cevallos-Ferriz y Ramírez, 1998). La propuesta es que la familia llegó a México procedente del norte, de las demás regiones de Laurasia; posteriormente tuvo una importante diversificación en el territorio mexicano y es probable que de México se haya dispersado hacia Sudamérica.

OBJETIVO

- Establecer las relaciones biogeográficas de la familia Anacardiaceae especialmente para aquellas que se encuentran actualmente y como fósiles en el territorio mexicano.

METODOLOGÍA

MATRICES DE DATOS

La matriz de datos para los análisis fenético y filogenético incluye 62 géneros pertenecientes a la familia Anacardiaceae (Tabla 5), representando las 5 tribus definidas por Engler en 1896, 58 de éstos corresponden con aquellos aceptados por los Jardines Botánicos Reales de KEW (Tabla 1) más *Dobinea*, *Malosma*, *Myracrodruon* y *Toxicodendron*. En la matriz también se incluye a la familia Burseraceae dando así un total de 63 taxones.

Para cada taxón se obtuvo un total de 78 caracteres referentes a la anatomía de la madera (Tabla 6) definidos con base principalmente en la lista de caracteres publicada por el IAWA Comitee (1989) y en los rangos definidos para caracteres cuantitativos por Terrazas (1994). La descripción de la madera de los géneros de Anacardiaceae se obtuvo a partir del trabajo de Terrazas (1994) y para la familia Burseraceae se utilizó el trabajo de Webber (1941). Los caracteres que presentan el mismo estado de carácter absolutamente en todos los géneros o sinapomorfias totales (Wiley, 1981; Wiley et. al., 1991; Villaseñor y Dávila, 1992; Lipscomb, 1998) así como los caracteres que sólo un género presenta o autapomorfias (Wiley, 1981; Wiley et. al., 1991; Villaseñor y Dávila, 1992; Lipscomb, 1998) fueron excluidos del análisis.

Debido a las restricciones de cada programa utilizado (PAUP, Hennig86 y NTSYS), se construyeron básicamente tres matrices de datos; una, para el análisis fenético en la que los caracteres continuos no son divididos en estados de carácter (Tabla 6) y otras dos para el análisis filogenético, una para cada programa, en las cuales estos caracteres continuos son divididos en estados de carácter (Tabla 6). Los caracteres cualitativos multiestado y binarios fueron definidos dentro de lo posible de la misma manera en las tres matrices (Apéndices A-C).

Tabla 5. Relación de los géneros de la familia Anacardiaceae utilizados en este trabajo organizados por tribus mostrando las abreviaturas que los distinguen en este estudio.

Burseraceae	Bur	<i>Lithraea</i>	Lth	<i>Thyrsodium</i>	Thy
		<i>Loxopterygium</i>	Lxp	<i>Toxicodendron</i>	Tox
Anacardiaceae		<i>Loxostylis</i>	Lxt	<i>Trichoscypha</i>	Tcs
<i>Anacardium</i>	Ana	<i>Malosma</i>	Mal	Semecarpeae	
<i>Androtium</i>	And	<i>Mauria</i>	Mau	<i>Holigarna</i>	Hol
<i>Bouea</i>	Bou	<i>Metopium</i>	Met	<i>Melanochyla</i>	Mel
<i>Buchanania</i>	Bch	<i>Micronychia</i>	Mcr	<i>Nothopegia</i>	Nth
<i>Gluta</i>	Glu	<i>Mosquitoxylum</i>	Mox	<i>Semecarpus</i>	Sem
<i>Mangifera</i>	Mag	<i>Myracrodruon</i>	Myd	Spondiadeae	
<i>Swintonia</i>	Swi	<i>Ochoterena</i>	Och	<i>Antrocaryon</i>	Ant
Dobineae		<i>Ozoroa</i>	Ozo	<i>Choerospondias</i>	Che
<i>Dobinea</i>	Dob	<i>Pachycormus</i>	Pch	<i>Cyrtocarpa</i>	Cyr
Rhoeae		<i>Parishia</i>	Psh	<i>Dracontomelon</i>	Dra
<i>Actinocheita</i>	Act	<i>Pentaspadon</i>	Pen	<i>Haematostaphis</i>	Hae
<i>Astronium</i>	Ast	<i>Pistacia</i>	Pis	<i>Harpephyllum</i>	Hrp
<i>Blepharocarya</i>	Ble	<i>Protorhus</i>	Pro	<i>Koordesiodendron</i>	Koo
<i>Campnosperma</i>	Cmp	<i>Pseudosmodingium</i>	Psm	<i>Lannea</i>	Lnn
<i>Comocladia</i>	Com	<i>Rhodospaera</i>	Rho	<i>Pleogynium</i>	Ple
<i>Cotinus</i>	Cot	<i>Rhus</i>	Rhu	<i>Poupartia</i>	Pou
<i>Euroschinus</i>	Ech	<i>Schinopsis</i>	Scp	<i>Pseudospondias</i>	Psp
<i>Faguetia</i>	Fag	<i>Schinus</i>	Scn	<i>Sclerocarya</i>	Scs
<i>Haplorthus</i>	Hpl	<i>Smodingium</i>	Smo	<i>Spondias</i>	Spo
<i>Heeria</i>	Hee	<i>Sorindeia</i>	Sor	<i>Tapirira</i>	Tap

Tabla 6. Relación de caracteres anatómicos de la madera utilizados tanto en el análisis fenético como en el filogenético. Estados de carácter definidos para el análisis filogenético con el programa PAUP. * = Caracteres continuos que para el análisis fenético no fueron divididos en estados de carácter. Algunos estados de carácter fueron modificados según el tipo de análisis y el programa utilizado, estos cambios se indican entre paréntesis (NT=NTSYS, H86=Hennig86).

Carácter	Estado de carácter				
	0	1	2	3	4
1 anillo de crecimiento	indistinguible/ausente	definido (NT=ambos)	--- (NT=definido)	---	---
2 porosidad	difusa	anular (NT=ambos)	---	---	---
* 3 frecuencia de vasos por mm ²	<10/mm ²	>11/mm ²	---	---	---
* 4 porcentaje de vasos solitarios	51-100%	<50%	---	---	---
* 5 grupos radiales de vasos	no hay	2-6 células	>7 células	---	---
* 6 agrupaciones ("clusters") de vasos	no hay	si hay	---	---	---
7 poro angular	no hay (circular-oval)	si hay	---	---	---
* 8 diámetro tangencial del poro	<70 μ	71-100 μ	101-150 μ	>151 μ	---
* 9 grosor de la pared del vaso	<2 μ	2.1-3 μ	>3 μ	---	---
* 10 longitud del elemento de vaso	<350 μ	351-600 μ	601-850 μ	>851 μ	---
11 placa de perforación	simple	simple+escalariforme	simple + reticulada	---	---
12 inclinación de la placa de perforación	inclinada	ligeramente inclinada	casi horizontal	---	---

13	forma de la punteadura intervascular	circular-oval	poligonal (NT=polimórfico)	--- (NT=poligonal)	---	---
14	punteaduras "crowded"	no hay	si hay (NT=ambos)	--- (NT=si hay)	---	---
* 15	diámetro de la punteadura intervascular	<9 μ	>10 μ	---	---	---
16	apertura de la punteadura intervascular ovoide	no hay	pequeña	media	grande	---
17	apertura de la punteadura intervascular lenticular	no hay	pequeña	media	grande	---
18	apertura de la punteadura intervascular coalescente	no hay	si hay	---	---	---
19	borde de la punteadura vaso-radio	bordeada a borde reducido	borde reducido	borde reducido a simple	simple	---
20	forma de la punteadura vaso-radio	redonda-angular	polimórfico	horizontal-vertical	---	---
* 21	diámetro de la punteadura vaso-radio	<8 μ	9-12 μ	13-16 μ	>17 μ	---
22	pared de las tilides	pared delgada	pared gruesa (NT=ambos)	--- (NT=pared gruesa)	---	---
23	almidón en vaso	no hay	si hay	---	---	---
24	cristal prismático en vaso	no hay	si hay	---	---	---
25	depósitos oscuros en vaso	no hay	si hay	---	---	---
26	traqueidas vasculares	no hay	si hay	---	---	---
27	tipo de fibras del tejido matriz	sólo septadas	septadas y pocas no septadas	septadas / no septadas	no septadas y pocas septadas	sólo no septadas
28	fibras gelatinosas	no hay	si hay	---	---	---
29	fibras libriformes	no hay	si hay	---	---	---
* 30	número de septos en fibra	no hay	1-3 septos	>3 septos	---	---
31	fibras rectangulares	no hay	si hay	---	---	---
32	punteaduras de las fibras en pared	sólo en pared radial	en pared radial y tangencial	---	---	---
33	punteaduras de fibras conspicuas	inconspicuas	conspicuas (NT=ambos)	--- (NT=conspicuas)	---	---
34	borde de las punteaduras de las fibras	poco bordeada	poco bordeada a simple	Simple	---	---
* 35	diámetro de la punteadura de la fibra	<1 μ	1-2 μ	2-3 μ	---	---
36	apertura "slit-like" en punteaduras de fibras	no hay	si hay	---	---	---
* 37	largo de la fibra	<900 μ	901-1200 μ	>1200 μ	---	---
* 38	radio F/V	<1.5	1.6-2	2.1-2.5	2.6-3	>3
* 39	grosor de la pared de la fibra	<2 μ	2.1-3 μ	>3 μ	---	---
* 40	diámetro del lumen de la fibra	<10 μ	11-15 μ	16-20 μ	>20 μ	---
41	depósitos oscuros en fibra	no hay	si hay	---	---	---
42	cristal prismático en fibra	no hay	si hay	---	---	---
43	silice en fibra	no hay	si hay	---	---	---
44	almidón en fibra	no hay	si hay	---	---	---
45	parénquima axial apotraqueal	no hay	si hay	---	---	---

46	parénquima axial paratraqueal	escaso (vasicéntrico, unilateral)	abundante (alif, conf) (NT=ambos)	--- (NT=abundante)	---	---
* 47	cordones de parénquima axial (# max cel)	1-4 células	5-8 células	>9 células	---	---
* 48	cordones de parénquima axial (# min cel)	1-2 células	3-4 células	>5 células	---	---
* 49	bandas de parénquima axial	no hay	si hay	---	---	---
50	depósitos oscuros en parénquima axial	no hay	si hay	---	---	---
51	almidón en parénquima axial	no hay	si hay	---	---	---
52	crystal prismático en parénquima axial	no hay	si hay	---	---	---
53	drusa en parénquima axial	no hay	si hay	---	---	---
54	tipo de radio	heterogéneo III (NT=het. IIB)	heterogéneo IIB (NT=het. II A+B)	heterogéneo IIA	homogéneo	---
* 55	frecuencia de radios por mm ²	<8/mm ²	>8/mm ²	---	---	---
56	tipo de células en radio uniseriado	sólo cuadradas y erectas	cuadradas, erectas y procumbentes	---	---	---
* 57	altura máxima del radio uniseriado	<10 células	10-15 células	>15 células	---	---
* 58	altura mínima del radio uniseriado	1-2 células	3-4 células	>5 células	---	---
* 59	ancho del radio multiseriado (# células)	2-5 células	6-10 células	---	---	---
* 60	ancho del radio multiseriado (μ)	<20 μ	21-30 μ	31-40 μ	41-50 μ	>51 μ
* 61	altura del radio multiseriado	<300 μ	301-400 μ	401-500 μ	>501 μ	---
* 62	número de líneas de células marginales	no hay	1 línea	1-4 líneas	>5 líneas	---
63	vaina del radio	no hay	si hay	---	---	---
64	depósitos oscuros en radio	no hay	si hay	---	---	---
65	crystal prismático en radio	no hay	en célula marginal	en célula procumbente	en ambas	---
* 66	número de cristales por célula de radio	no hay	1 por célula	más de 1 por célula	---	---
67	drusas en radio	no hay	si hay	---	---	---
68	almidón en radio	no hay	en célula marginal	en célula procumbente	en ambas	---
69	silíce en radio	no hay	si hay	---	---	---
* 70	canal radial	no hay	1 por radio	más de 1 por radio	---	---
* 71	diámetro del canal radial	no hay	<30 μ	31-60 μ	>61 μ	---
72	forma del canal radial	no hay	redondo	redondo a oval	oval	---
* 73	capas de células epiteliales en canal radial	no hay	1 capa	más de 1 capa	---	---
74	lignificación de células epiteliales	no hay	no lignificada	lignificada	---	---
75	depósitos oscuros en canal radial	no hay	en célula epitelial	en lumen	en vaina (H86,NT=en todas)	en todas (H86,NT=---)
* 76	células en la vaina del canal radial	no hay	una capa	más de 1 capa	---	---
77	lignificación de la vaina	no hay	no lignificada	lignificada	---	---
78	punteaduras hacia el lumen del canal	no hay	si hay	---	---	---

Para la obtención de un cladograma resuelto de áreas, se usó el análisis conocido como BPA (Análisis de Parsimonia de Brooks). Se construyó una matriz de datos binarios (ausencia / presencia) con 20 áreas geográficas que representan todo el mundo (Tabla 7, Fig.3). La distribución geográfica de los géneros se obtuvo a partir del trabajo de Terrazas (1994) más un registro reciente de *Cotinus* en México (Rzedowski y Calderón de Rzedowski, 1999); se consideró en cada caso todo el rango del género.

Los caracteres son definidos como componentes, la matriz final tiene 20 áreas (taxones) definidas según los rangos de distribución reportados por Terrazas (1994) y límites geográficos naturales (mares, montañas, clima) y 124 componentes (caracteres) extraídos a partir del árbol filogenético de la familia que resultó del análisis filogenético llevado a cabo en este estudio (Apéndice E) incluyendo tanto sinapomorfias totales que corresponderían a una distribución cosmopolita como autapomorfias que corresponderían a endemismos (Wiley, 1981; Wiley et. al, 1991; Villaseñor y Dávila, 1992; Lipscomb, 1994, 1998).

Tabla 7. Relación de las áreas geográficas utilizadas en el análisis biogeográfico indicando la abreviatura que las distingue.

1 Norteamérica	Nteam	11 Asia continental	Asiac
2 California-Baja California	Calif	12 Africa tropical del este	Aftre
3 México	Mexic	13 Africa tropical del oeste	Aftw
4 Centroamérica	Cenam	14 Sudáfrica	Sudaf
5 Colombia-Ecuador	Colec	15 Madagascar	Madag
6 Guyanas-Venezuela	Gyven	16 Sureste de Asia	Seasi
7 Bolivia-Norte de Argentina	Bolce	17 India-Sri Lanka	Insri
8 Andes-Sur de Argentina	Andes	18 Malasia	Malas
9 Brasil-Uruguay	Braur	19 Indonesia	Indon
10 Mediterráneo	Medit	20 Australia-Nueva Zelanda	Ausnz

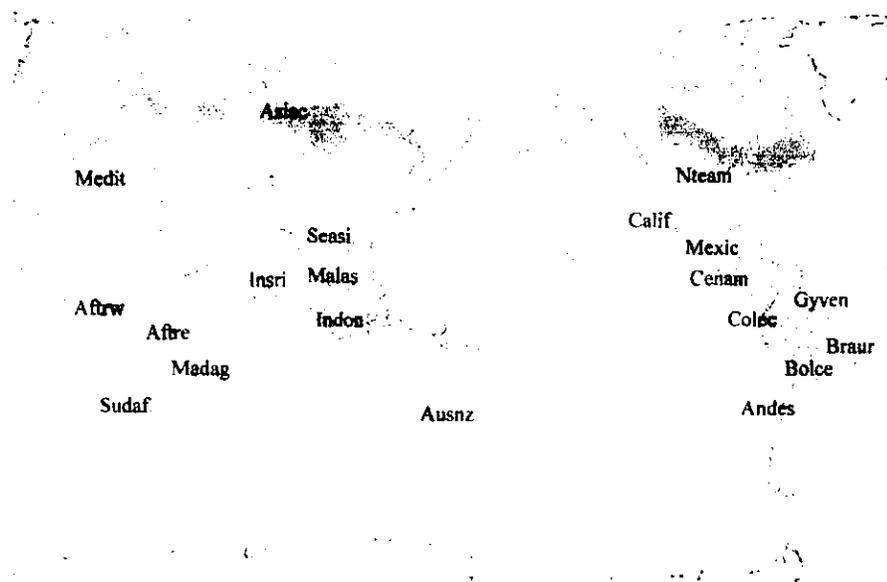


Fig. 3. Mapa mundial mostrando las áreas definidas en la Tabla 7 para el análisis biogeográfico.

ANÁLISIS FENÉTICO

Se llevó a cabo un Análisis de Componentes Principales (Crisci y López, 1983) con el programa NTSYS-PC versión 1.8 (Rohlf, 1993) en una computadora Acer Aspire 3000 Pentium a 133 Mhz utilizando la matriz del apéndice A.

En un primer análisis se asignó el estado de carácter "0" (ausencia) en los caracteres referentes a los canales radiales (caracteres 71-78) cuando los géneros no presentan canales, sin embargo, debido a que el algoritmo que usa el programa agrupa los OTUs por similitud global, esto podría afectar los resultados por lo que se hizo un segundo análisis en el cual se asignó el estado "9999" (inaplicable) a los caracteres referentes a canales radiales en aquellos géneros que no los presentan.

En ambos casos después del análisis incluyendo los 63 OTUs, se repitió el análisis excluyendo a la familia Burseraceae, es decir sólo considerando los géneros de la familia Anacardiaceae con el fin de tener más resolución al interior de la familia. Esto resulta en 4 análisis de Componentes Principales.

ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Los análisis cladísticos se llevaron a cabo usando los programas PAUP versión 3.1.1. (Swofford, 1993) y MacClade versión 3.0 (Maddison y Maddison, 1992) en un equipo PowerBook Macintosh 180c y el programa Hennig86 versión 1.5. (Farris, 1988) en una Acer Aspire 3000 Pentium a 133 Mhz. La matriz del apéndice B se utilizó en el análisis mediante PAUP; en el caso de Hennig86, el programa no acepta estados polimórficos por lo cual la condición más común para el género fue asignada en muchos casos, en otros se asignó el estado no aplicable o ausente ("?") debido a que el polimorfismo era muy grande y en otros más se tuvo que modificar algunos caracteres o definir nuevos estados (Apéndice C).

En ambos casos, de igual manera que en el análisis fenético se hizo primero un análisis donde los caracteres referentes a los canales radiales (71-78) tenían el estado "0" (ausencia) y posteriormente uno en el cual tenían el estado "?" (inaplicable). Además se hicieron análisis considerando a todos los caracteres como no aditivos y análisis en los cuales los caracteres cuantitativos y algunos cualitativos multiestado se consideraron aditivos (Swofford, 1990; Lipscomb, 1994, 1998). Esto da como resultado 8 análisis diferentes.

Para los análisis mediante PAUP, se utilizó en todos los casos el algoritmo TBR y la secuencia de adición "random" con 10 réplicas para cada caso (Swofford, 1990); para los análisis con Hennig86 se usó la opción *>mh**; *bb**; (Lipscomb, 1994); debido al tamaño de la matriz de datos, en ambos casos fue necesario utilizar algoritmos de búsqueda heurística de árboles (Swofford, 1990; Lipscomb, 1994, 1998). En todos los casos se utilizó a la familia Burseraceae como el grupo externo ya que otros análisis han mostrado que es el grupo hermano de la familia Anacardiaceae (Terrazas, com. pers., 1999).

ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO

Se realizaron dos análisis biogeográficos distintos, el primero de ellos, empleando la técnica conocida como Análisis de Parsimonia de Brooks o BPA para obtener el cladograma resuelto de áreas (Brooks y McLennan, 1991) y el segundo con el método de Estimación de Áreas Ancestrales propuesto por Bremer (1992) para la obtención de probables áreas ancestrales.

Para el primer caso se utilizaron los programas PAUP versión 3.1.1. (Swofford, 1993) y MacClade versión 3.0 (Maddison y Maddison, 1992) en un equipo PowerBook Macintosh 180c y el programa Hennig86 versión 1.5. (Farris, 1988) en una Acer Aspire 3000 Pentium a 133 Mhz. En ambos casos se utilizó la matriz del apéndice D derivada del árbol filogenético elegido de entre los más parsimoniosos. La asignación del número de cada componente se muestra en el apéndice E. Para el análisis en PAUP se usó el algoritmo de búsqueda heurística TBR junto con la secuencia de adición "random" con 10 réplicas (Swofford, 1990) y para el análisis en Hennig86 se usó el algoritmo de búsqueda exhaustiva, >ie; (Lipscomb, 1994). El grupo externo en ambos casos fue un vector de 0 (ausencias) y el carácter (componente) 1 fue eliminado del análisis ya que representa la distribución de la familia Burseraceae, la cual no está incluida en Anacardiaceae y tiene una amplia distribución mundial.

Para el segundo caso, se hizo la estimación del área ancestral de la familia Anacardiaceae basándose en el árbol filogenético obtenido, es decir el área que el ancestro de la familia posiblemente habitó. Posteriormente se hizo la estimación del área ancestral de dos clados con importancia para México.

ELECCIÓN DEL ANÁLISIS

Después de haber realizado todos los análisis fenéticos y filogenéticos se procedió a escoger el mejor para cada caso; para ello se consideraron varios criterios. Uno de ellos fue la forma de codificar los estados de carácter para los caracteres referentes a los canales radiales en aquellos taxones que no los presentan; se eliminaron todos aquellos análisis en los cuales se asignó el estado "0" (la ausencia de canales radiales sería un carácter apomórfico, el grupo externo, Burseraceae, los presenta) ya que los algoritmos en ambos casos tenderían a agruparlos y ya que son 8 los caracteres, en este caso podrían influenciar altamente los resultados.

En algunos análisis cladísticos se consideraron a los caracteres cuantitativos y algunos cualitativos multiestado como aditivos mientras que en otros todos los caracteres eran no aditivos, se decidió conservar los análisis en los cuales ningún carácter era aditivo ya que no hay evidencia real de que sean aditivos a excepción de ser continuos. El indicar que un carácter es aditivo fuerza al sistema por lo cual las relaciones filogenéticas reales pueden no ser identificables.

Por último se eliminaron los análisis realizados mediante Hennig86 (Farris, 1988) debido a la forma en que se construye la matriz para este programa. En la familia Anacardiaceae hay géneros muy grandes (*Rhus*, *Trichoscypha*), polimórficos para muchos caracteres y Hennig86 (Farris, 1988) no permite más de un estado de carácter por taxón por lo que esta condición polimórfica debe ser cambiada a un solo estado. Por otro lado, PAUP (Swofford, 1993) permite taxones con caracteres polimórficos y hace los cálculos considerando esa variación.

Los análisis que se conservaron fueron, para el análisis fenético, aquel en que los caracteres 71-78 tenían el estado "9999" (no aplicable) para los taxones que carecen de canales radiales; para el caso del análisis filogenético se conservó el análisis en el cual los caracteres 71-78 tenían el estado "?" (no aplicable) para los taxones que carecen de canales radiales, que consideró a todos los caracteres como no aditivos y que además fue realizado en el programa PAUP (Swofford, 1993).

ELECCIÓN DE ÁRBOLES

Los análisis cladísticos rara vez resultan en un solo árbol más parsimonioso por lo que se debe tratar de escoger uno de entre todos los árboles igualmente parsimoniosos. En todos los casos lo primero que se hizo fue escoger el mejor análisis y trabajar sobre los árboles resultantes de dicho análisis. La misma metodología se aplicó para elegir tanto al mejor árbol filogenético como al mejor árbol biogeográfico.

