

00377



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

Instituto de Biología

ANÁLISIS FILOGENÉTICO DEL GÉNERO
ANULOCAULIS STANDL.
(NYCTAGINACEAE)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(SISTEMÁTICA)**

P R E S E N T A

PATRICIA HERNÁNDEZ LEDESMA

DIRECTORA DE TESIS: **DRA. MARHIEDA FLORES OLVERA**

MÉXICO, D. F.



COORDINACIÓN

ENERO, 2005

m339797



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.

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
COORDINACIÓN**



ERIDAD NACIONAL
VENOMA DE
MEXICO

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.
NOMBRE: Patricia Hernández Ledesma
FECHA: 10 / Enero / 05
FIRMA: [Firma]

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 4 de octubre del 2004, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Sistemática) del alumno(a) **Patricia Hernández Ledesma**, con número de cuenta 90241329 con la tesis titulada: "Análisis filogenético del género *Anulocaulis* Standl. (Nyctaginaceae)", bajo la dirección del(a) Dra. Hilda Flores Olvera.

Presidente: Dra. Mercedes Isolda Luna Vega
Vocal: Dra. Helga Ochotorena Booth
Secretario: Dra. Ma. Hilda Flores Olvera
Suplente: Dr. Fernando Chiang Cabrera
Suplente: Dr. Oscar Dorado Ramirez

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 3 de diciembre del 2004

Dr. Juan José Morrone Lupi
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

RECONOCIMIENTOS

Los estudios de la Maestría en Ciencias Biológicas de la autora y el presente trabajo se pudieron llevar a cabo gracias al apoyo financiero de la Comisión Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y de la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) de la Universidad Nacional Autónoma de México, a quienes se les reconoce y agradece todo el apoyo brindado.

También se agradece la participación del Comité tutorial que estuvo conformado por:

Dra. Ma. Hilda Flores Olvera, Instituto de Biología, UNAM.

(Directora de Tesis)

Dra. Helga Ochoterena Booth, Instituto DE Biología, UNAM.

Dr. Oscar Dorado Ramírez, CEAMISH, Universidad Autónoma del Estado de Morelos.

DEDICATORIA

Con todo el amor del mundo a mi hija Yetzabelli,
eres mi mejor razón de ser.

Con cariño a mis padres Elena y Juan,
simplemente gracias por todo.

Al maestro Javier Valdés, un corazón generoso,
una sonrisa amable, una palabra de aliento, una
huella imborrable.

A mis maestras Hilda Flores y Helga
Ochoterena, por todo su apoyo y confianza, por
todo lo que aprendo de ellas diariamente.

A Rafael, por su apoyo y cariño incondicional.

A Octavio, Mary, Susi, Sami, Isaac, Jime y Edgar
por estar siempre conmigo.

AGRADECIMIENTOS

A mi querida Universidad Nacional Autónoma de México, por abrirme sus puertas.

A la Dra. Hilda Flores Olvera por la excelente dirección de tesis, gracias por todo su apoyo para la realización de la misma y por permitirme seguir siendo parte de su familia académica.

A la Dra. Helga Ochotorena y Dr. Oscar Dorado quienes formaron parte del Comité tutorial, gracias por sus comentarios y sugerencias.

A la Dra. Isolda Luna Vega y Dr. Fernando Chiang quienes revisaron el manuscrito final y fungieron como parte del jurado, gracias por todas sus sugerencias y comentarios.

A la Dra. Helga Ochotorena por todos sus enseñanzas, comentarios y sugerencias que enriquecieron enormemente el análisis cladístico.

A todos los curadores de los herbarios MEXU, ENCB y demás herbarios internacionales por las facilidades brindadas al desarrollo de este trabajo.

A Maru García Peña por su ayuda en la solicitud de todos los préstamos.

A Lorena Alamilla Fonseca por la ayuda brindada en la realización del mapa de distribución.

A Sara Fuentes Soriano por su ayuda en la traducción del texto en inglés.

A Norman Douglas, Carlos Gómez y Dra. Hilda Flores, por haber manejado cientos y cientos de kilómetros a las maravillosas zonas desérticas mexicanas del Desierto Chihuahuense.

A mis queridos amigos Angélica Cervantes, Eduardo Domínguez y Silvia Zumaya por seguir compartiendo conmigo este sueño y por todo lo que hemos compartido.

A Cinthya, Gaby, Adán, Edahena, Alejandro C., Carlos, Edgar y Gerardo, porque donde quiera que estén se que siempre cuento con su apoyo y amistad.

ÍNDICE

RESUMEN	i
<u>ABSTRACT</u>	ii
I. INTRODUCCIÓN	1
II. ANTECEDENTES	6
II.1. CLADÍSTICA O SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA	6
Escuelas	6
Parsimonia y criterios alternativos	9
Grupos monofiléticos	11
Homología y homoplasia	14
Pasos de un análisis cladístico	17
Construcción de cladogramas y estrategias de búsqueda	18
Pruebas de confianza	20
Caracteres	23
II.2. EL GÉNERO ANULOCAULIS	40
Historia taxonómica	41
Clasificación supragenérica	47
Distribución y hábitat	49
III. OBJETIVOS	51
IV. MATERIALES Y MÉTODO	51
V. RESULTADOS	60
Morfología	60
Análisis de caracteres	86
Caracteres excluidos	101
Análisis de resultados	105
Remoción de caracteres	113
VI. DISCUSIÓN	116
Clasificación	116
Evolución de caracteres	125

Distribución y hábitat	132
VII. SINOPSIS TAXONÓMICA	134
VIII. APÉNDICE	152
IX. LITERATURA CITADA	158

RESUMEN

Se realizó un análisis filogenético basado en máxima parsimonia de *Anulocaulis* Standl. (Nyctaginaceae), y taxones relacionados. Este género es endémico de las regiones áridas de América del Norte, se distribuye del suroeste de Estados Unidos a Coahuila, México. El muestreo incluyó 19 terminales, considerando como grupos externos cuatro especies de *Commicarpus*, dos de *Cyphomeris* y cuatro de *Boerhavia*. Se usó además como grupo externo funcional a *Mirabilis glabrifolia*. Estos géneros (excepto *Mirabilis*), fueron considerados controversialmente dentro *Boerhavia*; sin embargo, otros autores los reconocen como géneros distintos. Se postularon hipótesis de homología primaria para 32 caracteres morfológicos y número cromosómico. El árbol de consenso, resultado de dos árboles igualmente parsimoniosos, sugiere que *Anulocaulis*, *Commicarpus* y *Cyphomeris* son monofiléticos, mientras que *Boerhavia* es parafilético. El clado *Anulocaulis* está definido por cinco sinapomorfias, de las cuales cuatro se refieren a características de las hojas y una al tipo de brácteas. Se aportan diagnósis taxonómicas y claves de identificación para el clado *Anulocaulis*. Dentro de este clado, se distinguen dos subgrupos, uno formado por *A. annulatus*, *A. erisolenus* y *A. hintoniorum* y otro formado por *A. leiosolenus* y *A. reflexus*. Se sugiere que caracteres como la longitud de la flor y la ornamentación del fruto, han evolucionado en respuesta a la presión selectiva de la polinización y dispersión. Se sugiere que *Commicarpus* y *Cyphomeris* forman el clado hermano de *Anulocaulis*. Debido a la aparente parafilia de *Boerhavia*, aquí se tratan a *Anulocaulis*, *Cyphomeris* y *Commicarpus* como subgéneros de *Boerhavia*. Sin embargo, es recomendable reinvestigar la parafilia de *Boerhavia* ampliando el muestreo de este género y/o incluyendo otros caracteres, lo cual puede resultar en el reconocimiento de los cuatro géneros.

ABSTRACT

A morphological phylogenetic analysis based on maximum parsimony of *Anulocaulis* Standl. (Nyctaginaceae) and related species is presented. This is a North American genus found in the arid regions of Southern United States to Coahuila, Mexico. In the phylogenetic analysis 19 terminals were studied, including the five species and four varieties of *Anulocaulis*, four species of *Commicarpus*, the two species of *Cyphomeris*, four representative species of *Boerhavia*, and *Miabilis glabrifolia* as the functional outgroup. All these genera (except *Miabilis*) were controversially circumscribed under *Boerhavia*, but other authors recognized four distinct genera. Chromosome numbers and 32 morphological characters were postulated as hypotheses of primary homologies. The consensus tree, from two equally parsimonious trees, suggests that *Anulocaulis*, *Commicarpus* and *Cyphomeris* are monophyletic, while *Boerhavia* is paraphyletic. Five synapomorphies define the *Anulocaulis* clade, including leaf features and type of bracts. We provided taxonomic diagnosis and identification keys for this clade. Two subgroups are recognized within the clade, one containing *A. annulatus*, *A. eriosolenus*, and *A. hintoniorum*, the other comprising *A. leiosolenus* and *A. reflexus*. We suggest that floral characters, such as flower length, and fruit ornamentation have been selected by pollination and dispersion pressures. The analysis suggests that *Commicarpus* and *Cyphomeris* both are the sisters genera to *Anulocaulis*. Due to the apparently paraphyletic nature of *Boerhavia* we consider *Anulocaulis*, *Commicarpus*, and *Cyphomeris* as subgenera of *Boerhavia*. Nevertheless, the paraphyly of *Boerhavia* needs to be reinvestigated considering a broader sampling of this genus and/or additional characters, which may result in the recognition of four genera.

I. INTRODUCCIÓN

La familia Nyctaginaceae es principalmente americana (Pool, 2001); comprende de 21 a 31 géneros con 300 a 400 especies (Spellenberg, 2001, 2003) que se distribuyen principalmente en regiones tropicales y subtropicales, con pocos representantes en las zonas templadas (Zomlefer, 1994). En México, la familia se encuentra representada aproximadamente por 20 géneros y 146 especies, presentando dos áreas de mayor diversidad: la primera hacia las zonas secas del norte del país, concentrándose principalmente en Chihuahua, Coahuila y Baja California (Hernández, 2002), siendo el desierto Chihuahuense la región donde se distribuyen más géneros y especies endémicos (Spellenberg, 1993). La segunda área de mayor diversidad abarca los estados de Oaxaca y Chiapas (Hernández, 2002).

La familia está incluida en el orden Caryophyllales (Judd *et al.*, 1999); se caracteriza por ser hierbas o plantas leñosas con hojas generalmente opuestas, flores sostenidas por brácteas libres o unidas formando o no un involucro, perianto petaloide, uniseriado con estivación induplicado-valvada y pistilo unicarpelar con un óvulo basal. El fruto es un aquenio comúnmente envuelto por la base del perianto acrescente llamado antocarpio y las semillas tienen perispermo (Standley, 1911, 1918; Bogle, 1974; Fay, 1980; Calderón de Rzedowski, 2001; Spellenberg, 2001).

A pesar de que la monofilia de Nyctaginaceae está sugerida por dos sinapomorfias potenciales: la ausencia de corola (las flores presentan un cáliz frecuentemente petaloide y

vistoso) y la presencia de antocarpo, las relaciones dentro de la familia son poco claras debido a la considerable variación morfológica (Levin, 2000), lo que ha ocasionado que la sistemática de la familia presente problemas en todos sus niveles de clasificación (Spellenberg, 2001).

Entre los géneros con problemas taxonómicos mayores, se encuentra *Boerhavia* L., el cual ha tenido problemas de clasificación y circunscripción. Heimerl (1889) clasificó a este género en cinco secciones: *Micranthae*, *Pterocarpon*, *Solenanthae*, *Adenophorae* y *Senkenbergia*. Esta última sección incluyó a las especies anteriormente descritas por Martens y Galeotii, como *Lindenia* (1843) y *Tinantia* (1844); nombres que ya se habían usado para taxa de otras familias (Rubiaceae y Commelinaceae respectivamente); más tarde, Schauer (1847) reconoció al género *Senkenbergia*. Standley (1909) segregó de *Boerhavia* los géneros *Anulocalis* (=secc. *Solenanthae* de Heimerl, 1889) y *Commicarpus* (=secc. *Adenophorae* de Heimerl, 1889) y volvió a reconocer la sección *Senkenbergia* como género. Respecto a las secciones *Pterocarpon* y *Micranthae* (*Boerhavia sensu stricto*), mencionó que las características de las especies, por las que Heimerl (1889) había dividido a estas secciones, varían de una forma gradual, lo que hacía difícil referirse a una determinada especie, por lo que no las reconoció y sólo consideró un género grande y variable: *Boerhavia*.

Standley (1911) cambió el nombre del género *Senkenbergia* por el de *Cyphomeris*, puesto que ya el nombre *Senkenbergia* se había usado para un taxon de otra familia (Cruciferae), con la variante ortográfica *Senckenbergia*.

Heimerl (1934), basado en el punto de vista de Standley, reconoció géneros diferentes y clasificó a *Boerhavia* (*sensu stricto*) en cuatro secciones: *Spicatae*, *Singuliflorae*, *Pyramidatae* y *Clavatae*. Fosberg (1978) notó que existen dos fuentes principales de dificultad taxonómica en *Boerhavia*; una, la aparente plasticidad o polimorfismo intraespecífico y, la otra, la clasificación supraespecífica. Respecto a esta última, este autor consideró que no es fácil determinar el nivel al cual se debe reconocer el género y que técnicamente no es fácil circunscribirlo; sin embargo, dentro de su circunscripción, detectó cuatro grupos de especies fácilmente reconocibles, que clasificó a nivel de subgénero. De esta forma, redujo a subgéneros a *Anulocaulis*, *Commicarpus* y *Cyphomeris*. El subgénero *Boerhavia*, lo dividió, además, en cuatro secciones: *Boerhavia*, *Spicatae*, *Singuliflorae* y *Pterocarpon*. La sección *Boerhavia* (Secc. *Clavatae* de Heimerl, 1943), contiene especies tropicales y pantropicales, distribuidas principalmente en tierras bajas, que se caracterizan por presentar frutos viscosos con ápices redondeados o cónicos. La sección *Spicatae* se distribuye del suroeste de Estados Unidos a Perú y se caracteriza por tener especies anuales que presentan flores arregladas principalmente en inflorescencias espigadas o raramente capitadas, antocarpos glabros, 4-5 acostillados. La sección *Singuliflorae* se distribuye en Nuevo México, de Texas a México, en Asia y África y se caracteriza por presentar las flores en inflorescencias de ramas terminales o flores solitarias, antocarpos glabros o vilosos sin viscosidad. La sección *Pterocarpon* (Secc. *Pyramidatae* de Heimerl, 1934), se distribuye del sureste de Estados Unidos a Brasil y Ecuador, con una especie introducida en los trópicos del Viejo Mundo y dos probablemente nativas de África, con pocas especies de plantas anuales, que se

caracterizan por presentar un antocarpio obpiramidal, 3-5 aquillado o alado. Fosberg (1978) mencionó que, aunque no hay una respuesta satisfactoria para la circunscripción de los subgéneros, es posible aceptar el tratamiento de ellos como géneros para quienes quieran recordar y entender grupos simples, pequeños y más coherentes, o para quienes las relaciones no son tan importantes como las diferencias.

Posteriormente, considerándolo a nivel genérico, Spellenberg (1993) realizó la revisión taxonómica de *Anulocaulis*, reconociendo cinco especies y dos variedades, cuya distribución abarca el sur de Estados Unidos y Norte de México. Más tarde, Mahrt y Spellenberg (1995) realizaron la revisión taxonómica de *Cyphomeris*, reconociendo dos especies cuya distribución abarca del sureste de Estados Unidos al sur de México.

Sin que se hayan realizado las revisiones taxonómicas de *Boerhavia* y *Commicarpus*, autores como Spellenberg (2001) consideran que los cuatro géneros son fácilmente distinguibles, en función de la estructura y la ornamentación de sus frutos, del tipo de inflorescencia y en muchos casos del porte de la planta (cuadro 1). Para *Boerhavia*, a la fecha se consideran aproximadamente 40 especies cuya distribución es pantropical (Fay, 1980; Spellenberg, 2003). Para *Commicarpus* se consideran 25-30 especies que se distribuyen en los trópicos de ambos hemisferios, predominantemente en África (Meikle, 1978; Harriman, 1999).

Ninguno de estos cuatro géneros ha sido estudiado bajo un contexto filogenético, por lo que su monofilia, así como la relación entre ellos y entre sus especies son

desconocidas. En este trabajo, se propone poner a prueba la monofilia de *Anulocaulis* y postular hipótesis sobre la relación filogenética entre sus taxones y géneros relacionados.

Cuadro 1. Comparación de algunas características distintivas entre *Anulocaulis*, *Boerhavia*, *Commicarpus* y *Cyphomeris*. Basado en Spellenberg (1993, 2001) y en Mahrt y Spellenberg (1995).

Caracteres		<i>Anulocaulis</i>	<i>Boerhavia</i>	<i>Commicarpus</i>	<i>Cyphomeris</i>
VEGETATIVOS	Forma de vida	Herbácea perenne, a veces anual	Herbácea anual o perenne	Sufrutescente o arbustiva	Herbácea perenne
	Forma de crecimiento	Erecta o ascendente	Procumbente, decumbente, ascendente o erecta	Erecta o ascendente a decumbente	Erecta, rastrera o trepadora
	Consistencia de las hojas	Coriáceo-suculenta	Delgada o levemente carnosa	Delgada	Algo carnosa
REPRODUCTIVOS	Posición de la inflorescencia	Axilar	Axilar o terminal	Axilar o terminal	Axilar o terminal
	Tipo de inflorescencia	Umbela, racimo o glomérulo	Cima, espiga, umbela o subumbela	Cima, capítulo, umbela o verticilo	Racimo
	Forma del perianto	Infundibuliforme	Campanulada, cilíndrica o anchamente infundibuliforme	Cortamente infundibuliforme o campanulada	Infundibuliforme
	Simetría del fruto	Simétrico	Simétrico	Simétrico	Asimétrico
	Forma del fruto	Ampliamente fusiforme, turbinado o biturbinado	Claviforme u oblongo-claviforme	Angosta o anchamente claviforme	Claviforme giboso
	Ornamentación del fruto	10-estriado o costillado	3-5 costillado o alado	Ligeramente 10-costillado o estriado	Ligeramente 10-costillado-crestado
	Pubescencia del fruto	Ausente	Ausente o glandular-pubescente	Ausente o glandular-pubescente	Ausente
	Glándulas del fruto	Ausentes	Sésiles	Estipitadas	Ausentes

II. ANTECEDENTES

II.1. CLADÍSTICA O SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA

La sistemática es el estudio de la diversidad orgánica (Wiley, 1981) incluye los procesos de identificar las unidades sistemáticas básicas (las especies), descubrir los patrones de relaciones de las especies y sucesivamente las relaciones a niveles más altos, construir clasificaciones basadas en estos patrones y nombrar apropiadamente los taxones (taxonomía), aplicando el conocimiento de estos patrones al estudio de los cambios de las características orgánicas a través del tiempo (www.biosci.ohio-state.edu/~freuden/system.htm).

Una razón por la cual la circunscripción de los taxones cambia a lo largo de la historia, tiene que ver no solo con el incremento en el conocimiento sobre los grupos, sino también con la evolución de los conceptos y filosofías que se aplican en sistemática. Debido a ello, en la siguiente sección se incluye una breve explicación de los conceptos básicos que apoyan la filosofía cladista, pues ésta metodología se sigue en el presente trabajo.

ESCUELAS

En la historia de la sistemática se han desarrollado varios métodos, que descansan en las ideas de diferentes escuelas para hacer las clasificaciones. Entre estas escuelas se

encuentran la evolucionista o gradista, la fenética o de similitud total y la sistemática filogenética o cladística.

La escuela de sistemática evolucionista se basa en la idea de agrupar taxones considerando, a la vez, las relaciones genealógicas y el grado de diferencia entre los mismos. Los taxónomos evolucionistas estudian un grupo de organismos, seleccionan los caracteres que creen que son importantes (i.e., conservadores) y delimitan sus especies o grupos de especies basados en estos caracteres. Dado que se basa en el criterio de autoridad, más que en principios científicos explícitos, difícilmente permite repetir los resultados de los análisis (Morrone, 2001a). El problema es que los diferentes científicos pueden considerar importantes diferentes caracteres para una misma especie o grupo de especies. Bajo los criterios de esta escuela es difícil evaluar el significado evolutivo de los grupos que son clasificados bajo este criterio, ya que no se conoce si éstos representan grupos reales en la naturaleza; tales grupos tienden a ser artificiales (Wiley *et al.*, 1991).

La escuela fenética se basa en la idea de agrupar taxones por su similitud global (Morrone, 2001a, 2001b). Con sus métodos se agrupan los organismos que parecen ser más similares, ignorando los resultados de la evolución convergente o paralela y también creando frecuentemente grupos artificiales. En esta escuela las relaciones de similitud son expresadas en un fenograma (Wiley *et al.*, 1991) en donde el parecido global usualmente es asociado con una escala de similitud fenética y/o distancia fenética. Este método no busca reconstruir un árbol filogenético como tal y sus resultados raramente son traducidos a un sistema jerárquico; sin embargo, puede ser una guía razonable de relaciones

evolutivas y puede ofrecer una medida de distancia evolutiva o de períodos de tiempo de separación de especies (Lewin, 1997). Una de sus desventajas es que sus estimaciones pueden mezclar caracteres que se aplican a diferentes niveles de universalidad del problema examinado (Morrone, 2001a, 2001b).