Para ir eliminando árboles se llevaron a cabo análisis de clados resultantes por separado en los cuales se presentaran inconsistencias. Estas inconsistencias se detectaron construyendo los árboles de consenso estricto (Swofford, 1990; Wiley et al., 1991; Villaseñor y Dávila, 1992; Lipscomb, 1994,1998). Mediante el programa PAUP (Swofford, 1993) se eliminaron de los árboles todos aquellos taxones que no estuvieran dentro del clado que se analizara en ese momento, en el cual había una inconsistencia; posteriormente se determinaba la longitud del árbol resultante y aquellos con menor longitud eran considerados como mejores candidatos. Cada clado fue analizado por separado y para todos los árboles resultantes. Al final, el árbol que en todos los análisis de clados independientes hubiera quedado siempre entre los de menor longitud fue conservado como el mejor y como hipótesis de trabajo. Un ejemplo de esta metodología se ilustra en la figura 4.

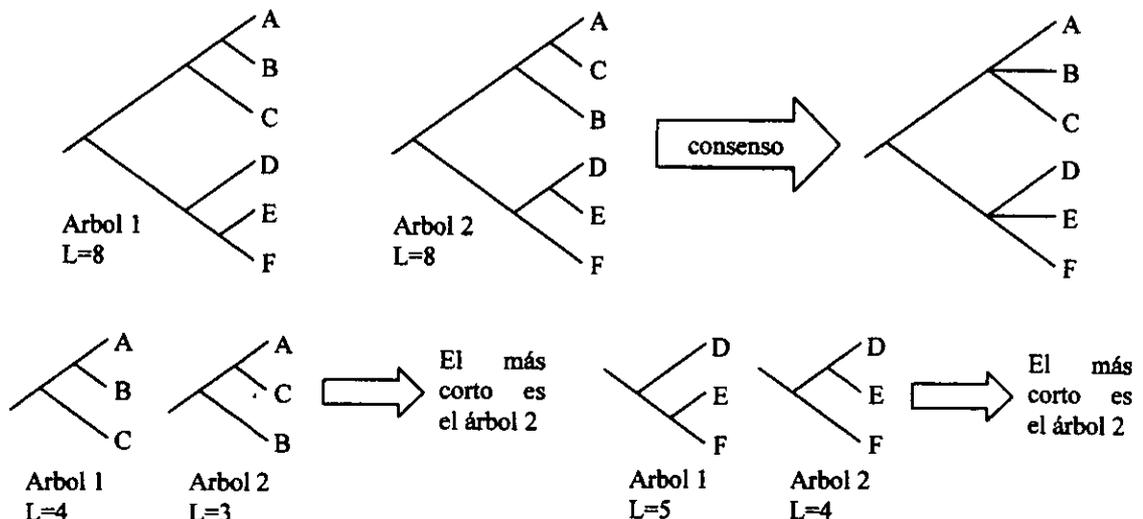


Fig. 4. Diagrama que ilustra la técnica utilizada para elegir el cladograma que se conservó en cada caso. Partiendo de un grupo de árboles igualmente parsimoniosos, se construye el árbol de consenso y se analiza por separado cada grupo con inconsistencias. Posteriormente se mide la longitud del grupo que se analiza y el que tenga los grupos más cortos se conserva. En el caso del ejemplo, sería el árbol 2 ya que en ambos casos, los grupos resultaron más cortos con la topología del árbol 2.

RESULTADOS

ANÁLISIS FENÉTICO

El primer Análisis de Componentes Principales (considerando los caracteres referentes a canales radiales, 71-78 con el estado de carácter "0" para aquellos taxones que carecen de estos) muestra una gran agrupación que incluye a los 62 géneros pertenecientes a la familia Anacardiaceae (Tabla 5) y situada a una gran distancia, claramente fuera del grupo, se encuentra la familia Burseraceae (Fig. 5a). Esta agrupación está definida tanto por el primer (PC1) como por el tercer componente principal (PC3, no mostrado en la gráfica). El segundo paso de este análisis, la exclusión de la familia Burseraceae (Fig. 5b) maximiza las diferencias entre la familia Anacardiaceae, en este caso, el segundo componente principal (PC2) separa más claramente dos grupos dentro de Anacardiaceae que ya se apreciaban cuando se incluía a Burseraceae. Uno de ellos (por arriba del 0) incluye todos aquellos géneros que presentan canales radiales (38 géneros), mientras que el otro grupo incluye los géneros que carecen de canales (25 géneros).

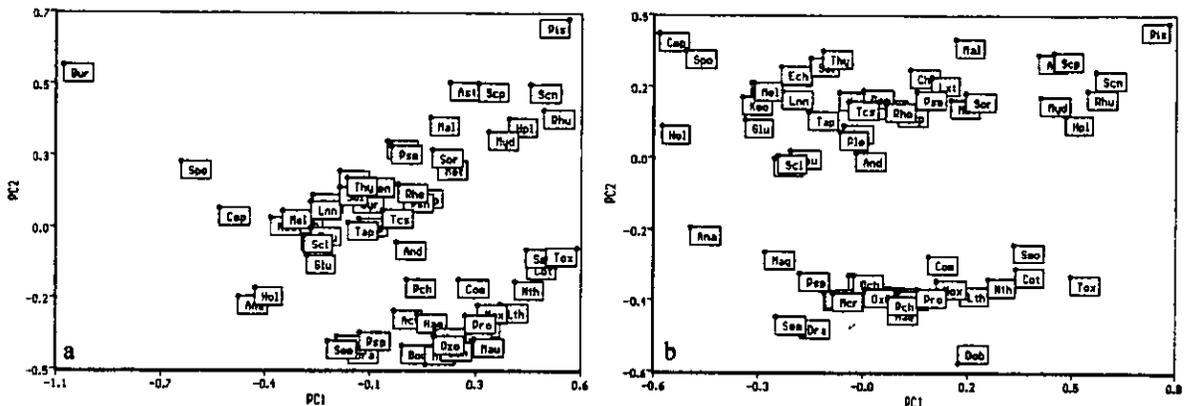


Fig. 5. Gráficas resultantes del Análisis de Componentes Principales en el cual los caracteres 71-78, referentes a los canales radiales fueron codificados con el estado "0" para aquellos taxones que carecen de canales. (a) análisis incluyendo a la familia Burseraceae, (b) análisis excluyendo a la familia Burseraceae.

Los eigenvalores en ambos casos (Tabla 8) indican que los tres primeros componentes principales explican cerca del 26% de la variación, sin embargo, es posible identificar los caracteres responsables de la formación de los dos grupos a partir de las cargas de los caracteres en la matriz de eigenvectores (Tabla 8). Estos caracteres son aquellos que se refieren a los canales radiales los cuales tienen las mayores cargas en el PC2 que es el eje a lo largo del cual se separan los dos grupos. Los caracteres con cargas altas de los componentes PC1 y PC3 servirían principalmente para separar Burseraceae de Anacardiaceae.

El segundo Análisis de Componentes Principales realizado consideró el estado "9999" (no aplicable) para los caracteres referentes a los canales radiales (71-78) en aquellos taxones que carecen de ellos. La gráfica resultante (Fig. 6a) muestra a la familia Burseraceae todavía más lejos de Anacardiaceae y esta última forma un grupo aún más compacto. La posición de Burseraceae está definida principalmente por el PC2 aunque los PC1 y PC3 también contribuyen a esta separación. El análisis excluyendo a Burseraceae (Fig. 6b) no muestra ningún grupo dentro

de Anacardiaceae a diferencia del primer análisis en el cual los caracteres de los canales radiales que presentaban el estado "0" diferenciaban dos grupos.

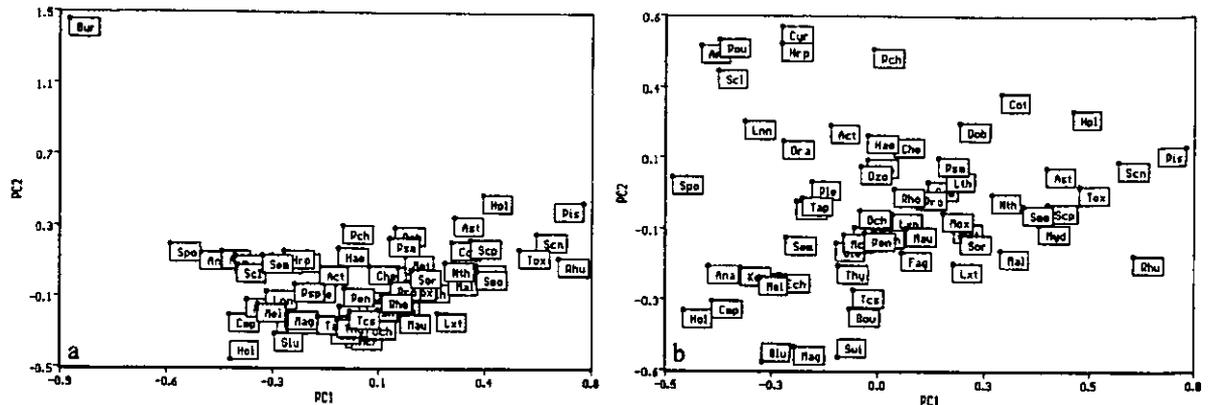


Fig. 6. Gráficas resultantes del Análisis de Componentes Principales en el cual los caracteres 71-78, referentes a los canales radiales fueron codificados con el estado "9999" para aquellos taxones que carecen de canales. (a) análisis incluyendo a la familia Burseraceae, (b) análisis excluyendo a la familia Burseraceae.

Tabla 8. Eigenvalores y eigenvectores para los 7-9 caracteres con mayor carga en los tres primeros componentes principales para cada análisis realizado. Los caracteres en negritas son aquellos constantes en todos los análisis

1 ^{er} análisis	Incluyendo Burseraceae Caracteres 71-78 con edo. 0						Excluyendo Burseraceae Caracteres 71-78 con edo. 0					
	10.17%		8.90%		7.44%		10.04%		9.04%		7.24%	
λ % variación	10.17%		19.09%		26.54%		10.04%		19.08%		26.33%	
% acumulado	PC1		PC2		PC3		PC1		PC2		PC3	
	car.	carga	car.	carga	car.	carga	car.	carga	car.	carga	car.	carga
1	40	-0.599	73	0.878	59	0.704	21	-0.686	72	0.904	27	-0.662
2	8	-0.582	72	0.790	60	0.598	37	-0.614	73	0.886	49	-0.620
3	37	-0.568	71	0.759	7	0.555	26	0.609	70	0.873	78	0.574
4	15	-0.553	70	0.726	76	-0.500	8	-0.597	71	0.840	45	-0.564
5	23	-0.543	74	0.685	61	0.469	40	-0.570	76	0.806	59	0.563
6	26	0.506	75	0.678	27	-0.446	17	-0.570	74	0.799	40	0.506
7	35	-0.502	77	0.672	48	0.442	2	0.568	75	0.775	55	-0.479
8			76	0.633					77	0.772		
2 ^o análisis	Incluyendo Burseraceae Caracteres 71-78 con edo. 9999						Excluyendo Burseraceae Caracteres 71-78 con edo. 9999					
λ % variación	10.84%		8.35%		7.66%		10.97%		8.38%		6.40%	
% acumulado	10.84%		19.19%		26.86%		10.97%		19.27%		25.68%	
	PC1		PC2		PC3		PC1		PC2		PC3	
	car.	carga	car.	carga	car.	carga	car.	carga	car.	carga	car.	carga
1	21	-0.686	59	0.813	78	0.777	73	0.671	78	0.761	9	-0.645
2	40	-0.626	60	0.662	74	0.734	37	-0.633	74	0.750	39	-0.635
3	37	-0.618	73	0.616	27	-0.585	21	-0.623	59	0.590	24	-0.547
4	8	-0.579	7	0.566	51	-0.482	26	0.622	27	-0.579	38	-0.444
5	26	0.575	42	0.534	56	-0.481	17	-0.613	76	-0.557	52	-0.430
6	15	-0.562	10	-0.521	49	-0.463	40	-0.606	77	0.475	40	0.427
7	77	0.534	17	-0.501	48	0.446	15	-0.579	48	0.472	12	-0.425
8	2	0.522			36	-0.432	8	-0.570				
9					4	-0.400						

La matriz de eigenvalores muestra una variación explicada para los tres primeros componentes principales de aproximadamente 26% (Tabla 8), muy semejante al primer análisis. En este caso, los caracteres referentes a canales radiales no muestran cargas tan altas como en el primer análisis, sin embargo aún se encuentran entre los caracteres más importantes para separar a las dos familias ya que si existen, son diferentes en cada familia.

La comparación entre las cuatro matrices de eigenvectores correspondientes a las diferentes modalidades de análisis realizadas indica que sólo cuatro caracteres aparecen siempre en el PC1 con cargas altas (Tabla 8); estos son los caracteres 40 (diámetro del lumen de la fibra), 37 (largo de la fibra), 8 (diámetro tangencial del poro) y 26 (presencia de traqueidas vasculares). En el caso de PC2 y PC3 ningún carácter aparece entre los que tienen mayores cargas en los cuatro análisis. Los caracteres que se repiten en tres de los análisis para el PC1 son el 15 (diámetro de la punteadura intervascular) y el 21 (diámetro de la punteadura vaso-radio); para el PC2 son 73 (número de capas de células epiteliales del canal radial), 74 (lignificación de las células epiteliales del canal radial), 76 (número de capas de la vaina del canal radial) y 77 (lignificación de la vaina del canal radial), y para el PC3, sólo el carácter 27 (tipo de fibras del tejido matriz). De los caracteres que se repiten en los diferentes análisis como los más importantes (11 en total), siete corresponden a caracteres cuantitativos ya sean continuos (5) o discretos (2); tres corresponden a caracteres binarios y sólo uno es cualitativo multiestado.

ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Se realizaron 8 análisis filogenéticos diferentes siguiendo criterios distintos y cada uno aportó un número diferente de árboles más parsimoniosos (Tabla 9). De estos, sólo un análisis fue conservado, aquel realizado en el programa PAUP (Swofford, 1993) en el cual los caracteres referentes a los canales radiales presentaban el estado “-” (inaplicable) en los taxones que carecen de canales radiales y en el cual todos los caracteres se consideraron como no aditivos.

Tabla 9. Número de cladogramas que resultaron de cada análisis filogenético realizado según los diferentes programas y criterios. El análisis indicado en negritas fue el que se conservó.

Caracteres 71-78	PAUP		Hennig86	
	Todos no aditivos	Algunos aditivos	Todos no aditivos	Algunos aditivos
Estado 0	6	4	24	1
Estado -	12	129	24	1

El análisis dio 12 cladogramas igualmente parsimoniosos; el árbol de consenso estricto (Fig. 7) muestra que muchos grupos son consistentes entre los diferentes árboles, las inconsistencias (politomías) se encuentran principalmente al interior de los dos grandes grupos terminales y solo hay una inconsistencia en cuanto a la posición de los géneros *Gluta* y *Mangifera* cerca de la base del árbol. El análisis de grupos resultantes por separado indicó que la politomía del grupo *Actinocheita-Haematostaphis* (Fig. 7) se debía únicamente a la posición de *Cyrtocarpa* mientras que la politomía entre los grupos *Schinus-Toxicodendron*, *Mosquitoxylum-Rhodosphaera*, *Malosma-Smodingium* y *Heeria-Ozoroa* (Fig. 7) se debía a la posición del grupo *Heeria-Ozoroa*. El análisis de grupos resultantes por separado llevó a la elección de uno de los 12 árboles (Fig. 8), el cual se utilizó como hipótesis de trabajo para el análisis biogeográfico.

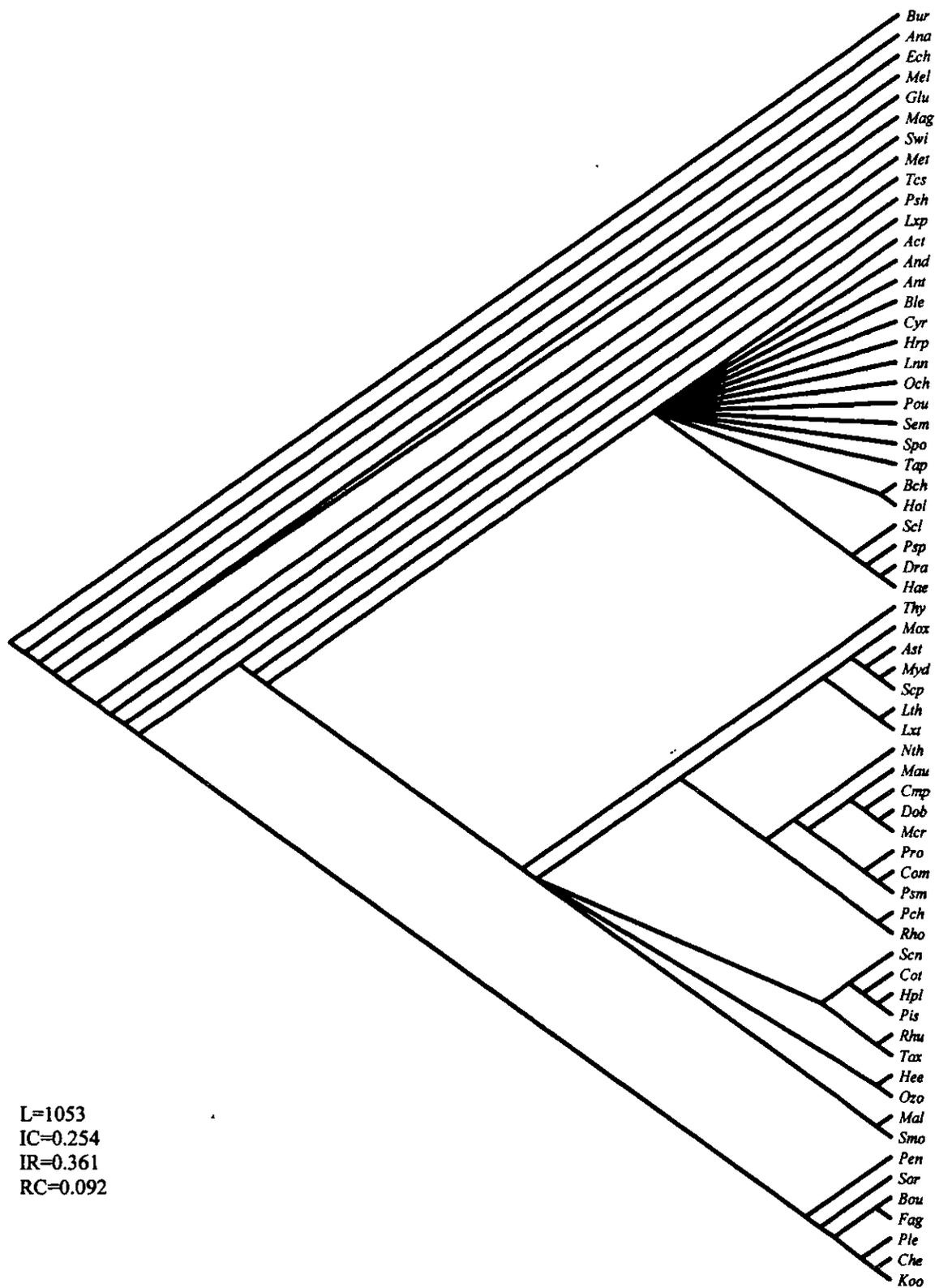


Fig. 7. Arbol de consenso estricto de los 12 árboles resultado del análisis filogenético con PAUP.

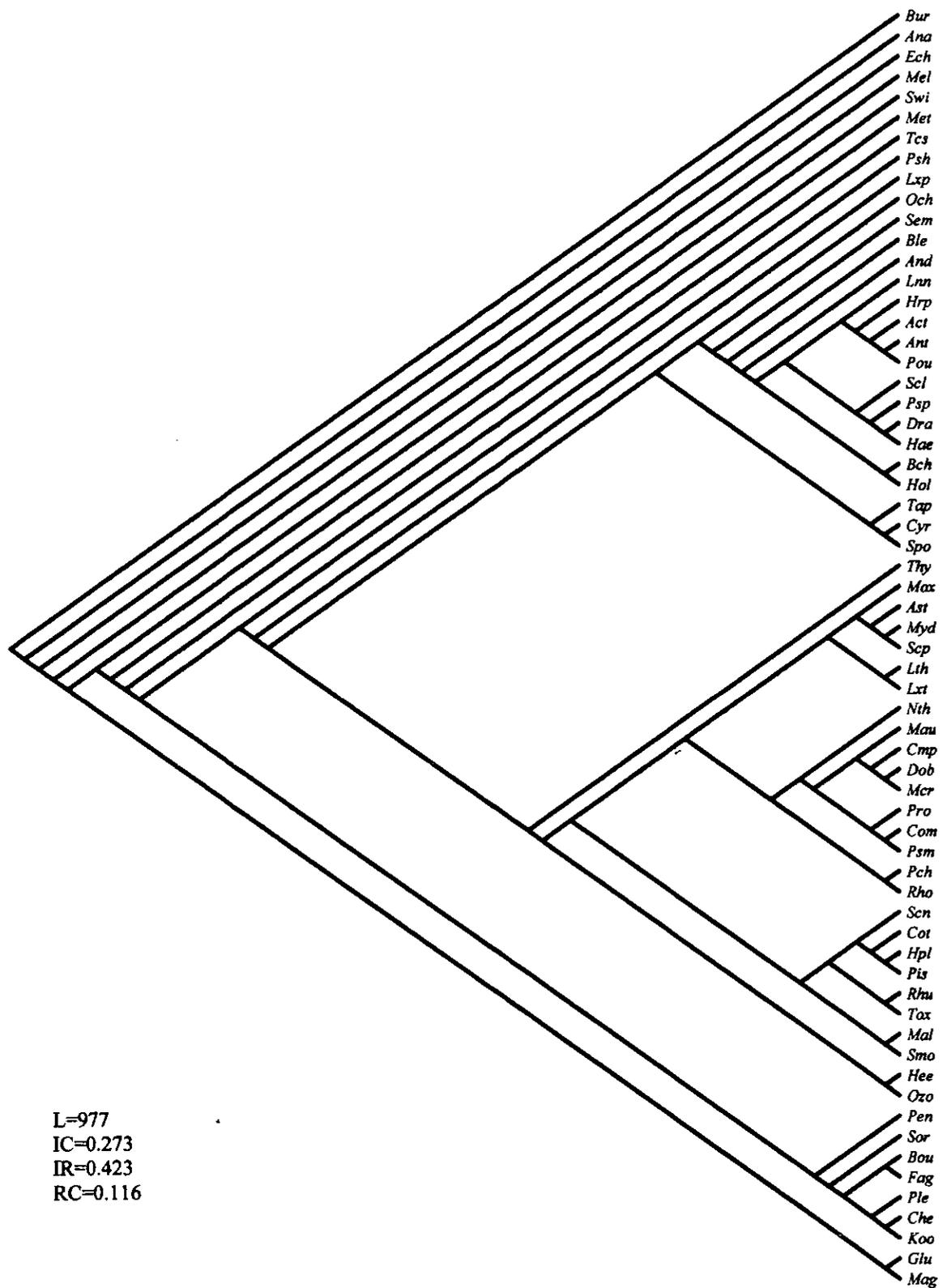


Fig. 8. Arbol filogenético elegido entre los 12 árboles resultantes del análisis filogenético con PAUP.

El árbol filogenético muestra dos grandes grupos al interior de la familia así como varios géneros que quedan por fuera de ambos. Uno de estos grupos incluye los géneros *Thyrsodium*, *Mosquitoxylum*, *Astronium*, *Myracrodruon*, *Schinopsis*, *Lithraea*, *Loxostylis*, *Nothopegia*, *Mauria*, *Camptosperma*, *Dobinea*, *Micronychia*, *Protorhus*, *Comocladia*, *Pseudosmodingium*, *Pachycormus*, *Rhodosphaera*, *Schinus*, *Cotinus*, *Haplorhus*, *Pistacia*, *Rhus*, *Toxicodendron*, *Malosma*, *Smodingium*, *Heeria* y *Ozoroa* que en su mayoría pertenecen a la tribu Rhoëae; solamente *Dobinea* y *Nothopegia* pertenecen a las tribus Dobineae y Semecarpeae respectivamente; sin embargo, no todos los géneros de la tribu Rhoëae se encuentran incluidos en este grupo.

El segundo gran grupo incluye a los géneros *Ochoterena*, *Semecarpus*, *Blepharocarya*, *Androtium*, *Lannea*, *Harpephyllum*, *Actinocheita*, *Antrocaryon*, *Poupartia*, *Sclerocarya*, *Pseudospondias*, *Dracontomelon*, *Haematostaphis*, *Buchanania*, *Holigarna*, *Tapirira*, *Cyrtocarpa* y *Spondias* que pertenecen en gran parte a la tribu Spondiadeae; de éstos, *Ochoterena*, *Blepharocarya* y *Actinocheita* pertenecen a Rhoëae, *Semecarpus* a Semecarpeae y *Androtium* y *Buchanania* a Anacardieae. En este caso, tampoco se incluyen en este grupo todos los géneros de Spondiadeae.

Un pequeño tercer grupo, incluye tres géneros de Rhoëae (*Pentaspadon*, *Sorindeia* y *Faguetia*), uno de Anacardieae (*Bouea*) y los últimos tres de Spondiadeae (*Pleiogynium*, *Choerospondias* y *Koordesiodendron*), sin embargo, este grupo se encuentra poco relacionado con los otros dos grandes grupos.

Pocos caracteres son sinapomorfías con una sola aparición en el árbol filogenético, la mayoría de los clados están sustentados por paralelismos o reversiones; sin embargo uno de los grupos, formado por *Schinus*, *Cotinus*, *Haplorhus*, *Pistacia*, *Rhus* y *Toxicodendron* esta fundamentado en la presencia de traqueidas vasculares (carácter 26).

ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO

El análisis biogeográfico con el método BPA (Brooks y McLennan, 1991) en PAUP (Swofford, 1993) y Hennig86 (Farris, 1988) dio resultados idénticos; 2 cladogramas igualmente parsimoniosos cuyo consenso (Fig. 9) muestra pocas inconsistencias. La inconsistencia se presenta en el grupo formado por Africa, las regiones tropicales de Asia, la India, Indonesia y Australia, es decir, las regiones tropicales del Viejo Mundo y se debe a la posición del grupo India-Sri Lanka-Indonesia que en uno de los casos aparece como hermano de Africa y en otros como hermano del grupo Sureste de Asia-Malasia.

De los dos cladogramas resultantes se eligió uno basándose en el análisis de grupos resultantes por separado (Figs. 4 y 10). El árbol resultante muestra claramente dos grupos, uno de ellos que incluye todo el continente americano más las regiones templadas del hemisferio norte y el segundo grupo que incluye Africa, Australia y las zonas tropicales y subtropicales de Asia, es decir las regiones tropicales del Viejo Mundo.

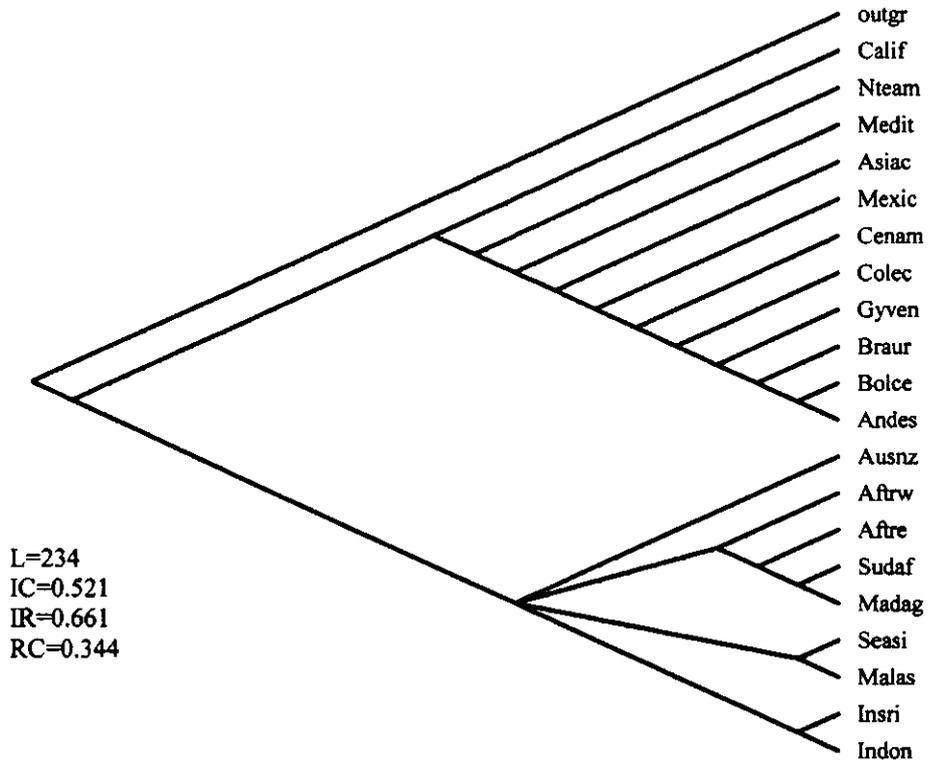


Fig. 9. Arbol de consenso estricto obtenido a partir de los 2 árboles resultantes del análisis biogeográfico realizado tanto en PAUP como en Hennig86.

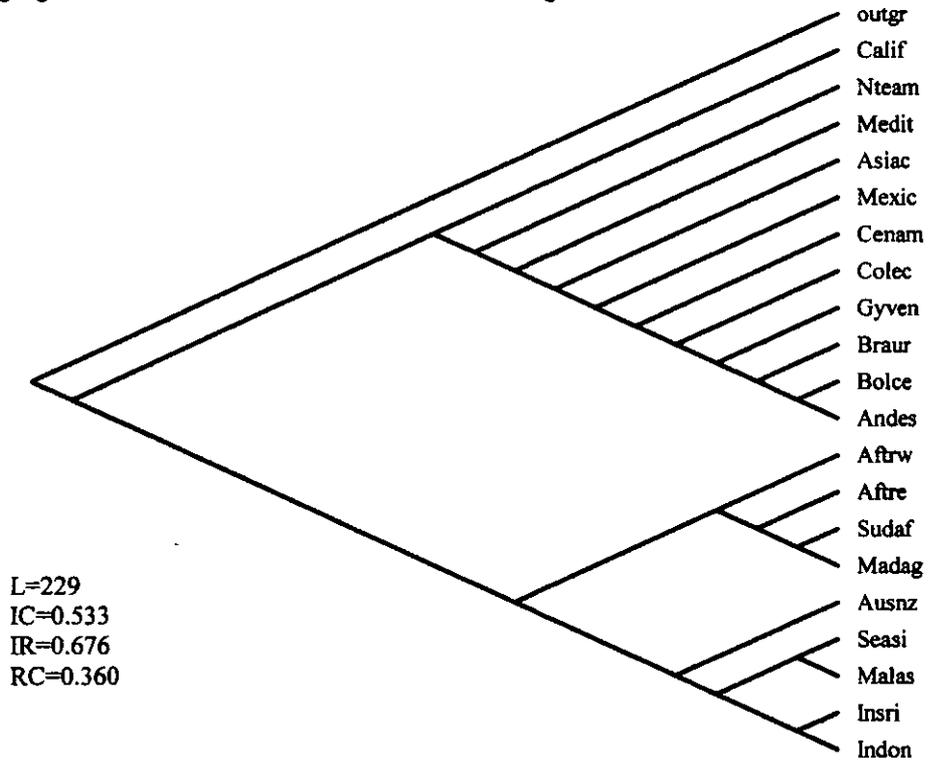


Fig. 10. Uno de 2 árboles resultado del análisis biogeográfico realizado mediante PAUP y Hennig86.

Los primeros 63 componentes (caracteres) de la matriz biogeográfica (Apéndice D) corresponderían a las distribuciones de los géneros individualmente. La distribución de estos componentes en el árbol indica que 22 corresponderían a autapomorfías, es decir, 22 de los 63 géneros son endémicos a alguna de las áreas definidas, mientras 17 aparecen como sinapomorfías (con un índice de consistencia 1.00) lo que significa que se presentan en todas las áreas pertenecientes a un clado; éstos son *Toxicodendron*, *Anacardium*, *Astronium*, *Loxopterygium*, *Lithraea*, *Schinopsis*, *Myracrodruon*, *Sclerocarya*, *Heeria*, *Ozoroa*, *Protorhus*, *Mangifera*, *Choerospondias*, *Pentaspadon*, *Swintonia*, *Holigarna* y *Buchanania*. Otros caracteres o componentes que tienen una distribución similar, sinapomorfías con índice de consistencia 1.00, corresponderían a los casos en que taxones hermanos ocupan áreas hermanas o exactamente la misma área como en el caso de *Heeria* y *Ozoroa* o de *Comocladia* y *Pseudosmodingium*.

Los paralelismos en el caso de un análisis biogeográfico no deben verse de la misma manera que en un análisis filogenético ya que es imposible (por definición) que un taxón se origine dos veces en áreas distintas (paralelismo). Un paralelismo correspondería a una dispersión a larga distancia (*Androtium* en Malasia e Indonesia) o a un rango de distribución muy amplio que se vio interrumpido por extinciones en áreas intermedias (*Cyrtocarpa*, en Brasil y México). Por otro lado una reversión puede tener dos causas; la primera, puede ser una extinción en un área (*Rhus* en el Mediterráneo), la segunda, puede ser que el taxón nunca haya habitado el área (*Tapirira* en los Andes). La diferenciación entre cualquiera de las dos opciones dependerá del caso particular del taxón que se estudie.

El segundo análisis biogeográfico, realizado mediante el método de estimación de áreas ancestrales de Bremer (Bremer, 1992) fue aplicado al origen de la familia Anacardiaceae. Este análisis dio como resultado mayores probabilidades de ser el área ancestral o parte del área ancestral a Centroamérica y Malasia (Tabla 10).

Tabla 10. Probabilidades relativas (AA) de las distintas áreas geográficas de haber pertenecido al área ancestral de la familia Anacardiaceae según el análisis de áreas ancestrales de Bremer (1992).

Area	AA	Area	AA	Area	AA	Area	AA
Cenam	1.000	Braur	0.666	Seasi	0.545	Insri	0.421
Malas	0.956	(Gyven	0.620	Asiac	0.461	Calif	0.380
Colec	0.785	Bolce)		Aftrw	0.454	Medit	0.333
Mexic	0.769	Andes	0.600	Madag	0.451	Ausnz	0.315
Indon	0.750	Aftre	0.571	Sudaf	0.444	Nteam	0.235

El mismo análisis se aplicó a dos clados con importancia para México; el clado *Rhus-Toxicodendron-Schinus-Cotinus-Haplorhus-Pistacia* (Tabla 11, Fig. 11) y el clado *Tapirira-Cyrtocarpa-Spondias* (Tabla 12, Fig. 12). En el primer caso, el área con mayor probabilidad de ser el área ancestral es México. En el segundo caso, las áreas con mayores probabilidades son México y Brasil-Uruguay.

Los resultados en el caso del origen de la familia (Tabla 10) y del clado *Rhus-Toxicodendron-Schinus-Cotinus-Haplorhus-Pistacia* (Tabla 11) se presentan en forma de probabilidades relativas, éstas se obtienen al dividir cada cociente ganancia / pérdida (G/L) entre el cociente mayor (AA). En el caso del clado *Tapirira-Cyrtocarpa-Spondias* (Tabla 12), en las áreas Mexic y Braur no se presentan pérdidas por lo que el cociente G/L es 1/0, esta operación

por definición tiene un resultado ∞ (infinito) por lo que la siguiente división no se puede realizar; debido a esto los resultados se presentan en forma del cociente G/L.

Tabla 11. Probabilidades relativas de las áreas geográficas de haber pertenecido al área ancestral del clado *Rhus-Toxicodendron-Schinus-Cotinus-Haplorhus-Pistacia* de acuerdo con el análisis de áreas ancestrales de Bremer (1992).

Area	Probabilidad (AA)
Origen de <i>Schinus-Cotinus-Haplorhus-Pistacia-Rhus-Toxicodendron</i>	
Mexic	1.000
Cenam, Colec, Bolce	0.500
Asiac	0.375
Medit, Braur, Gyven, Nteam	0.250
Andes	0.166
Calif	0.125
Aftre	0.062
Origen de <i>Schinus-Cotinus-Haplorhus-Pistacia</i>	
Mexic	1.000
Cenam, Colec, Bolce, Medit, Asiac	0.333
Nteam	0.166
Aftre, Andes	0.111
Origen de <i>Cotinus-Haplorhus-Pistacia</i>	
Mexic, Medit, Asiac	1.000
Nteam	0.500
Andes, Aftre	0.250

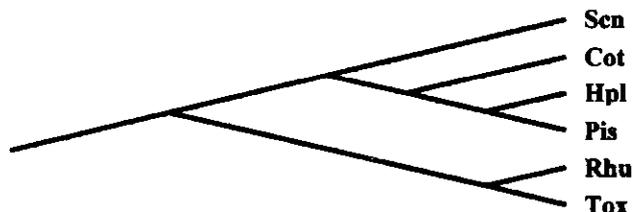


Fig. 11. Clado *Rhus-Toxicodendron-Schinus-Cotinus-Haplorhus-Pistacia*

Tabla 12. Probabilidades relativas de las áreas geográficas de haber pertenecido al área ancestral del clado *Tapirira-Cyrtocarpa-Spondias* según el análisis de áreas ancestrales de Bremer (1992).

Area	Probabilidad (G/L)
Origen de <i>Tapirira-Cyrtocarpa-Spondias</i>	
Mexic, Braur	∞
Cenam, Colec, Gyven	2
Bolce	1
Asiac, Nteam	0.5

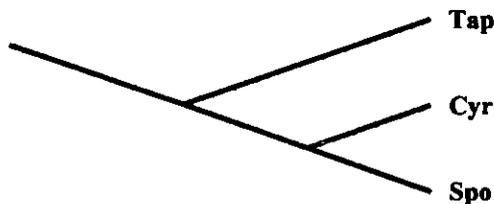


Fig. 12. Clado *Tapirira-Cyrtocarpa-Spondias*.

DISCUSIÓN

LA FAMILIA ANACARDIACEAE

- *Anacardiaceae y Burseraceae*

El análisis fenético indica que según los caracteres de la madera, la familia Anacardiaceae es un grupo compacto y que existe como tal; en las gráficas (Figs. 5 y 6) se puede ver que todos los géneros considerados en este estudio como pertenecientes a la familia Anacardiaceae en realidad forman un grupo compacto. El hecho de que ningún género se localice fuera del grupo indica que absolutamente todos los géneros estudiados pertenecen a la familia y el hecho de que Burseraceae se encuentre muy alejada de este grupo indica que está bien diferenciada de Anacardiaceae lo que estaría en contra de algunas ideas antiguas en las cuales ambas familias se consideraron una sola.

Al analizar las gráficas obtenidas usando Análisis de Componentes Principales (Figs. 5 y 6), se puede observar que en el análisis que considera los canales radiales como presentando el estado "0" (ausencia) para aquellos taxones que carecen de ellos, la familia Burseraceae se encuentra más cercana a Anacardiaceae que en el análisis que considera estos estados de carácter como no aplicables ("9999"); esto se debe a que Burseraceae también presenta canales y el peso que estos caracteres tenían al considerar el estado "0" hacía que los géneros de Anacardiaceae con canales tendieran a acercarse a Burseraceae enmascarando el efecto de los demás caracteres. La eliminación de los estados "0" de estos caracteres coloca a Burseraceae más lejos y esto se debe a la influencia de todos los demás caracteres que son muy diferentes en las dos familias y son por tanto los que indican que las dos familias son grupos independientes. Algunos de estos caracteres son por ejemplo, el ancho del radio multiseriado (caracteres 59 y 60), el número de capas de células epiteliales en los canales radiales (carácter 73), la presencia de poros angulares (carácter 7) y el diámetro de la punteadura intervascular (carácter 15).

El resultado de estas gráficas aunado a los estudios cladísticos realizados con el Orden Sapindales (Terrazas, 1994; com. pers., 1999) en los cuales las dos familias (Burseraceae y Anacardiaceae) son grupos hermanos permiten usar confiablemente a la familia Burseraceae como el grupo externo para la familia Anacardiaceae en el análisis filogenético.

- *Los caracteres de la madera*

Uno de los caracteres importantes dentro de la familia Anacardiaceae según el Análisis de Componentes Principales fue la presencia de traqueidas vasculares, carácter que en el análisis filogenético resultó tener un índice de consistencia de 1.00. Este es el carácter que soporta al grupo *Schinus-Cotinus-Haplorhus-Pistacia-Rhus-Toxicodendron*. Este ejemplo es un indicativo de que las técnicas fenéticas y filogenéticas pueden utilizarse en conjunto para obtener resultados con mayor sustento.

El caso de otros caracteres es más desfavorable, muchos caracteres (la mayoría) mostraron en el análisis filogenético ser altamente homoplásicos. Algunas características de la madera, especialmente los caracteres cuantitativos, responden de manera significativa a las condiciones ecológicas en que vive la planta (Carlquist, 1975; Wiemann et al., 1998, Terrazas, 1999), muchos de los caracteres probablemente están más relacionados con variables ambientales como temperatura, precipitación y latitud (Wiemann et al., 1998) que con causas genéticas. Esto tiene como consecuencia que estos caracteres altamente variables e influenciados aparezcan como homoplasias en el análisis filogenético y si son muchos, pueden enmascarar la influencia de los caracteres realmente informativos filogenéticamente. Un importante estudio acerca de la relación entre algunos caracteres de la madera de Anacardiaceae y algunas variables ecológicas fue llevado a cabo por Terrazas (1994).

El análisis fenético indica que otros caracteres además de la presencia de traqueidas vasculares son importantes (Tabla 8) como el diámetro tangencial del poro (carácter 8), el largo de la fibra (carácter 37) y el diámetro del lumen de la fibra (carácter 40), sin embargo, estos caracteres no resultaron tener altos índices de consistencia en el análisis filogenético. Esto puede deberse a la influencia de todos los demás caracteres que son altamente homoplásicos y que no presentan cargas altas en los componentes principales. Sin embargo, sería recomendable mantenerlos en análisis filogenéticos posteriores donde se incluyan también caracteres de otras fuentes.

Heimsch (1942) describió la madera de la familia Anacardiaceae por tribus y concluye que no hay un carácter o combinación de caracteres que sirvan para diferenciar una tribu de otra aunque parece haber ciertas tendencias en cada tribu; por ejemplo, todas las Spondieae presentan fibras septadas mientras que ninguna Semecarpeae las presenta (Heimsch, 1942; Metcalfe y Chalk, 1950; Terrazas, 1999). Además Heimsch (1942) reconoce la cercana relación entre Anacardiaceae y Burseraceae.

El hecho de que en la familia Anacardiaceae, muchos caracteres de la madera no hayan resultado ser los más recomendables para la reconstrucción de la filogenia, no quiere decir de ningún modo que no puedan ser utilizados en análisis con otras familias. En algunos casos, los caracteres de la madera han resultado ser muy útiles para resolver filogenias como en el caso de la familia Cornaceae (Noshiro y Baas, 1998). Incluso estos mismos caracteres combinados con evidencia de otras fuentes podrían aún ser muy útiles. Algunos ejemplos de cortes de madera de Anacardiaceae que ilustran algunos caracteres se presentan en el Apéndice F.

- *La filogenia*

El análisis filogenético muestra dos grandes grupos principales y un tercero más pequeño, sin embargo no se corresponden con los grupos definidos por Engler en 1896 (Terrazas, 1994), los géneros de las tribus Anacardieae y Semecarpeae de Engler aparecen disgregados en el árbol, sólo los géneros de Rhoeae y de Spondiadeae muestran tendencia a unirse en grupos. Esto se asemeja al resultado obtenido por Terrazas (1994) en el cual, utilizando caracteres de la madera, florales y moleculares (*rbcL*), dentro de la familia se podían reconocer únicamente dos grandes grupos con algunos géneros por fuera de ambos.

Una comparación entre los resultados obtenidos en este estudio y el realizado por Terrazas (1994) indican un alto grado de congruencia. Uno de los dos grandes grupos obtenidos en el árbol filogenético de este estudio está integrado exclusivamente por géneros que pertenecen a la tribu Rhoëae, y todos ellos se presentan dentro de uno de los dos grandes grupos (grupo 1) reconocidos por Terrazas (1994) a excepción de *Smodingium* y *Camptosperma*; *Smodingium* no se incluyó en el análisis de Terrazas (1994) y *Camptosperma* se encuentra en un pequeño grupo con *Androtium* y *Buchanania* cuyas relaciones a uno u otro gran grupo no están bien establecidas. El segundo grupo de este análisis incluye géneros de Spondiadeae en su mayoría, pero incluye géneros que en el análisis de Terrazas (1994) aparecen dentro del grupo 1, además de los géneros *Buchanania* y *Androtium*, sin embargo, la mayoría corresponden al grupo 2 de Terrazas (1994).

Un caso importante es aquel del grupo *Schinus-Cotinus-Haplorhus-Pistacia* que tanto en este análisis como en el de Terrazas (1994) se presenta como un grupo monofilético, aunque las relaciones de taxones hermanos difieren. Este grupo está soportado en el análisis de Terrazas (1994) por los caracteres presencia de traqueidas vasculares, engrosamientos helicoidales, porosidad anular, y patrón de arreglo vascular dendrítico (con solución equívoca para *Rhus* y *Toxicodendron*; el grupo hermano de este clado en este análisis). La congruencia de resultados en cuanto a este clado entre dos análisis que incluyen diferentes caracteres de diferentes fuentes es un buen indicativo de la monofilia de este clado.

La delimitación taxonómica a nivel infrafamiliar requiere de un estudio más exhaustivo ya que no ha podido ser establecida usando caracteres de diversas fuentes como son anatómicos de madera, florales y moleculares. Sólo la combinación de una mayor cantidad de evidencia ayudará a resolver este problema, sin embargo, antes de eso deben hacerse delimitaciones taxonómicas a nivel genérico y tal vez hasta específico ya que hay géneros como *Rhus* que es altamente polimórfico y que en realidad podría estar englobando especies de otros géneros o géneros completos. Un antiguo estudio del polen de *Rhus* (Heimsch, 1942; Metcalfe y Chalk, 1950) concluyó que los géneros *Actinocheita*, *Malosma*, *Metopium*, *Cotinus*, *Toxicodendron* y *Rhus* en realidad son géneros separados y no miembros de *Rhus*, sin embargo, es necesario hacer más estudios incluyendo las especies descritas desde entonces.