La escuela cladista o de sistemática filogenética descansa en las ideas de Willi Hennig (1966, 1968) de que la clasificación natural de las especies debe reflejar el resultado de procesos evolutivos, entre los cuales destacan los procesos de la bifurcación de las especies (cladogénesis), y que, para comprender tales procesos, es esencial conocer el parentesco filogenético, es decir, las relaciones genealógicas entre organismos o grupo de organismos. Esta escuela emplea métodos empíricos para reconstruir la filogenia y principios estrictamente evolutivos para formar clasificaciones, más que basarse en la intuición o autoritarismo (Wiley *et al.*, 1991).

La cladística descansa sobre el axioma fundamental de que en la naturaleza, como resultado de la evolución, existe un orden que se manifiesta en las similitudes de los caracteres (Morrone *et al.*, 1992). En la sistemática filogenética, el concepto central es el uso de caracteres derivados o apomórficos para reconocer relaciones de ancestría común y el agrupamiento de los taxones también se basa en el principio de ancestría común (Wiley *et al.*, 1991). Estas ideas también fueron generadas por Hennig, quien consideró que la filogenia de un grupo puede inferirse a partir del estudio comparado de toda la información disponible para las especies, haciendo uso de un tipo especial de similitud que resulta de los eventos de cladogénesis: las sinapomorfías, o estados derivados

compartidos de un carácter. Esta similitud es causada por ancestría común y corresponde a un tipo de homología (Nixon y Ochoterena, 2001).

En esta escuela, las relaciones filogenéticas se presentan en árboles ramificados jerárquicamente llamados cladogramas (Lipscomb, 1998); que representan los procesos de bifurcación que han sufrido las especies o grupos taxonómicos mayores de acuerdo con Hennig (1968), quien consideró que las especies son elementos unitarios susceptibles de dividirse mediante dos procesos: el primero, cuando la especie se origina y, el segundo, cuando esta especie se divide y sus descendientes derivan en especies diferentes.

PARSIMONIA Y CRITERIOS ALTERNATIVOS

La evolución, en el sentido de la transformación, también está ligada a los procesos de especiación ya que, cuando una especie se divide, se produce a la vez un cambio o transformación en por lo menos un carácter de la especie, al menos en una de las especies descendientes, teniendo así, estados de caracteres diferentes al original (Hennig, 1968). Tomando en cuenta lo anterior, los cladogramas son construidos de tal forma que el número de cambios o transformaciones de un estado de carácter a otro es minimizado bajo el criterio de parsimonia (Lipscomb, 1998). Este criterio se aplica cuando entre dos o más hipótesis igualmente lógicas y consistentes empíricamente, se elige la que explica el dominio mediante el menor número de conjeturas (De Luna y Mishler, 1996). En cladística, este criterio consiste en evaluar todas las observaciones de manera simultánea, aceptando las agrupaciones que minimicen las hipótesis *ad hoc* (explicaciones innecesarias) para las

observaciones, es decir, acepta aquellas que contengan el mayor grado de corroboración o, en otras palabras, las más parsimoniosas (Farris, 1983; Nixon y Ochoterena, 2001).

Entre los criterios alternativos a la parsimonia para reconstruir la filogenia, principalmente en estudios que usan moléculas, se encuentran los llamados modelos-base, ya que dependen de un modelo explícito de cambios evolutivos. Estos modelos comprenden los métodos de distancia, los cuales involucran una matriz de pares comparados para estimar las distancias evolutivas entre los taxones (Lewis, 1998). Otro método es el de máxima similitud (*maximum likelihood*) (Felsenstein, 1973); este método emplea modelos evolutivos reconocidos para definir probabilidades y luego evalúa la probabilidad de las observaciones dados diferentes cladogramas, seleccionando aquel que maximice dicha probabilidad; es decir, estiman la probabilidad de los árboles dados los datos. Una de las críticas a estos métodos es que, de haber tendencias evolutivas, éstas deberían deducirse a partir del cladograma y no se deberían forzar los datos de acuerdo con ellas (Morrone, 2001a). Otra forma de inferir la filogenia es a través de los métodos bayesianos. Estos, a diferencia de los métodos anteriores, buscan los árboles que impliquen la mayor probabilidad dadas las observaciones y determinan su confianza al mismo tiempo. Se basa en la regla de Bayes para obtener la probabilidad posterior a partir de la similitud y la distribución (probabilidad anterior), es decir, es la probabilidad ajustada de las hipótesis, dados los datos. Estos métodos son factibles cuando los problemas son simples y cuando existe una fórmula analítica para la probabilidad posterior. Sin embargo, la desventaja de estos métodos es que, en la mayoría de los problemas reales, los

modelos involucran varios parámetros, para los cuales no hay fórmulas simples (Lewis, 2001).

GRUPOS MONOFILÉTICOS

En la sistemática filogenética es de gran relevancia el concepto de grupos monofiléticos. Desde que Hennig (1966) estableció las bases teóricas y metodológicas de esta escuela, quedó establecido y justificado que sólo los grupos monofiléticos deben reconocerse en una clasificación natural de los organismos, considerando como grupos no naturales a los parafiléticos y polifiléticos.

Desde entonces ha habido controversia en la definición de estos grupos ya que, al parecer, en las diferentes opiniones no existe congruencia entre los puntos de vista y entre las cosas que se comparan para delimitar cada uno de los grupos. Wiley (1981) presenta las principales definiciones de estos grupos desde dos puntos de vista: el primero, en términos de las relaciones ancestro–descendiente y, el segundo, en términos de los descendientes en relación a los taxones clasificados fuera del grupo (cuadro 2).

Cuadro 2. Definiciones de grupos monofiléticos, parafiléticos y polifiléticos de acuerdo con diferentes autores (Reproducidas de Wiley, 1981).

	Monofilético	Parafilético	Polifilético
Hennig, 1966	<p>I. Un grupo de especies descendientes de una especie única (tallo) y el cual incluye a todas las especies descendientes de este tallo de especies.</p> <p>II. Su caracterización está basada en semejanzas sinapomórficas.</p> <p>III. Un grupo de especies en el cual cada especie está más estrechamente relacionada con cada una de las otras especies que con cualquier especie que está clasificada fuera del grupo.</p>	<p>I. Un grupo de especies que no tienen un antepasado común y, por lo tanto, un punto de origen en el tiempo único a ellos en el curso real de la filogenia.</p> <p>II. Su caracterización está basada en simplisimorfias..</p>	<p>I. Por inferencia un grupo en el cual el ancestro no está incluido en el grupo.</p> <p>II. Su caracterización está basada en similitudes convergentes.</p>
Ashlock, 1971	<p>I. Un grupo cuyo ancestro común más reciente es cladísticamente un miembro del grupo.</p>	<p>I. Un grupo que no contiene todos los descendientes del ancestro común más reciente.</p>	<p>I. Un grupo cuyo ancestro común más reciente no es miembro de un grupo.</p>
Nelson, 1971	<p>I. Un grupo en el cual han sido colocadas todas las especies o grupo de especies, que se considera, son descendientes de una única especie ancestral hipotética, esto es, un sistema completo de especies de un grupo hermano.</p>	<p>I. Un sistema de grupo hermano incompleto por la falta de una especie o grupo monofilético de especies</p>	<p>I. Un sistema de grupo hermano incompleto por la falta de dos especies o grupos de especies monofiléticos, que juntos no forman un único grupo monofilético.</p>
Farris, 1974	<p>I. Un grupo que incluye un ancestro común y todos los descendientes de este.</p> <p>II. Un grupo con un único y no reversible carácter de membresía de grupo.</p>	<p>I. Un grupo que incluye un ancestro común y algunos, pero no todos sus descendientes.</p> <p>II. Un grupo con un único, pero reversible carácter de membresía de grupo.</p>	<p>I. Un grupo en el cual el ancestro común más reciente es asignado por algún otro grupo y no por el grupo en sí mismo.</p> <p>II. Un grupo cuyo carácter de membresía no es derivado sólo una vez.</p>

La definición de Hennig (1966) de grupos monofiléticos se basó principalmente en caracteres apomórficos, fundamentado en el supuesto de que estos caracteres apomórficos derivan de una sola especie original, común únicamente a las especies derivadas, y que ya presentaba esos caracteres antes de su división. Las definiciones de Ashlock (1971) y Nelson (1971), para los tres grupos, se basan principalmente en las relaciones ancestro–descendiente entre grupos de especies, sin que haya en éstas un vínculo con el tipo de caracteres que los haga relacionarse. Por otro lado, la definición de Nelson es un poco tautológica, ya que se habla de grupo monofilético como un grupo hermano completo, y los grupos parafilético y polifilético como grupos hermanos incompletos, debido a la falta precisamente de grupos monofiléticos, es decir, se entendería que son parafiléticos y polifiléticos por no ser monofiléticos.

Farris (1974), además de basar su definición en las relaciones ancestro–descendiente y con la finalidad de comparar las mismas variables, definió a estos grupos con base en la topología y la optimización sobre los cladogramas de un carácter hipotético, la variable de membresía de grupo. Esta variable se refiere a un carácter hipotético, que considera a todos los elementos de un grupo potencialmente monofilético con el mismo estado de carácter (1); si este carácter se optimiza sobre el cladograma que se está analizando y el estado de carácter derivado efectivamente sólo se presenta en el grupo en estudio y si, además, se observa que para pasar del estado ancestral al derivado hubo sólo un cambio sin regresión, entonces se puede considerar al grupo como monofilético. En un grupo parafilético, este carácter, aunque también se presenta sólo en el grupo en estudio y también en estado derivado, presenta regresión(es); mientras que en los grupos

polifiléticos se presenta más de un origen para el estado derivado. Farris está considerando así, que la optimización de la variable de membresía de grupo refleja homología para los grupos monofiléticos y homoplasia para los parafiléticos y polifiléticos.

HOMOLOGÍA Y HOMOPLASIA

El concepto de homología es fundamental para hacer cualquier reconstrucción filogenética usando caracteres (Lipscomb, 1998). Este término y su contraparte, el término analogía, fueron primeramente diferenciados por Owen en 1843 (*En: Hall, 1994*). De acuerdo con este autor, el término homología se aplica al “mismo órgano en diferentes organismos bajo cualquier variedad de formas y funciones y analogía a las partes u órgano en un organismo, las cuales o el cual tiene(n) la misma función, en otra parte u órgano de un animal diferente” (Hall, 1994).

Con la aceptación general de la evolución, el concepto de homología ha tomado un nuevo sentido (Lipscomb, 1998); así, Hennig (1968) definió a los caracteres homólogos como aquellos que pueden ser considerados como estados sucesivos de transformación de un mismo estado inicial. En otras palabras, cuando dos organismos tienen características similares porque les fueron heredadas de un ancestro común son denominadas características homólogas (u homología) (Lipscomb, 1998). Se refiere a estructuras de igual procedencia durante el desarrollo embrionario, pero que evolucionan para adaptarse a condiciones ambientales diferentes; es decir, un mismo órgano con origen embrionario común entre especies diferentes puede ser distinto en su aspecto y función de acuerdo con el tipo de adaptación requerida por la presión del ambiente. Los

órganos son homólogos porque comparten la estructura general y el origen durante el desarrollo embrionario, condición heredada de antecesores comunes entre las especies (geocities.com/anatomiacomparada/index.html).

Con la homología se pueden establecer semejanzas entre estructuras embrionales o de origen, representando así un factor importante a favor de la teoría evolutiva, ya que establece una idea clara de las relaciones de parentesco y la herencia a partir de ancestros comunes (geocities.com/anatomiacomparada/index.html). Las homologías son hipótesis que conducen a postular relaciones evolutivas, es decir, establecen el grado de parentesco que existe entre distintos organismos que derivan de un ancestro común (Raff, 1996).

Las homologías se pueden hipotetizar por medio de tres criterios: 1) Posicional, a partir de la posición de un elemento en un sistema estructural comparable (estructuras morfológicas o moleculares); 2) Estructural, a partir de la existencia de muchas características compartidas (estructuras morfológicas o moleculares) y 3) Transicional, cuando se puede demostrar un conjunto de transiciones históricas en el origen de una característica (evidencias paleontológicas, moleculares u ontogenéticas) (Patterson, 1982).

Hennig (1968) reconoció que las similitudes homólogas son de dos tipos, sinapomorfias y simplesiomorfias. En ambos casos, se trata de similitud debida a ancestría común (Nixon y Ochotorena, 2001). Las simplesiomorfias son aquellas que surgen primero en el tiempo, ya que se hallan o se infiere que se hallaban en el ancestro del grupo en

estudio y se presentan en dos o más taxones. Las sinapomorfias son aquellas que surgen a partir del estado plesiomórfico, es decir, resultan de una transformación del carácter dentro del grupo en estudio y se comparten entre dos o más taxones (Morrone, 2001a). Si tomamos en cuenta que durante el proceso de evolución hay descendencia con modificación, entonces las relaciones filogenéticas entre las especies se pueden inferir por la presencia compartida de los estados derivados de carácter, es decir, la modificación compartida o sinapomorfias (Hennig, 1968).

La analogía, a diferencia de la homología, se refiere a las semejanzas existentes entre órganos de especies distintas de acuerdo a su función o, en ciertos casos, al aspecto externo. Dos órganos pueden desempeñar una misma función pero sus estructuras no son comunes, como tampoco lo es el origen de las mismas; por lo tanto, la analogía puede servir para determinar convergencias evolutivas, flujo génico horizontal o hibridación, pero de ningún modo puede establecer relaciones de ancestría entre las especies (geocities.com/anatomiacomparada/index.html).

El término analogía está siendo complementado o reemplazado en la actualidad por el de homoplasia; el uso de estos términos varía según diferentes autores, sin que exista todavía un acuerdo al respecto. La homoplasia se presenta en tres tipos de cambios evolutivos que "mimetizan" la homología: i) Caracteres convergentes, cuando no existe una base genética común. Con la convergencia, muchas características, desde procesos celulares, hasta la estructura e historia de vida de los organismos, podrían haber aparecido repetida e independientemente bajo procesos evolutivos similares; ii) Caracteres paralelos,

cuando existe una base genética común, lejana, es decir, se llega a un mismo sitio por caminos distintos, pero a partir de un mismo origen, se trata de caracteres que se reconocen en un antecesor común pero no inmediato; iii) Caracteres revertidos, cuando la similitud se debe a una regresión al estado ancestral (Sapivak, 2001).

PASOS DE UN ANÁLISIS CLADÍSTICO

El primer paso en cualquier análisis cladístico que pretenda interpretarse como una hipótesis de filogenia es definir los terminales (Nixon y Ochoterena, 2001) es decir, los taxones que serán las unidades de estudio (Morrone, 20012a). En el análisis puede ser incluida una muestra de los taxones que incluya la diversidad del grupo principal (Stevens, 1991). Este paso es acompañado por la identificación de sinapomorfias putativas del grupo interno relativo a otros taxones; para esto se requiere de la hipótesis que uno o más de los caracteres del grupo son apomórficos (Nixon y Carpenter, 1993) y debe de ser fuertemente influenciado por las propuestas de clasificación para el grupo, las cuales representan hipótesis de monofilia.

El siguiente paso es seleccionar los caracteres (Morrone, 2001a) que potencialmente agrupen a los terminales de manera que la información contenida en los atributos sea lo más natural posible o lo más predictiva posible (Nixon y Ochoterena, 2001). Este paso corresponde al análisis de caracteres, durante el cual se formulan hipótesis de homología primaria (De Pinna, 1991), las cuales serán corroboradas o no en el siguiente paso, el cual corresponde a la formulación de hipótesis de relaciones genealógicas entre los taxones analizados (Morrone, 2001a), seleccionado una hipótesis

filogenética. Los resultados (cladogramas) pueden llevarse hacia la reevaluación de las hipótesis de homología primaria (proceso de iluminación recíproca según Hennig, 1966) o al establecimiento de propuestas de clasificación que incluyan el reconocimiento de taxa supraespecíficos monofiléticos (Nixon y Ochoterena, 2001) y, adicionalmente con la filogenia se pueden abordar otros aspectos, como la evolución de caracteres o la biogeografía (Stevens, 1991).

CONSTRUCCIÓN DE CLADOGRAMAS Y ESTRATEGIAS DE BÚSQUEDA

Existen dos formas para construir cladogramas bajo el principio de parsimonia: la Argumentación hennigiana, que es esencialmente el método descrito por Hennig (1966) y el Método de Wagner, que fue desarrollado por Kluge y Farris (1969) y Farris (1970).

La argumentación hennigiana utiliza el principio de inclusión/exclusión, considerando la información proporcionada por cada carácter (Wiley *et al.*, 1991; Lipscomb, 1998), evalúa los agrupamientos que se forman con cada uno de los caracteres apomórficos, formándose un número de subcladogramas igual al número de caracteres. Posteriormente, estos subcladogramas se combinan en un solo cladograma, tomando en cuenta que, si existe conflicto entre los agrupamientos sustentados por los caracteres, se puede obtener más de un cladograma, de los cuales, por parsimonia, se elige el de menor longitud.

Este procedimiento es simple para un reducido número de taxones; sin embargo, debido al conflicto entre los distintos caracteres, es difícil de aplicar cuando se tienen matrices grandes (Morrone, 1998a). Además, requiere una hipótesis de dirección de

cambio (polaridad) que permita utilizar la condición supuestamente derivada de cada carácter para postular los subcladogramas.

El método de Wagner construye los árboles conectando uno a uno cada terminal. Primero, se conecta el terminal con el menor número de cambios con respecto al grupo externo; después, a este primer terminal se conecta el siguiente y así sucesivamente, dependiendo del número de cambios entre cada taxón, de tal forma que cuando un terminal es agregado se minimice el número de cambios de los estados de carácter (Lipscomb, 1998). En este procedimiento, los cladogramas obtenidos son siempre más cortos que los que se generarían al azar (Goloboff, 1998).

Entre más complicado sea el grupo de datos a analizar, las probabilidades de encontrar el árbol más parsimonioso con este método se vuelven más bajas. Para esto se han desarrollado diversas estrategias de búsqueda que pretenden buscar el árbol más parsimonioso o al menos, acercarse al más parsimonioso. Entre estas estrategias se encuentran:

La búsqueda exhaustiva se basa en evaluar todas las hipótesis posibles para poder seleccionar la más parsimoniosa; sin embargo, este método es únicamente factible para un número reducido de taxones (no más de 11), ya que el número posible de árboles se incrementa potencialmente con el número de taxones (Lipscomb, 1998, Morrone 1998a).

La búsqueda de "branch and bound" se basa en la probabilidad de encontrar sólo los árboles más cortos (Morrone, 1998a). Este tipo de búsqueda inicia teniendo como base un árbol creado por el método de Wagner, para después buscar uno de la misma o menor longitud. Se inicia con un árbol formado por dos terminales, a los cuales se les van agregando los demás terminales, cada vez que estos terminales son agregados en diferentes combinaciones, se compara la longitud con el árbol inicial de Wagner; si una determinada combinación de terminales resulta en un árbol de mayor longitud que la del árbol de Wagner, la búsqueda en este punto termina y, si el árbol resultante es menor que el de Wagner, se comparan las longitudes generadas a partir de este.

La búsqueda por permutación de ramas corta ramas de los árboles de Wagner y las coloca en otras posiciones, para tratar de encontrar topologías más parsimoniosas. De este tipo de búsqueda se tienen dos alternativas, la permutación local de ramas, en la cual se mueven las ramas adyacentes a una rama interna (NNI) y la permutación global de ramas, donde los subcladogramas, que no son más que ramas grandes, se re-arreglan en diferentes combinaciones, para elegir la combinación más parsimoniosa (Lipscomb, 1998; Morrone, 1998). La permutación global, a su vez tiene una variante en donde, además de cortarse y reacomodarse las ramas (SPR), se cambia al mismo tiempo, el arreglo de los terminales (TBR).

PRUEBAS DE CONFIANZA

Existen diferentes pruebas que nos ayudan a determinar la confianza de los resultados que obtenemos en los diferentes análisis cladísticos. Entre estas pruebas se encuentran

aquellas que asignan soporte o confianza a todo el cladograma; estas pruebas utilizan procesos aleatorios, generan matrices de datos al azar y se hacen simulaciones en función de esos datos; un ejemplo de éstas es la siguiente:

La distribución de longitudes del cladograma se basa en la construcción una gráfica de distribución de frecuencias, en donde las variables son el número de cladogramas y el número de pasos de cada uno de ellos. En esta gráfica se observa qué tan cercano o alejado se encuentra el árbol más parsimonioso con respecto al promedio del universo de árboles posibles: entre más alejado esté de éste, más fuerte será la señal filogenético (Goloboff, 1991).

También entre las pruebas de confianza se encuentran aquellas que asignan soporte o confianza a cada rama del cladograma. Entre estas se encuentran:

Soporte de Bremer. En esta prueba, la confianza se mide como el número de pasos extra requeridos antes de que se pierda un clado en un árbol de consenso. Se considera que una rama está bien soportada si, después de muchos pasos agregados, la topología del cladograma se mantiene.

Bootstrap. Esta es una prueba de remoción y reemplazamiento al azar de caracteres de la matriz original, para formar una pseudo-réplica de la matriz con las mismas dimensiones que la original. El análisis remuestrea los datos, buscando en cada replicación aleatoria el (los) árbol (es) más parsimonioso (s) y por comparación con los resultados originales o por

simple porcentaje de aparición de cada clado, calcula la confianza de cada clado. Los valores de esta prueba para cualquier rama interna muestran el número de veces que la rama es recuperada después de hacer todo el procedimiento (<http://www.bioinf.org/molsys/glossaryJ.html>). Si el clado se presenta más del 50% de las replicaciones, se considera que hay apoyo para éste, teniendo desde luego más confianza mientras el valor se aproxime más al 100%.

Jackknifing. Esta prueba es semejante a la de Bootstrap, pero la diferencia es que al eliminar caracteres o taxones al azar éstos no son reemplazados (Lanyon, 1985). Dado el método de muestreo aleatorio, en esta prueba los valores de confianza se aplican a partir del 68%.

Prueba de permutación. Esta prueba cambia al azar la distribución de los estados de carácter dentro de un mismo carácter y luego analiza los cladogramas generados a partir de la nueva matriz. Si el árbol original es más corto que el 5% de los cladogramas obtenidos de las matrices aleatorizadas, se sugiere que la confianza de los datos originales es del 95% (Archie, 1989).

Remoción sucesiva de caracteres. Esta prueba que remueve sucesivamente los caracteres y todas las combinaciones de ellos, estima la confianza de los cladogramas a través del cambio mínimo de éstos, ya que cuando los caracteres son removidos pueden ocasionar la pérdida de un determinado clado en el consenso (Davis 1993). En esta prueba se puede determinar el índice de estabilidad del clado (CSI), que es el cociente

entre este mínimo número de caracteres con referencia al número de caracteres informativos del juego de datos. El CSI de un clado puede ir de 0 (ausencia en el árbol de consenso respecto del juego de datos completo) hasta 1 (todos los caracteres deben ser removidos del clado para ocasionar que se pierda).

CARACTERES

Un carácter es un atributo de un organismo, que es el producto de una secuencia genética o citogenética de características previamente existentes, o una característica de un(os) organismo(s) previamente existente(s) (Wiley, 1981) que contienen información sobre los patrones de cladogénesis de los taxa a los cuales pertenecen (Thiele, 1993). Los caracteres comprenden las partes observables o atributos de un organismo, los cuales pueden ser examinados por similitud o diferencia. Las formas alternativas de un carácter son denominadas estados de carácter (Lipscomb, 1998).

En los análisis filogenéticos, dos suposiciones básicas limitan el número de caracteres que pueden ser usados: 1) los caracteres son independientes uno de otro, es decir, el cambio en un carácter que es analizado, no debe afectar la probabilidad de cambio de ningún otro carácter, que también sea analizado (Hillis y Wiens, 2000), dado que, si los dos caracteres están relacionados lógicamente o funcionalmente, la homoplasia en uno puede implicar la homoplasia en el otro (Hawkins *et al.*, 1997) y, por lo tanto, la prueba de corroboración no sería tan estricta como fuera posible, y 2) son heredables, la variación del carácter pasa de un ancestro a los descendientes (Hillis y Wiens, 2000).

Caracteres morfológicos y moleculares

La obtención de datos moleculares y su uso en la sistemática ha ocasionado diversas controversias; una de ellas se refiere a qué tipo de evidencia, morfológica o molecular (Hillis *et al.*, 1996) es mejor para reconstruir la filogenia. En realidad, ambas fuentes de evidencia tienen sus ventajas y desventajas; lo importante es que los caracteres exhiban la variación apropiada a nuestras preguntas formuladas, que tengan una clara base genética independiente y que permitan comparar y combinar hipótesis filogenéticas derivadas de ellos (Hillis *et al.*, 1996). Por un lado, cada uno de los estudios, morfológicos y moleculares, puede contestar preguntas que no pueden ser contestadas por el otro (Hillis y Wiens, 2000) y su incorporación puede proveer mejores descripciones e interpretaciones sobre la diversidad biológica (Hillis *et al.*, 1996).

Entre las ventajas de los estudios morfológicos se encuentran: **1)** se pueden examinar un gran número de individuos representantes de cada taxón terminal, a diferencia de los estudios moleculares en donde es difícil y/o costoso tener una muestra de un gran número de individuos por taxón terminal; **2)** usando morfología, los taxones fósiles pueden ser usados como taxones terminales, los cuales, al ser incluidos en un análisis junto con taxones recientes, pueden cambiar las deducciones filogenéticas, con respecto a aquellas que sólo incluyen datos morfológicos de taxones recientes o datos moleculares (Nixon, 1996); **3)** se pueden hacer hipótesis más variables y dinámicas acerca de la evolución de los caracteres, los cuales pueden ser relacionados a factores biológicos, ecológicos o geológicos, entre otros, que han tenido que ver con la historia evolutiva de las especies; **4)** los análisis de caracteres morfológicos pueden tener un costo menor de

realización, sobre todo cuando se cuenta con una buena muestra de ejemplares en las colecciones.

Entre las ventajas de los estudios moleculares se encuentran: **1)** el número de caracteres que se obtiene puede alcanzar cifras de cientos o miles, ya que cada nucleótido, aminoácido o "gap" representa un carácter, a diferencia de los caracteres morfológicos que raramente incluyen más de un ciento de caracteres; **2)** las técnicas específicas para obtener las secuencias generalmente se realizan en menor tiempo, lo que permite además, incluir un gran número de terminales, a diferencia de los estudios morfológicos en donde la observación detallada de cada ejemplar, así como el uso de otras metodologías para la búsqueda de caracteres, como son la anatómica, morfométrica, citogenética, palinológica, entre otras, involucran mayor tiempo de realización, lo que impide en algunas ocasiones incluir sólo una cantidad limitada de terminales; **3)** la codificación de los caracteres moleculares es generalmente más objetiva que la de los caracteres morfológicos, en donde el criterio de codificación depende totalmente del punto de vista del observador.

Selección de caracteres

Diversas consideraciones acerca de las propiedades de los caracteres morfológicos se deben tomar en cuenta para tener un criterio de selección o exclusión de ellos; entre estos criterios se encuentran:

1) Variación entre los terminales. En sistemática filogenética, los caracteres ideales son aquellos que varían entre los terminales y no dentro de ellos (Thiele, 1993); sin embargo, en el mundo real es común encontrar que muchos caracteres varían dentro de estas unidades a varios niveles jerárquicos, ya sea dentro de las especies (variación intraespecífica) o entre las especies (variación interespecífica) de categorías superiores, como géneros, familias, etc. (Wiens, 2000). La primera se refiere a las diferencias existentes entre los individuos de una misma especie (Hennig, 1968) cuya edad y sexo son comparables (Wiens, 2000) y que puede ser compartida entre las especies a través de ancestría común; involucra procesos de la genética de poblaciones tales como la deriva génica y la selección (de Queiroz en: Wiens, 2000) y se refleja en la diversidad de formas o estados de carácter de un carácter en una sola especie (= carácter polimórfico). Por otro lado, la variación interespecífica se refiere a la variación entre diferentes especies, la cual no es resultado de los mismos procesos microevolutivos que dan lugar a la variación intraespecífica, sino principalmente a homoplasia o no monofilia de los taxones superiores (de Queiroz en: Wiens, 2000).

El uso de estos últimos taxa como terminales (géneros, familias etc.) requiere de codificar la variación entre las especies que constituyen estos taxones. Para tratar este tipo de variación (terminal polimórfico) se han usado diversos métodos, tales como fraccionar los terminales en unidades terminales más pequeñas invariables; excluir los caracteres variables; codificar el estado polimórfico con el estado que se presume es plesiomórfico para un grupo entero de datos (lo cual contradice las bases de la "no polaridad" a priori de los caracteres); codificarlos como faltantes y codificar todas las posibles combinaciones

para el terminal que presenta el polimorfismo. Estos métodos han dado como resultado sugerir que fraccionando los taxones superiores, usando las especies como terminales puede dar más confianza en los resultados, más que incluirlos al nivel superior o excluyendo los caracteres que varían entre ellos (Nixon y Davis, 1991)

Por otro lado, se tienen ideas contradictorias acerca de la utilidad filogenética de los caracteres polimórficos. Por un lado, al parecer hay una relación directamente proporcional entre el incremento de la homoplasia y el incremento de los niveles de variabilidad y, por el otro, parece que algunos caracteres polimórficos proporcionan información filogenéticamente útil (Wiens, 2000).

2) *Datos faltantes e inaplicables*. La falta de datos se puede deber a dos tipos de carácter o estados de carácter: los faltantes o desconocidos y los inaplicables. Los primeros resultan de la falta de información (Strong y Lipscomb, 1998), la cual se puede deber a diferentes razones, incluyendo un muestreo inadecuado o por tener especímenes pobremente preservados o fragmentados.. Los caracteres inaplicables resultan del hecho de que algunos caracteres sólo son comparables para algunos taxones y son importantes para resolver una parte del cladograma; la ausencia de los caracteres se puede deber a que éstos se presentan de una manera muy compleja en los taxones comparables, o se presentan reducidos (Strong y Lipscomb, 1998) de tal forma que se hacen incomparables (Nixon y Davis, 1991).

3) Codificación de la variación continua y cuantitativamente. El determinar qué tipo de caracteres morfológicos se deben utilizar en los análisis cladísticos ha sido motivo de confusión y controversia. Por un lado, se habla de caracteres cualitativos vs. cuantitativos y caracteres discretos vs. continuos y, por el otro, se han considerado como sinónimos continuos = cuantitativos y discretos = cualitativos (Stevens, 1991; Thiele, 1993).

Cualitativo y cuantitativo son formas de describir la variación (descriptiva y numéricamente, respectivamente) más que propiedades de la variación (Poe y Wiens, 2000). Continuo y discreto propiamente se refieren a propiedades matemáticas de un grupo de números usados como medidas de un atributo. Los caracteres continuos son aquellos en los cuales dos o más taxones tienen una distribución traslapada de valores, mientras que los discretos son aquellos en donde no hay traslapo y hay espacios entre ellos (Thiele, 1993).

Lo ideal en un análisis cladístico sería tener caracteres morfológicos que varíen de una forma discreta y representen la variación de una forma cualitativa debido a que las hipótesis de homología primaria son más fáciles de derivar; sin embargo, los caracteres no siempre se comportan de esta forma y nos encontramos con caracteres que varían de una forma continua y representan la variación de una forma cuantitativa (Poe y Wiens, 2000).

El uso de estos caracteres ha sido rechazado por alguna de las siguientes razones: **1)** se piensa que es impráctico su uso para los análisis cladísticos, **2)** se cree que la delimitación de los estados de carácter es arbitraria, **3)** que no hay un consenso sobre un

método de codificación apropiado para los datos cuantitativos, 4) que ciertos tipos de variación continua son difíciles de caracterizar objetivamente, y 5) porque la confianza filogenética es reducida en el caso de estos caracteres (Poe y Wiens, 2000).

Al respecto, diversos autores han discutido que estas objeciones no representan una razón teóricamente justificable para discriminar los caracteres métricos y sus cualidades intrínsecas, y mencionan que hay que tomar en cuenta diversas consideraciones: a) muchas de las características de los organismos varían de una manera cuantitativa (Rae, 1998); b) muchos caracteres cualitativos tienen una base fenomenológica cuantitativa, esto es, mucha terminología cualitativa esconde valores cuantitativos; c) tanto los caracteres continuos como los discretos pueden, o no, presentar patrones de variabilidad traslapada (Thiele, 1993).

Numerosos métodos han sido propuestos para codificar la variación continua de tal forma que se satisfagan los requerimientos cladísticos de independencia y discreción de los estados (Poe y Wiens, 2000). Es decir, pueden ser codificados de una forma no arbitraria por medio de pruebas de significancia estadística, procedimientos que son objetivos y repetibles y que pueden determinar la probabilidad de que dos taxones posean un estado de carácter homólogo (Rae, 1998). No obstante, estos métodos son laboriosos y raramente usados en la práctica.

4) Nivel de homoplasia. Muchos autores eligen caracteres que son conservadores o poco homoplásicos y excluyen aquellos que piensan tienen mucha homoplasia; sin embargo,

antes de realizar un análisis, determinar si un carácter es o no homoplásico depende de la percepción *a priori* que se tenga de la filogenia. Para el caso de caracteres morfológicos, se han realizado diversos estudios para identificar clases generales de caracteres o caracteres morfológicos que sean demasiado homoplásicos como para incluirlos en los estudios filogenéticos. Estos estudios han llegado a la conclusión de que estos caracteres contienen información filogenética útil y no deben ser excluidos de los análisis a menos que se desarrolle un método convincente que los identifique como homoplásicos (Poe y Wiens, 2000).

Todos estos criterios se deben tomar en cuenta y su seguimiento es importante para poder llevar a cabo alguno de los siguientes puntos: incrementar el rigor de la sistemática morfológica; examinar las propiedades de algunos tipos particulares de caracteres; comparar entre filogenias publicadas por diferentes autores; comparar los datos morfológicos con otro tipo de caracteres y comparar la evolución morfológica entre grupos taxonómicos (Poe y Wiens, 2000).

Polaridad de los caracteres

En un determinado momento en la historia de la sistemática filogenética se tenía la idea de que los estados plesiomórficos de los caracteres debían ser determinados *a priori* para que los caracteres pudieran ser útiles en los análisis filogenéticos (Hennig, 1966; Poe y Wiens, 2000). Sin embargo, si tomamos en cuenta que cuando se lleva a la práctica una interpretación evolutiva asociada al uso de la parsimonia en cladística, cada estado de carácter compartido representa una hipótesis de homología, independientemente de si el

estado es ancestral o derivado; la idea de que se requiere conocer la polaridad de los caracteres (dirección del cambio evolutivo) antes de conducir un análisis cladístico es inapropiada (Nixon y Carpenter, 1993; Nixon y Ochoterena, 2001).

Muchos métodos han sido propuestos para evaluar la polaridad evolutiva de los caracteres, es decir, si un estado de carácter es derivado (apomórfico) o ancestral (plesiomórfico) (Madisson *et al.*, 1984); entre los métodos propuestos se encuentran el método paleontológico, el método ontogenético y el método del grupo externo, siendo el último uno de los más utilizados.

Método ontogenético. Este método descansa en la idea de Häckel (1866) de que "la ontogenia recapitula la filogenia"; bajo el supuesto de que las ontogenias ancestrales son retenidas en los descendientes, es decir, los caracteres ancestrales siempre son más generales, y en el supuesto de que los caracteres derivados son agregados posteriormente, es decir, considera que los estados plesiomórficos aparecen en las etapas más tempranas del desarrollo ontogenético de los organismos, mientras que los estados apomórficos lo hacen en etapas más tardías (Mabee, 2000). La desventaja de este criterio es que es difícil tener todas las etapas de desarrollo ontogenético de todos los caracteres que se comparan entre los organismos en estudio y por lo tanto, determinar los caracteres y estados de carácter a priori es difícil. Por otro lado, no siempre se presentan todos los estados en un serie de transformación ontogenética y finalmente, no hay razón para pensar que a nivel ontogenético no puede haber homoplasia.

Método paleontológico. Este método involucra la comparación de caracteres homólogos entre especies vivientes, en fósiles jóvenes y viejos. En éste, los estados de carácter en los fósiles más viejos se consideran más primitivos que los estados de carácter presentes en los fósiles más jóvenes; sin embargo, debido a que el orden estratigráfico puede ser alterado y el muestreo es incompleto, este método no es muy utilizado (Mabee, 2000).

Estos dos métodos se caracterizan por ser directos en el sentido de que observan el desarrollo de los organismos vivientes o los fósiles y determinan qué estados de carácter son ancestrales y cuáles son derivados; esto implica que evalúan el cambio evolutivo de los caracteres *a priori*. Es decir, bajo criterios de generalidad y edad, determinan qué caracteres son plesiomórficos y cuáles apomórficos; el problema es que estas inferencias provienen de muestreos que muy seguramente están incompletos y son poco confiables, ya que debido a la propia naturaleza de sus unidades de trabajo, se hace difícil su interpretación.

Por otro lado, como ya se mencionó antes, el determinar *a priori* la polaridad de los caracteres contradice el uso de la parsimonia en los análisis cladísticos, en donde todos los estados de carácter representan hipótesis de homología primaria (que se van a poner a prueba) independientemente de su polaridad.

Método del grupo externo. Inicialmente este método se usó en un contexto similar al de los fósiles, pues se consideraba que el estado de carácter presente en el grupo externo representaba el estado ancestral. No obstante, el uso del método del grupo externo en la

actualidad tiene otra connotación. En este método, la polaridad de los caracteres involucra la comparación de los estados de carácter del grupo en estudio (grupo interno) con estados de carácter homólogos de grupos estrechamente relacionados (grupos externos) (Mabee, 2000). Dada una hipótesis filogenética (topología), la polaridad de los caracteres es considerada a *posteriori*, es decir, hasta después de haberse puesto a prueba todas nuestras hipótesis de homología primaria. Es precisamente este punto el que hace innecesario, o más aun, inaplicable, el determinar la polaridad de los caracteres *a priori*, ya que el cambio evolutivo de un carácter depende de la interacción de todos los caracteres y estados de carácter entre sí cuando éstos son puestos a prueba y depende exclusivamente de la topología del cladograma. Debe considerarse además, que una nueva colección de caracteres o taxones en el análisis puede resultar en una interpretación de un carácter muy distinta a la obtenida (Nixon y Carpenter, 1993).

El método del grupo externo fue formalizado primeramente por Watrous y Wheeler en 1981 (*en*: Madisson *et al.*, 1984), bajo el supuesto de que para un carácter dado con dos o más estados de carácter dentro del grupo interno, el estado que se presenta en el grupo relacionado (grupo externo) es el estado plesiomórfico (Madisson *et al.*, 1984, Keller, 1998). Más tarde, Nixon y Carpenter (1993) propusieron una formalización distinta para este método; en ésta, consideran que los estados plesiomórficos serán aquellos presentes en algunos integrantes del grupo interno y en los del grupo externo, mientras que los apomórficos sólo se hallarán en algunos integrantes del grupo interno. Esto supone que un estado que se encuentra en ambos grupos pudo haber sido heredado de un ancestro más antiguo que el ancestro del grupo en estudio, mientras que si se restringe

sólo al grupo en estudio, debió haber sido heredado de un ancestro más reciente (Morrone, 2001a).

Sin embargo, si tomamos en cuenta lo dicho por Nixon y Carpenter (1993) de que es posible utilizar caracteres que definan a los grupos externos y que estos caracteres son igualmente importantes que aquellos que se proponen para el grupo interno, ello significa que estos caracteres pueden pasar la prueba de homología primaria y definir clados monofiléticos entre o dentro de los grupos externos. En este caso, el estado derivado de estos caracteres se presentará en estos grupos y el estado plesiomórfico puede presentarse en algunos terminales del grupo interno; y al contrario, esto puede suponer que fue heredado más recientemente en el grupo externo y no en el interno. Todo depende de la hipótesis que se postule para cada carácter.

La formalización de Nixon y Carpenter (1993) del método del grupo externo (figura 1) consiste en seis pasos principales:

- 1) Definición del grupo interno (o diagnosis). Va acompañada por la identificación de sinapomorfías putativas del grupo interno relativas a otros taxones. Es decir, incluye las hipótesis de homología primaria que pueden o no definirse como sinapomorfías.

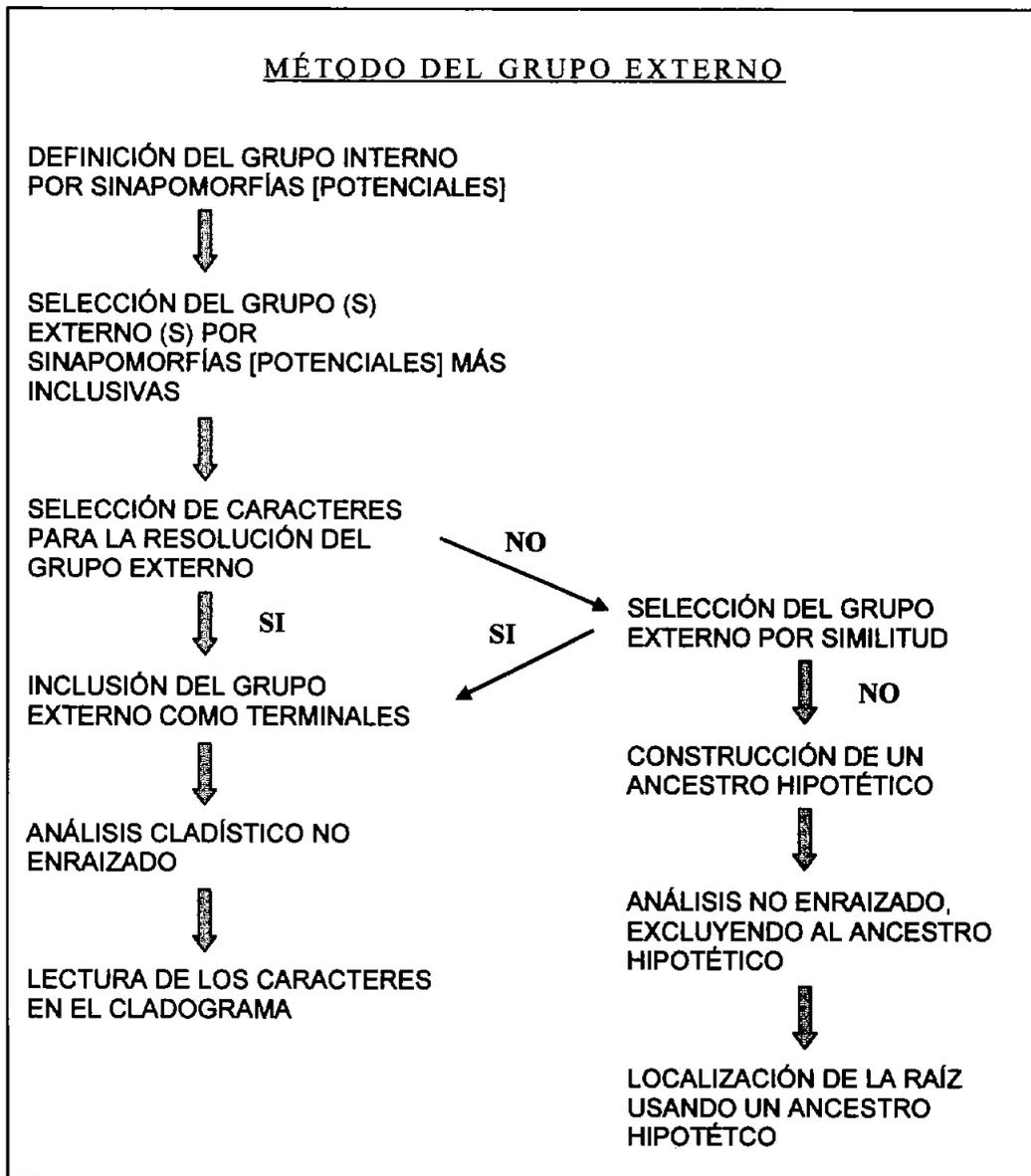


Figura 1. Formalización del método de comparación del grupo externo, traducida de Nixon y Carpenter (1993). En corchetes, correcciones al texto original.