BIOGEOGRAFÍA DE LA FAMILIA ANACARDIACEAE

• *Area ancestral de la familia Anacardiaceae*

La antigüedad de la familia Anacardiaceae se remonta por lo menos al Cretácico, sin embargo, podría ser más antigua. Se han propuesto diferentes áreas geográficas en las cuales la familia Anacardiaceae se originó, una de estas ideas coloca el área ancestral en Gondwana (Raven y Axelrod, 1974).

El análisis de áreas ancestrales de Bremer realizado en este estudio indica que Centroamérica es el área con mayor probabilidad de haber pertenecido al área ancestral de la familia (Tabla 10), sin embargo, esta área geográfica como fue definida en este estudio no existía ni durante el Cretácico ni en tiempos anteriores, por lo cual es imposible que perteneciera al área ancestral.

Debido a que Centroamérica debe ser desechada, la segunda área con mayor probabilidad de haber pertenecido al área ancestral es Malasia (Tabla 10), esto indicaría un origen Laurásico en lugar de uno Gondwánico. Un origen Laurásico permite reconstruir de manera más sencilla la dispersión que la familia tuvo como parte de la flora Boreotropical en el Cretácico y Terciario.

- *Las hipótesis antiguas y el cladograma*

La distribución actual de la familia Anacardiaceae a simple vista ofrece poca información acerca de sus patrones biogeográficos ya que la familia se encuentra viviendo en todos los continentes tanto en ambientes tropicales (la mayoría) como templados (sólo unos pocos géneros). El estudio del registro fósil ha enriquecido este conocimiento y algunas ideas se han propuesto sobre todo acerca de un origen muy temprano (Raven y Axelrod, 1974; Graham, 1995), tal vez en el Turoniano (Raven y Axelrod, 1974) y una dispersión vía Sudamérica y/o Africa (Taylor, 1990) e incluso Australia (Raven y Axelrod, 1974). El registro fósil de Estados Unidos hasta los 70's apoyaba la idea de una introducción de la familia posterior o durante el Eoceno desde Sudamérica (Raven y Axelrod, 1974; Graham, 1995) aunque no descarta la posibilidad de que la familia ya estuviera representada en Norteamérica por taxones derivados de Eurasia (Raven y Axelrod, 1974).

El estudio de las floras fósiles mexicanas lleva a replantear esta antigua hipótesis ya que se han encontrado representados algunos géneros que teóricamente habrían arribado al país en tiempos más recientes. Así, al parecer, la ruta de migración fue a la inversa, desde Norteamérica (por lo menos México) hacia Sudamérica. Por supuesto no se puede descartar que algún género haya llegado de Sudamérica a México en tiempos recientes pero la tendencia general indica lo contrario.

El árbol de áreas geográficas obtenido en este estudio muestra claramente que hay un clado que incluye a toda América y a las zonas templadas del Hemisferio Norte (el Mediterráneo y Asia continental) en el cual estas zonas templadas tienen una posición más basal mientras que las zonas de Sudamérica son las más alejadas de la base, la relación entre áreas indica que los géneros que viven en estas zonas templadas están más relacionados con los géneros tropicales de América tropical que con géneros del viejo mundo, los cuales se encuentran en otro clado. Este arreglo indica que la distribución de estos géneros no se debe a las actuales o recientes relaciones entre las áreas geográficas sino a relaciones más antiguas que no son evidentes en la geografía actual de los continentes. Esta relación en el cladograma indica que hubo relaciones geográficas importantes entre las áreas del Hemisferio Norte y de éstas con las áreas del Nuevo Mundo.

De todas las áreas incluidas en este clado, las pertenecientes a Sudamérica son las más relacionadas entre sí, las que presumiblemente tienen un origen más reciente y siguiendo este razonamiento, las menos relacionadas son las regiones templadas del Hemisferio Norte. Estas relaciones vistas en términos temporales indicarían que aquellas áreas tropicales de América son más "recientes" para la familia que las regiones actualmente templadas del Hemisferio Norte. Debido a que estas áreas geográficas tienen millones de años de antigüedad, una explicación vicariante para el fenómeno en el cual un área fuera dividida en dos o más, no es aplicable. Por tanto una explicación viable es el desplazamiento de los géneros de un área a otra, en este caso, una ruta de dispersión desde el norte hacia el sur (Fig. 13).



Fig. 13. Ruta de migración probable de la familia Anacardiaceae según la relación entre áreas geográficas observadas en el cladograma en este estudio. Ver Fig. 10.

La familia Anacardiaceae es básicamente tropical, la migración de sur a norte implicaría que tendría que haberse dado vía el istmo de Panamá en un tiempo reciente (unos 3 m.a.) y de ahí tendría que haber migrado a Asia lo cual no se puede hacer sin pasar por Norteamérica y por Europa. Las condiciones en aquel tiempo, no hubieran permitido esa migración ya que en ese tiempo Norteamérica y Europa se encontraban muy separadas entre sí para permitir la migración directa. Por otro lado, la migración directa entre Norteamérica y Asia por el estrecho de Bering estaba imposibilitada debido a que las edades glaciares estaban teniendo lugar. Esta explicación, la migración de sur a norte, requiere además que todo haya sucedido en tiempos muy recientes, posteriores al Plioceno, lo cual negaría el registro fósil de la familia que existe en Norteamérica y México desde el Cretácico.

La explicación que estaría más de acuerdo con toda la evidencia es una introducción a México desde el norte, proveniente de las demás regiones de Laurasia. Durante el Cretácico hasta el Eoceno, las condiciones climáticas permitieron la existencia de una flora con características tropicales en los continentes del hemisferio norte (Tiffney, 1985a,b; Taylor, 1990; Wendt, 1993), como parte de esta flora se encontrarían miembros de la familia Anacardiaceae que de esta manera tendrían una distribución amplia (Fig. 14). La migración de la familia pudo darse ya sea a través del puente del Atlántico Norte (Europa-Norteamérica-México) o por el estrecho de Bering (Asia-Norteamérica-México).

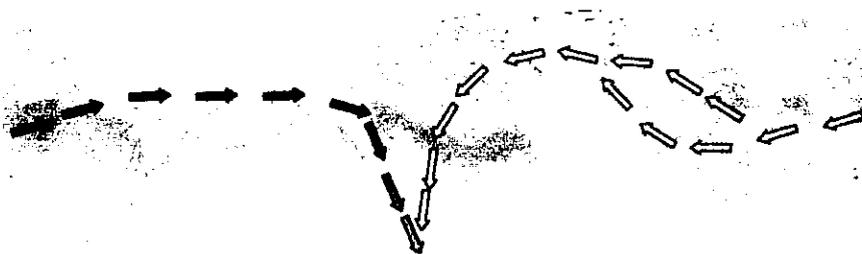


Fig. 14. Las únicas dos rutas que pudieron tomarse para llegar desde Asia continental a México. Flechas verdes= estrecho de Bering; flechas amarillas= puente del Atlántico Norte.

México corresponde a la parte sur de Laurasia y durante el Terciario temprano no había barreras geográficas importantes, aunque las Rocosas y el esbozo de la Sierras Madre Occidental y Oriental ya existían, por lo cual las plantas pertenecientes a la flora boreotropical pudieron llegar al territorio mexicano de forma relativamente fácil, entre ellas, miembros de Anacardiaceae como *Tapirira*, que de esta manera podrían estar presentes desde el Eoceno en el país (Fig. 14).

Una vez en México, las anacardiáceas se distribuirían por el territorio incluyendo el bloque de Chortis que en aquel tiempo estaría unido al continente en una zona más al noroeste que la que ocupa actualmente. Antes y durante el movimiento de este bloque, el intercambio entre el continente y el bloque fue continuo (Fig. 15). La formación del istmo de Panamá permitió la migración de plantas que vivían sobre el bloque (norte de Centroamérica) hacia el sur, es decir, hacia Sudamérica, este pudo ser el caso de *Tapirira* y de *Haplorhus*, entre otros. Otras se habrían intercambiado con las Antillas sin que llegaran nunca a Sudamérica como *Comocladia*.

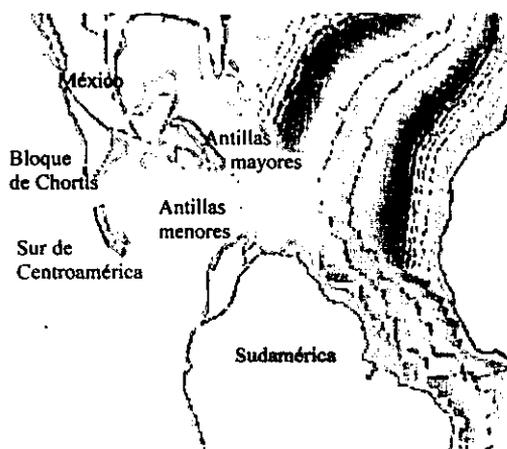


Fig. 15. Paleomapa que indica la posición del bloque de Chortis y las Antillas con respecto a México y Sudamérica durante el Terciario temprano. Mientras se daba la migración de estos terrenos, el intercambio biótico era posible debido a la cercanía que guardaban con México. Tomado de www.scotese.com.

Las plantas pertenecientes a la flora boreotropical ocuparían Asia, Europa, Norteamérica y México, sin embargo las fluctuaciones climáticas del fin del Eoceno y principalmente del Oligoceno provocarían su reemplazo en las zonas más al norte por vegetación de clima templado, las siguientes caídas de temperatura terminarían con la flora tropical principalmente en Norteamérica aunque los taxones templados continuarían viviendo ahí y en Europa. La supervivencia de algunos taxones en Asia y en México pertenecientes a esta flora explicaría su cercana relación en el cladograma mientras que la persistencia de taxones templados en Norteamérica, Europa y Asia explicarían la relación de las tres áreas.

Norteamérica y Europa aparecen como áreas muy cercanas, ambas presentan vegetación de tipo templada. Hay dos posibles explicaciones para esto; una es que en ambas regiones persistieron taxones de clima templado que formaban parte de la flora boreotropical; la segunda que los taxones originales de la flora boreotropical se extinguieron y los taxones que actualmente ocupan una de estas zonas son descendientes de una segunda radiación de elementos templados que de alguna forma pudieron librar la distancia entre ambos continentes.

- *El registro fósil*

Si se observa únicamente el registro fósil de la familia especialmente en México, se puede notar que la distribución de muchos géneros fue más amplia en el pasado de lo que es actualmente, tal es el caso de *Tapirira* y de *Haplorhus*, mientras que la de otros parece no haber cambiado en millones de años como *Pseudosmodingium* y *Comocladia*.

El registro apoya la idea de una introducción desde el norte especialmente con el caso de *Tapirira*, el cual se presenta por primera vez en el registro fósil del Eoceno de Oregon y de Wyoming, posteriormente en el Oligoceno-Mioceno de Baja California Sur y después en el Mioceno de Baja California Sur y de Chiapas; en este tiempo se debe considerar que la península de Baja California aún estaba unida al continente y probablemente se encontraba en una posición más hacia el sur de la que tiene actualmente. Este patrón indica un claro movimiento de norte a sur en el tiempo. Actualmente *Tapirira* vive en el neotrópico, desde México hasta Sudamérica exceptuando la zona de los Andes. El género se encuentra en zonas tropicales y es coherente suponer que en el pasado también habitó estas zonas, la presencia de *Tapirira* en el registro fósil de lo que ahora son latitudes templadas se debe a que en estas zonas en el pasado hubo vegetación tropical (Cevallos, com. pers., 1999), la flora boreotropical, con la cual *Tapirira* se distribuyó.

Otro ejemplo que muestra el patrón de movimiento norte a sur, es *Haplorhus*. Actualmente esta planta es endémica de los Andes peruanos, sin embargo, hay registro fósil de este género en el Oligoceno de Puebla, lo que sugiere que el género viajó al menos desde Puebla hasta Perú con una posterior extinción en la zona norte de su distribución persistiendo únicamente en Perú (Ramírez, 1999). Esto correspondería con un patrón conocido como endemismo tipo relicto (Taylor, 1984), es decir un taxón con distribución amplia que por extinción sólo persiste en una pequeña zona.

El otro tipo de endemismo, el que se originó en una zona y nunca ha salido de ella (Taylor, 1984) también está presente en el registro fósil con el género *Pseudosmodingium*; los registros fósiles de este género sólo se conocen del Oligoceno de Puebla. La distribución actual del género se restringe a México y hasta el momento parece ser el único lugar en que este género ha vivido. Algo similar ocurre con *Comocladia* cuya distribución actual se restringe a México y las Antillas, el registro fósil conocido sólo pertenece a México. La razón por la cual, *Comocladia* se presenta en estas dos zonas actualmente es histórica, durante el movimiento del bloque de Chortis, las Antillas se fueron alejando del continente pero antes estaban lo suficientemente cerca de México como para que se hubiera podido dar una migración más o menos directa entre ambas zonas (Fig. 15).

En otros géneros se presenta el típico caso de una distribución amplia con una posterior extinción en zonas intermedias dando como resultado la distribución disyunta actual, tal es el caso del género *Pistacia* que se presenta en el registro fósil del Oligoceno de Puebla (Ramírez, 1999) y actualmente vive en México, el Mediterráneo, Asia y África tropical del Este. *Cyrtocarpa* es otro género con distribución disyunta, viviendo sólo en México (incluyendo Baja California) y Brasil; esto sugeriría una distribución más amplia con posterior extinción en la zona central, aunque no se conoce registro fósil en dicha zona central.

- *Clados con registro fósil en México*

Uno de los clados resultantes del análisis filogenético es de importancia para México ya que en el país hay registro fósil de algunos de los géneros y la mayoría aún viven en el territorio. Este clado está formado por *Schinus-Cotinus-Haplorhus-Pistacia-Rhus-Toxicodendron*. Este grupo incluye géneros de la tribu Rhoeeae. De los géneros que lo forman, *Haplorhus* no vive actualmente en México, es endémico de los Andes peruanos. Según el árbol filogenético obtenido, la evidencia paleobotánica y la historia climática y tectónica del planeta, se puede reconstruir una historia probable de migración y evolución de este grupo (Fig. 16).

Un taxón ancestral representado en el árbol filogenético por el internodo 105 (Apéndice E, Fig. 16a) estaría distribuido como parte de la flora boreotropical por el hemisferio norte, en Asia, Europa, Norteamérica y México (Fig. 16b) probablemente desde el Cretácico o antes a juzgar por el registro de una hoja de *Rhus* o de algo parecido a *Rhus* en el Maastrichtiano de Coahuila. Este grupo sufriría un evento de especiación dando como resultado dos taxones, uno de los cuales, identificado en el árbol como el internodo 106 daría origen a *Rhus* y a *Toxicodendron* los cuales permanecerían viviendo en todas las regiones del Hemisferio Norte (Fig. 16c). El segundo taxón resultado de este evento, identificado como el internodo 107 también permanecería viviendo en el Hemisferio Norte (Fig. 16c).

Este taxón, 107 tendría otro evento de especiación en el cual uno de los taxones resultantes, el internodo 108 permanecería en el Hemisferio Norte (Fig. 16d) y el segundo correspondería con el género *Schinus*, el cual se originaría en Norteamérica o en México (Fig. 16d) y posteriormente viajaría hacia el sur llegando hasta Sudamérica.

El taxón identificado como el internodo 108 sufriría especiación simpátrica y ambos taxones hijos, uno de ellos *Cotinus* (Fig. 16e) y el otro el internodo 109 (Fig. 16e) continuarían viviendo en el Hemisferio Norte. De este internodo 109 se derivarían los géneros *Haplorhus* y *Pistacia* (Fig. 16f); esta especiación muy probablemente se dio en México y tuvo que ser anterior al Oligoceno ya que ambos géneros se presentan en el registro fósil de Tepexi de Rodríguez, Puebla.

Haplorhus viajaría a Sudamérica (Fig. 16g) siguiendo la misma ruta que los ya existentes *Schinus*, *Rhus*, y *Toxicodendron* (Fig. 16g); *Cotinus* permanecería siempre en las regiones templadas del Hemisferio Norte junto con representantes de *Rhus* y *Toxicodendron*; *Pistacia* podría haber viajado en la dirección inversa, desde Norteamérica hasta Europa y de ahí a África y a Asia (Fig. 16g). La idea de una diversificación de este clado, anterior al Eoceno es apoyada en el trabajo de Terrazas (1994, 1999), tanto por los patrones de distribución como por los caracteres cuya aparición en conjunto, en el registro fósil no se encuentra antes del Eoceno (Terrazas, 1994, 1999).

La historia de migración sugerida por el árbol filogenético y las áreas de distribución actuales de cada género está apoyada por los resultados del análisis de áreas ancestrales (Tabla 11), y aún más, este análisis sitúa el origen de los diferentes clados de este grupo no sólo en el Hemisferio Norte, sino en México específicamente.

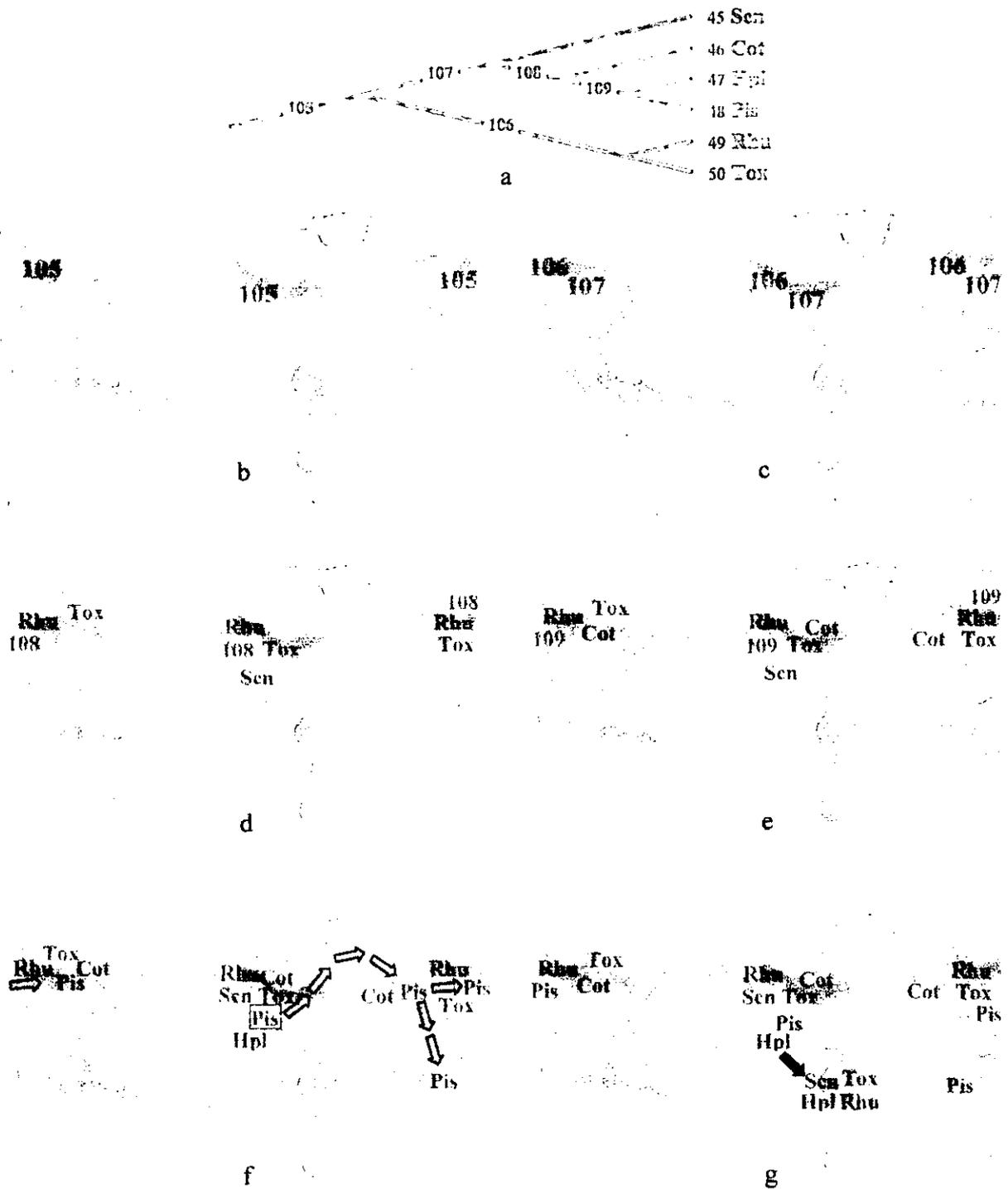


Fig 16. Posible patrón de distribución y evolución del grupo *Schinus-Cotinus-Haplorhus-Pistacia-Rhus-Toxicodendron*. (a) Clado según el árbol filogenético obtenido e internodos (ancestros) asignados en el análisis biogeográfico. (b) a (g) Areas de distribución inferidas según la evolución y biogeografía del clado. Color rojo= taxones ancestrales; morado= grupo *Rhus-Toxicodendron* y su ancestro (106); café= taxones actuales del grupo *Schinus-Cotinus-Haplorhus-Pistacia*. Las flechas indican rutas de migración. El nombre enmarcado indica el taxón que se desplaza de América a Europa, África y Asia.

Otro ejemplo de importancia para México es el del clado de géneros de la tribu Spondieae formado por *Tapirira*, *Cyrtocarpa* y *Spondias* (Fig. 17) identificado en el árbol por el internodo 83 (Apéndice E, Fig. 17a). La distribución actual del grupo es principalmente neotropical aunque *Spondias* también se encuentra en Asia continental. Si se tratara de explicar la historia del grupo basándose únicamente en la distribución actual podría llegarse a la conclusión de que su origen es neotropical y que hubo dispersión hacia Asia. Sin embargo, la evidencia fósil indica, como ya se señaló anteriormente un movimiento de norte a sur de *Tapirira* que indica además que el grupo se encontraba viviendo en el Hemisferio Norte (Fig. 17b). Con los datos disponibles es imposible ubicar el lugar de origen de *Tapirira* y su grupo hermano, el internodo 84. El análisis de áreas ancestrales da una probabilidad igual a las áreas Brasil-Uruguay y México, sin embargo si se considera el registro fósil, tuvo que haber sido en el Hemisferio Norte (Fig. 17c), es decir, en México si se conjuntan los resultados.

El evento de especiación que sufrió el taxón ancestral del internodo 84 para originar *Cyrtocarpa* y *Spondias* se daría muy probablemente también en México (Fig. 17d) y los tres géneros viajarían a Sudamérica (Fig. 17e) teniendo posteriormente eventos de extinción en la zona norte del rango de *Tapirira* y en la zona central del rango de *Cyrtocarpa*. Ninguno de estos géneros alcanzaría la zona de los Andes, demasiado fría para las necesidades de las plantas y *Spondias* no llegaría nunca a la zona de Bolivia y el Norte de Argentina.

Spondias además tendría una segunda ruta de migración, desde México hasta Asia (Fig. 17e) ya sea pasando por Europa (puente del Atlántico Norte) o no (estrecho de Bering), esto tendría que haber sucedido a más tardar en el Eoceno ya que sólo hasta ese momento fue posible la migración por el Hemisferio Norte de elementos tropicales, a través de la flora boreotropical. La existencia de *Tapirira* en el Eoceno indica que es factible que su grupo hermano, el internodo 84, ya existente en el Eoceno hubiera especiado para ese tiempo.

La congruencia entre la historia biogeográfica derivada del árbol filogenético y los resultados del análisis de áreas ancestrales es un buen indicativo de que la historia biogeográfica de un grupo puede ser inferida a partir de la distribución actual de los géneros, sin embargo, esta historia no puede ser completamente entendida si no se incluyen los fósiles. El registro fósil brinda más que la edad mínima y el área máxima de distribución de un taxón en específico, permite hacer reconstrucciones más específicas de la historia de los taxones y por tanto comprender de una mejor manera la forma en que los organismos se comportan.