2) Selección del grupo externo. Se hace sobre la base de posesión de sinapomorfias putativas cada vez más inclusivas, compartidas con el grupo interno. Es suficiente con que el grupo externo consista de organismos con alguna de las características alternativas del grupo interno. Si el grupo externo es un grupo hermano del grupo interno, las deducciones cladísticas pueden establecerse mejor; así mismo, entre más grupos externos se incluyan, pueden establecerse mejores inferencias.

La búsqueda de las sinapomorfias putativas inclusivas entre el grupo interno y externo para la definición de éste, nos puede dar una falsa imagen de una filogenia totalmente resuelta a *priori*. Por ejemplo, supongamos que tenemos un grupo interno A, definido por la sinapomorfía "a" y buscamos sinapomorfias putativas compartidas con tres grupos externos, en este caso B, C y D. Ahora bien, supongamos que proponemos la sinapomorfía putativa "x" entre A y B, la sinapomorfía putativa "y" entre A, B, C y la sinapomorfía putativa "z" entre A, B, C y D. Esto supone que D está incluyendo a C, B y A porque comparten el elemento "z", que C incluye a B y A porque comparten el elemento "y", y que B incluye a A porque comparten el elemento "x" (figura 2).

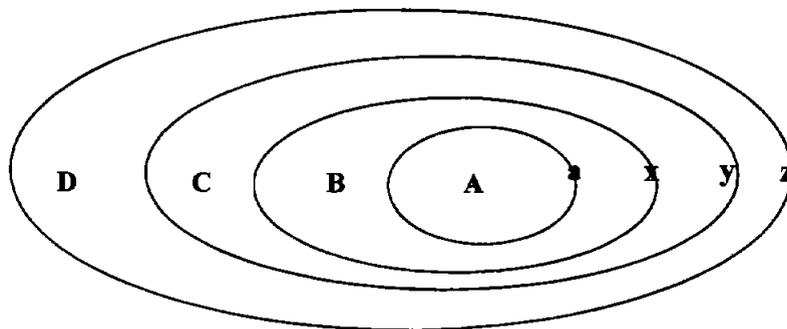


Figura 2. Diagrama representando la selección de sinapomorfias putativas cada vez más inclusivas entre el grupo interno (A) y más de un grupo externo (B-D).

Sin embargo, hay que tomar en cuenta, por un lado, que las sinapomorfías putativas que se consideren se pueden compartir entre el grupo interno y algún miembro del grupo externo, pero no necesariamente entre todos los miembros del grupo externo; es decir, una sinapomorfía putativa entre el grupo interno y externo debe de ser inclusiva entre ellos, pero esto no implica que otra sinapomorfía putativa entre el grupo interno y un segundo grupo externo se comparta de manera inclusiva con otro grupo externo, lo que nos da una imagen totalmente diferente a la anterior (figura 3a). En este caso, la selección del grupo externo funcional deberá ser arbitraria, a menos que se agregue un grupo externo que cumpla con el criterio de inclusividad propuesto por Nixon y Carpenter (1993) (figura 3b). Esto tampoco quiere decir que si las sinapomorfías putativas entre el grupo interno y los grupos externos que se propongan, se comportan como en la figura 2, la filogenia entre el grupo interno y los externos se puede resolver en este paso del método, pues en este paso de la investigación, las hipótesis son sólo de homología primaria y deben ser puestas a prueba para su corroboración dado el total de caracteres.

3) Selección de los caracteres del grupo externo. Estos caracteres son muy importantes, tanto como los caracteres del grupo interno, ya que pueden definir los grupos externos y estos a su vez, pueden afectar la posición del grupo interno relativa los grupos externos y también puede afectar la topología de las relaciones dentro del grupo interno.

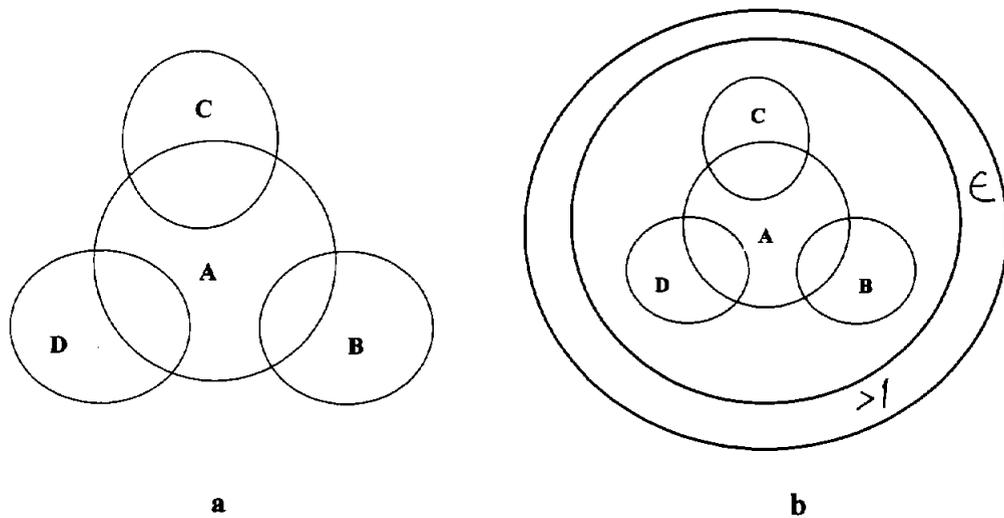


Figura 3. Diagrama representando la posible relación de un grupo interno (A) y más de un grupo externo (B-D), basada en sinapomorfias putativas.

4) Análisis de la matriz completa, incluyendo los terminales del grupo interno y externo. De esta forma se ponen a prueba todos los caracteres, lo que implica mayor rigor en la corroboración de las hipótesis de homología primaria que se propusieron para el grupo interno, las cuales si se corroboran, tendrán un mayor grado de confianza.

5) Enraizamiento del cladograma entre el grupo interno y el externo. Después de este paso, se puede visualizar si el grupo interno es monofilético, ya que si no se logra tener la raíz entre el grupo interno y todos los externos, debido a que el grupo externo se mezcla con terminales del grupo interno, significa que el grupo interno no pasó la prueba de monofilia, o no se corroboró como monofilético dados los terminales y los caracteres incluidos en el análisis.

6) Lectura de la polaridad de los caracteres directamente en el cladograma sobre el cual los caracteres han sido optimizados. Si resulta más de un cladograma, hay que hacer algún tipo de consenso, para obtener un cladograma únicamente con las ramas apoyadas en todos los árboles más cortos. Es hasta este momento donde se puede visualizar la polaridad de los caracteres, teniendo cuidado de que todas las sinapomorfías, realmente lo sean porque se han corroborado y no que sean efecto de ramas colapsadas durante el consenso.

II.2. EL GÉNERO *ANULOCAULIS* STANDL.

Anulocaulis es un género endémico de las regiones áridas de América del Norte (Spellenberg, 1993); las especies pueden crecer en diversos sustratos o estrictamente en afloramientos yesosos o de pizarras y aluvión. Tradicionalmente el género ha sido caracterizado por la siguiente combinación de caracteres: plantas herbáceas perennes, ocasionalmente anuales; tallos erectos o ascendentes, más o menos pubescentes, con bandas viscosas que rodean los entrenudos; hojas opuestas; inflorescencias umbeladas, racemosas o glomérulos axilares; brácteas pequeñas escariosas o coriáceas; perianto infundibuliforme; estambres 3-5; fruto ampliamente fusiforme, turbinado o biturbinado, glabro, 10-estriado o 10-costillado (Standley 1909, 1918; Spellenberg 1993; Turner 1993; Spellenberg y Wootten, 1999).

Spellenberg (1993) reconoció cinco especies y dos variedades; simultáneamente, Turner (1993) describió una especie más. Spellenberg y Wootten (1999) describieron una nueva variedad y redujeron a variedad una de las especies reconocida antes por Spellenberg (1993). Actualmente se reconocen cinco especies y cuatro variedades: *Anulocaulis annulatus*, *A. eriosolenus*, *A. hintoniorum*, *A. reflexus* y *A. leiosolenus* con las variedades *gypsogenus*, *howardii*, *lasianthus* y *leiosolenus*.

HISTORIA TAXONÓMICA

Las primeras especies de *Anulocaulis* se describieron dentro del género *Boerhavia*. Asa Gray (1853) describió a *B. eriosolena*, del norte de México, mientras que Emory (1858), describió *B. leiosolena*, del Paso, Texas. Heimerl (1889) incluyó estas dos especies dentro de la sección *Solenanthae*, la cual caracterizó por tener el perianto infundibuliforme con un tubo estrecho y largo y el fruto 10-estriado, sin indumento y no mucilaginoso. Heimerl remarcó que estas dos especies difieren mucho de las otras de *Boerhavia* que se caracterizan por tener el perianto campanulado o cilíndrico y el fruto por lo general 5-estriado y mucilaginoso.

Standley (1909) elevó la sección *Solenanthae* a rango genérico, nombrándolo *Anulocaulis*, incluyendo además a *B. annulata* de California, descrita en 1893 por Coville. Standley mencionó que estas especies difieren marcadamente de las típicas boerhavia y que pueden ser separadas por su apariencia general, especialmente por el grosor y largo de las hojas, la forma del perianto (el cual tiene un tubo distinguible, en lugar de ser campanulado) y por el fruto 10-costillado y de forma diferente.

Johnston (1944) describió una cuarta especie de *Anulocaulis* (*A. reflexus*) de Chihuahua y la variedad *A. leiosolenus* var. *lasianthus* de Texas, mencionando que probablemente *A. reflexus* esté estrechamente relacionada con *A. leiosolenus*, por las características del antocarpo y que la característica que más distingue a *A. reflexus* de las demás especies del género, es que el limbo y lóbulos del perianto son reflexos (lo que da

nombre a la especie), consecuentemente esto hace que los estambres sean muy largamente exertos y conspicuos. Por otro lado, este mismo autor, distingue a la variedad *lasianthus* de la variedad típica por características del perianto, principalmente porque la parte externa de los botones florales es diminutamente puberulenta, en comparación con la de la variedad *leiosolenus*, que es glabra.

Waterfall (1945) describió una quinta especie, *A. gypsogenus*, de Texas y Nuevo México. Este autor mencionó que el material en el que basó la descripción de la nueva especie había sido tratado como *A. leiosolenus*, pero que éste difería mucho porque tenía hojas muy grandes y pálidas, no glandular-papiladas y flores muy largas, en comparación con *A. leiosolenus*, la cual incluía a plantas con hojas pequeñas, no pálidas, glandular-papiladas y flores pequeñas.

Fosberg (1978) en su visión amplia de *Boerhavia*, incluyó como subgénero a *Anulocaulis*, considerando que el género tiene una combinación única de caracteres para su reconocimiento, como el hábito (herbáceas o ligeramente leñosas), tallos alargados con nudos prominentes, bandas de material mucilaginoso y viscoso entre los entrenudos, inflorescencias cimosas, delgadas y bifurcadas o raramente racemosas o espigadas, brácteas escuamiformes, libres, perianto campanulado, cilíndrico o infundibuliforme, así como la forma del antocarpo claviforme u oblongo. Diferenció a *Anulocaulis* de los demás subgéneros por tener el antocarpo no glandular, evidentemente 10-costillado, y por la presencia de las bandas glutinosas en los entrenudos.

Spellenberg (1993) realizó un estudio taxonómico de *Anulocaulis*, reconociendo cinco especies y dos variedades: *A. annulatus*, *A. eriosolenus*, *A. gypsogenus*, *A. reflexus* y *A. leiosolenus* con las variedades *leiosolenus* y *lasianthus*. Este autor comentó que las principales diferencias entre *Boerhavia* y *Anulocaulis* incluyen el hábito, las características de grosor de las hojas, la forma del perianto, la morfología del antocarpio, así como el número cromosómico, $n=24$, para *A. annulatus*, *A. eriosolenus* y *A. leiosolenus* var. *leiosolenus*, contra $n=13, 20, 22, 26$ y 27 para *Boerhavia*.

Spellenberg (1993) consideró que *Anulocaulis* se divide fácilmente en dos grupos diferenciables por la morfología del perianto y el antocarpio. El primer grupo formado por *A. annulatus* y *A. eriosolenus*, cuya distribución puede representar una separación relativamente antigua. La primera especie está restringida a las partes bajas de las elevaciones cálidas en y cerca del Valle de la Muerte, en el Desierto de Mojave en California en los condados Inyo y centro norte de San Bernardino, y *A. eriosolenus* que tiene una distribución bicéntrica en el Desierto Chihuahuense, el primer centro de distribución en la región del Big Bend en Texas y regiones adyacentes a este, en Chihuahua y el segundo en el centro y sur de Coahuila. Estas se presentan en diversos sustratos. Ambas especies son similares por tener antocarpos lisos, usualmente no mucilaginosos cuando húmedos, el perianto muy pequeño (menos de 10 mm de largo), con el tubo muy viloso. Entre estas especies, sin embargo, las diferencias en la forma del antocarpio y ornamentación (fusiforme con la superficie lisa en *A. annulatus* y turbinado 5-angulado en *A. eriosolenus*) han sido interpretadas como indicadoras de una divergencia relativamente reciente (Spellenberg, 1993).

El segundo grupo, de acuerdo con Spellenberg (1993), está formado por *Anulocaulis reflexus*, *A. leiosolenus* y *A. gypsogenus*, las cuales también se han interpretado como de una divergencia relativamente reciente. *Anulocaulis leiosolenus* se distribuye en Texas, en la región del Big Bend en Brewster y Presidio y hacia el noreste de Chihuahua y está restringida a depósitos de arcilla; *A. reflexus* se distribuye también en Texas, cerca del río Bravo, oeste del Big Bend y en Chihuahua al sur de Ojinaga, en sustratos fuertemente yesosos; mientras que *A. gypsogenus* se distribuye a lo largo del río Pecos en el suroeste de Nuevo México, apenas penetrando al oeste de Texas, en afloramientos yesosos. Estas especies están estrechamente ligadas por tener antocarpos biturbinados, fuertemente crestados y plegados, muy mucilaginosos cuando húmedos, perianto largo (10-35 mm) y el tubo no viloso.

Después del trabajo de Spellenberg, Turner (1993) describió *A. hintoniorum*, que crece restringida a un afloramiento de pizarras y aluvión en Parras, Coahuila. Esta especie se caracteriza por tener antocarpos fusiformes, lisos, no mucilaginosos, el perianto de 15-16 mm y el tubo puberulento. Considerando los grupos definidos por Spellenberg (1993), esta especie podría incluirse en el primer grupo si sólo se tomara en cuenta la presencia de indumento en el perianto y además estaría estrechamente relacionada con *A. annulatus* por la forma fusiforme del fruto; sin embargo, si se tomara en cuenta el tamaño del perianto (15-16 mm), estaría relacionada con el segundo grupo y si se tomara en cuenta el tipo de pubescencia del perianto representaría un grupo intermedio, ya que el primer grupo lo tiene viloso, el segundo lo tiene glabro y *A. hintoniorum* lo tiene puberulento.

Spellenberg y Wooten (1999) hicieron un rearrreglo taxonómico de *Anulocaulis leiosolenus*, a la que consideraron una especie fragmentada geográficamente en razas variables diferenciables. Describieron la variedad *howardii* restringida a un afloramiento yesoso de las Montañas Guadalupe en el sur de Nuevo México y redujeron a *A. gypsogenus* de Waterfall a una variedad de *A. leiosolenus*, considerando así cuatro variedades de *A. leiosolenus*. Estos autores reconocieron cinco especies para el género.

En resumen, las principales características que separan a las especies de *Anulocaulis* de acuerdo con Spellenberg (1993), Turner (1993) y Spellenberg y Wooten (1999) son de la morfología del fruto y longitud del perianto (cuadro 3) y las que separan a las variedades de *A. leiosolenus* de acuerdo con Spellenberg (1993) y Spellenberg y Wooten (1999), son las características de las hojas y pubescencia del perianto (cuadro 4).

Cuadro 3. Principales diferencias entre las especies de *Anulocaulis*, basado en Spellenberg (1993), Turner (1993) y Spellenberg y Wooten (1999).

		<i>A. annulatus</i>	<i>A. eriosolenus</i>	<i>A. hintoniorum</i>	<i>A. leiosolenus</i>	<i>A. reflexus</i>
Forma de las brácteas		Lanceoladas	Lanceoladas	Ovadas	Lanceoladas	Ampliamente lanceoladas
PERIANTO	Longitud	9-10 mm	8-9 mm	15-16 mm	19-28 mm	10 mm
	Color	Rosa pálido a casi blanco	Blanco o rosa pálido, rosa-lavanda pálido, o rosa-magenta profundo	Morado	Blanco o rosa muy pálido	Amarillo verdoso

	Limbo	Glabro 3-6 mm de ancho	Glabro, 6-11 mm de ancho	Glandular- pubescente, 10-15 mm de ancho	Glabro, 11- 25mm de ancho	Glabro, 7-8 mm de ancho
ANTOCARPO	Ornamen- tación	10 -crestado	10-nervado	10-estriado	10-crestado	10-crestado
	Forma	Ampliamente fusiforme	Turbinado	Elipsoidal o ampliamente fusiforme	Biturbinado	Biturbinado
	Longitud	3.5-6 mm	2.6-3.8 mm	5-6 mm	4.2-6.8	6.0 mm
	Mucílago cuando húmedo	Ausente	Ocasional	Ausente	Presente	Presente
Núm. de estambres	3	5	5-7	3	3	

Cuadro 4. Principales diferencias entre las variedades de *Anulocaulis leiosolenus*, basado en Spellenberg y Wooten (1999)

		<i>gypsogenus</i>	<i>howardii</i>	<i>lasianthus</i>	<i>leiosolenus</i>
Hojas: color y derivados epidérmicos		Verde azulado pálido, glaucas, lisas, gris pálido o blanquecinas cuando secas	Verde azulado, semi-glaucas, pocos tubérculos cónicos alargados; verde grisáceas cuando secas	Verdes, semiglaucas, muchos tubérculos cónicos; verde opaco cuando secas	Verdes, no específicamente glaucas, muchos tubérculos cónicos; verde opaco cuando secas
Perianto	Color	Blanco a rosa muy pálido	Blanco a rosa pálido	Rosa profundo	Rosa pálido a rosa
	Pubescencia	Ausente	Ausente	Diminutos tricomas en la punta de los botones	Diminutos tricomas en la punta de los botones
Antocarpio: longitud de las crestas		0.8-1.2 mm	0.2-0.9 mm	0.2-0.6 mm	0.2-0.6 mm

CLASIFICACIÓN SUPRAGENÉRICA

Dentro de los esquemas de clasificación que se han propuesto para Nyctaginaceae, la posición de *Anulocaulis* ha variado de acuerdo con su historia taxonómica (cuadro 5). Siguiendo el esquema de clasificación más reciente propuesto por Bittrich y Kühn (1993), el género se encuentra dentro de la tribu Nyctagineae, subtribu Boerhaviinae. La tribu se caracteriza por ser hierbas, subarbustos, arbustos o lianas; hojas opuestas a verticiladas; flores bisexuales; estilo filiforme o clavado, estigma capitado, papiloso, fimbriado o penicilado; antocarpio presente; embrión curvado, en forma de herradura o raramente recto, cotiledones usualmente dos; polen pantoporado de 25-35 ó (65-) 100-200 μm de diámetro. La subtribu Boerhaviinae, que además incluye a *Boerhavia*, *Commicarpus*, *Cyphomeris*, *Caribea*, *Acleisanthes*, *Selinocarpus* y *Okenia*, se caracteriza por ser hierbas anuales o perennes o arbustos bajos; inflorescencias parciales o flores no involucradas; flores frecuentemente provistas con 1-3 bracteolas pequeñas; estigma finamente papiloso; polen pantoporado con poros de 100-200 μm de diámetro.

En este trabajo se sigue precisamente la clasificación más reciente de acuerdo con Bittrich y Kühn (1993); estos autores son menos conservadores, ya que no reconocen una subtribu con tantos géneros como la que reconocen Standley (1909) y Heimerl (1934). Basándose en este último autor, Bittrich y Kühn (1993) dividen los géneros de la subtribu Boerhaviinae en las subtribus Boerhaviinae y Nyctagininae, diferenciándolas por las características de las brácteas, inconspicuas y libres, contra conspicuas y unidas, respectivamente. Incluyen además, una clave de identificación de los géneros reconocidos

de Nyctaginaceae y una diagnosis para estos géneros en donde incluyen datos morfológicos y palinológicos.

Cuadro 5. Posición de *Anulocaulis* en la clasificación de Nyctaginaceae de acuerdo con diversos autores.

Heimerl (1889)	Standley (1918)	Heimerl (1934)	Bittrich y Kühn (1993)
Tribu Pisonieae Tribu Boldoeae Tribu Mirabileae	Tribu Pisonieae Tribu Salpiantheae Tribu Mirabileae	Tribu Pisonieae Tribu Boldoeae Tribu Mirabileae	Tribu Pisonieae Tribu Boldoeae Tribu Nyctagineae
Subtribu Boerhaviinae		Subtribu Boerhaviinae	Subtribu Boerhaviinae
<i>Boerhavia</i> Secc. <i>Adenophorae</i> Secc. <i>Solenanthae</i> Secc. <i>Senckenbergia</i> Secc. <i>Pterocarpon</i> Secc. <i>Micranthae</i>	<i>Boerhavia</i> <i>Commicarpus</i> <i>Anulocaulis</i> <i>Cyphomeris</i> <i>Okenia</i> <i>Acleisanthes</i> <i>Selinocarpus</i> <i>Mirabilis</i> <i>Quamoclidion</i> <i>Allionia</i> <i>Cuscatlandia</i> <i>Nyctaginea</i> <i>Hermidium</i> <i>Ammocodon</i> <i>Wedeliellia</i> <i>Allioniella</i> <i>Hesperonia</i>	<i>Boerhavia</i> <i>Commicarpus</i> <i>Anulocaulis</i> <i>Cyphomeris</i> <i>Okenia</i> <i>Acleisanthes</i> <i>Selinocarpus</i> <i>Mirabilis</i> <i>Quamoclidion</i> <i>Allionia</i> <i>Cuscatlandia</i> <i>Nyctaginea</i> <i>Hermidium</i>	<i>Boerhavia</i> <i>Commicarpus</i> <i>Anulocaulis</i> <i>Cyphomeris</i> <i>Okenia</i> <i>Acleisanthes</i> <i>Selinocarpus</i> <i>Caribea</i>
Subtribu Bougainvilleinae Subtribu Abroniinae Subtribu Colignoniinae	Tribu Bougainvilleae Tribu Abronieae Tribu Colignonieae	Subtribu Phaeoptilinae Subtribu Bougainvilleinae Subtribu Abroiinae Tribu Colignonieae	Subtribu Nyctaginiinae Subtribu Coligniniinae Subtribu Phaeoptilinae Tribu Bougainvilleae Tribu Abronieae
Tribu Leucastereae		Tribu Leucastereae	Tribu Leucastereae

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT

Anulocaulis se distribuye del sur de Estados Unidos al norte de México. Su área de distribución incluye la zona desértica de los estados de California, Nevada, Arizona, Nuevo México y Texas en Estados Unidos y los estados de Chihuahua y Coahuila en México (figura 4). Su distribución no es continua; las especies se distribuyen claramente en dos de los principales desiertos de América del Norte, el desierto de Mojave (sur de California y Nevada) y el Desierto Chihuahuense (centro sur de Nuevo México, oeste de Texas, Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, parte de Tamaulipas, Durango, Zacatecas y San Luis Potosí). El género se desarrolla principalmente en matorral xerófilo, aunque ha sido reportado en pastizal halófilo; se le puede encontrar desde unos cuantos metros sobre el nivel del mar (1.2 m) hasta los 2600 m de altitud, siendo *A. annulatus* la especie que se puede encontrar a menor altitud y *A. eriosolenus* a mayor; esta última especie es la que tiene el intervalo de variación altitudinal más amplio entre el valor más bajo y el más alto (ca. 2020 m); por el contrario, *A. hintoniorum* presenta el menor intervalo de variación (ca. 100 m). *A. leiosoelnus* var. *gypsogenus* puede considerarse gipsófila estricta ya que sólo crece sobre suelo yesoso; mientras que *A. eriosolenus*, *A. reflexus*, *A. leiosolenus* var. *lasianthus*, var. *howardii* y var. *leiosolenus*, pueden considerarse gipsófilas facultativas ya que crecen en suelos yesoso-arcillosos, arcillosos, yesosos, calcáreos o calizos y por otro lado, *A. hintoniorum* y *A. annulatus* crecen estrictamente en suelos arcillosos. *A. annulatus* y *A. leiosolenus* var. *howardii* son microendémicas, la primera en la Sierra de Parras, Coahuila y la segunda en las Montañas Guadalupe, en Nuevo México.

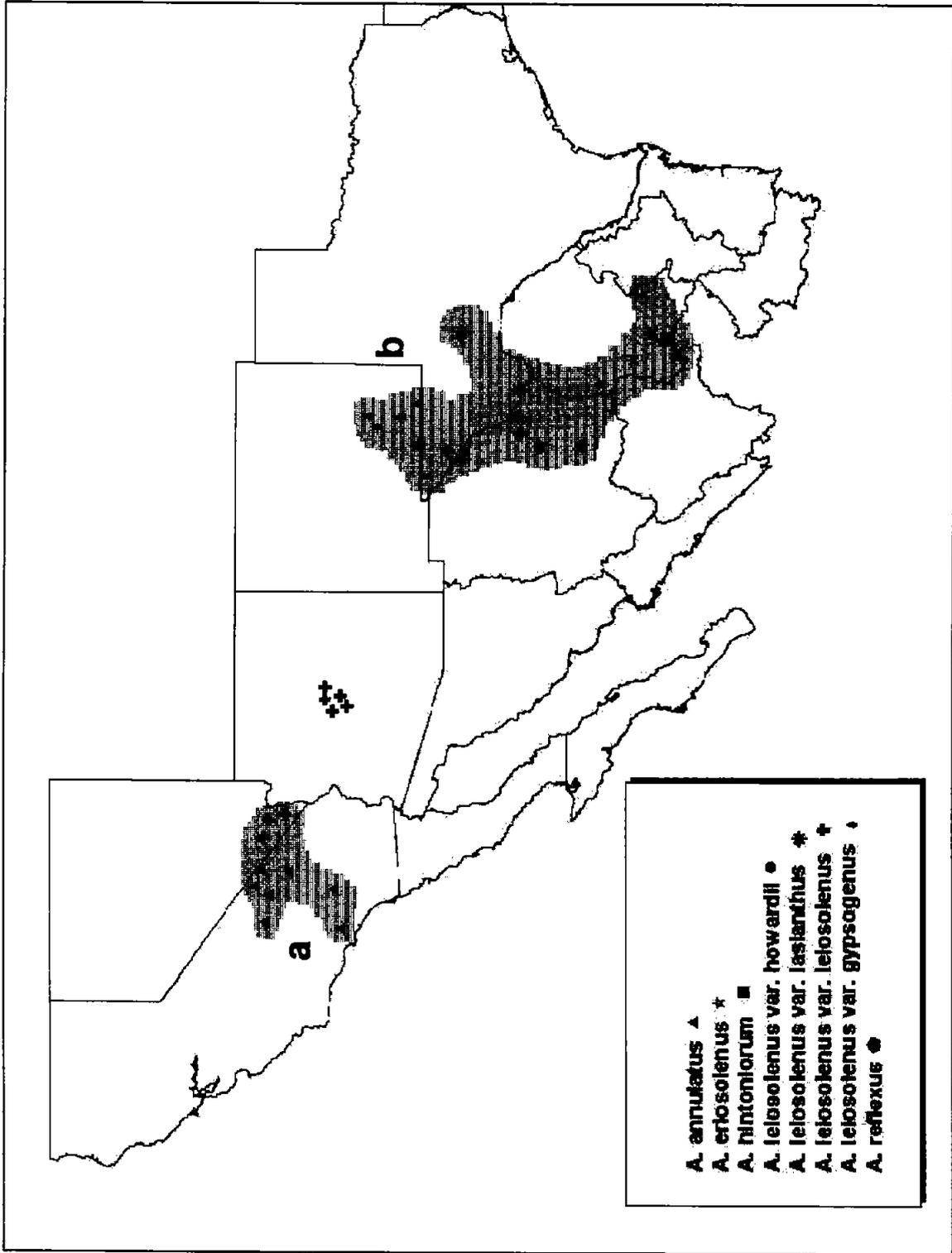


Figura 4. Distribución general de *Amulocaulis*, en la cual se observan los dos principales centros de distribución , a) Desierto de Mojave, b) Desierto Chihuahuense. Los puntos en el centro de Arizona, se incluyen dentro del Desierto de la Gran Cuenca, de acuerdo Phillips y Wentworth (2000).

III. OBJETIVOS

- ❖ Poner a prueba la monofilia de *Anulocaulis*.
- ❖ Buscar nuevos caracteres de evidencia taxonómica y plantear hipótesis primarias de homología.
- ❖ Investigar las relaciones filogenéticas entre las especies de *Anulocaulis* y sugerir las relaciones del género con otros taxones.
- ❖ Estudiar la evolución de algunos caracteres morfológicos.

IV. MATERIALES Y MÉTODO

Selección de terminales.

En este trabajo, se incluyeron en total 19 terminales (cuadro 6), los cuales se distinguieron de la siguiente forma:

Grupo interno

De la información obtenida sobre *Anulocaulis* (Standley, 1909, 1918; Spellenberg, 1993, 2003), y tomando en cuenta los pasos del análisis cladístico mencionados en la sección anterior y figura 1, se consideró que el género *Anulocaulis* incluye a aquellos taxa que presentan las siguientes sinapomorfias potenciales: tallos engrosados con anillos mucilaginosos muy evidentes en el tallo; raíces tuberosas; hojas coriáceas con el margen crenulado o dentado arregladas en la base del tallo y antocarpos turbinados, biturbinados

o ampliamente fusiformes con crestas ecuatoriales o vestigios de éstas. El género incluye a las cinco especies y dos variedades reconocidas por Spellenberg (1993) en su revisión del género (*Anulocaulis annulatus*, *A. eriosolenus*, *A. reflexus*, *A. gypsogenus* y *A. leiosolenus* var. *leiosolenus* y var. *lasianthus*); además de la especie descrita posteriormente por Turner (1993) (*A. hintoniorum*) y la nueva variedad y la especie reducida a variedad por Spellenberg y Wooten (1999) (*A. leiosolenus* var. *howardii* y var. *gypsogenus*, respectivamente). Las variedades de *Anulocaulis leiosolenus* fueron consideradas cada una como un terminal, tomando en cuenta las observaciones de Spellenberg y Wooten (1999), de que *A. leiosolenus* es una especie fragmentada geográficamente y que las variedades son razas diferenciables.

Grupo externo

Géneros: Siguiendo la figura 1, se seleccionó el grupo externo por sinapomorfías más inclusivas; en este caso, se consideraron los géneros que ya se han sugerido como estrechamente relacionados con *Anulocaulis*, estos son *Boerhavia*, *Commicarpus* y *Cyphomeris*, los cuales de acuerdo con Fosberg (1978), están relacionados por ser herbáceas o ligeramente leñosas, inflorescencias cimosas, delgadas y bifurcadas o raramente racemosas o espigadas, brácteas escuamiformes y libres, perianto campanulado, cilíndrico o infundibuliforme y antocarpos clavados u oblongos; en este caso, estos caracteres se consideraron como sinapomorfías potenciales.

Como se puede observar en la tabla 5, de acuerdo con Bittrich y Kühn (1993), *Anulocaulis*, además de estar relacionado con *Boerhavia*, *Commicarpus* y *Cyphomeris*, también lo está con *Caribea*, *Acleisanthes*, *Selinocarpus* y *Okenia* como parte la misma subtribu; sin embargo, éstos géneros no se consideraron como parte de los grupos externos por no tener la combinación de características que definió Fosberg (1978) para lo que se podría llamar el "complejo *Boerhavia*". De esta forma, tenemos que *Caribaea* son plantas subarborescentes, sin anillos mucilaginosos, las flores son solitarias y los antocarpos son subglobosos (Bittrich y Kühn, 1993). *Acleisanthes* y *Selinocarpus* que actualmente son reconocidos como un sólo género (*Acleisanthes*), de acuerdo con Levin (2002), son plantas herbáceas o leñosas subarborescentes, con tallos elongados, pero no tiene nudos prominentes, no presenta anillos mucilaginosos y aunque las flores pueden estar arregladas en cimas de pocas flores, éstas pueden ser solitarias o estar arregladas en agrupamientos umbelados y los antocarpos son oblongos o elipsoides (Levin, 2002; Spellenberg, 2003). *Okenia* aunque son plantas herbáceas, los tallos son muy delgados y sin nudos prominentes, no tiene anillos mucilaginosos, las brácteas son lanceoladas, tiene flores solitarias y los antocarpos son más o menos cilíndricos (Fay, 1980; Bittrich y Kühn, 1993).

Fuera de esta subtribu, otros géneros que hubieran podido postularse como relacionados a *Anulocaulis* por presentar algunas de las características que han definido a *Anulocaulis* o "al complejo *Boerhavia*" son *Abronia* y *Nyctaginea*, ya que ambos incluyen hierbas anuales o perennes, con brácteas libres y antocarpos turbinados, biturbinados ó fusiformes (sólo turbinados en el caso de *Nyctaginea*). Sin embargo, se descartaron porque las flores se arreglan en agrupamientos capitados, en ninguno de los dos géneros

se han descrito anillos mucilaginosos, las brácteas son muy evidentes y además, *Abronia* presenta estigmas lineares y los frutos además pueden ser rómbicos, cordados u obdeltados.

Especies: Las especies de los géneros relacionados a *Anulocaulis* se seleccionaron de acuerdo a diferentes criterios. De *Commicarpus*, que tiene 25-30 especies sin una clasificación infragenérica, se seleccionaron cuatro especies, dos americanas (*C. scandens* y *C. brandegeei*) y dos del Viejo Mundo (*C. arabicus* y *C. plumbagineus*), que además estuvieron bien representadas por ejemplares de herbario.

De *Boerhavia*, en el que se consideran cerca de 40 especies, clasificadas por Fosberg (1978) en cuatro secciones, se seleccionó una especie por sección, que además estuvieran bien representadas por ejemplares de herbario, las especies seleccionadas fueron: *B. coccinea* (secc. *Boerhavia*), *B. gracillima* (secc. *Singuliflorae*), *B. erecta* (secc. *Pterocarpon*) y *B. spicata* (secc. *Spicatae*).

De *Cyphomeris* se consideraron las dos especies del género, *C. crassifolia* y *C. gypsophiloides*.

Grupo externo funcional: Se consideró una especie que no presenta la combinación de caracteres que han definido a *Anulocaulis* y a los grupos relacionados a éste, en este caso a *Mirabilis glabrifolia* que, de acuerdo con Bittrich y Kühn (1993), forma parte de la subtribu Nyctaginae, tribu Nyctagineae. Ésta se caracteriza por ser hierbas anuales, con la

inflorescencia siempre reducida a una sola flor, involucros peciolados, formados por 5 brácteas papiráceas unidas, estigma penicilado y fruto obovoide.

Tabla 6. Terminales del grupo interno y externo incluidos en este estudio y su distribución.

Terminal	Distribución
Grupo interno	
<i>Anulocaulis annulatus</i>	California, en los condados Inyo y San Bernardino (Spellenberg, 1993).
<i>A. eriosolenus</i>	Texas, en el Big Bend y regiones adyacentes en Chihuahua y Coahuila (Spellenberg, 1993).
<i>A. hintoniorum</i>	Coahuila, en la Sierra de Parras (Turner, 1993).
<i>A. leiosolenus</i> var. <i>leiosolenus</i>	Texas, Nuevo México y Chihuahua (Spellenberg, 1993).
<i>A. leiosolenus</i> var. <i>lasianthus</i>	Texas, en los condados Brewster y Presidio y regiones adyacentes en Chihuahua (Spellenberg, 1993).
<i>A. leiosolenus</i> var. <i>gypsogenus</i>	Nuevo México en el río Pecos y Texas (Spellenberg, 1993).
<i>A. leiosolenus</i> var. <i>howardii</i>	Nuevo México en las Montañas Guadalupe (Spellenberg y Wooten, 1999)
<i>A. reflexus</i>	Texas, en el condado Jeff Davis, región del Big Bend y en el condado Presidio y en regiones adyacentes en Chihuahua en el municipio Ojinaga (Spellenberg, 1993).
Grupo externo	
<i>Commicarpus arabicus</i>	República Árabe de Yemen (Meikle, 1978)
<i>C. brandegeei</i>	Baja California (Harriman, 1999).
<i>C. plumbagineus</i>	España, Palestina, Arabia, Senegal, Nigeria, Chad, Ruanda, Burundi, Zaire, Camerún, Sudán, Eritrea, Etiopía, Somalia, Uganda, Kenya, Tanzania, Mozambique, Malawi, Zambia, Rhodesia, Botswana, Angola, Madagascar, suroeste y sur de África (Meikle, 1978).
<i>C. scandens</i>	Texas y Arizona, en casi todo México y casi todas las Indias Occidentales, Bahamas, Guatemala, Venezuela y de Colombia a Perú (Standley, 1918; Harriman, 1999).
<i>Cyphomeris crassifolia</i>	Sur de Nuevo México y oeste de Texas hasta el sur de México (Mahrt y Spellenberg, 1995).
<i>C. gypsophiloides</i>	Texas, Nuevo León y Tamaulipas (Mahrt y Spellenberg, 1995).
<i>Boerhavia coccinea</i>	Regiones tropicales y subtropicales de América; desde el sur de Estados Unidos hasta Argentina y Perú, Eurasia, África y Australia (Fay, 1980; Spellenberg (2003).
<i>B. erecta</i>	Sur de Estados Unidos, Antillas a Argentina y Perú; naturalizada en el Viejo Mundo (Fay, 1980)
<i>B. gracillima</i>	Arizona, Nuevo México y de Texas al sur de México (Spellenberg, 2003)

<i>B. spicata</i>	Arizona, Nuevo México, Texas y México (Spellenberg, 2003)
<i>Mirabilis glabrifolia</i>	suroeste de Estados Unidos hasta Oaxaca (Calderón de Rzedowski, 2001)

Caracteres

Los caracteres que se estudiaron fueron morfológicos, tanto vegetativos como reproductivos; también se comparó el número cromosómico y se estudiaron caracteres polínicos. Se definieron los caracteres y sus respectivos estados de carácter. Sólo se incluyeron caracteres discretos, que fueron codificados como binarios y multiestado; estos últimos se consideraron no aditivos, debido a que no hay información previa sobre la evolución de estos caracteres que indique una mejor codificación como aditivos; excepto el número cromosómico..

Trabajo de herbario

Se separaron los ejemplares depositados en el Herbario Nacional, **MEXU** (Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México) de *Anulocaulis* y de casi todos los terminales incluidos en este estudio. Se obtuvieron ejemplares en préstamo de los herbarios: **ARIZ** (University of Arizona); **ASU** (Herbarium, Botany Department, Arizona State University); **BM** (Herbarium, Botany Department, The Natural History Museum, London); **CAS** (Herbarium, Botany Department, California Academy of Sciences); **ENCB** (Herbario, Departamento de Botánica, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional); **GH** (Harvard University Herbaria); **K** (Herbarium, Royal Botanical Gardens, Kew); **LL** (C. L. Lundell Herbarium, Plant Resources Center, Botany Department, University of Texas), **NMC** (Herbarium, Biology

Department, New Mexico State University); NY (Herbarium, New York Botanical Garden); TEX (Herbarium, Plant Resources Center, Botany Department, University of Texas) y US (United States National Herbarium, Botany Department, Smithsonian Institution).

Trabajo de laboratorio

Se separó polen de algunos ejemplares de herbario representativos de los terminales para los que no había información previa palinológica (*Anulocaulis hintoniorum*, *A. reflexus*, *Boerhavia gracillima*, *Commicarpus arabicus* y *C. plumbagineus*); a las muestras obtenidas se les realizó la técnica de acetólisis, modificada de acuerdo a Nowicke (1970) y Ludlow *et al.* (1983) para la familia Nyctaginaceae. Se realizaron preparaciones montadas en gelatina glicerizada, que después fueron observadas en microscopio de luz. Los caracteres palinológicos obtenidos se compararon con los datos bibliográficos de los terminales restantes, evaluando su utilidad filogenética potencial.

Trabajo de campo

Se realizaron dos viajes de recolección botánica a los estados de Coahuila, Chihuahua y Durango, en septiembre de 2002 y octubre de 2003. En el primer viaje se pudieron recolectar ejemplares de *Anulocaulis eriosolenus*, *A. reflexus*, *Boerhavia gracillima*, *B. erecta*, *B. coccinea*, *Cyhpomeris gypsophiloides* y *C. crassifolia*. El segundo viaje se hizo enfocado principalmente a la recolecta de *Anulocaulis hintoniorum*, de la cual sólo se tenían dos ejemplares de herbario, ambos sin fruto.

Del material recolectado se hicieron ejemplares de herbario y en algunos casos se fijaron botones florales, flores y frutos en Farmer (alcohol absoluto-ácido acético 3:1) para

complementar las observaciones. Se tomaron datos de colecta, localidad, hábitat y suelo, entre otros.

Recopilación bibliográfica

Se buscó y recopiló información disponible de *Anulocaulis* y de los demás taxones incluidos en este estudio. También se buscó y recopiló información sobre métodos en sistemática filogenética.