- *Clados africanos*

Debido a que los análisis filogenético y biogeográfico realizados incluyen géneros de todo el mundo, es recomendable hablar un poco sobre clados que no habitan el Continente Americano. El árbol de áreas muestra claramente que el continente Africano y Madagascar forman una unidad bien diferenciada de los demás continentes. En este grupo se puede apreciar una ruta de migración que comienza en Africa tropical del este hacia Africa tropical del oeste y de ahí a Sudáfrica y Madagascar. Uno de los géneros que actualmente vive en Africa también lo hace en Sudamérica pero no en México ni en Centroamérica, es *Antrocaryon* y la única explicación viable para este patrón de distribución es una migración directa entre ambos continentes cuando aún se encontraban formando parte de Gondwana.

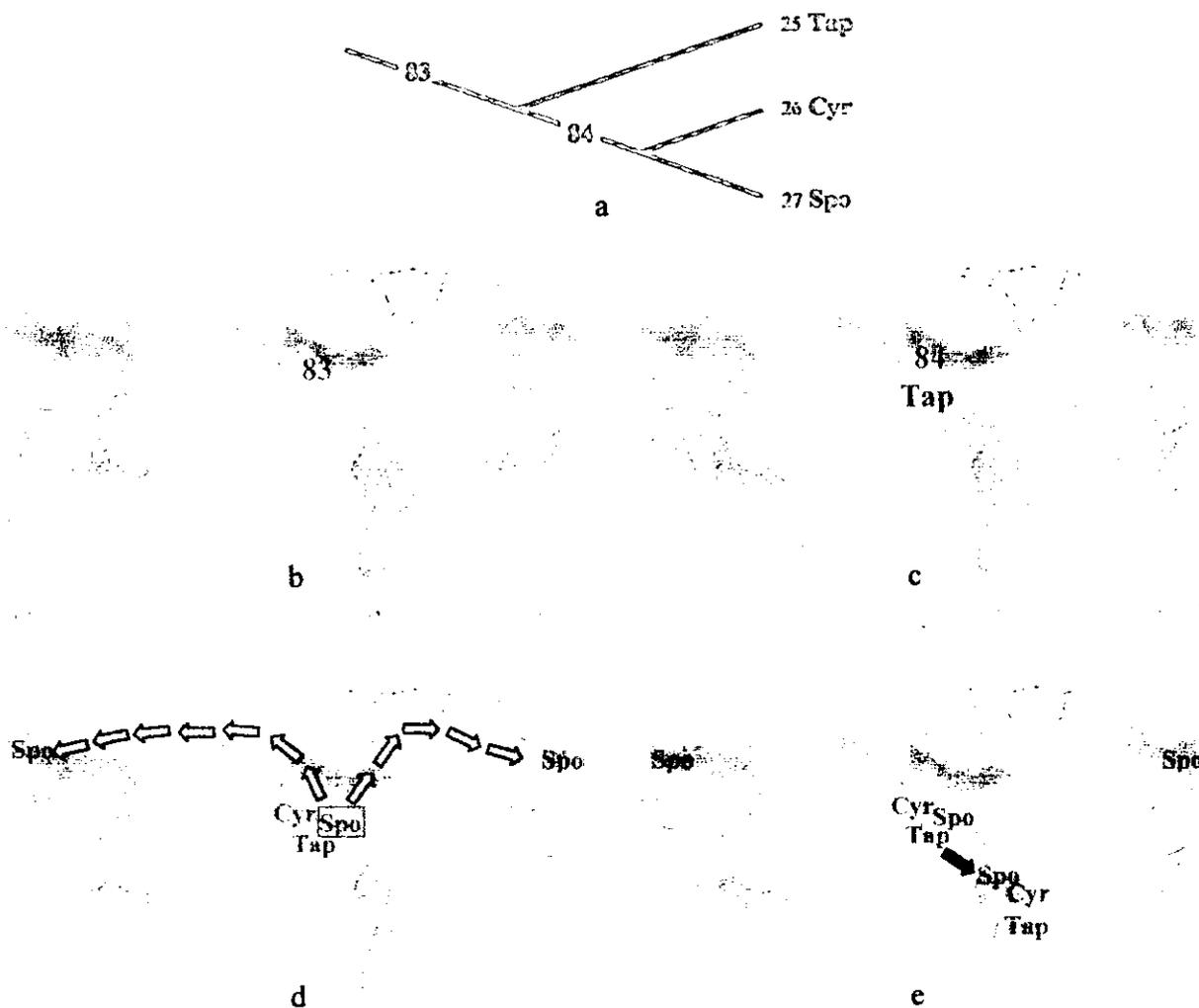


Fig 17. Posible patrón de distribución y evolución del grupo *Tapirira-Cyrtocarpa-Spondias* (a) Clado según el árbol filogenético obtenido y los números de los internodos (ancestros) asignados en el análisis biogeográfico. (b) a (e) Areas de distribución inferidas según la evolución y biogeografía del clado. Color rojo= taxones ancestrales; café= taxones actuales del grupo. Las flechas indican rutas de migración. El nombre enmarcado indica el taxón que se desplaza de América a Europa y/o Asia.

- *El caso de Malasia*

La posición geográfica actual de Malasia la coloca en un punto intermedio entre Indonesia y el Sureste de Asia y esta situación también se refleja en los patrones de distribución de los géneros de la familia y por consiguiente en el cladograma. Malasia comparte cuatro géneros con Indonesia; *Androtium*, *Melanochyla*, *Parishia* y *Koordesiodendron* y tres con el Sureste de Asia; *Swintonia*, *Pentaspadon* y *Choerospondias* además de los géneros que comparte con otras áreas. Así, es imposible que en el cladograma Malasia sea hermana de ambas áreas por lo cual uno de estos grupos de géneros aparecen como paralelismos. En la reconstrucción más parsimoniosa (Fig. 9) Malasia es hermana del Sureste de Asia, entonces los cuatro paralelismos no lo son en realidad, son rangos de distribución más o menos continuos entre Malasia e Indonesia.

Casos parecidos se pueden encontrar con otros géneros, por ejemplo *Dracontomelon* que se encuentra en Asia continental templada y Malasia, esto no se debe a un paralelismo tal como lo muestra el cladograma sino a la relación geográfica que actualmente tienen estas dos áreas.

- *La India*

El caso de la India es diferente, este bloque fue por mucho tiempo parte de Gondwana y posteriormente fue una isla hasta que finalmente es parte de Asia, es lógico suponer que mientras fue una isla, muchos endemismos se desarrollaron, sin embargo, cuando colisiona con Asia, hay una gran cantidad de extinciones y sustituciones de biotas por lo cual la diversidad, en este caso de Anacardiaceae es baja, sólo viven ahí actualmente los géneros *Mangifera* y *Gluta* compartidos con Indonesia y Malasia, *Buchanania* y *Holigarna*, compartidos con Indonesia y *Nothopegia*, el único endémico. El registro fósil de la India indica relaciones con África y se podría suponer que entre éstas se encontrarán registros de anacardiáceas relacionadas a géneros africanos actuales o extintos.

- *Los endemismos*

Las regiones con mayor cantidad de endemismos de anacardiáceas en el mundo son en primer lugar México (si se incluye a Baja California) con 5-6 géneros; *Actinocheita*, *Pseudosmodingium*, *Pachycormus*, *Malosma*, *Bonetiella* (no incluida en el estudio) y *Comocladia* que aunque también vive en las Antillas, en este estudio se considera endémica de México. En segundo lugar estaría Madagascar con 3 géneros; *Faguetia*, *Poupartia* y *Micronychia*.

La causa de endemismos de Madagascar es bien conocida, se debe a su prolongado aislamiento, pero en el caso de México, éste nunca ha estado aislado de continentes más grandes de modo que una explicación alterna es una larga vida de la familia en el territorio donde tuvieron una adaptación y diversificación muy grandes. Si México puede ser el centro de origen de tantos endemismos, no hay razón para suponer que no fue también el centro de origen de muchos otros géneros que a diferencia de los primeros lograron salir del territorio y colonizar otras áreas.

Sudamérica cuenta con varios géneros endémicos; *Haplorhus*, *Ochoterenaea*, *Lithraea*, *Schinopsis*, *Myracrodruon*, *Loxopterygium* y *Thyrsodium*. La historia geológica de este continente sugeriría que son producto del largo aislamiento que tuvo esta región; sin embargo el registro fósil de *Haplorhus* en México indica que este género no siempre fue sudamericano y probablemente no se originó ahí.

Podría esperarse que alguno de los demás géneros haya tenido una historia similar, es decir que haya vivido en otra región y solo sobreviva en Sudamérica. Pero también se esperaría que algunos géneros sean endémicos de Sudamérica desde su origen dando como resultado dos alternativas. La primera es un origen reciente en el cual, el ancestro pudo llegar desde otra región (Norteamérica) y la segunda es que el género sea muy antiguo y siempre haya vivido en Sudamérica, en este caso, el ancestro pudo llegar al territorio cuando el continente Gondwana aún

se encontraba unido, esta posibilidad está ilustrada por el género *Antrocaryon* que actualmente vive en Sudamérica y Africa, una distribución claramente Gondwánica. Sólo el estudio del registro fósil en Sudamérica y en otras regiones del mundo puede establecer las zonas en que han vivido los distintos taxones a lo largo del tiempo.

CONCLUSIÓN

La familia Anacardiaceae llegó al territorio mexicano procedente del norte, de Laurasia como parte de la flora boreotropical de la cual México es una extensión al sur. El arribo de la familia fue muy temprano, por lo menos en el Cretácico y desde entonces la familia ha vivido en México donde además tuvo una muy importante diversificación y de donde muchos géneros se distribuyeron a otras partes del mundo incluyendo Sudamérica.

BIBLIOGRAFÍA

- Berry, E. W. 1923. Miocene plants from Southeastern Mexico. *Proc. US. Nat. Mus.* 62 (19): 1-27.
- Briggs, J. C. 1987. *Biogeography and plate tectonics*. Elsevier Science Publishing Company. New York. 204 pp.
- Bremer, K. 1992. Ancestral areas: a cladistic reinterpretation of the center of origin concept. *Syst. Biol.* 41 (4): 436-445.
- Brooks, D. R. y D. A. McLennan. 1991. *Phylogeny, ecology and behavior; a research program in comparative biology*. The University Chicago Press. Chicago. 434 pp.
- Burnham, R. J. and A. Graham. 1999. The history of neotropical vegetation: new developments and status. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 86 (2): 540-589.
- Carlquist, S. 1975. *Ecological strategies of xylem evolution*. University of California Press. Los Angeles. 259 pp.
- Cevallos-Ferriz, S. R. S y J. L. Ramírez-Garduño. 1998. Las plantas con flores en el registro fósil. *Ciencias.* 52: 46-57.
- Crisci, J. y M. F. López A. 1983. *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica*. Departamento de asuntos científicos y tecnológicos de la Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Washington, D.C. 131 pp.
- Cronquist, A. 1988. *An integrated system of classification of flowering plants, 2nd ed.* -Columbia University Press. New York. 555 pp.
- Farris, J. S. 1988. *Hennig86 version 1.5*. Software distribuido por el autor. Port Jefferson Station, N. Y.
- González M., F. 1998. La vegetación de México y su historia. *Ciencias.* 52: 58-65.
- Graham, A. 1990. Paleoclimatic changes in the Tertiary of northern Latin America. In: *Proceedings of the symposium "Paleofloristic and paleoclimatic changes in the Cretaceous and Tertiary"* 1989. Prague.
- Graham, A. 1993. History of the vegetation: Cretaceous (Maastrichtian)-Tertiary. Pp 57-70. In: *Flora of North America Editorial Comitee. Flora of North America vol. 1 Introduction*. Oxford University Press. New York. 372 pp.
- Graham, A. 1994. Neotropical eocene costal floras and $^{18}\text{O} / ^{16}\text{O}$ estimated warmer vs. cooler equatorial waters. *Amer. J. Bot.* 81 (3): 301-306.
- Graham, A. 1995. Development of affinities between mexican / central american and northern South American lowland and lower montane vegetation during the Tertiary. Pp. 11-22. In: Churchill, S. P., Balslev, H., Forero, E. y J. L. Luteyn. (editors.). *Biodiversity and conservation of neotropical montane forests*. New York Botanical Garden. New York. 702 pp.
- Graham, A. 1999. The Tertiary history of the northern temperate element in the northern Latin American biota. *Amer. J. Bot.* 86 (1): 32-38.

- Heimsch, C. Jr. 1942. Comparative anatomy of the secondary xylem in the Gruinales and Terebinthales. *Lilloa*. 8: 82-198.
- IAWA Comitee. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bull. n. s.* 10 (3): 219-332.
- Judd, W. S., Campbell, C. S., Kellogg, E. A. y P. F. Stevens. 1999. *Plant Systematics, A phylogenetic approach*. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts. 464 pp.
- Lipscomb, D. 1994. *Cladistic analysis using Hennig86*. Department of Biological Sciences. George Washington University. Washington, D.C. 112 pp.
- Lipscomb, D. 1998. *Basics of cladistic analysis*. Department of Biological Sciences. George Washington University. Washington, D.C. 75 pp.
- Maddison, W. P. y D. R. Maddison. 1992. *MacClade: Analysis of phylogeny and character evolution, version 3.0*. Sinauer Associates. Sunderland, Mass.
- Manchester, S. R. 1999. Biogeographical relationships of North American Tertiary Floras. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 86 (2): 472-522.
- Metcalf, C. R. y L. Chalk. 1950. *Anatomy of dicotyledons: Leaves, stem and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses, vol. 1*. Clarendon Press. Oxford. 724 pp.
- Morán Z., D. 1994. *Geology of the Mexican Republic, AAPG Studies in Geology #39*. The American Association of Petroleum Geologists. Tulsa, OK. 160 pp.
- Noshiro, S. and P. Baas. 1998. Systematic wood anatomy of Cornaceae and allies. *IAWA J.* 19 (1): 43-97.
- Novacek, M. J. 1999. 100 Million years of land vertebrate evolution: The Cretaceous-Early Tertiary transition. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 86 (2): 230-258.
- Ramírez G., J. L. 1999. *Análisis foliar de Anacardiaceae, Berberidaceae y Salicaceae en Los Ahuehuetes (Oligoceno), Tepexi de Rodríguez, Puebla*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. 118 pp.
- Raven, P. H. and D. I. Axelrod. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61 (3): 539-673.
- Rohlf, F. J. 1993. *NTSYS-PC Numerical taxonomy and multivariate analysis system version 1.8*. Exeter software. Setauket, NY.
- Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski. 1999. Hallazgo de plantas mexicanas del género *Cotinus* (Anacardiaceae) con características de reliquias del Terciario. *Acta Bot. Mex.* 47 (jul): 23-30.
- Stern, W. L., 1988. Index xylariorum 3 institutional wood collections of the world. *IAWA Bull. n. s.* 9 (3): 203-252.
- Swofford, D. L. 1990. *PAUP Phylogenetic analysis using parsimony, draft version of the user's manual*. Illinois Natural History Survey. Champaign, IL. 162 pp.

- Swofford, D. L. 1993. *PAUP Phylogenetic analysis using parsimony, version 3.1.1*. Illinois Natural History Survey. Champaign, IL.
- Taylor, D. W. 1988. Paleobiogeographic relationships of the paleogene flora from the Southeastern USA: implications for West Gondwanaland affinities. *Palaeogeog. Palaeoclimat. Palaeoecol.* 66: 265-275.
- Taylor, D. W. 1990. Paleobiogeographic relationships of angiosperms from the cretaceous and early tertiary of the north american area. *Bot. Rev.* 56 (4): 279-417.
- Taylor, J. A. 1984. *Biogeography: Recent advances and future directions*. Barnes and Noble Books. Totowa, NJ. 404 pp.
- Terrazas S., T. 1994. *Wood anatomy of the Anacardiaceae: ecological and phylogenetic interpretation*. D. Ph. thesis. Department of Biology, University of North Carolina. Chapel Hill, NC. 350 pp.
- Terrazas, S., T. 1999. Anatomía de la madera de Anacardiaceae con énfasis en los géneros americanos. *Bol. Soc. Bot México.* 64: 103-109.
- The Angiosperm Phylogeny Group. 1998. An ordinal classification of the families of flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 85 (4): 531-553.
- Tiffney, B H. 1985a. Perspectives on the origin of the floristic similarity between eastern Asia and eastern North America. *J. Arnold Arbor.* 66 (jan): 73-94.
- Tiffney, B H. 1985b. The eocene north atlantic land bridge; its importance in tertiary and modern phytogeography of the northern hemisphere. *J. Arnold Arbor.* 66 (apr): 243-273.
- Villaseñor, J. L. y Dávila, P. 1992. *Breve introducción a la metodología cladística*. Coordinación de Servicios Editoriales, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. 48 pp.
- Webber, I. E. 1941. Systematic anatomy of the woods of the "Burseraceae". *Lilloa.* 6: 441-165.
- Wendt, T. 1993. Composition, floristic affinities and origins of the canopy tree flora of the mexican Atlantic slope rain forests. Pp 595-680. In: Ramamoorthy, T. P., Bye, R., Lot, A. y Fa, J. (eds.). *Biological diversity of Mexico, origins and distribution*. Oxford University Press. New York. 812 pp.
- Wiley, E. O. 1981. *Phylogenetics, the theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley and Sons. New York. 439 pp.
- Wiley, E. O., Siegel-Causey, D., Brooks, D. R. y V. A. Funk. 1991. *The compleat cladist*. Museum of Natural History Special Publications. Lawrence, Kansas. 158 pp.
- Wiemann, M. C., Wheeler, E. A., Manchester, S. R. and K. M. Portier. 1998. Dicotyledonous wood anatomical characters as predictors of climate. *Palaeogeog. Palaeoclimat. Palaeoecol.* 139: 83-100.

Matriz de datos utilizada en el análisis fenético con el programa NTSYS. *=Caracteres que en algunos análisis tienen valor "0" y en otros "9999". Ver Tablas 5 y 6.

	Bur	Act	Ann	And	Ant	Ast	Ble	Bou	Beh	Cmp	Che	Com	Cot	Cyr	Dob	Dra	Ech	Fag	Glu	Hae	Hpl	Hrp	Hee	Hol	Koo	Lnn	Lth	Lxp	Lxt	Mal	Mag
1	0	0	0	2	2	1	0	0	1	0	2	0	2	1	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1	2	1	0	2	0
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	12.5	18.5	9.5	4.5	12.5	8.5	10	6	10	31	9999	14	9999	54	135	3	17.5	11	3	8	9999	17	31	3	6	11.5	50	18.5	47	30	3.5
4	9999	76	80	64	60	82	65	60	64	9999	44	9999	35	64	70	82	13.5	92	63	9999	49	52	90	85	48	22	50	50	33	86.5	
5	5	2.5	3	4	3	3	2.5	2.5	2.5	2.5	4	2.5	5	2.5	2.5	2.5	4	2.5	2.5	9999	3	2.5	2.5	2.5	2.5	3	5	2.5	2.5	2.5	
6	6.5	0	6.5	0	0	0	0	0	5	0	6.5	5	0	5.5	0	0	4.5	0	0	0	9999	6.5	0	0	0	0	0	0	4	5	5
7	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
8	140	97	105.5	110	136	103.5	92	138	148	97	133	96	69	66	38	157	95	127	145	128	57	89	98	162	156	130	54	122	59	65	165.5
9	3	2	3	2	2	3	3	3	2	2	2	3	1.5	2	2	3	2	3	3	4	2	2	2	3	3	2	2	2	2	2	3
10	400	403	420	481	549	395	610	500	495	939	422	372	255	444	9999	464	540	752	573	360	251	284	440	490	554	510	395	505	373	325	511.5
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	
12	2	1	2	2	2	1	2	2	2	0	2	2	2	1	1	1	1	1	2	2	2	0	1	0	1	2	1	2	1	2	2
13	1	0	2	1	1	0	2	2	1	1	1	1	0	1	0	2	1	0	2	2	0	0	0	2	2	2	1	1	2	0	2
14	2	2	2	2	0	9999	2	2	0	2	2	0	0	0	0	2	2	9999	2	2	0	2	0	2	2	2	2	0	2	0	2
15	9.5	11	11	10	12	10	8	9	10	10	13	9	9	9	7	12	9	7	11	10	6	11	9	11	12	11	7	10	5	8	12
16	1	0	3	0	3	0	0	0	0	0	2	0	1	0	3	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	3	0	0	0	1
17	0	3	3	9999	3	0	2	2	9999	9999	2	9999	0	3	0	2	3	9999	2	2	1	2	2	3	2	3	3	3	3	1	3
18	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0
19	2	2	2	0	2	2	0	0	1	2	2	2	2	2	2	2	3	2	2	2	2	2	2	2	0	2	1	2	2	0	0
20	2	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	0	0	1	0	0	2	1	1	0	0	0	0	0	2	1	0	0	2	1	0
21	36	13	16	12	16	9	8	15	17	35	12	12	8	16	8	17	17	15	18	11	8	13	11	11	24	14	7	13	12	13	14
22	0	0	0	9999	0	2	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
23	1	0	1	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
24	1	0	0	0	0	1	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
25	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0
26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
27	1	0	3	3	0	2	3	4	3	3	0	3	4	0	2	0	3	4	4	0	4	0	0	4	0	0	0	1	2	4	3
28	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1
29	1	0	1	0	1	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
30	4.5	2	1.5	1.5	3.5	2.5	2	*	1.5	2	3.5	1.5	*	1.5	1.5	2	2	*	*	2.5	*	2.5	2	*	2	2.5	3.5	1.5	1.5	*	2.5
31	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
32	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
33	1	0	2	2	0	2	2	2	2	2	0	2	2	0	9999	1	2	0	2	0	0	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2
34	2	1	1	2	2	2	1	2	1	1	1	2	1	0	1	1	1	2	1	2	2	0	1	1	2	0	2	1	2	2	1
35	9999	9999	9999	1.5	1	1	1	1	2.5	1.75	1	1	1.25	1	1	9999	1.25	1	1.5	1	9999	1.5	9999	2.5	9999	1	9999	1	1	1.25	2.25
36	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1
37	1075	908	917.5	1000	1257	967.5	970	804	1036	1350	1029	848	1029	782	9999	1112	1063	1024	1011	987	685	1029	900	1200	1289	998	697	934	624	602	882
38	9999	2.2	2.15	2.5	2.3	2.5	1.5	1.6	2.1	1.4	2.4	2.3	2.4	1.8	9999	2.4	1.9	1.6	1.8	2.7	2.7	3.6	2	2.4	2.3	2	1.8	1.9	1.7	1.8	2
39	3.5	2	3	2	2	4	2	3	2	2	3	4	3	2	2	3	2	3	3	6	4	2	2	2	3	3	2	2	2	2	3