Análisis filogenético

Se construyó una matriz de datos mediante el programa Winclada (Nixon, 2000). Los caracteres fueron analizados mediante el criterio de máxima parsimonia. La búsqueda de los árboles más cortos fue conducida usando NONA (Goloboff, 1999). Un total de 10 000 secuencias de adición al azar fueron sometidas a TBR (mult* max*) reteniendo 50 árboles. Estas secuencias fueron conducidas en grupos de 1000, reteniendo 50 000 árboles en la memoria (diez veces: h/50 mu*1000 h50000 max*). Los resultados se visualizaron en Winclada (Nixon, 2000). En los árboles recolectados de todos los análisis, se colapsaron las ramas con soporte ambiguo y se seleccionaron y eliminaron los árboles idénticos y los subóptimos. De los árboles resultantes, se hizo un consenso, en el cual sólo se muestran los caracteres optimizados no ambiguamente en todos los árboles más parsimoniosos; esto se hizo aplicando el comando "apo[" de NONA (Goloboff, 1999) visualizando los resultados en Word.

Adicionalmente se hizo un análisis de remoción de caracteres (Davis, 1993) modificado que se utilizó como una herramienta para ver la influencia de la remoción secuencial de cada uno de los caracteres en la topología del cladograma (Luna y Ochotorena, 2004). Este análisis fue conducido en Winclada (Nixon 2002) con TBR sobre 100 réplicas reteniendo 20 árboles y seguido por TBR múltiple, reteniendo 5000 árboles en memoria, para cada resultante de la remoción de cada uno de los caracteres (33 caracteres: 33 matrices). El resultado fueron 33 árboles de consenso que se compararon con los árboles más parsimoniosos y con el árbol de consenso, resultado de los árboles más parsimoniosos usando la matriz original.

Sinopsis taxonómica

Las sinopsis taxonómicas para cada especie y variedades de *Anulocaulis* se obtuvieron depurando el formato de salida de Winclada (Nixon 2000). Con estos datos, también se realizó la diagnosis genérica y la clave de identificación para las especies y variedades de *Anulocaulis leiosolenus*. Debido a que los caracteres sinópticos de las variedades de *Anulocaulis leiosolenus* se incluyen dentro de la diagnosis depurada de la especie, los caracteres para diferenciarlas se tomaron de la información morfológica generada.

Para cada una de las especies y variedades se resumió la información sobre la distribución, hábitat, floración y/o fructificación, la cual fue obtenida de los ejemplares de herbario y de los datos obtenidos de las salidas de campo. Se presentan los datos de los ejemplares examinados; en caso de no presentar número de colecta, se presenta la fecha de colecta o número de registro del herbario correspondiente.

V. RESULTADOS

MORFOLOGÍA

RAÍZ

Las raíces en *Anulocaulis* son por lo general perennes, ya que se observan muy gruesas, tuberosas y con leño evidente como en *A. hintoniorum* y *A. reflexus*, o no tan gruesas ni tuberosas pero con leño evidente como en *A. annulatus* o los ejemplares perennes de *A. eriosolenus*. En esta última especie, hay ejemplares con raíces muy delgadas sin leño evidente que fueron consideradas anuales. Reed (1979) y Bittrich y Kühn (1993) describieron a *A. eriosolenus* como bianual; sin embargo, en los ejemplares observados durante este estudio no se pudo distinguir este tiempo de vida, por lo que no fue considerado. Spellenberg (1993, 2003) describió las raíces de *Anulocaulis* como delgadas y esponjosas o masivas y leñosas tuberosas. En este trabajo consideramos que las primeras corresponden a las descritas para *A. annulatus* y las segundas como las presentes en *A. reflexus* y *A. hintoniorum*; sin embargo, la esponjosidad a veces no es muy evidente, sobre todo en las especies que, aunque son perennes, las raíces van de gruesas a delgadas, como en *A. leiosolenus*. *Cyphomeris*, las especies incluidas de *Commicarpus* y las dos especies de *Boerhavia*, son perennes, pero nunca llegan a presentar raíces tuberosas como las de los ejemplares de *Anulocaulis*. Las especies anuales de *Boerhavia* (*B. erecta* y *B. spicata*), presentan las raíces delgadas y sin leño.

TALLO

Hábito y aspecto. En *Anulocaulis* el hábito es herbáceo. Todas las especies tienen tallos erectos a ascendentes, frecuentemente con uno o pocos ejes principales muy cortos; aunque el género presenta los tallos más gruesos y con los nudos más prominentes, en comparación con los demás terminales incluidos en este estudio, también presenta tallos muy delgados con nudos poco prominentes, pasando gradualmente de una forma a otra.

Indumento. Casi todas las especies de *Anulocaulis* se caracterizan por carecer de indumento, es decir carece de tricomas, excepto *Anulocaulis hintoniorum*, que tiene el tallo puberulento a pubescente y *A. annulatus* que puede tener el tallo glabro o escasamente puberulento. Ambos tipos de pubescencia se caracterizan por tener tricomas en forma de pelos finos, cortos y suaves; se diferencian porque el término puberulento se refiere a tricomas mucho más cortos, definiéndose también como diminutamente pubescente.

Color. Se observó que entre las especies de *Anulocaulis*, a veces el color del tallo se puede definir como verde grisáceo, café verdoso, café oscuro y café claro; sin embargo, todos estos colores varían entre casi todos los terminales del género siendo, en ocasiones difícil de determinar el verdadero color. Sólo en *Anulocaulis leiosolenus* var. *gypsogenus* el color es constante, siempre verde grisáceo. En *Anulocaulis hintoniorum*, aunque siempre se observa el color del tallo morado rojizo, se observó que este se debe a los anillos mucilaginosos que cubren casi en su totalidad al tallo, siendo difícil determinar el color en las partes no mucilaginosas.

Anillos mucilaginosos. Estas estructuras, que también han sido llamadas bandas glutinosas, son muy evidentes en *Anulocaulis*; de hecho, de esta característica deriva el nombre del género (*annulus*: anillo; *caulis*: tallo). Estas estructuras pueden definirse como aquellas que contienen mucílago (sustancias relacionadas con las gomas, que en combinación con el agua se vuelven viscosas o gelatinosas) o aquellas que poseen sus cualidades (Font Quer, 1977). Se presentan como zonas en los entrenudos de diferente color al tallo, evidentemente viscosas y pegajosas, que forman anillos irregulares. Estas estructuras también se presentan en las dos especies de *Cyphomeris*, en *Boerhavia erecta* y en *B. spicata*.

HOJA

Forma. La forma de la hoja, es una característica muy variable no sólo en *Anulocaulis*, sino en un gran número de géneros de Nyctaginaceae. En *Anulocaulis*, todas las especies tienen hojas ovadas a ampliamente ovadas, presentando variación intraespecífica que da lugar a una gran diversidad de formas, excepto en *A. leiosolenus* var. *lasianthus*, que sólo presenta hojas ampliamente ovadas. En los otros taxones, se presentan hojas oblongo elípticas en *A. annulatus*, *A. eriosolenus* y *A. leiosolenus* var. *leiosolenus*; reniformes en *A. leiosolenus* var. *gypsogenus*, var. *howardii*, var. *leiosolenus* y *A. reflexus* y circulares en *A. leiosolenus* var. *howardii*, var. *gypsogenus* y *A. reflexus*.

Los demás terminales incluidos en este estudio, también presentan mucha variación intraespecífica, excepto *Commicarpus arabicus* que sólo tiene hojas deltoideas. Los otros taxones pueden tener dos o más de las siguientes formas: lineares, lanceoladas, ovadas, ampliamente ovadas, deltoideas, elípticas o romboideas.

Margen de la lámina. Reed (1979) describió el margen de las hojas de *Anulocaulis* como glandular dentado o denticulado y Spellenberg (1993, 2003) lo describió como glandular denticulado o crenulado. En este estudio se consideró sólo el término crenulado para describir el margen de las hojas de las especies de *Anulocaulis*; éste se refiere, de acuerdo con Sousa y Zárate (1988), al margen ondeado que está someramente dentado, con dientes curvos u obtusos. Este término, además de incluir al margen dentado, describe mejor el carácter observado. El término glandular denticulado tampoco se tomó en cuenta, por un lado, porque también implica la presencia de dientes y por el otro, porque las glándulas a las que se refiere, se consideraron en general dentro de los derivados epidérmicos de las hojas y que a veces cubren todo el margen de una forma variable.

En los otros terminales incluidos en este estudio, el margen sinuado se caracteriza por tener senos poco profundos y el undulado por tenerlos más pronunciados, en este caso, encontrándose estados intermedios entre el estado sinuado y el undulado.

Textura. Las hojas de *Anulocaulis* se distinguen por ser coriáceas, o sea, con textura similar a la del cuero y se refiere a las hojas que son resistentes pero flexibles.

Derivados epidérmicos. En la superficie de las hojas de *Anulocaulis* se presentan derivados epidérmicos que han sido descritos por Spellenberg (1993), Spellenberg y Wooten (1999) y Spellenberg (2003) como pústulas, pecas, granos, tubérculos cónicos o tricomas con bases pustuladas; de todas estas estructuras, en este trabajo, distinguimos

sólo dos tipos de derivados epidérmicos en las hojas: las vesículas y las pústulas (figura 5).

Las vesículas son cavidades llenas de fluido endurecido, evidentemente proveniente de una secreción, que aunque pueden llegar a estar muy desarrolladas, tienen origen subepidérmico. Por encima de estas vesículas se puede desarrollar o no, uno o más tricomas multicelulares; éstos pueden ser de diferente tipo, lineares más o menos crespos, en *Anulocaulis reflexus*, *A. leiosolenus* var. *howardii*, var. *lasianthus* y var. *gypsogenus*; piramidales, en *A. hintoniorum*, piramidales con terminación linear, en *A. leiosolenus* var. *leiosolenus* y *A. hintoniorum*, o pueden formar estructuras amorfas más o menos piramidales, también en *A. reflexus*; en estos tres últimos casos dan la apariencia de un tubérculo. Cuando estas vesículas no presentan tricomas y se pueden distinguir entre la epidermis, tienen apariencia de una peca, o pueden pasar desapercibidas totalmente por debajo de la epidermis, como en el caso de *A. leiosolenus* var. *gypsogenus*.

Las pústulas son el otro tipo de derivado epidérmico que se presenta en *Anulocaulis annulatus* y *A. eriosolenus*; éstas, a diferencia de las vasículas, son estructuras a manera de ampollas globosas llenas de fluido endurecido que se encuentran sobre la epidermis, son de color negro o morado muy oscuro y sobre cada una de ellas, se desarrolla siempre un sólo tricoma multicelular recto y muy evidente.

Aparte de los tricomas que se desarrollan en las vesículas y en las pústulas, las hojas pueden tener pequeños tricomas crespos, sobre todo en las hojas jóvenes, que se presentan de forma muy variable.

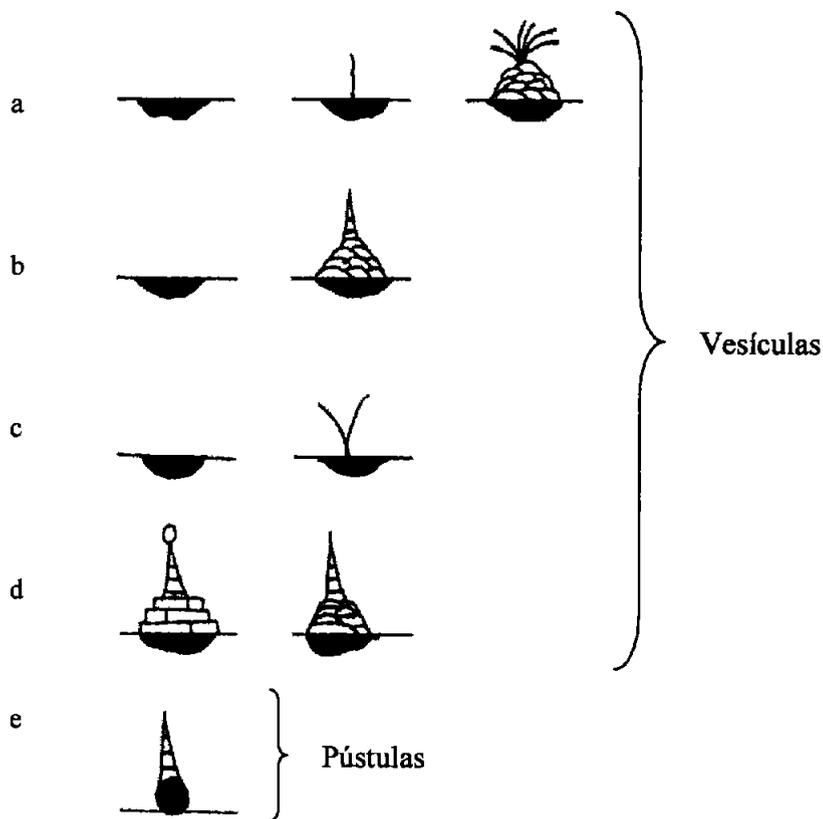


Figura 5. Derivados epidérmicos presentes en *Anulocaulis*. Vesículas en a) *A. reflexus*, b) *A. leiosolenus* var. *leiosolenus*, c) *A. leiosolenus* var. *lasianthus* y var. *gypsogenus*, d) *A. hintoniorum*. En estos casos, se presentan las principales formas observables que se presentan en forma variable, sin que signifique que haya una serie de transformación en cualquier dirección. Pústulas en e) *A. annulatus* y *A. eriosolenus*.

Ápice. En *Anulocaulis*, el ápice de la hoja puede ser de tres formas, agudo, redondeado u obtuso, presentándose de forma variable y dependiendo muchas veces de la forma de la

lámina. Una manera de medir la amplitud del ápice, independientemente de la forma que tenga, es midiendo el ángulo que se forma al trazar una línea imaginaria que va del ápice, al par de puntos que interceptan el margen a la altura de la perpendicular de la vena media, a una cuarta parte de la longitud de la lámina, del ápice hacia la base (figura 6a). De esta forma, todas las especies de *Anulocaulis* se caracterizan porque el ápice forma ángulos obtusos, es decir, mayores de 90°.

Base. En las láminas de las hojas de *Anulocaulis*, se pueden distinguir tres principales formas de base: cordada, truncada y subcordada. Los únicos taxones para los cuales el carácter no es variable son *A. leiosolenus* var. *gypsogenus* y var. *howardii*, que siempre presentan las bases cordadas, mientras que en *A. annulatus*, *A. eriosolenus*, *A. leiosolenus* var. *lasianthus* y var. *leiosolenus* se presentan tanto truncadas como cordadas, en *A. reflexus* cordadas o subcordadas y *A. hintoniorum* truncadas, atenuadas o subcordadas. A pesar de la variedad en la forma de la base, se puede tener una idea de su amplitud al medir el ángulo que se forma al trazar una línea imaginaria que vaya del inicio de la vena media al par de puntos que interceptan el margen a la altura de la perpendicular de la vena media a una cuarta parte de la longitud de la lámina, de la base hacia el ápice (figura 6b). En todas las especies de *Anulocaulis* se forman ángulos obtusos, presentándose una variación muy amplia en casi todas las especies entre el ángulo menor y mayor, ya que la diferencia va de 115° a 194°, excepto en *A. hintoniorum* y *A. leiosolenus* var. *howardii*, en donde la diferencia entre el ángulo menor y el mayor va de 15° a 20°.

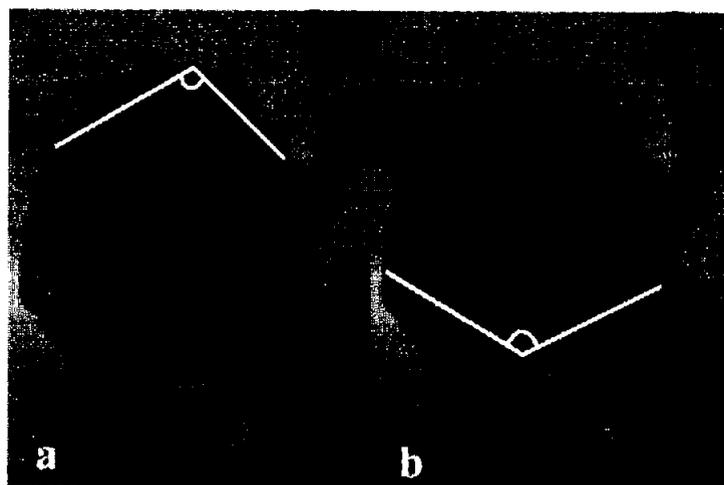


Figura 6. Representación de la forma en que se midió la amplitud del ápice (a) y de la base (b) de los taxones incluidos en este estudio.

Color. En *Anulocaulis hintoniorum* y *A. leiosolenus* var. *howardii* el color de las hojas es constante; la primera tiene las hojas de color verde brillante y la segunda las tiene glaucas; en ambos taxones, el mismo color se presenta tanto en el haz como en el envés, por lo que tienen hojas unicoloras. En las demás especies de *Anulocaulis*, las hojas son verdes, verde brillante y glaucas, en este último caso el color glauco sólo se presenta por el envés, sin embargo, en estas mismas especies, también se presenta el color verde por esta misma cara; debido a esto, las especies que llegan a presentar hojas bicoloras, también las presentan unicoloras.

Venación. La venación en las especies de *Anulocaulis* es un carácter poco mencionado en los diferentes tratamientos que incluyen al género; solo Turner (1993), ha descrito para *Anulocaulis hintoniorum* la venación como pinnado-nervada, la cual se presenta en todas las demás especies. Esta puede ser poco o muy evidente y precisamente en la vena

primaria se puede observar la forma celular, que puede ser evidentemente rectangular a poligonal de forma variable entre y dentro de las especies.

Posición en el tallo. Para *Anulocaulis* se ha descrito que las hojas nacen en la mitad inferior o cerca de la base del tallo, o en algunas especies más o menos a lo largo de todo el tallo (Standley, 1918; Spellenberg 1993). En este estudio se pudo apreciar que el género presenta generalmente tallos y entrenudos cortos, con hojas arregladas en toda su longitud, pero concentrándose el mayor número hacia la base. Todos los demás terminales presentan las hojas arregladas también a lo largo del todo el tallo sin que haya una concentración diferencial de las hojas entre la parte basal o apical.

INFLORESCENCIAS

En este estudio se detectó que existen diferentes puntos de vista en cuanto a la interpretación de la inflorescencia, no sólo en *Anulocaulis*, sino también en los géneros relacionados. Se observó que esto se debe, por un lado, a la diversidad y complejidad que hay en las ramificaciones y por el otro, debido a la comparación de regiones no equivalentes. Por ejemplo, Waterfall (1945) describió la inflorescencia en *Anulocaulis gypsogenus* como inflorescencia con ramas paniculadas; Turner (1993) la describió para *A. hintoniorum* como paniculada divaricada y Spellenberg (1993) las describió para todo el género como inflorescencias umbeladas en glomérulos axilares y más o menos racemosas. En *Commicarpus* las inflorescencias se han descrito por Meikle (1978) como umbelas, capítulos o verticilos y además como racimos por Bittrich y Kühn(1993), mientras que Thulin (1993) mencionó además, que algunas veces estas inflorescencias están

combinadas en panículas terminales. En las dos especies de *Cyphomeris* Mahrt y Spellenberg (1995) describieron las inflorescencias como racimos. En *Boerhavia*, Spellenberg (2001) describió las inflorescencias como difusas y por lo general ampliamente cimosas, paniculadas o tirsiformes, con las porciones terminales cimosas, espigadas, umbeladas o subumbeladas.

En este trabajo se siguió a López *et al.* (1988), para poder comparar estructuras equivalentes de forma general, sobre todo en el caso de las ramificaciones. Estos autores estudiaron las inflorescencias en algunas especies de *Boerhavia* subgénero *Boerhavia* (*sensu* Fosberg, 1978), mencionando que existe una diversidad tipológica, tanto a nivel del eje principal como en las ramificaciones y que permite distinguir tres zonas en las inflorescencias: i) *zona de inhibición*, conformada por la zona de los nudos por debajo de la inflorescencia, donde se desarrollan brotes laterales o se producen vástagos vegetativos; ii) *zona de enriquecimiento o paracladial*, que es la que conforma en sí el ámbito de la inflorescencia y donde se determina la ramificación, y iii) *zona de las unidades terminales de floración*, que puede estar determinada por una sola flor o por agregados de flores (figura 7). En la zona paracladial, además se puede describir como la ramificación de los ejes principales como simple, cuando el eje principal no tiene ramificaciones secundarias y da origen a ramas unifloras; o compuesta, cuando el eje principal presenta ramificaciones secundarias que dan origen a ramas plurifloras.