APÉNDICE A

Continuación

	Mau	Mel	Met	Mcr	Mox	Myd	Nth	Och	Ozo	Pch	Psh	Pen	Pis	Ple	Pou	Pro	Psm	Psp	Rho	Rhu	Sep	Scn	Scl	Sem	Smo	Sor	Spo	Swi	Tap	Tby	Tex	Tcs
1	0	0	1	2	1	2	2	0	0	2	1	1	2	1	1	0	0	0	2	2	2	2	1	0	2	1	0	0	1	0	2	0
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0
3	28	5	14	28	12	14	34	7	31	26	10	10	166	9.5	15	19	25	6	18	24.5	18	217	13	3	35	17	7	4	11.5	16	12.5	10
4	37.5	85.5	70	72.5	75	48	44	33	52	56	60	82	9999	83.5	58	52.5	32	50	49	50	39.5	9999	60	60	9999	67	83	88.5	60	88	50	52.5
5	2.5	2.5	6	3.5	3.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	4	10	2.5	3.5	2.5	5.5	2.5	4	6.75	4	0	4.5	2.5	4.5	2.5	2.5	2.5	3.5	2.5	8.5	2.5
6	0	4.5	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	7	0	9999	0	4	0	0	6	4.5	0	0	0	9999	0	5	13	0	0	4.5	0
7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	74	149	90	63	110	97	69	133	98	78	137	135	70.5	137	108	99	93	174	96	111.5	94	68.5	130	199	102.5	90	179	110	141	102	109.8	114
9	2	3	3	2	2	3	2	2	2	2	3	3	3.5	3	3	2	3	4	2	2	4	1	4	4	3	3	2	3	2	2	2	3
10	491	491	392	1010	502	352	383	619	440	246	510	659	279	511	425	570	315	500	491	330	305	274.5	438	500	333	368	485.5	517	613	757	391.5	540
11	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
12	2	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	1	2	2	1	2	1	1	2	1	1	1
13	1	2	0	2	1	2	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	2	2	0	1	0	1	0	1	0	1
14	2	2	0	2	2	2	0	0	0	0	2	9999	0	0	2	0	0	2	2	1	2	2	2	2	2	0	2	2	2	0	0	2
15	9	9	10	7	9	10	8	11	9	10	9	9	8	9	11	8	9	14	13	6	8	7	10	11	8	8	14	14	12	9	8	5
16	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2	1	3	2	0	0	3	0	0	2	0	0
17	2	2	3	2	2	0	0	3	2	3	2	3	0	2	3	2	2	3	2	2	2	0	3	0	2	3	3	3	3	2	2	3
18	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
19	2	2	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2	3	1	2	2	1	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2	1	2	2	2	2
20	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
21	15	9	12	14	12	8	11	10	11	12	13	10	7	14	13	9	12	19	10	8	9	9	16	12	9	8	17	16	15	13	8	13
22	0	0	2	0	0	0	2	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0
23	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	1	0	0	0	0	0	0
24	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
25	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1
26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
27	2	4	4	2	4	2	4	4	0	2	4	0	3	0	0	2	3	0	2	9999	2	2	0	4	2	3	0	4	0	2	9999	4
28	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1
29	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	0	0	0
30	2.5	*	*	1.5	*	2.5	*	*	2	1	*	3	1.5	4.5	2.5	3.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	*	2	1.5	3.5	*	3	1.5	9999	*	
31	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	0	0	0
32	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
33	1	2	2	2	0	2	2	0	2	2	0	2	0	0	2	1	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2	0	2	2	1	9999	1
34	1	0	2	2	2	2	2	1	1	0	2	2	2	1	0	2	2	2	0	1	2	1	1	1	1	2	1	2	1	1	2	1
35	9999	1.5	9999	1.25	9999	1	1.5	1.5	9999	1.5	1	1	9999	1.5	9999	9999	9999	9999	9999	9999	9999	9999	1.75	1	1	2	1.5	1.5	1.5	9999	1	
36	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	
37	894	1144	1017	1049	902	936	1005	969	900	439	960	1175	684	1419	1227	1130	666	1253	850	707.5	908	562.5	985	1244	658	1045	1007	1049	1141	1178	618	1025
38	1.8	2.3	2.6	1	1.8	9999	2.6	1.6	2	1.8	1.9	1.8	2.6	2.8	2.9	2	2.1	2.5	1.7	2.05	3	2.45	2.2	2.5	1.9	2.8	2.05	2	1.8	1.6	2.05	1.9
39	2	3	5	3	2	4	2	2	2	2	3	3	3	3	3	4	3	4	2	2	4	2	4	2	3	2	3	2	2	2	2	3

Continuación

	Bur	Act	Ann	And	Ant	Ast	Ble	Bou	Bch	Cmp	Che	Com	Cot	Cyr	Dob	Dra	Ech	Fag	Glu	Hae	Hpl	Hrp	Hee	Hol	Koo	Lnn	Lth	Lxp	Lxt	Mal	Mag	
40	24	18	16	16	17	11	16	12	17	22	20	13	20	20	11	15	19	12	13	12	7	20	14	21	10	24	8	17	11	13	14	
41	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	
42	1	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	0	
43	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
44	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	
45	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
46	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	
47	8	8	8	6	9	7	4	6	8	5	9	6	9	9	6	17	8	6	8	8	4	6	8	4	11	4	16	7	4	4	8	
48	4	6	2	2	4	3	2	2	2	2	3	2	3	4	3	5	1	1	3	4	1	2	3	1	3	2	6	2	2	1	2	
49	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4.5	
50	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
51	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	
52	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	
53	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	0	0	
54	0	2	2	2	2	0	0	2	2	2	2	0	2	2	2	0	0	2	3	0	3	2	0	1	2	0	0	0	0	0	0	
55	9999	6.5	8.5	6	5	6	8	8	7	4	4	6	4	4	5	5	5	7	9	7.5	7	7	5.5	6	6	4.5	7	5	6	8	7	
56	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	
57	41	12	14	14	7	19	4	12	8	14	12	8	12	7	25	8	12	12	12	7	6	9	6	8	16	5	10	10	6	16	12	
58	1	2	3	4	2	5	2	3	2	2	3	3	3	3	3	2	2	4	2	2	4	2	2	1	3	2	3	2	1	4	2	
59	9	3	2.5	2	3	3.5	2	2	3	2	4	2	4	4	2	4	2	2	2	4	5	3	3	2	2	3	2	2	2	3	2	
60	179.5	49	53	20	49	29	30	87	41.5	29	35	36	35	57	29	62	32	48	37	61	47	41	41	42	25	44	27	36	37	35	39	
61	805	432	462.5	394	495	341	385	385	448	521	302	400	302	344	833	558	417	495	348	454	532	477	347	507	381	425	304	317	318	330	414.5	
62	1	2	2	1.5	3	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	3.5	1.5	3.5	3	1	1.5	1.5	2	0	1.5	1.5	2	2.5	4.5	1	1.5	2	1.5	2.5	4	1.5	
63	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
64	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
65	3	3	2	0	0	3	0	3	0	0	1	3	1	3	0	3	1	1	0	3	2	1	1	0	1	1	1	3	1	0	3	
66	2	2	2	0	0	2	0	2	0	0	1	2	1	1	0	2	1	1	0	1	1	2	1	0	2	2	1	1	1	0	1	
67	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	0	0	
68	2	0	3	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	3	3	
69	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	
70	2	0	0	1	1	1	0	0	1	2	1	0	0	2	0	0	2	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	2	1	1	0
71	95	*	*	31	40	35	*	*	62	97	32	*	*	23	*	*	38.5	*	37	*	102	44	*	22	18	38	*	44	27	39	*	
72	2	*	*	2	2	3	*	*	2	3	3	*	*	2	*	*	1	*	2	*	3	2	*	3	2	2	*	2	3	3	*	
73	2	*	*	1	1	2	*	*	1	2	1	*	*	1	*	*	1	*	1	*	2	1	*	1	1	1	*	1	1	2	*	
74	1	*	*	1	2	2	*	*	1	1	1	*	*	2	*	*	1	*	1	*	1	2	*	1	1	2	*	1	1	1	*	
75	2	*	*	0	0	3	*	*	3	1	3	*	*	1	*	*	1	*	2	*	1	3	*	1	3	3	*	0	2	3	*	
76	0	*	*	1	0	9999	*	*	2	2	2	*	*	0	*	*	2	*	1	*	0	0	*	2	1	1	*	1	2	2	*	
77	0	*	*	2	0	9999	*	*	1	1	2	*	*	0	*	*	1	*	1	*	0	0	*	1	9999	1	*	2	2	2	*	
78	0	*	*	0	1	0	*	*	0	0	0	*	*	1	*	*	0	*	0	*	0	1	*	0	0	1	*	0	0	0	*	

Continuación

	Mau	Mel	Met	Mcr	Mox	Myd	Nth	Och	Ozo	Pch	Psh	Pen	Pls	Ple	Pou	Pro	Psm	Psp	Rbo	Rhu	Scp	Sen	Sel	Sem	Smo	Sor	Spo	Swi	Tap	Thy	Tox	Tcs	
40	11	12	13	14	13	5	7	17	14	28	18	12	7	14	21	9	19	14	15	12.5	5	9	18	17	12	5	24	11	20	13	12	10	
41	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	
42	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
43	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	0	0	0	
44	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	
45	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	
46	0	2	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	
47	6	10	7	10	8	14	6	4	8	4	4	6	4	7	8	4	5	7	7	8	7	9	7	4	4	6	8	8	8	5	8	5	
48	2	2	2	4	4	3	2	2	3	2	2	2	2	3	6	1	3	2	2	2	2	2	3	2	1	2	3	2	4	2	2	3	
49	0	0	3.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5.5	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	4.5	
50	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
51	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	
52	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	
53	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
54	2	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	2	2	0	0	0	0	2	0	0	1	2	0	2	0	0	0	
55	6	6	6	7	6	8	7	4	5.5	4	4	7	7	6	5.5	6	5	10	6	8	7	8	6	7	9	8	3	6	6	5	5	5	
56	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	
57	15	15	9	17	29	10	12	10	6	4	5	11	4	7	8	13	9	10	8	15	10	13	4	4	8	18	8	13	8	8	10	5	
58	5	1	2	3	5	4	2	3	2	3	1	1	2	3	3	4	2	2	2	2	3	2	1	1	1	1	3	2	3	2	3	1	
59	2	2	3	2	2	2	2	2	3	4	2	2	3.5	2	3	2	4	4	2	2	3	4	4	3	4	2	5	2	2	2	2	2	
60	25	33	40	19	27	25	27	27	41	114	47	30	29.5	25	49.5	33	84	38	25	32	39	36	62	62	41	27	69	37	25	24	35	28	
61	381	431	380	462	391	270	572	316	347	581	388	386	269	355	477	442	406	421	428	432.5	264	354.5	418	544	362	412	629.5	409	323	385	585.5	396	
62	3.5	1.5	3	4.5	5	1.5	1.5	2	2.5	2	1.5	1.5	1.5	2	1.5	2	1.5	1.5	2.5	1.5	1.5	1.5	2	1.5	1.5	1.5	1.5	1.5	4.5	1.5	1.5	1.5	
63	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	
64	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
65	0	2	3	0	3	3	3	0	0	3	0	3	3	1	3	3	3	1	3	3	3	3	1	1	0	3	3	0	3	1	3	1	1
66	0	1	1	0	2	2	1	0	0	2	0	1	2	2	1	1	2	2	2	1	2	2	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1
67	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
68	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	1	0	3	1
69	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	1	0	0	0	0	1
70	0	2	2	0	0	1	0	0	0	0	2	1	2	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	2	2	1	2	0	2	2
71	*	65	45	*	*	33	*	*	*	*	53	59	40.5	42	34	*	76	*	54	43	59	46	22	*	*	28	45.5	43.5	37.5	58	*	34	
72	*	2	2	*	*	3	*	*	*	*	2	2	2	2	2	*	3	*	3	3	2	2	2	*	*	2	2	2	3	2	*	3	
73	*	1	2	*	*	1	*	*	*	*	1	1	2	1	1	*	2	*	1	2	1	2	1	*	*	1	1	1	1	1	*	1	
74	*	1	1	*	*	1	*	*	*	*	1	1	1	1	2	*	1	*	1	1	1	1	2	*	*	1	1	1	1	1	*	1	
75	*	2	2	*	*	0	*	*	*	*	1	3	3	2	1	*	1	*	2	0	2	2	1	*	*	2	1	1	2	3	*	3	
76	*	2	0	*	*	2	*	*	*	*	1	2	2	1	0	*	2	*	2	2	2	2	0	*	*	1	2	2	2	2	*	0	
77	*	1	0	*	*	2	*	*	*	*	2	2	2	1	0	*	1	*	1	2	2	2	0	*	*	2	2	2	1	2	*	0	
78	*	0	0	*	*	0	*	*	*	*	0	0	0	0	1	*	0	*	0	0	0	0	1	*	*	0	0	0	0	0	*	0	

Matriz de datos usada en el análisis filogenético con PAUP. +=Caracteres que se consideraron aditivos en algunos análisis, *=En algunos análisis corresponde a "0" y en otros a "?". Ver Tablas 5 y 6.

	Bur	Act	Ann	And	Ant	Ast	Ble	Bou	Bch	Cmp	Che	Com	Cot	Cyr	Dob	Dra	Ech	Fag	Glu	Hae	Hpl	Hrp	Hee	Hol	Koo	Lnn	Lth	Lxp	Lxt	Mal	Mag
1	0	0	0	1	1	0,1	0	0	0,1	0	1	0	1	0,1	0	0	0,1	0	0	0	0	1	0	0	0	0,1	1	0,1	0	1	0
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	1	1	0,1	0	0,1	0,1	0,1	0	0,1	1	?	1	?	1	1	0	1	0,1	0	0,1	?	1	1	0	0	0,1	1	0,1	1	1	0
4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	?	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0
5	1,2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1,2	1	1,2	1	1	1	1	1	1	1	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
6	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	?	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1
7	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
+ 8	2	1	2	2	2	2	1	2	2	1	2	1	0	0	0	3	1	2	2	2	0	1	1	3	3	2	0	2	0	0	3
+ 9	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	2	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1
+ 10	1	1	1	1	1	1	2	1	1	3	1	1	0	1	?	1	1	2	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
+ 12	2	1	2	2	2	1	2	2	2	0	2	2	2	1	1	1	1	1	2	2	2	0	1	0	1	2	1	2	1	2	2
13	0,1	0	1	0,1	0,1	0	1	1	0,1	0,1	0,1	0,1	0	0,1	0	1	0,1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0,1	0,1	1	0	1
14	1	1	1	1	0	?	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	?	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1
+ 15	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1
16	1	0	3	0	3	0	0	0	0	0	2	0	1	0	3	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	3	0	0	0	1
17	0	3	3	?	3	0	2	2	?	?	2	?	0	3	0	2	3	?	2	2	1	2	2	3	2	3	3	3	3	1	3
18	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0
+ 19	2	2	2	0	2	2	0	0	1	2	2	2	2	2	2	2	3	2	2	2	2	2	2	2	0	2	1	2	2	0	0
20	2	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	0	0	1	0	0	2	1	1	0	0	0	0	0	2	1	0	0	2	1	0
+ 21	3	2	2	1	2	1	0	2	3	3	1	1	0	2	0	3	3	2	3	1	0	2	1	1	3	2	0	2	1	2	2
22	0	0	0	?	0	1	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
23	1	0	1	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
24	1	0	0	0	0	1	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
25	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0
26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
+ 27	1	0	3	3	0	2	3	4	3	3	0	3	4	0	2	0	3	4	4	0	4	0	0	4	0	0	0	1	2	4	3
28	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1
29	1	0	1	0	1	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
+ 30	2	1	1	1	1,2	1	1	*	1	1	2	1	*	1	1	1	1	*	*	1	*	1	1	*	1	1	1,2	1	1	*	1
31	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
32	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
33	0,1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	?	0,1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
34	2	1	1	2	2	2	1	2	1	1	1	2	1	0	1	1	1	2	1	2	2	0	1	1	2	0	2	1	2	2	1
+ 35	?	?	?	1	0	0	0	0	2	1	0	0	1	0	0	?	1	0	1	0	?	1	?	2	?	0	?	0	0	1	2
36	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1
+ 37	1	1	1	1	2	1	1	0	1	2	1	0	1	0	?	1	1	2	1	1	0	1	0	1	2	1	0	1	0	0	0
+ 38	?	2	2	2	2	2	0	1	2	0	2	2	2	1	?	2	1	1	1	3	3	4	1	2	2	1	1	1	1	1	1
+ 39	2	0	1	0	0	2	0	1	0	0	1	2	1	0	0	1	0	1	1	2	2	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1

Continuación

	Mau	Mel	Met	Mer	Mox	Myd	Nth	Och	Ozo	Pch	Psh	Pen	Pis	Ple	Pou	Pro	Psm	Psp	Rho	Rhu	Scp	Scn	Scl	Sem	Smo	Sor	Spo	Swi	Tap	Thy	Tox	Tes	
1	0	0	0,1	1	0,1	1	1	0	0	1	0,1	0,1	1	0,1	0,1	0	0	0	1	1	1	1	0,1	0	1	0,1	0	0	0,1	0	1	0	
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0,1	0	0,1	0	0	1	0	0	0	0	0	0,1	0	
3	1	0	0,1	1	0,1	1	1	0	1	1	0,1	0,1	1	0,1	0,1	1	1	0	1	0,1	1	1	0,1	0	1	1	0,1	0	0,1	1	1	0,1	
4	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0,1	1	1	1	0,1	1	?	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0,1	
5	1	1	1,2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1,2	1	1	1,2	1	0	1,2	1	1,2	1	1	1	1	1	2	1	
6	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	
7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
8	1	2	1	0	2	1	0	2	1	1	2	2	0	2	2	1	1	3	1	2	1	0	2	3	2	1	3	2	2	2	2	2	
9	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	2	1	1	0	1	2	0	1	0	2	0	2	2	1	1	0	1	0	0	1	
10	1	1	1	3	1	1	1	2	1	0	1	2	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	2	2	1	1
11	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	
12	2	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	1	2	2	1	2	1	1	2	1	1	1	
13	0,1	1	0	1	0,1	1	0	0	0	0	0,1	0,1	0	0	0,1	0	0,1	0,1	0	0,1	0,1	0	1	1	0	0	0,1	0	0,1	0	0,1	0,1	
14	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	?	0	0	1	0	0	1	1	0,1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	
15	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	
16	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2	1,2	3	2	0	0	3	0	0	2	0	0	
17	2	2	3	2	2	0	0	3	2	3	2	3	0	2	3	2	2	3	2	2	2	0	3	0	2	3	3	3	3	2	2	3	
18	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	
19	2	2	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2	3	1	2	2	1	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2	1	2	2	2	2	
20	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
21	2	1	1	2	1	0	1	1	1	1	2	1	0	2	2	1	1	3	1	0	1	1	2	1	1	0	3	2	2	2	0	2	
22	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,1	0	0	0	0	0	0	
23	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	1	0	0	0	0	0	
24	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
25	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	
26	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
27	2	4	4	2	4	2	4	4	0	2	4	0	3	0	0	2	3	0	2	2340	2	2	0	4	2	3	0	4	0	2	234	4	
28	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	
29	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	0	0	0	
30	1	*	*	1	*	1	*	*	1	1	*	1,2	1	2	1	1,2	1	1	1	1	1	1	1	*	1	1	1,2	*	1,2	1	?	*	
31	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	0	0	0	
32	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	
33	0,1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0,1	1	1	1	0,1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0,1	?	0,1
34	1	0	2	2	2	2	1	1	0	2	2	2	1	0	2	2	2	0	1	2	1	1	1	1	1	2	1	2	1	1	2	1	
35	?	1	?	1	?	0	1	1	?	1	0	?	1	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	1	0	0	1	1	1	1	?	0	
36	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	
37	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	2	2	1	0	2	0	0	1	0	1	2	0	1	1	1	1	1	0	1	
38	1	2	3	0	1	?	3	1	1	1	1	1	3	3	3	1	2	2	1	2	3	2	2	2	1	3	2	1	1	1	2	1	
39	0	1	2	1	0	2	0	0	0	0	1	1	1	1	1	2	1	2	0	0	2	0	2	0	0	1	0	1	0	0	0	1	

Continuación

	Bar	Act	Ana	And	Ant	Ast	Ble	Bou	Bch	Cmp	Che	Com	Cot	Cyr	Dob	Dra	Ech	Fag	Glu	Hae	Hpl	Hrp	Hee	Hol	Koo	Lnn	Lth	Lxp	Lxt	Mal	Mag
+ 40	3	2	2	2	2	1	2	1	2	3	2	1	2	2	1	1	2	1	1	1	0	2	1	3	0	3	0	2	1	1	1
41	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1
42	1	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	0
43	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
44	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0
45	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
46	0	0	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0,1	0	0	0	0	0	0,1
+ 47	2	1	1	1	2	1	0	1	1	1	2	1	2	2	1	2	1	1	1	1	0	1	1	0	2	0	1	1	0	0	1
+ 48	0	2	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	2	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
49	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
50	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1
51	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1
52	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1
53	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	0	0
54	1	2	0,2	2	2	1	1	2	2	2	2	1	2	2	2	1	1	2	0,3	1	3	2	1	1,2	2	1	1	1	1	1	0,1
55	?	0	0,1	0	0	0	0,1	0,1	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,1	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0,1	0,1	
56	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1
+ 57	2	1	2	1	0	2	0	1	0	1	1	0	1	0	2	0	1	1	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	2
+ 58	0	2	2	1	0	2	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	
59	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
+ 60	4	3	4	0	3	1	1	4	3	1	2	2	2	4	1	4	2	3	2	4	3	3	3	3	1	3	1	2	2	2	2
+ 61	3	2	2	1	2	1	1	1	2	3	1	1	1	1	3	3	2	2	1	2	3	2	1	3	1	2	1	1	1	1	2
+ 62	1	2	2	2	3	2	2	2	2	2	3	2	3	3	1	2	2	2	0	2	2	2	2	3	1	2	2	2	2	3	2
63	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
64	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
65	3	3	2	0	0	3	0	3	0	0	1	3	1	3	0	3	1	1	0	3	2	1	1	0	1	1	1	3	1	0	3
66	2	2	2	0	0	2	0	2	0	0	1	2	1	1	0	2	1	1	0	1	1	2	1	0	2	2	1	1	1	0	1
67	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	0	0
68	2	0	3	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	1	3	3
69	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0
+ 70	2	0	0	1	1	1	0	0	1	2	1	0	0	2	0	0	2	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	2	1	1	0
+ 71	3	*	*	2	2	2	*	*	3	3	2	*	*	1	*	*	2	*	2	*	3	2	*	1	1	2	*	2	1	2	*
72	2	*	*	2	2	3	*	*	2	3	3	*	*	2	*	*	1	*	2	*	3	2	*	3	2	2	*	2	3	3	*
73	2	*	*	1	1	2	*	*	1	2	1	*	*	1	*	*	1	*	1	*	2	1	*	1	1	1	*	1	1	2	*
74	1	*	*	1	2	2	*	*	1	1	1	*	*	2	*	*	1	*	1	*	1	2	*	1	1	2	*	1	1	1	*
75	2	*	*	0	0	4	*	*	4	1	4	*	*	1	*	*	1,3	*	2	*	1	1,2	*	1,3	4	1,2	*	0	2	4	*
76	0	*	*	1	0	?	*	*	2	2	2	*	*	0	*	*	2	*	1	*	0	0	*	2	1	1	*	1	2	2	*
77	?	*	*	2	?	?	*	*	1	1	2	*	*	?	*	*	1	*	1	*	?	?	*	1	?	1	*	2	2	2	*
78	0	*	*	0	1	0	*	*	0	0	0	*	*	1	*	*	0	*	0	*	0	1	*	0	0	1	*	0	0	0	*

Continuación

	Mau	Mel	Met	Mcr	Mox	Myd	Nth	Och	Ozo	Pch	Psh	Pen	Pis	Ple	Pou	Pro	Psm	Psp	Rho	Rhu	Scp	Scn	Sel	Sem	Smo	Sor	Spo	Swi	Tap	Thy	Tox	Tes	
40	1	1	1	1	1	0	0	2	1	3	2	1	0	1	3	0	2	1	1	1	0	0	2	2	1	0	3	1	2	1	1	0	
41	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	
42	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
43	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	0	0	0	
44	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	
45	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	
46	0	1	0,1	0	0	0	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0,1	
47	1	2	1	2	1	2	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	2	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	
48	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	2	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	
49	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	
50	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
51	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	
52	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	
53	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
54	2	1,2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	2	2	1	1	1	1	2	1	1	1,2	2	0,1	2	1	1	1	
55	0	0	0	0	0	0,1	0	0	0	0	0	0,1	0,1	0	0	0	0	1	0	0,1	0,1	0,1	0	0	0,1	0,1	0	0	0	0	0,1	0	
56	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	
57	1	1	0	2	2	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	
58	2	0	0	1	2	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	
59	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	0,1	0	0	0	0	0	
60	1	2	2	0	1	1	1	1	3	4	3	1	2	1	3	2	4	2	1	2	2	2	4	4	3	1	4	2	1	1	2	1	
61	1	2	1	2	1	0	3	1	1	3	1	1	0	1	2	2	2	2	2	2	2	0	1	2	3	1	2	3	2	1	1	3	1
62	3	2	3	3	3	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	2	2	2	2
63	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	
64	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
65	0	2	3	0	3	3	3	0	0	3	0	3	3	1	3	3	3	1	3	3	3	3	1	1	0	3	3	0	3	1	3	1	1
66	0	1	1	0	2	2	1	0	0	2	0	1	2	2	1	1	2	2	2	1	2	2	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1
67	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
68	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	1	0	3
69	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	1	0	0	0	1	
70	0	2	2	0	0	1	0	0	0	0	2	1	2	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	2	2	1	2	0	2	
71	*	3	2	*	*	2	*	*	*	*	2	2	2	2	2	*	3	*	2	2	2	2	1	*	*	1	2	2	2	2	*	2	
72	*	2	2	*	*	3	*	*	*	*	2	2	2	2	2	*	3	*	3	3	2	2	2	*	*	2	2	2	3	2	*	3	
73	*	1	2	*	*	1	*	*	*	*	1	1	2	1	1	*	2	*	1	2	1	2	1	*	*	1	1	1	1	1	*	1	
74	*	1	1	*	*	1	*	*	*	*	1	1	1	1	2	*	1	*	1	1	1	1	2	*	*	1	1	1	1	1	*	1	
75	*	2	2	*	*	0	*	*	*	*	1,3	4	4	2	1	*	1,3	*	2	0	2,3	2,3	1	*	*	2	1,3	1,3	2	4	*	1,2	
76	*	2	0	*	*	2	*	*	*	*	1	2	2	1	0	*	2	*	2	2	2	2	0	*	*	1	2	2	2	2	*	0	
77	*	1	?	*	*	2	*	*	*	*	2	2	2	1	?	*	1	*	1	2	2	2	?	*	*	2	2	2	1	2	*	?	
78	*	0	0	*	*	0	*	*	*	*	0	0	0	0	1	*	0	*	0	0	0	0	1	*	*	0	0	0	0	0	*	0	

Caracteres que fueron modificados para el análisis filogenético en Hennig86. Ver Tablas 5 y 6
(caracteres marcados con H86). *=En algunos análisis corresponde a "0" y en otros a "?".