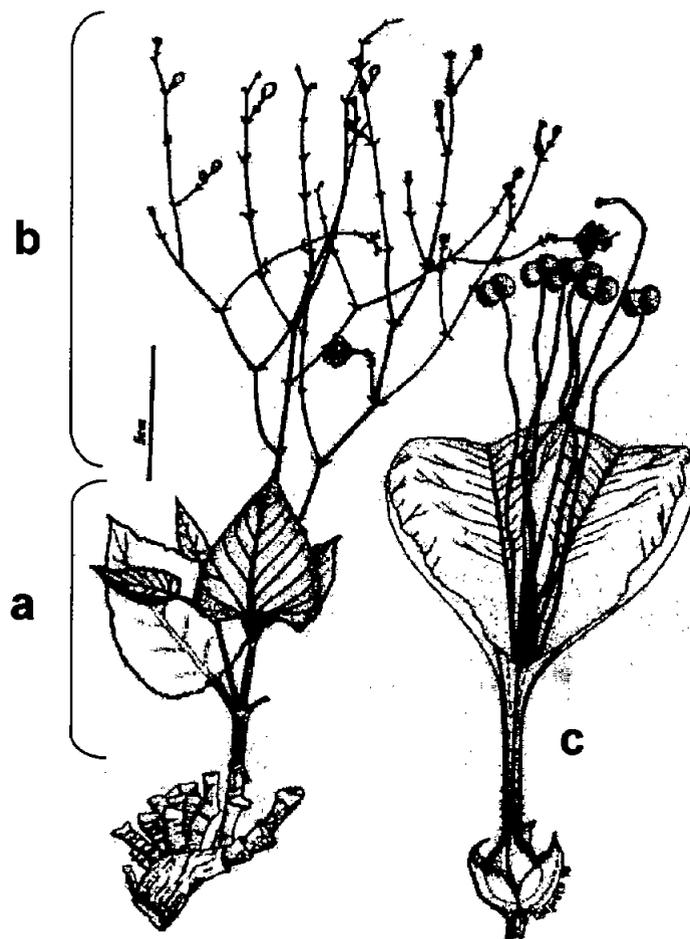


Figura 7. Esquema que representa tipológicamente las tres zonas distinguibles de la inflorescencia de los taxa incluidos en este estudio. Zona de inhibición (a), zona de enriquecimiento o paracladial, (b), unidades terminales de floración (c).

En este estudio, se observó que la zona paracladial en *Anulocaulis* es compuesta de acuerdo con la terminología de López et al. (1998) además de que tiene ramas ampliamente paniculadas divaricadas. En las especies de *Commicarpus* este tipo de ramificación (paniculada) puede o no ser muy clara. Además, en *Commicarpus arabicus* y *Anulocaulis reflexus*, a veces se presenta una inflorescencia accesoria. En *Boerhavia erecta*, *B. spicata* y *B. gracillima*, por lo general también se observan inflorescencias paniculadas, siendo en la última especie, divaricada y en *B. coccinea* es difícil determinar

si la ramificación es paniculada o no, pero autores como Spellenberg (2003) las han descrito como cimoso-paniculadas.

Respecto a las unidades terminales de floración, en *Anulocaulis* se presentan dos tipos, las flores solitarias en casi todas las especies, excepto en *A. annulatus*, en donde las unidades de floración son arreglos umbelados, los cuales también se presentan en las especies incluidas de *Commicarpus*, *Boerhavia coccinea* y *B. erecta*. Todas las demás especies, al igual que *Anulocaulis*, presentan flores solitarias.

BRÁCTEAS

Los caracteres referentes a las brácteas han tenido gran importancia taxonómica en todas las Nyctaginaceae, del nivel específico al genérico. Sin embargo, ha habido diferentes puntos de vista en cuanto a su interpretación. Por ejemplo, Standley (1909, 1918) menciona la presencia de brácteas y en algunos casos de hojas tipo brácteas; Bitrich y Kühn (1993) mencionan brácteas y bractéolas y otros autores como Fay (1980) y Spellenberg (2002, 2003) no hacen referencia a tipos diferentes de brácteas. El problema con los diferentes puntos de vista, radica en que en algunas ocasiones sólo se mencionan las brácteas relacionadas a las unidades terminales de floración, ya que éstas son las que han sido taxonómicamente importantes en la clasificación y por otro lado, cuando también se mencionan las brácteas que se encuentran en las ramas de la zona paracladial, éstas se consideran como un tipo diferente, o como brácteas, pero entonces considerando las próximas al perianto como bractéolas.

Posición. En este trabajo, referimos como brácteas en general a todas las estructuras que corresponden a hojas modificadas y que forman parte de todo el ámbito de la inflorescencia, ya sea que estén relacionadas a las unidades de floración o que se encuentren en las ramas de la inflorescencia. La distinción que se puede hacer entre éstas, es precisamente la posición. Por un lado están las brácteas que se encuentran relacionadas a las unidades terminales de floración, las cuales se caracterizan porque son de consistencia, textura y color diferente al de las hojas normales, pueden estar unidas o libres y se presentan en número variable. Por otro lado están las brácteas que se encuentran en las ramas de la zona paracladial; éstas pueden tener las mismas características que las anteriores, como en el caso de *Anulocaulis*, variando en tamaño y presentándose en pares, pero también pueden tener un aspecto muy parecido al de las hojas normales, diferenciándose de éstas sólo por el tamaño, como en el caso de *Cyphomeris*.

Textura. Las brácteas en *Anulocaulis* y géneros relacionados tienen textura escariosa. Los órganos con esta textura se caracterizan porque son membranosos, más o menos tiesos, secos y generalmente translúcidos (según Font Quer, 1977). Para *Anulocaulis*, Spellenberg (1993) además de definir a las brácteas como escariosas, también las consideró coriáceas (como la textura de las hojas); sin embargo, en este estudio observamos que esta textura no se debe propiamente a la superficie de la bráctea sino que se presenta cuando las glándulas cubren totalmente la superficie de la lámina de las brácteas. Consideramos que la textura coriácea de las hojas no debe depender de la

presencia o ausencia de glándulas ni de algún otro tipo de derivado epidérmico, consideramos que la textura es escariosa, en todos los casos.

Número. Bitrich y Kühn (1993) relacionaron a todos los miembros de la subtribu Boerhaviinae por tener flores provistas de 1-3 bractéolas (brácteas). En el caso de *Anulocaulis*, se observó que este número puede ser mayor, como en *A. hintoniorum* en donde las flores presentan 4 brácteas y en *A. eriosolenus* que puede tener 4 o 5. En *Anulocaulis reflexus* y *A. leiosolenus* se presenta una sola bráctea y en *A. annulatus*, se presentan dos.

En los otros géneros incluidos en este estudio, el número de brácteas también es variable y en casos como *Commicarpus arabicus* se pueden presentar de 3 a 4. Las especies que presentan sólo una, son *Cyphomeris gypsophiloides*, *C. crassifolia*, *Commicarpus brandegeei* y *B. spicata*. En *Commicarpus plumbagineus* y *C. scandens* varía de 2 a 3; en *B. gracillima* se presentan 3; en *B. erecta* 1 a 3 y en *B. coccinea* de 1 a 2.

Arreglo. El arreglo de las brácteas en *Anulocaulis* se ha considerado como no involucral por autores como Bitrich y Kühn (1993) y Spellenberg (2003). Sin embargo, si tomamos en cuenta por un lado, la definición de "involucro" como un conjunto de brácteas o verticilo de éstas que sustentan una flor o grupo de flores, y por el otro, la definición de "verticilo" como al conjunto de dos o más partes iguales que se arreglan alrededor de un eje central o punto de conexión, de acuerdo con Font Quer (1977) y Harris y Wolf (2002), el arreglo que

presentan las brácteas de *Anulocaulis hintoniorum*, *A. eriosolenus* y *A. annulatus*, se puede considerar de tipo involucral (figura 8a). Esto significa que la formación de un verticilo depende de la presencia de dos o más brácteas, por lo que las especies que tienen una bráctea próxima al perianto (*A. reflexus* y *A. leiosolenus*) nunca forman un verticilo. En *A. annulatus*, además, las brácteas tienen un arreglo muy particular, ya que cada flor tiene dos brácteas opuestas próximas al perianto formando un verticilo y además tienen una tercera bráctea que se ubica entre estas dos, pero por debajo del eje de inserción de éstas, formando un tipo de segundo verticilo (figura 8b). En las otras especies, en *Commicarpus arabicus*, *C. plumbagineus* y *B. gracillima*, las brácteas también presentan un arreglo involucral, mientras que en *B. coccinea* y *B. erecta* por el número de brácteas (1,2 o 3) pueden o no tener un arreglo involucral.

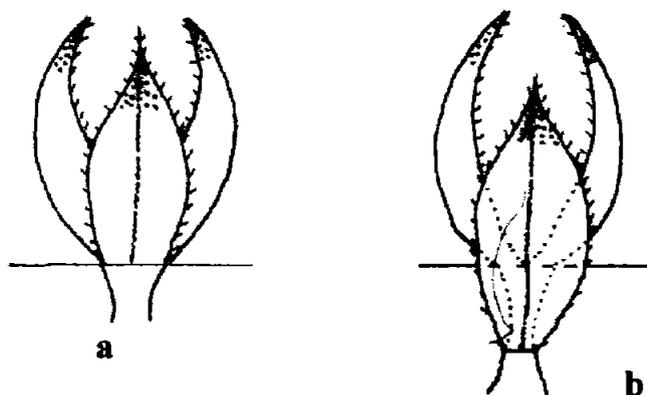


Figura 8. Arreglo de las brácteas en a) *Anulocaulis eriosolenus* y b) *A. annulatus*, en dónde se forma un tipo “pseudoverticilo”

Glándulas de las brácteas. Spellenberg (1993) mencionó que las brácteas de *Anulocaulis* tienen “vesículas morado–ennegrecidas”; sin embargo, siguiendo nuestra distinción entre

los derivados epidérmicos presentes en las hojas, estas estructuras que se presentan en las brácteas no corresponderían a ninguno de los dos tipos (vesículas o pústulas) ya que, aunque son secreciones endurecidas que se encuentran sobre la epidermis y son de color morado claro y/o oscuro, no son globosas y nunca presentan tricomas en el ápice. Para este caso, se consideraron glándulas que pueden estar cubriendo toda la superficie de las brácteas o sólo el ápice. Cuando cubren toda la bráctea, lo hacen de dos formas, presentándose en gran cantidad que cubren totalmente la superficie de las brácteas, dándoles a estas un tono oscuro, o pueden presentarse en menor cantidad, uniforme y esparcidamente.

FLORES

Perianto. La forma infundibuliforme del perianto que presentan todas las especies de *Anulocaulis*, es una de las principales características por las que Standley (1909) segregó al género de *Boerhavia*, el cual presenta el perianto campanulado.

En general, el perianto infundibuliforme se caracteriza porque las flores tienen un tubo estrecho que poco a poco se va ensanchando hacia el ápice, a diferencia del perianto en forma de campana (campanulado) en el cual, aunque se puede distinguir la parte del tubo de la parte distal, su diferenciación no se hace de una forma gradual (figura 9).

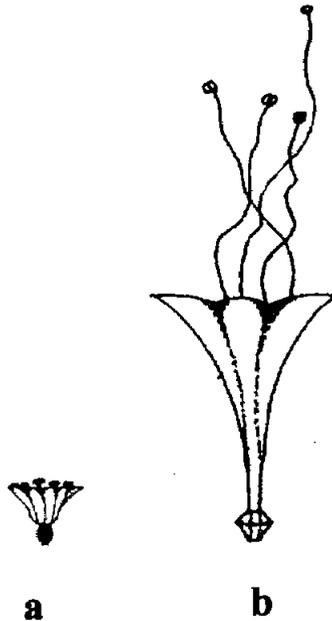


Figura 9: Forma del perianto campanulado en *Boerhavia* (a) e infundibuliforme en *Anulocaulis* (b)

Una característica que sólo se observó en *A. eriosolenus*, es que la parte distal del perianto se alarga muy evidentemente, después de la formación del fruto (figura 10a). Por otro lado, *A. reflexus* se caracteriza porque es la única especie que tiene los lóbulos reflexos (figura 10b) es decir, encorvados abruptamente hacia atrás, de modo que las partes se dirigen hacia el eje sobre el que están insertas; esta característica es precisamente la que le da nombre a la especie.

Indumento. Todos los botones florales de todas las especies de *Anulocaulis* son puberulentos, ya que tienen pequeños tricomas blanquecinos crespos. En *Anulocaulis leiosolenus* var. *gypsogenus* y var. *howardii*, los botones fueron descritos por Spellenberg

y Wooten (1999) como glabros; inclusive esta es una de las características que usan estos autores para distinguir estas dos variedades, de las variedades *leiosolenus* y *lasianthus*. Sin embargo, en este estudio se observó que aunque en poca cantidad y muy pequeños, los tricomas siempre están presentes. En todas las especies y variedades de *Anulocaulis*, estos tricomas se encuentran en el ápice del botón, excepto en la var. *lasianthus*, en donde se encuentran en toda la superficie

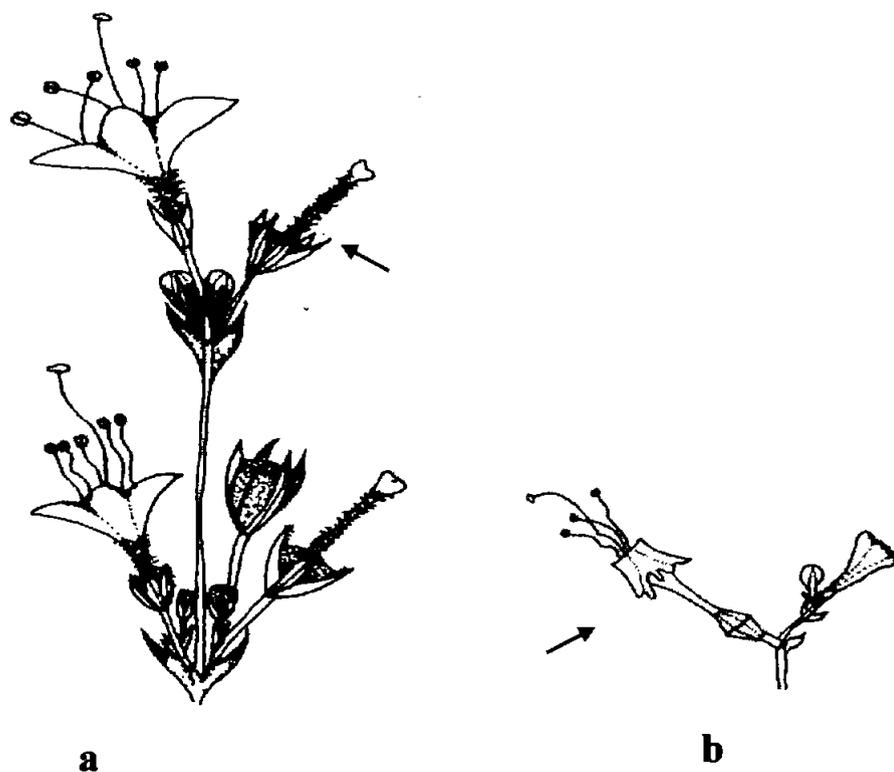


Figura 10. Ramas terminales de la inflorescencia a) *Anulocaulis eriosolenus* mostrando el desarrollo de la parte distal del perianto durante el desarrollo del fruto, b) *Anulocaulis reflexus*, mostrando los lóbulos reflexos.

Independientemente del indumento de los botones florales, en *Anulocaulis* se pueden distinguir dos tipos de indumento en las flores maduras: el puberulento (con

tricomas cortos, blandos y esparcidos) en *A. hintoniorum* y *A. leiosolenus* var. *lasianthus*, y el viloso (con tricomas largos, blandos y muy densos que se encuentran principalmente en la parte del tubo) que se presenta en *A. annulatus* y *A. eriosolenus*. Por otro lado, se encuentran los taxones que no tienen indumento, *Anulocaulis reflexus*, *A. leiosolenus* var. *leiosolenus*, var. *howardii* y var. *gypsogenus*.

En *Anulocaulis hintoniorum*, aparte de los tricomas, las flores presentan unas pequeñas glándulas que se encuentran arregladas en líneas longitudinales, que van después de la base del perianto hasta el ápice.

Tamaño. De acuerdo con la longitud del perianto, Spellenberg (1993) y Spellenberg y Wooten (1999) agruparon las especies de *Anulocaulis* en dos conjuntos, uno formado por *A. annulatus* y *A. eriosolenus* caracterizado por tener flores de menos de 1 cm de largo, y el segundo por las especies restantes, caracterizado por tener las flores de cerca de 1 cm o más de largo. En este trabajo observamos que las especies se pueden agrupar según el tamaño del perianto en tres grupos claramente distinguibles. Uno es precisamente el de *A. annulatus* y *A. eriosolenus*, que tienen flores de 6-10.6 mm de largo; otro está formado por *A. hintoniorum* y *A. reflexus*, que tienen flores de 14-17 mm (considerando para *A. reflexus*, la longitud del perianto con los lóbulos no reflexos), y el tercer grupo que distingue a las variedades de *A. leiosolenus*, por tener flores de 25-43 mm de largo; siendo además, más largo para *A. reflexus* y *A. leiosolenus* de lo considerado previamente por Spellenberg (1993) y Spellenberg y Wooten (1999).

Color. El color de las flores ha sido utilizado por Spellenberg y Wooten (1999) como un carácter taxonómico para diferenciar las variedades de *Anulocaulis leiosolenus*. En la var. *howardii*, lo describieron como rosa-rosado profundo, en la var. *gypsogenus* como blanco o rosa muy pálido, en la var. *lasianthus* como rosa pálido o rosa y en la var. *leiosolenus* como blanco a rosa pálido; sin embargo, en este estudio se observó que hay muchas descripciones del color entre los diferentes colectores, que hace difícil determinar el verdadero color, tanto de las variedades como de las especies, si no se tienen los datos directamente comparables de campo. En este caso, en las poblaciones de *A. eriosolenus*, *A. reflexus* y *A. hintoniorum* que se observaron en el campo, no hay problema en comparar el color de las flores, en las dos primeras es rosa pálido y en la última es color magenta. Sin embargo, incluso en estas especies, el color ha sido descrito de diversas formas, que no son fáciles de unificar; tan sólo por poner un ejemplo, el color del perianto en *A. reflexus* se observó rosa pálido, además se ha descrito como rosa, lavanda pálido, morado-blanquecino, rosa lavanda, rosa púrpura y verde-amarillento blanquecino, en *A. leiosolenus* var. *leiosolenus*, que fue descrito por Spellenberg y Wooten (1999) como blanco o rosa pálido, además de ha descrito como lila, rosa, rosa-violeta y morado.

Estigma. Las características del estigma de *Anulocaulis* son diagnósticas de toda la subtribu Boerhaviinae (Bittrich y Kühn, 1993). Spellenberg (2000, 2003) señala para *Anulocaulis*, *Commicarpus*, *Boerhavia*, *Cyphomeris* y otros géneros que, además de presentar estigma capitado, pueden presentar estigmas peltados. Este último término, según Font Quer (1978) se utiliza para describir un tipo especial de inserción entre el pecíolo y la lámina, en donde el pecíolo se inserta en el centro del envés de la hoja. Si

aplicamos este término a los estigmas, equivaldría al tipo de inserción entre el estilo y el estigma; es decir, los estigmas son de forma capitada y se inserta con el estilo de forma peltada. Otra característica diagnóstica de la subtribu, también de acuerdo con Bittrich y Kün (1993), es la superficie finamente papilosa del estigma; en este caso, en todas las especies de *Anulocalis* y en las de *Commicarpus* y *Boerhavia* incluidas en este estudio, la superficie del estigma se observó lisa, sin ningún tipo de papilas u otra ornamentación (figura 10a), por lo que no tienen esta característica diagnóstica de la subtribu, la cual sólo se observó en *Cyphomeris* (figura 10b).



Figura 11. Superficie del estigma, a) lisa en *Anulocalis*, *Boerhavia* y *Commicarpus*, b) papilosa en *Cyphomeris*.

Estambres. En *Anulocalis* los estambres son largamente exertos (Spellenberg, 1993; Spellenberg y Wooten, 1999), es decir, se proyectan más allá del perianto. El número de estos es constante o se puede presentar variación intraespecífica. Las especies que se distinguen por tener el número constante son *Anulocalis reflexus*, *A. leiosolenus* var. *leiosolenus*, var. *lasianthus*, var. *gypsogenus*, que presentan 3 estambres y *A. eriosolenus* que tiene 5. Los demás taxones tienen número variable, *A. annulatus* tiene de 3 a 5, *A. leiosolenus* var. *howardii* 3 o 4 y *A. hintoniorum*, que presenta el mayor número de estambres, tiene de 6 a 8.

ANTOCARPO

La forma y ornamentación del antocarpo es una de las características por las que Standley (1909) segregó a *Anulocaulis* y *Commicarpus* de *Boerhavia*, mencionado que, en el caso de *Anulocaulis*, el antocarpo turbinado o biturbinado y 10-costillado diferencia marcadamente al género de las típicas boerhavia, que tienen el antocarpo claviforme u obpiramidal y 5-costillado.

Además de las formas que describió Standley en las especies de *Anulocaulis* se distingue también la forma fusiforme en *A. annulatus* y *A. hintoniorum*; éstos se caracterizan porque se van haciendo angostos en ambos sentidos a partir de la parte media que está ensanchada. *Anulocaulis eriosolenus*, tiene los antocarpos turbinados, que se caracterizan por tener la forma de un cono invertido. Los biturbinados se presentan en *A. leiosolenus* y en *A. reflexus*; éstos se caracterizan por que dan la apariencia de estar formados por dos conos encontrados en la base (figura 12).

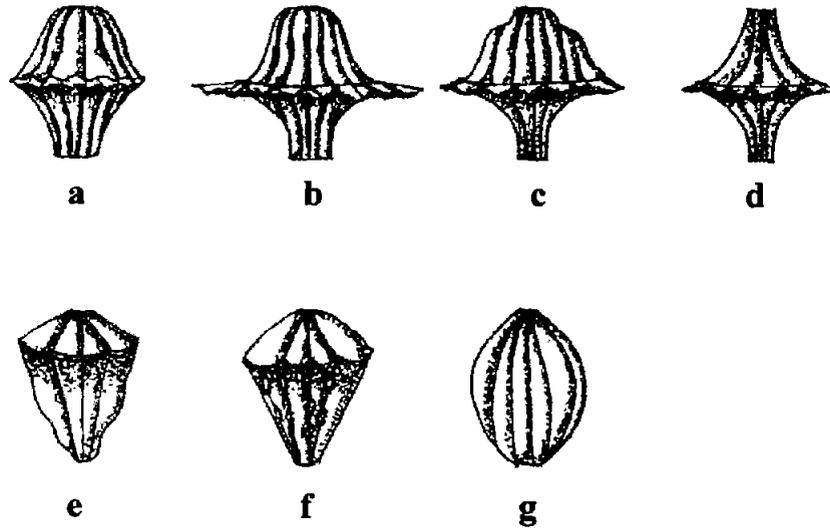


Figura 12. Forma de los frutos presentes en *Anulocaulis*. Biturbinados en a) *A. leiosolenus* var. *howardii*, b y c) *A. leiosolenus* var. *gypsogenus*, d) *A. reflexus*. Turbinados en e) y f) *A. eriosolenus*. Fusóides en g) *A. hintoniorum* y *A. annulatus*.