	Bur	Act	Ana	And	Ant	Ast	Ble	Bou	Bch	Cmp	Che	Com	Cot	Cyr	Dob	Dra	Ech	Fag	Glu	Hae	Hpl	Hrp	Hee	Hol	Koo	Lnn	Lth	Lxp	Lxt	Mal	Mag	
1	0	0	0	1	1	?	0	0	?	0	1	0	1	?	0	0	?	0	0	0	0	1	0	0	0	?	1	?	0	1	0	
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	1	1	?	0	?	?	?	0	?	1	?	2	?	1	1	0	1	?	0	?	?	1	1	0	0	?	1	?	1	1	0	
4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	?	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	
5	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
13	?	0	1	?	?	0	1	1	?	?	?	?	0	?	0	1	?	0	1	1	0	0	0	1	1	1	?	?	1	0	1	
16	1	0	3	0	3	0	0	0	0	0	2	0	1	0	3	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	3	0	0	0	1	
22	0	0	0	?	0	1	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	
27	1	0	3	3	0	2	3	4	3	3	0	3	4	0	2	0	3	4	4	0	4	0	0	4	0	0	0	1	2	4	3	
30	2	1	1	1	?	1	1	*	1	1	2	1	*	1	1	1	1	*	*	1	*	1	1	*	1	1	?	1	1	*	1	
33	?	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	?	?	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	
46	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	?	
54	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	2	0	2	1	0	?	1	0	0	0	0	0	0	
55	?	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	
59	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
75	2	*	*	0	0	3	*	*	3	1	3	*	*	1	*	*	1	*	2	*	1	3	*	1	3	3	*	0	2	3	*	

APÉNDICE C

	Mau	Mel	Met	Mer	Mox	Myd	Nth	Och	Ozo	Pch	Psh	Pen	Pis	Ple	Pou	Pro	Psm	Psp	Rho	Rhu	Sep	Scn	Scl	Sem	Smo	Sor	Spo	Swi	Tap	Thy	Tox	Tcs	
1	0	0	?	1	?	1	1	0	0	1	?	?	1	?	?	0	0	0	1	1	1	1	?	0	1	?	0	0	?	0	1	0	
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	?	0	?	0	0	1	0	0	0	0	0	?	0	
3	1	0	?	1	?	1	1	0	1	1	?	?	1	?	?	1	1	0	1	?	1	1	?	0	1	1	?	0	?	1	1	?	
4	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	?	1	1	1	?	1	?	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	?	
5	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	2	1	1	2	1	0	2	1	2	1	1	1	1	1	2	1	
13	?	1	0	1	?	1	0	0	0	0	?	?	0	0	?	0	?	?	0	?	?	0	1	1	0	0	?	0	?	0	?	?	
16	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	3	2	0	0	3	0	0	2	0	0	
22	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	0	0	0	0	0	0	
27	2	4	4	2	4	2	4	4	0	2	4	0	3	0	0	2	3	0	2	?	2	2	0	4	2	3	0	4	0	2	?	4	
30	1	*	*	1	*	1	*	*	1	1	*	?	1	2	1	?	1	1	1	1	1	1	1	*	1	1	?	*	?	1	?	*	
33	?	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	?	1	1	1	?	1	1	1	1	1	1	0	1	1	?	?	?	
46	0	1	?	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	?	
54	1	?	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	?	1	0	1	0	0	0	
55	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	
59	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	0	0	
75	*	2	2	*	*	0	*	*	*	*	1	3	3	2	1	*	1	*	2	0	2	2	2	1	*	*	2	1	1	2	3	*	3

Matriz usada en el análisis biogeográfico con PAUP y Hennig86. Ver Tabla 7, Fig. 3 y Apéndice E.

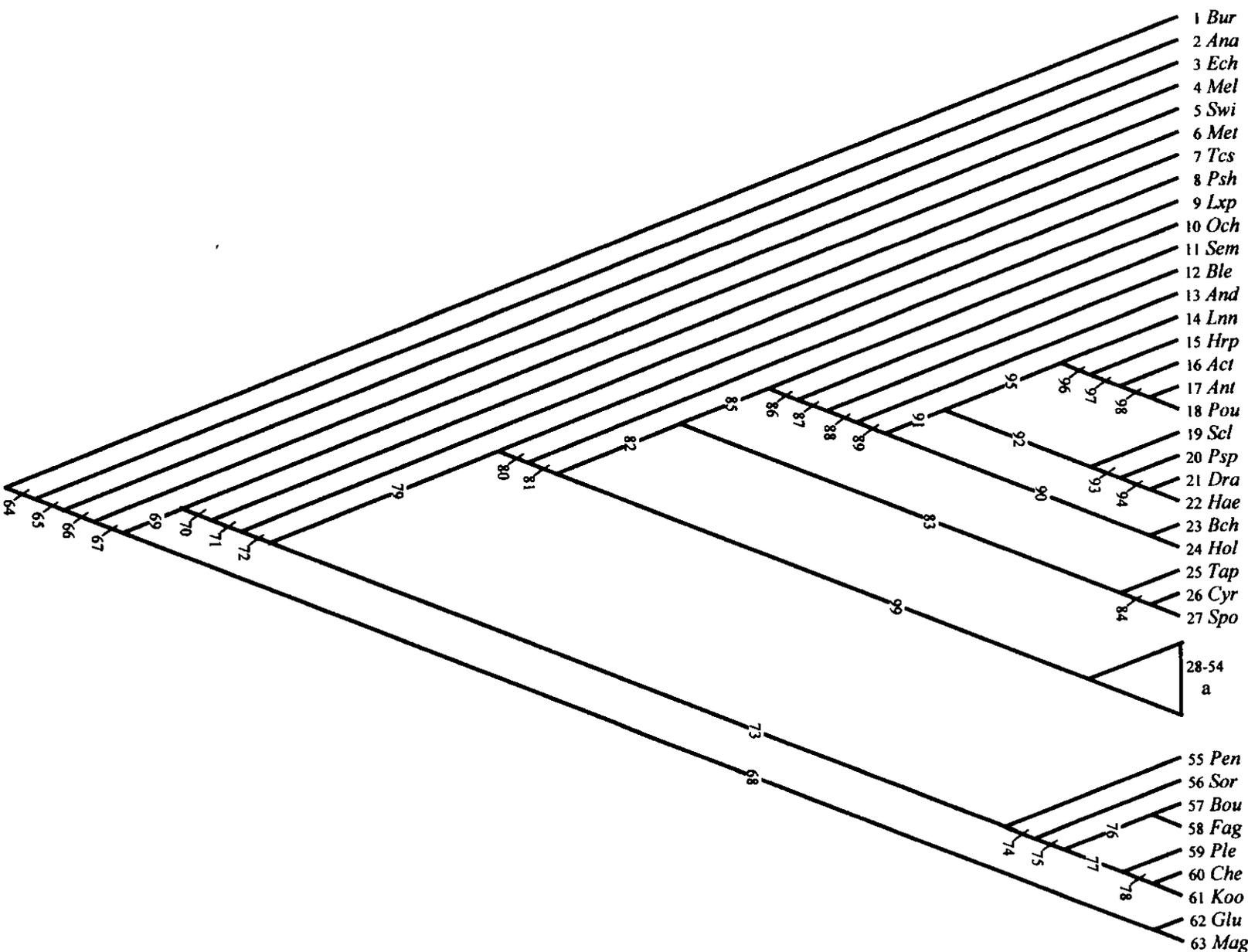
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	
Nteam	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Calif	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	
Mexic	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	
Cenam	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	
Colec	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	?	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0
Gyven	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	?	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0
Bolce	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	?	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1
Andes	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	?	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Braur	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	?	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1
Medit	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	0	0
Asiac	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Aftre	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	?	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Aftw	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Sudaf	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Madag	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Seasi	0	0	0	0	1	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
Insri	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Malas	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	?	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Indon	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	?	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Ausnz	1	0	1	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
	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	
Nteam	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Calif	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Mexic	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Cenam	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Colec	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Gyven	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Bolce	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Andes	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Braur	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Medit	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Asiac	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Aftre	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	
Aftw	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
Sudaf	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
Madag	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	
Seasi	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	
Insri	0	0	0	1	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	1	
Malas	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	
Indon	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	1	0	1	1	
Ausnz	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	

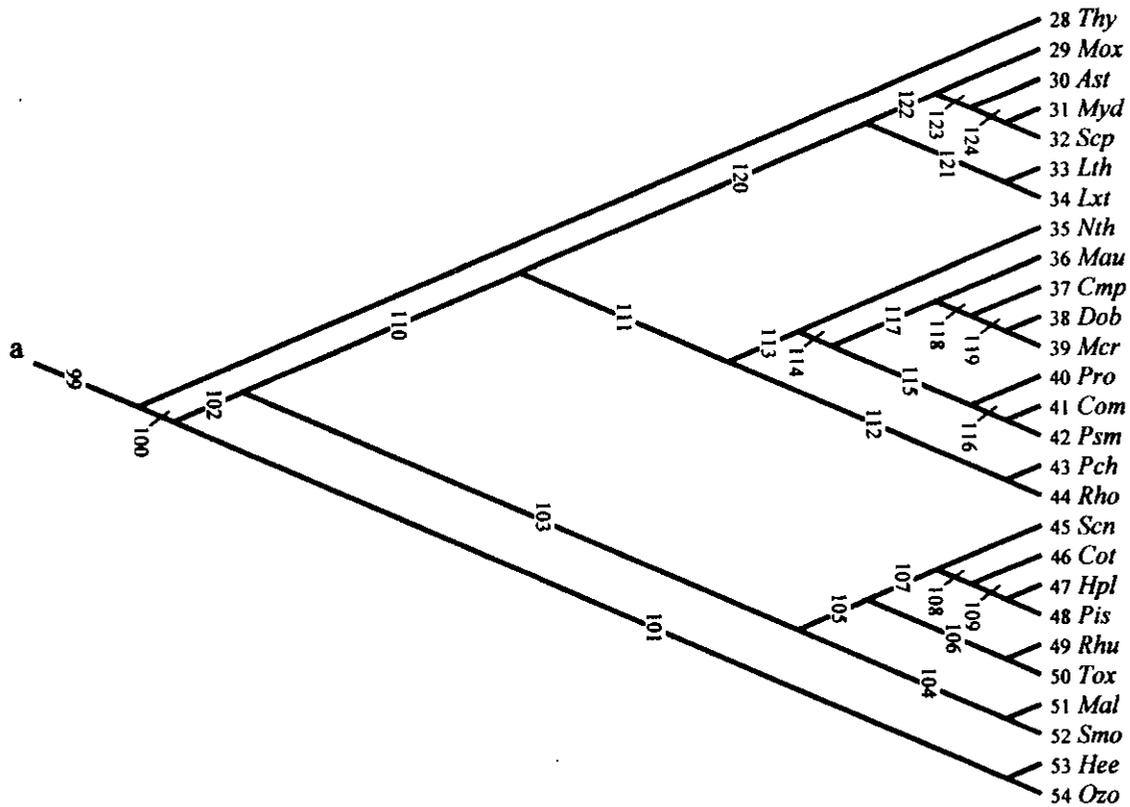
APÉNDICE D

Continuación

	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93
Nteam	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	?	0	0	?	?	?	0	0	0	0	0	0
Calif	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	?	?	?	0	0	0	0	0	0
Mexic	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0
Cenam	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	?	?	?	0	0	0	0	0	0
Colec	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0
Gyven	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0
Bolce	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0
Andes	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0
Braur	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0
Medit	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	?	0	0	?	?	?	0	0	0	0	0	0
Asiac	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
Aftre	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0
Aftw	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1
Sudaf	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0
Madag	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0
Seasi	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	?	0	0	?	?	?	0	0	0	0	0	0
Insri	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0
Malas	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1
Indon	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0
Ausnz	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	?	0	0	?	?	?	0	0	0	0	0	0
	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120	121	122	123	124
Nteam	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Calif	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Mexic	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0
Cenam	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0
Colec	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0
Gyven	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0
Bolce	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1
Andes	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1
Braur	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1
Medit	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Asiac	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Aftre	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
Aftw	1	1	1	1	1	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
Sudaf	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Madag	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0
Seasi	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0
Insri	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Malas	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Indon	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	0	0
Ausnz	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

APÉNDICE E

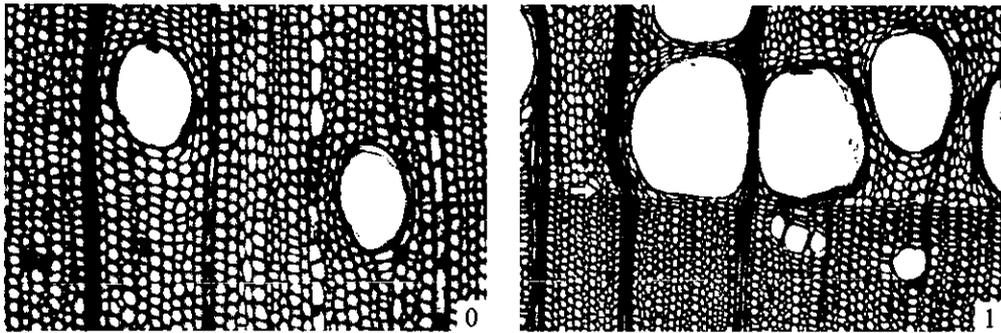




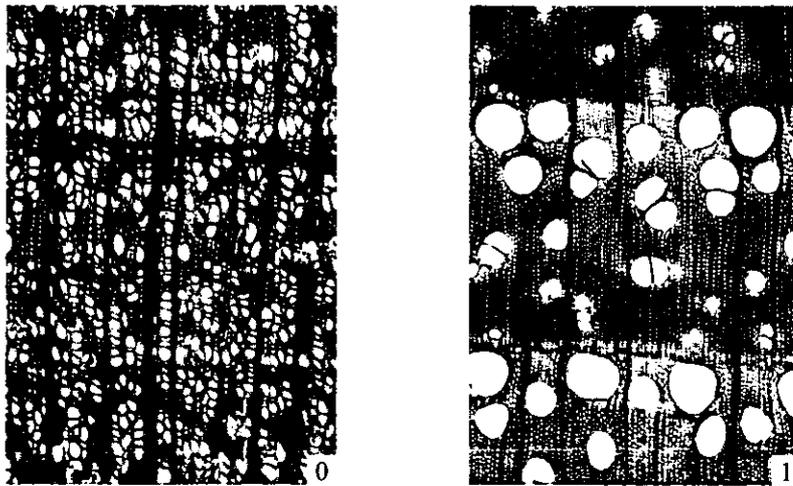
APÉNDICE F

Cortes de madera de distintas especies de la familia Anacardiaceae que ilustran varios de los caracteres anatómicos utilizados tanto en el análisis fenético como en el filogenético. El pie de figura indica en cada caso: el número y nombre del carácter de acuerdo a la Tabla 6, los distintos estados de carácter ilustrados según la misma Tabla 6, la especie a la que pertenece el corte y el número de xilario (Stern, 1988). En el caso de caracteres binarios (presencia / ausencia), sólo se ilustran las presencias por lo que el estado de carácter siempre será 1 y por tanto no será indicado en la ilustración. La familia Burseraceae, el grupo externo, se presenta al final de este apéndice, en este caso se muestran cortes que presentan algunos de los caracteres anatómicos de la madera.

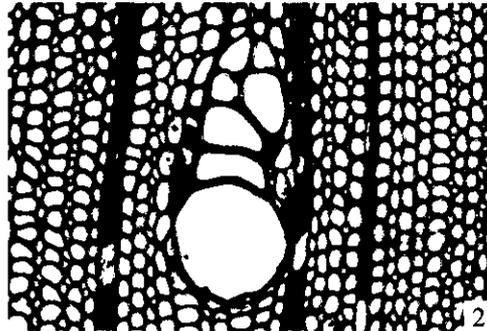
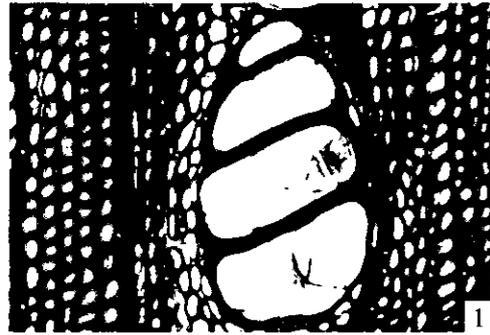
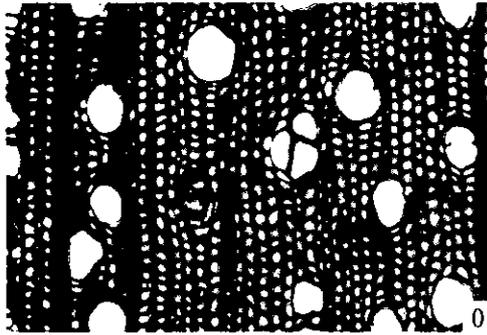
ANACARDIACEAE



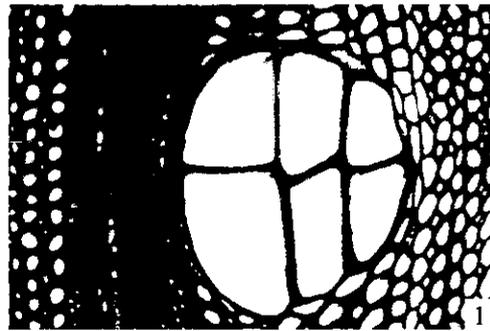
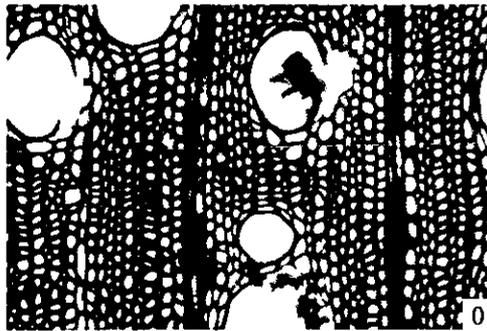
Carácter #1. Anillo de crecimiento. 0=indistinto o ausente (*Mosquitoxylum jamaicense* Krug et Urban; SJRW13680), 1=definido (*Choerospondias axillaris* (Roxb.) Burt et Hill; SJRW21948)



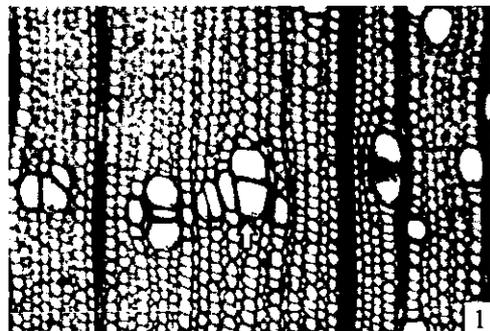
Carácter #2. Porosidad. 0=difusa (*Schinus polygamus* (Cav.) Cabrera; SJRW982), 1=anular (*Choerospondias axillaris* (Roxb.) Burt et Hill; SJRW21948).



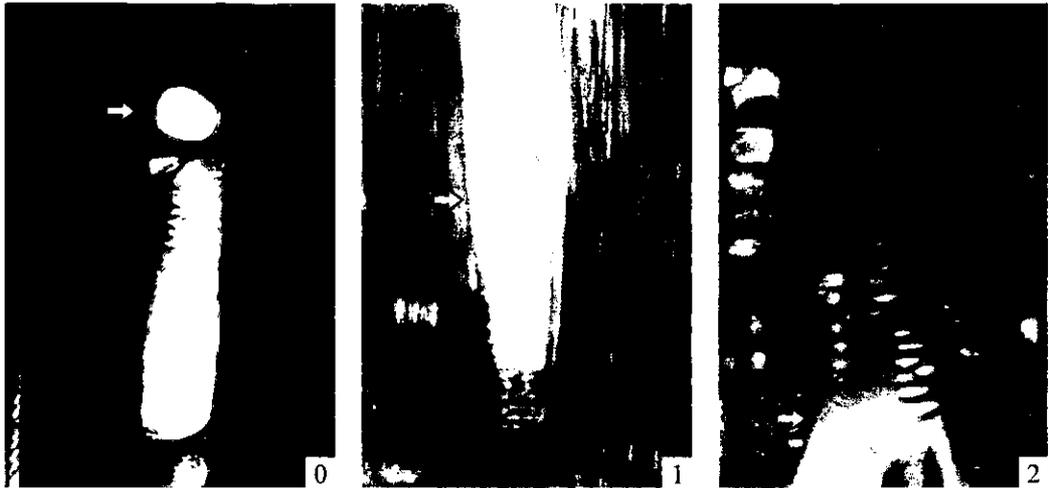
Carácter #5. Grupos radiales de vasos. 0=no hay (*Schinus terebinthifolius* Raddi.; BCTw5318), 1=de 2 a 6 células (*Loxopterygium huasango* Spruce ex. Engl.; MERw3383), 2=más de 7 células (*Buchanania attenuata* A. C. Sm.; Wolfe1042).



Carácter #6. "Clusters" de vasos. 0=no hay (*Mauria suaveolens* Poepp.; SJRw20731), 1=si hay (*Spondias radlkoferi* D. Smith; MADw23114).



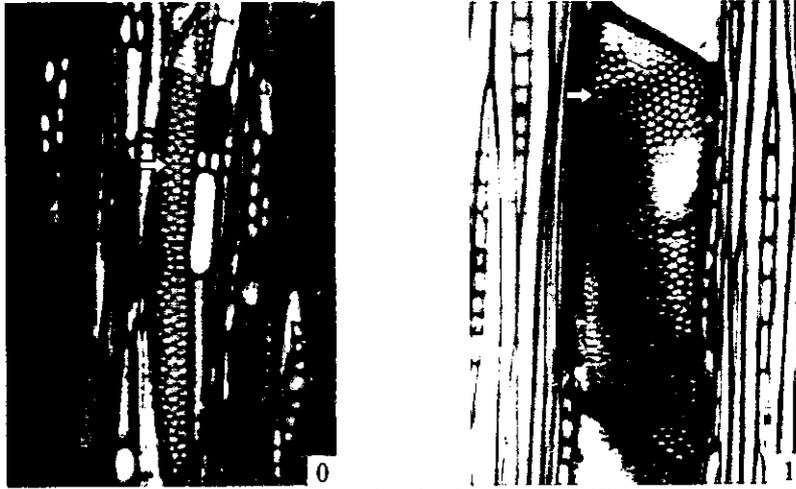
Carácter #7. Forma del poro, angular. 0 no hay (*Comocladia dentata* Jacq.; USw20504), 1=si hay (*Rhus hirta* (L.) Sudworth; USw8359).



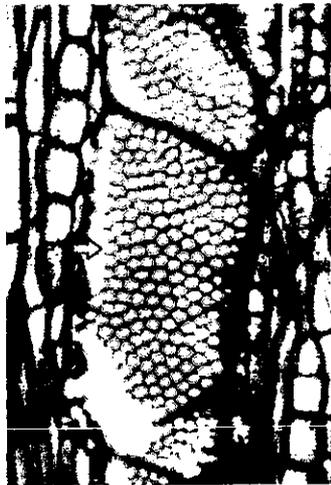
Carácter #11. Placa de perforación. 0=simple (*Cotinus obovatus* Raf.; MADw26659), 1=escalariforme (*Camptosperma panamensis* Standley; MADw17552), 2=reticulada (*Mauria suaveolens* Poepp.; SJRw20731).



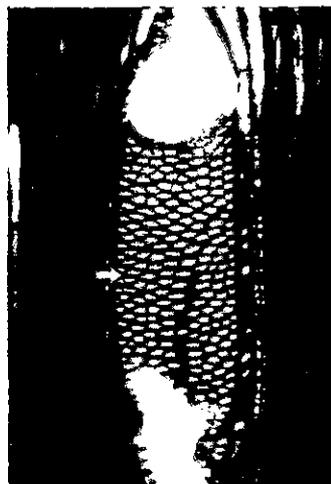
Carácter #12. Inclinación de la placa de perforación. 0=inclinada (*Camptosperma panamensis* Standley; MADw17552), 1=ligeramente inclinada (*Mosquitoxylum jamaicense* Krug et Urban; SJRw13680), 2=horizontal (*Loxopterygium huasango* Spruce ex. Engl.; MERw3383).



Carácter #13. Forma de la punteadura intervascular. 0=circular-oval (*Sorindeia madagascariensis* DC.; FHOw5066), 1=poligonal (*Mosquitoxylum jamaicense* Krug et Urban; SJRw13680).



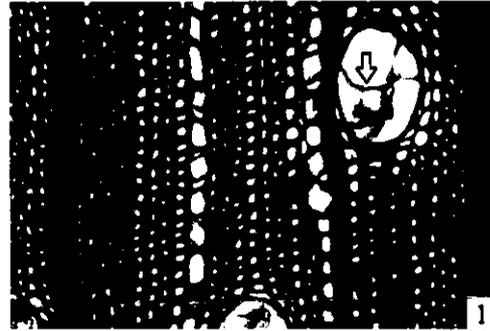
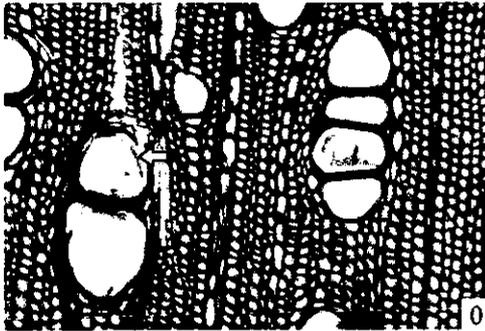
Carácter #16. Apertura de la punteadura intervascular ovoide (*Anacardium excelsum* (Bertero & Balbis ex. Kunth) Skeels; MADw17707).



Carácter #17. Apertura de la punteadura intervascular lenticular (*Spondias radlkoferi* D. Smith; MADw23114).



Carácter #20. Forma de la punteadura vaso-radio. 0=redonda o angular (*Spondias mombin* L.; MADw23042), 2=horizontal o vertical (*Mauria suaveolens* Poepp.; SJRw20731).



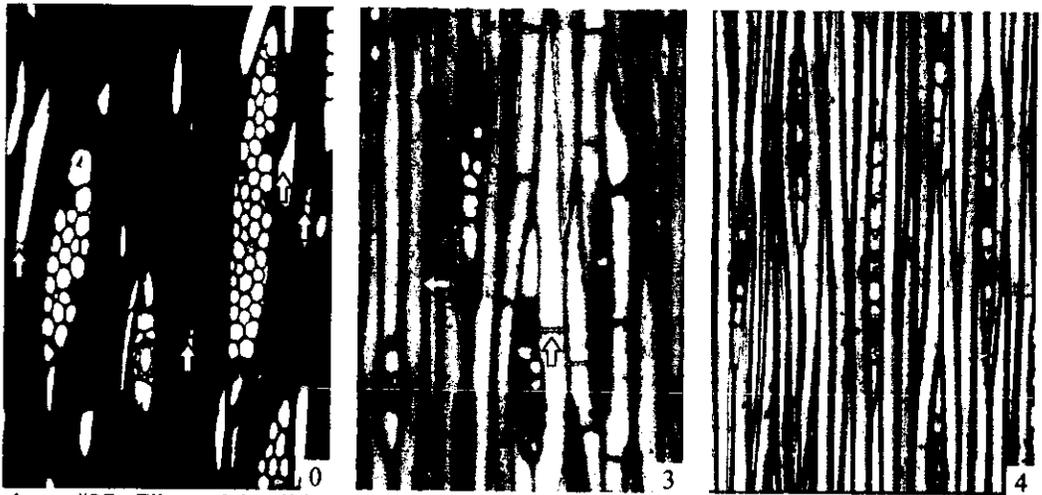
Carácter #22. Pared de las tilides. 0=delgada (*Mosquitoxylum jamaicense* Krug et Urban; SJRw13680), 1=gruesa (*Astronium graveolens* Jacq.; MADw5665).



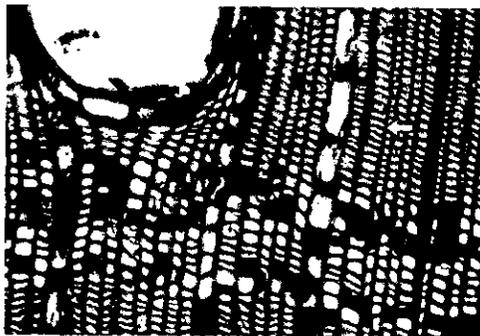
Carácter #25. Depósitos oscuros en vaso (*Schinus terebinthifolius* Raddi; BCTw5318).



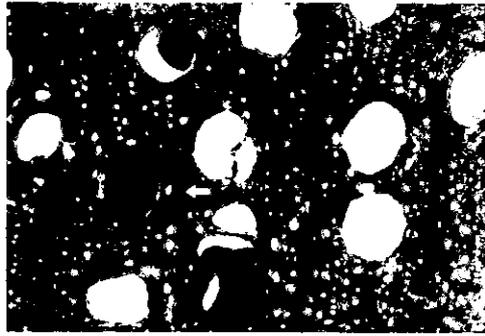
Carácter #26. Traqueidas vasculares (*Schinus polygamus* (Cav.) Cabrera; SJRW982).



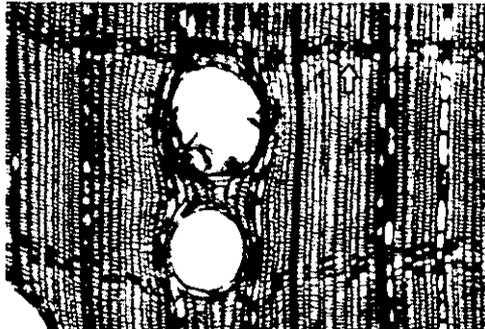
Carácter #27. Fibras del tejido matriz. 0=exclusivamente septadas (*Sclerocarya birrea* (A.Rich.) Hochst; CTFw27043), 3=no septadas y pocas septadas (*Androtium astylum* Stapf, Hook; PRFw30318), 4=exclusivamente no septadas (*Mosquitoxylum jamaicense* Krug et Urban; SJRW13680).



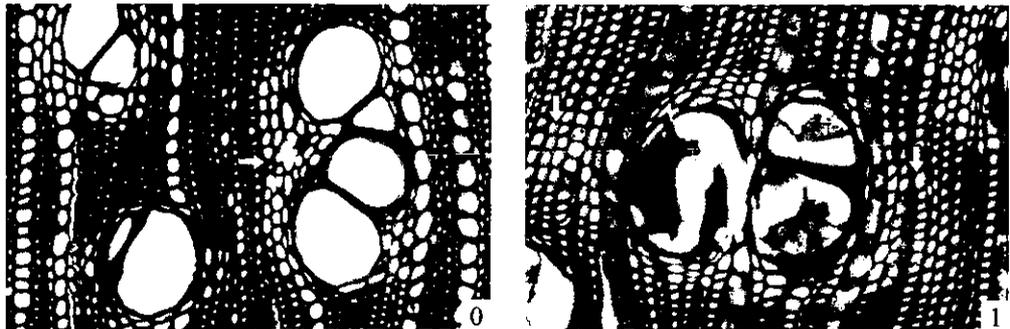
Carácter #31. Fibras rectangulares (*Bouea macrophylla* Griff; FHOw4529).



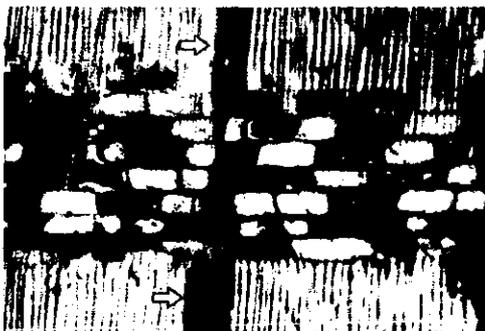
Carácter #41. Depósitos oscuros en fibras (*Comocladia dentata* Jacq.; USw20504).



Carácter #45. Parénquima axial apotraqueal (*Bouea macrophylla* Griff; FHOw4529).



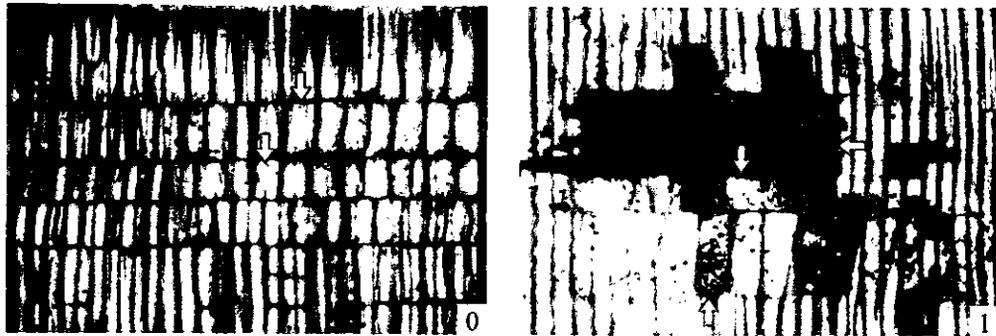
Carácter #46. Parénquima axial paratraqueal. 0=escaso (*Sorindeia madagascariensis* DC.; FHOw5066), 1=abundante (*Anacardium occidentale* L.; MADw15266).



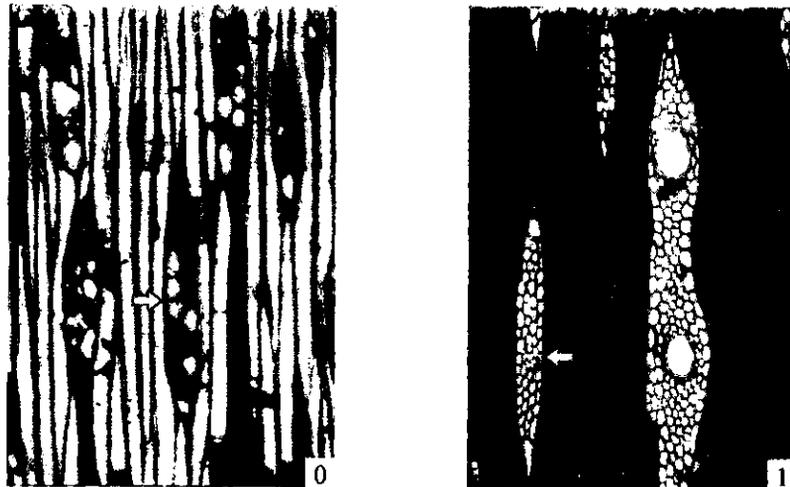
Carácter #50. Depósitos oscuros en parénquima axial (*Bouea macrophylla* Griff; FHOw4529).



Carácter #54. Tipo de radio. 0=heterogéneo III (*Anacardium excelsum* (Bertero & Balbi ex. Kunth) Skeels; MADw17707), 1=heterogéneo IIB (*Metopium toxiferum* (L.) Krug & Urb.; SJRw15857), 2=heterogéneo IIA (*Sclerocarya birrea* (A.Rich.) Hochst; CTFw27043).



Carácter #56. Tipo de células del radio uniseriado. 0=cuadradas y erectas (*Anacardium excelsum* (Bertero & Balbis ex. Kunth) Skeels; MADw17707), 1=cuadradas, erectas y procumbentes (*Thyrsodium spruceanum* Salzm ex. Benth; Uw9633).



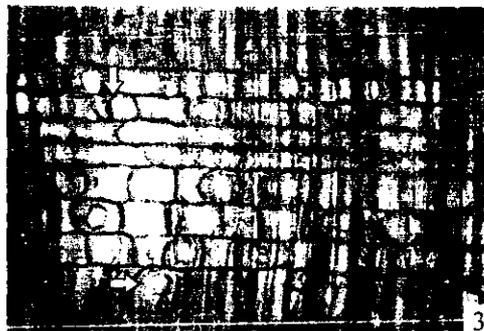
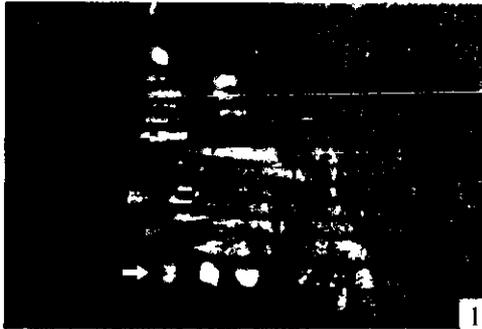
Carácter #59. Ancho del radio multiseriado. 0=2 a 5 células (*Bouea macrophylla* Griff; FHOw4529), 1=6 a 10 células (*Spondias radlkoferi* D, Smith; MADw23114).



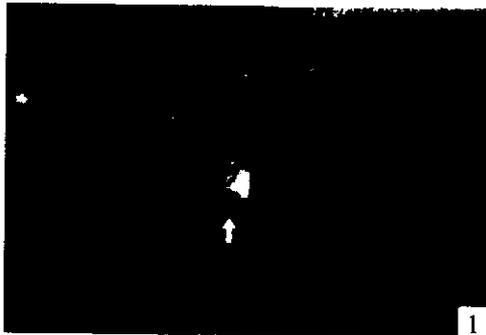
Carácter #63. Vaina del radio (*Spondias radlkoferi* D. Smith; MADw23114).



Carácter #64. Depósitos oscuros en radio (*Bouea macrophylla* Griff; FHOw4529).



Carácter #65. Cristal prismático en radio. 1= en célula marginal (*Pleio gynium timoriense* (DC) Leenh; TWTw10404), 2= en célula procumbente (*Anacardium excelsum* (Bertero & Balbis ex. Kunth) Skeels; MADw17707), 3= en ambas (*Astronium graveolens* Jacq; MADw5665).



1

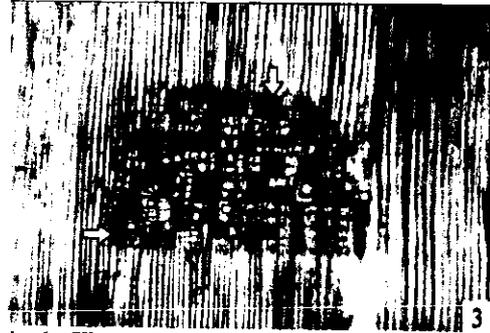


2

Carácter #66. Número de cristales por célula. 1=1 por célula (*Astronium concinnum* (Engler) Schott; BCTw8669), 2=más de 1 por célula (*Rhus taitiensis* Guillemin; MADw29346).



1



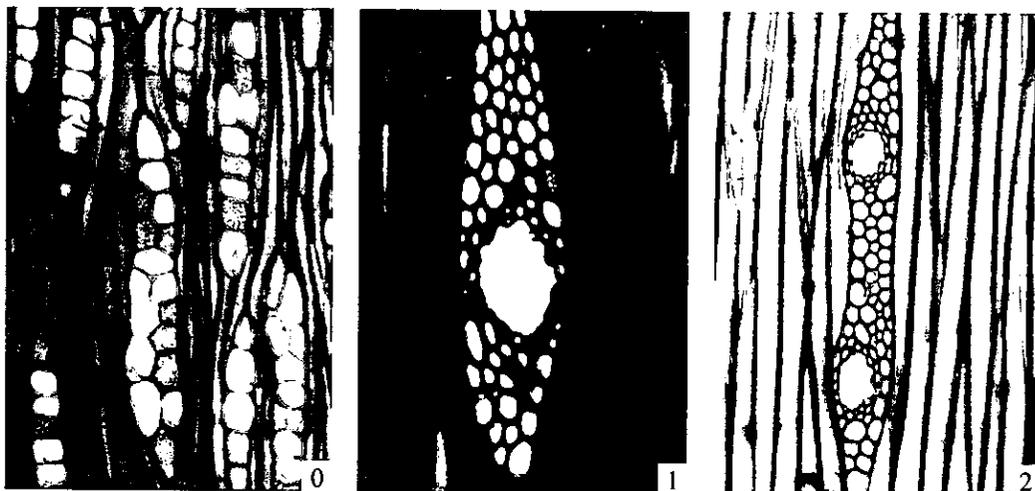
3

Carácter #68. Almidón en radio. 1=en célula marginal (*Thyrsodium spruceanum* Salzm ex. Benth; Uw9633), 3=en ambas (*Euroschinus papuanus* Merr & Perry; Hoogland3792).



Carácter #69. Cuerpos de sílice en radio (*Anacardium occidentale* L.; MADw15266).

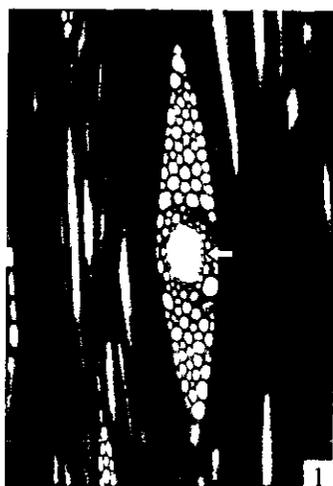
ESTA TESIS NO DEBE SALIR DE LA BIBLIOTECA



Carácter #70. Canal radial. 0=no hay (*Anacardium occidentale* L.; MADw15266), 1=1 por radio (*Choerospondias axillaris* (Roxb.) Burt et Hill; SJRw21948), 2=más de 1 por radio (*Spondias mombin* L.; MADw23042).



Carácter #72. Forma del canal radial. 1=redondo (*Euroschinus papuanus* Merr & Perry; Hoogland3792), 3=oval (*Astronium concinnum* (Engler) Schott; BCTw8669).



Carácter #73. Capas de células epiteliales. 1=1 capa (*Choerospondias axillaris* (Roxb.) Burt et Hill; SJR2w1948), 2=más de 1 capa (*Schinus terebinthifolius* Raddi; BCTw5318).

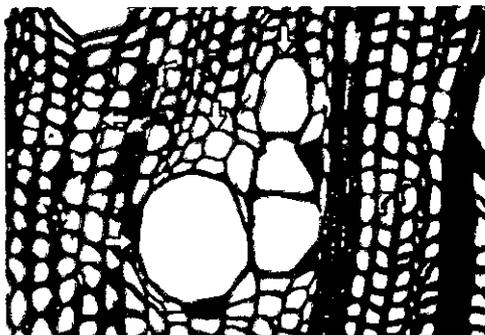


Carácter #74. Células epiteliales lignificadas (*Astronium concinnum* (Engler) Schott; BCTw8669).

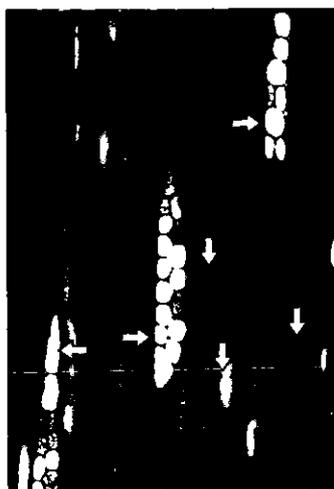


Carácter #77. Vaina del canal. 1=no lignificada (*Androtium astylum* Stapf, Hook; PRFw30318),
2=lignificada (*Thyrsodium spruceanum* Salzm ex. Benth; Uw9633).

BURSERACEAE



Corte transversal (*Canarium harveyi* Seem; Wolfe1055). Se observa un grupo radial de vasos, así como un vaso con contorno circular; parénquima axial escaso y fibras de pared delgada con lumen amplio



Corte tangencial (*Canarium harveyi* Seem; Wolfe1055). Se observan radios del tipo heterogéneo IIB, en este caso carecen de canales radiales; el tejido matriz contiene fibras septadas.



Corte radial (*Canarium harveyi* Seem; Wolfe1055). Las células del radio son de los 3 tipos, procumbentes, erectas y cuadradas; punteaduras vaso-radio de forma redonda y punteaduras intervasculares ovoides.