Ornamentación. La ornamentación de los frutos dentro y entre de los géneros incluidos en este estudio ha sido descrita de diferentes formas. En *Anulocaulis* los antocarpos se han caracterizado como estriados, nervados, angulados, crestados y costillados (Spellenberg, 1993, 2003; Turner, 1993; Spellenberg y Wooten, 1999). En este estudio se consideraron los término “costillados y crestados” para describir la ornamentación de los antocarpos en *Anulocaulis*; considerando las costillas como prominencias longitudinales más o menos pronunciadas en la superficie del antocarpo y las crestas, que también han sido nombradas “alas” por Spellenberg y Wooten (1999), son membranas longitudinales delgadas más o menos unduladas que se forman sobre las costillas y que pueden formar un pliegue ecuatorialmente.

La diferencia con los otros términos es que, en el caso de las estrías, el término se refiere a los canales o surcos que se forman entre dos costillas, éstas pueden ser muy evidentes y profundas como se observan en *Boerhavia*, o pueden ser poco profundas y evidentes como en *Anulocaulis*. El término angulado se refiere a los ángulos que se forman entre los lados del antocarpio que forman las costillas. El término nervado, de acuerdo con Font Quer (1977) se refiere a la presencia de nervios o venas y más bien es un término utilizado en la morfología de las hojas.

En *Anulocaulis annulatus* y *A. eriosolenus* se pueden observar o no, unos bordes transversales formados por una o varias hileras de células epidérmicas, que se encuentran hacia el ápice del antocarpio; éstos simplemente se han descrito por Spellenberg (2003) como bordes ecuatoriales. Otras estructuras que se pueden presentar en los antocarpos son los tubérculos. En *A. hintoniorum* y *A. eriosolenus* estas estructuras son pequeñas protuberancias en la superficie, que no son derivados epidérmicos, son más o menos redondeadas y blanquecinas, algunas de las cuales sólo son visibles en los frutos húmedos.

Tamaño. En general, los frutos de *Anulocaulis* son de 3.13-8.04 mm de longitud, siendo *A. annulatus* y *A. eriosolenus* las especies que presentan los antocarpos más pequeños, de 3.13-4.56 mm y de 3.19-4.29 mm, de longitud, respectivamente. *Anulocaulis leiosolenus* var. *gypsogenus* es la especie que presenta los antocarpos más grandes, de 5.29-8.04 mm de longitud.

POLEN

La mayoría de las características morfológicas de los granos de polen de algunos de los terminales incluidos en este estudio, están incluidas dentro de las que caracterizan a la tribu Nyctagineae, subtribu Boerhaviinae (*sensu* Bittrich y Kühn, 1993).

Caracteres cualitativos. En general, los granos de polen son periporados, con annulus y pseudo-opérculo, exina tectada perforada supraequinada, infratectalmente columelar, las columelas generalmente están acomodadas por debajo de las distintas perforaciones, formando o no un patrón reticulado homogéneo o heterogéneo de una forma variable. Además de estas características, en *Anulocaulis hintoniorum* se observó que en la membrana que forma el pseudo-opérculo es verrugada y Nowicke (1970), reportó para *A. leiosolenus* y *A. leiosolenus* var. *gypsogenus*, la presencia de una o dos espinas en el pseudo-opérculo.

Caracteres cuantitativos. Todos los caracteres palinológicos cuantitativos en *Anulocaulis*, y en algunos de los otros terminales estudiados, presentan una gran variabilidad entre y dentro de los géneros (tabla 7). En *Anulocaulis*, los granos de polen son esferoidales de 41.6-194.4 μm , con 20-40 poros y con la exina de 3.2-13 μm de grosor. De estos datos, cabe resaltar que *A. hintoniorum* es la que puede llegar a presentar los granos de mayor tamaño, de 82.4-194.4 μm y *A. reflexus* es la que presenta los granos más pequeños, de 41.6-56.8 μm , con el menor número de poros (20), que a su vez, son los más pequeños (1.6-3.2 μm) y con la distancia interporal más corta entre ellos (9.6-11.2 μm). La variación

de las características cuantitativas de algonos de los demás terminales incluidos en este estudio, se pueden apreciar en la tabla comparativa (cuadro 7).

Cuadro 7. Caracteres palinológicos cuantitativos de algunas especies de *Anulocaulis* y géneros afines. Incluye datos los obtenidos en este trabajo¹ y los de Nowicke (1970)², Reyes (1980)³, Reyes y Martínez (1982)⁴ y Ludlow *et al.* (1983)⁵.

	Diám. (μm)	Núm. de poros	Poros (eje mayor, μm)	Poros (eje menor, μm)	Exina (μm)	Sexina (μm)	Nexina (μm)	Largo espinas (μm)	Distancia inter-poral (μm)	Ancho anillo (μm)
<i>A. eriosolenus</i>	117- 125 ²	28-34 ²	5.0- 5.5 ²	—	11-13 ²	5-6 ²	6-7 ²	1.3-2 ²	—	—
<i>A. leiosolenus</i>	96- 120 ²	32-40 ²	6.0- 7.0 ²	—	9-11 ²	4-5 ²	5-6 ²	1-1.5 ²	—	—
<i>A. leiosolenus</i> var. <i>gypsogenus</i>	102- 115 ²	32-40 ²	6.5- 7.0 ²	—	10-11 ²	5 ²	5-6 ²	1-2.5 ²	—	—
<i>A. hintoniorum</i>	82.41- 94.4 ¹	27 ¹	4.0- 16.8 ¹	3.2- 11.2 ¹	4.4- 9.2 ¹	2.0- 4.8 ¹	2.4- 5.2 ¹	3.6- 5.2 ¹	21.6- 64 ¹	0.8- 1.6 ¹
<i>A. reflexus</i>	41.6- 56.8 ¹	20 ¹	1.6- 3.2 ¹	1.6- 3.2 ¹	3.2- 7.2 ¹	1.6-4 ¹	1.6- 3.2 ¹	0.8- 1.6 ¹	9.6- 11.2 ¹	0.8 ¹
<i>B. gracillima</i>	71.2- 115 ¹	15-30 ¹	3.2- 10.4 ¹	1.6- 7.2 ¹	4.0- 10.6 ¹	1.6- 4.8 ¹	2.4- 8.0 ¹	2.0- 4.0 ¹	21.6- 30.4 ¹	1.72 ¹
<i>B. coccinea</i>	65.9- 93 ²	18-58 ⁵	2.5- 3.0 ^{2,3,5}	—	5-9 ^{3,4}	2.1- 2.5 ^{2,3,4}	3.5- 6.5 ^{2,3,4}	2.6- 4 ^{3,4}	16.46 ^{3,4}	1.47- 1.5 ^{3,5}
<i>B. erecta</i>	81- 138 ^{2,3}	18-20 ²	3.0- 7.0 ^{2,3}	—	6.9- 8.5 ^{2,3}	2.5-3 ^{2,3}	4.4- 5.5 ^{2,3}	3.4-5 ^{2,3}	23.11 ³	1.76 ³
<i>Cyphomeris</i> <i>crassifolia</i>	102- 116 ²	18-48 ²	2.5- 5.5 ²	—	7-10 ²	2.5-4 ²	4.5-6 ²	1-2.5 ²	—	—
<i>C. gypsophiloides</i>	68- 123.7 ³	18-23	2.5- 5.4 ³	—	7-9.1 ³	2.5- 4.3 ³	4.5- 4.8 ³	1.4- 2.5 ³	25.7 ³	2.5 ³
<i>Commicarpus</i> <i>arabicus</i>	110.4- 152 ¹	23 ¹	7.2- 12 ¹	4.8- 8.8 ¹	7.2- 10.8 ¹	4.0- 4.8 ¹	3.2- 5.6 ¹	1.6- 4.0 ¹	20.0- 36.0 ¹	1.6- 4.8 ¹
<i>C. brandegeei</i>	98- 112 ²	34-39 ²	4-5 ²	—	8.5- 11 ⁵	4.2- 5.5 ^{3,5}	4.3- 5.5 ^{3,5}	1- 1.4 ^{2,3,5}	22.7 ^{3,5}	2.25- 2.3 ^{3,5}
<i>C. plumbagineus</i>	85.6- 141.6 ¹	28 ¹	2.4- 10.4 ¹	1.6- 6.4 ¹	6.4- 11.2 ¹	4.0- 6.4 ¹	2.4- 5.6 ¹	1.6- 3.2 ¹	24-52 ¹	1.2- 2.4 ¹
<i>C. scandens</i>	90.95 ⁴	41 ⁴	5.0 ⁴	—	9.42 ⁴	4.45 ⁴	5.03 ⁴	1.68 ⁴	27 ⁴	2.50 ⁴

ANÁLISIS DE CARACTERES

A continuación se discuten los 33 caracteres y estados de carácter que se utilizaron para hacer el análisis filogenético. De estos caracteres, 12 son vegetativos, siete florales, 12 del antocarpio, uno de la semilla y se incluyó, además, el número cromosómico.

0. *Tiempo de vida. 0 = Anual, 1 = Perenne.*

Este carácter se basó en el aspecto de la raíz. En el caso de *Anulocaulis*, todas las especies se consideraron perennes; sólo para *A. eriosolenus*, el carácter es polimórfico, ya que el tiempo de vida puede ser tanto anual como perenne.

1. *Anillos mucilaginosos en el tallo. 0 = Ausentes, 1 = Presentes.*

Esta característica es muy evidente en todas las especies de *Anulocaulis* y en las dos especies de *Cyphomeris*, mientras que en *Boerhavia* pueden o no desarrollarse. En *B. erecta* y *B. spicata* el carácter es polimórfico, es decir, pueden o no tenerlos; las cuatro especies de *Commicarpus* incluidas en este estudio, *B. coccinea* y *B. gracillima* no presentan este carácter.

2. *Hojas dispuestas principalmente hacia la base del tallo. 0 = Ausentes, 1 = Presentes.*

Aunque todos los terminales presentan hojas dispuestas generalmente a todo lo largo del tallo, hay una clara diferencia en todas las especies de *Anulocaulis*, las cuales presentan el mayor número de hojas hacia la base del tallo, en este caso, se consideró el estado de

carácter presente. Para todos los demás terminales se consideró el estado de carácter ausente, que se refiere a que las hojas no se disponen diferencialmente en alguna región del tallo.

3. Textura de las hojas. 0 = Herbácea (delgada y suave), 1 = Suculenta (gruesa y suave), 2= Coriácea.

Las hojas de todas las especies de *Anulocaulis* se caracterizan por tener textura coriácea. Las especies de *Cyphomeris* tienen textura succulenta, es decir, son gruesas, suaves pero resistentes. Para las especies de *Commicarpus* y *Boerhavia* incluidas en este estudio, se definió el estado de carácter herbácea delgada, para diferenciarlas de las que generalmente han sido descritas como herbáceas, las cuales se caracterizan por ser suaves y engrosadas, pero no resistentes como las succulentas. En este caso el término herbácea delgada se refiere a la textura en donde las hojas son suaves, no son resistentes y son delgadas.

4. Margen de la lámina. 0 = Entero, 1 = Sinuado a undulado, 2= Crenulado.

Todas las especies de *Anulocaulis* se caracterizan por tener el margen crenulado; este tipo de margen no se distingue en los otros terminales incluidos en este estudio. *Cyphomeris crassifolia* tiene el margen sinuado a undulado y *C. gypsophiloides* lo tiene entero, al igual que *B. coccinea* y *B. erecta*, mientras que *Boerhavia spicata* tiene el margen sinuado a undulado. Las especies de *Commicarpus* incluidas en este estudio y *B. gracillima*, tienen el margen sinuado. El estado de carácter sinuado a undulado, se definió debido a que se

observó un continuo en las especies que presentan los dos tipos, que hace difícil separar en dos estados de carácter.

5. Ángulo del ápice de la hoja. 0 = Agudo, 1 = Obtuso.

En todas las variedades de *Anulocaulis leiosolenus*, en *A. reflexus* y *A. eriosolenus* se forman ángulos obtusos en el ápice de la hoja, mientras que en *A. annulatus* y *A. hintoniorum* el carácter es polimórfico, ya que se forman tanto ángulos obtusos como agudos. Casi todos los demás terminales tienen ápices agudos, excepto *Cyphomeris crassifolia* en donde el carácter es polimórfico.

6. Vesículas en la hoja. 0 = Ausentes, 1 = Presentes.

Estas estructuras se encuentran en las hojas de *Anulocaulis hintoniorum*, *A. leiosolenus* y en *A. reflexus*, sin encontrarse en las demás especies del género. En *Boerhavia spicata* y en *B. erecta* el carácter es polimórfico. En las otras dos especies de *Boerhavia*, las de *Commicarpus* incluidas en este trabajo y en las de *Cyphomeris* no se presentan.

7. Pústulas en la hoja. 0 = Ausentes, 1 = Presentes

Estas estructuras se presentan sólo en *Anulocaulis annulatus* y en *A. eriosolenus* de una forma constante. En las demás especies de *Anulocaulis* y en los demás terminales incluidos en este estudio no se presentan.

8. Zona paracladial de la inflorescencia. 0 = Simple 1 = Compuesta.

Aunque todas las especies de *Anulocaulis* tienen inflorescencias con ramificación paniculada, debido a la diversidad tipológica, sobre todo en los terminales incluidos de *Boerhavia* y *Commicarpus*, para este carácter se comparó el nivel de ramificación del eje primario de la zona paracladial, ya sea simple o compuesto, considerando la zona paracladial simple cuando el eje principal da origen a ramas unifloras y compuesta cuando da origen a ramas multifloras..

En este caso, *Anulocaulis* junto con los terminales de *Boerhavia* y *Commicarpus*, tienen la zona paracladial compuesta, mientras que la zona paracladial simple es característico de las especies de *Cyphomeris*.

9. Unidad terminal de floración de las inflorescencias compuestas. 0 = Umbelada, 1 = Racemosa, 2 = Flores solitarias.

En las especies incluidas en este estudio, se observaron diversas unidades terminales de floración de las inflorescencias compuestas. Las unidades de floración que terminan en flores solitarias son características de todas las variedades de *Anulocaulis leiosolenus*, *A. eriosolenus*, *A. reflexus*, *A. hintoniorum*, *B. gracillima* y *Mirabilis glabrifolia*. En *Anulocaulis annulatus*, *B. coccinea*, *B. erecta* y las especies de *Commicarpus* incluidas en este estudio, las unidades de floración son arreglos umbelados. En *Boerhavia spicata* el carácter es autapomórfico, ya que es la única especie que tiene unidades terminales de floración racemosas. Para las especies de *Cyphomeris* este carácter se consideró como inaplicable, ya que sólo se refiere al arreglo terminal de las inflorescencias compuestas.

10. Arreglo de las brácteas próximas al perianto. 0 = No involucral, 1 = Involucral.

Para este carácter se propusieron dos estados de carácter; por un lado, los terminales que no tienen un arreglo involuclral se caracterizan porque sólo presentan una bráctea próxima al perianto y como se mencionó en la sección de morfología, el involucro se refiere al conjunto de brácteas verticiladas que sustentan una flor o grupo de flores. En este caso los terminales que presentan una sola bráctea son *Anulocaulis leiosolenus*, *A. reflexus*, las dos especies de *Cyphomeris*, *Commicarpus brandegeei* y *Boerhavia spicata*. Para los terminales que presentan más de dos brácteas próximas al perianto sólo se consideró el arreglo de las brácteas y no el número, ya que éste es variable. Los terminales que presentan esta variación son *Anulocaulis eriosolenus* que tiene 4 a 5, *Commicarpus arabicus* que tiene de 2 a 4, *C. plumbagineus* y *C. scandens* que tienen 2 a 3. Los terminales en los que el número de brácteas no varía son *Anulocaulis hintoniorum* que tiene 4, *A. annulatus* y *Boerhavia gracillima* que tiene 3. Por otro lado, se encuentran las especies polimórficas que tienen una o más brácteas próximas al perianto, es decir, el arreglo puede ser involuclral y no involuclral; estos terminales son *Boerhavia coccinea* que tiene 1 a 2 y *B. erecta* que puede tener de 1 a 3.

11. *Forma de las brácteas próximas al perianto.* 0 = Lanceoladas, 1 = Ovadas, 2 = Ampliamente ovadas.

Una de las características diagnósticas que Fosberg (1978) consideró en su visión amplia de *Boerhavia* es la presencia de brácteas pequeñas tipo escama. En este estudio no se consideró este término para definir la forma de las brácteas, ya que por un lado, no sabemos a qué brácteas se refirió Fosberg y, por el otro, el traslapo entre las medidas de longitud no permitió definir estados de carácter en donde se incluyeran a las brácteas

pequeñas. En este caso, tomando en cuenta las brácteas próximas al perianto y siguiendo a Radford (1974) se pudieron definir tres estados de carácter para la forma de las brácteas. Las ampliamente ovadas se presentan en *A. leiosolenus* var. *gypsogenus*, var. *howardii*, var. *lasianthus*, *A. reflexus* y *A. hintoniorum*; éstas se caracterizan porque la relación largo-ancho es de 6:5. Las ovadas se presentan en *A. erisolenus* y *A. leiosolenus* var. *leiosolenus* y se caracterizan porque la relación largo-ancho es 2:1 o 3:2. En *A. annulatus* el carácter es polimórfico ya que las brácteas pueden ser ampliamente ovadas o lanceoladas. En *Cyphomeris* y las especies de *Commicarpus* incluidas en este estudio, en *Boerhavia spicata*, *B. erecta* y *B. gracillima* son lanceoladas; en éstas la relación largo-ancho es de 6:1 o 3:1. En *Boerhavia coccinea* el carácter es polimórfico, ya que presenta brácteas lanceoladas y ampliamente ovadas.

12. Glándulas en brácteas. 0 = Ausentes, 1 = Presentes.

Ya que estas estructuras se consideraron diferentes a los derivados epidérmicos de las hojas, esta característica podría proporcionarnos información filogenéticamente útil. Estas glándulas se observaron en todas las especies de *Anulocaulis*, en las cuales se presentan de color morado claro u oscuro en ejemplares de la misma especie. También se presentan en *Boerhavia spicata*, *B. erecta* y *B. gracillima*, donde son de color café-rojizo distribuidas uniforme y esparcidamente.

13. Duración de las brácteas en fruto. 0 = Caédizas, 1 = Persistentes.

Este carácter se determinó al observar las brácteas en las flores en una etapa madura y en el fruto. En todas las especies de *Anulocaulis*, las brácteas están presentes en etapas muy

maduras de las flores, incluso permanecen hasta llegar a la etapa del fruto, por lo que se consideraron persistentes, característica que también observó Spellenberg (2003). En los demás terminales, las brácteas próximas el perianto se observan en los botones florales y en las primeras etapas de antesis, pero ya no se observan en etapas más maduras de la flor y en el fruto, por lo que se consideraron caedizas. Spellenberg (2001, 2003) mencionó que en *Boerhavia*, las brácteas pueden ser tanto caedizas como persistentes, pero en los terminales incluidos de este género tienen brácteas caedizas.

14. Forma del perianto. 0 = Campanulado, 1 = Infundibuliforme.

El perianto infundibuliforme, además de presentarse en todas las especies de *Anulocaulis*, se presenta en las especies *Commicarpus* y *Cyphomeris*. Las especies de *Boerhavia* presentan el perianto campanulado.

15. Longitud de las flores. 0 = 0.5 – 19.8 mm, 1 = 25.0 – 43.0 mm.

A pesar de que en *Anulocaulis* se pueden distinguir tres grupos en cuanto a la longitud de las flores, sólo se pudieron definir dos estados, debido a la longitud que presentan los géneros relacionados a *Anulocaulis*. Los dos estados de carácter se definieron porque se presentó sólo un gap entre dos grandes grupos de medidas (0.5-19.8 y de 25.0-43.0 mm) (figura 13). Entre las especies que tienen flores de 0.5 a 19.8 mm de longitud, hay una serie de solapamientos que no permiten separar otros estados de carácter. Entre las especies de *Anulocaulis* que tienen flores pequeñas (19.8 mm o menos) se encuentran *A. annulatus* que tiene flores de 6.0 a 10 mm, *A. eriosolenus* que tiene flores de 7.0 a 10.6 mm, *A. reflexus* que tiene flores de 15.0 a 19.8 y *A. hintoniorum* que tiene flores de 12 a 14

mm. Las especies de *Boerhavia* incluidas en este estudio tienen las flores más pequeñas y van de 0.5 a 5.0 mm de largo, mientras que en las especies de *Cyphomeris* y las especies de *Commicarpus*, la longitud de las flores va de 6.0 a 17.0 mm. Las flores más largas las presentan todas las variedades de *A. leiosolenus*, en donde la longitud va de 25.0 a 43.0 mm.

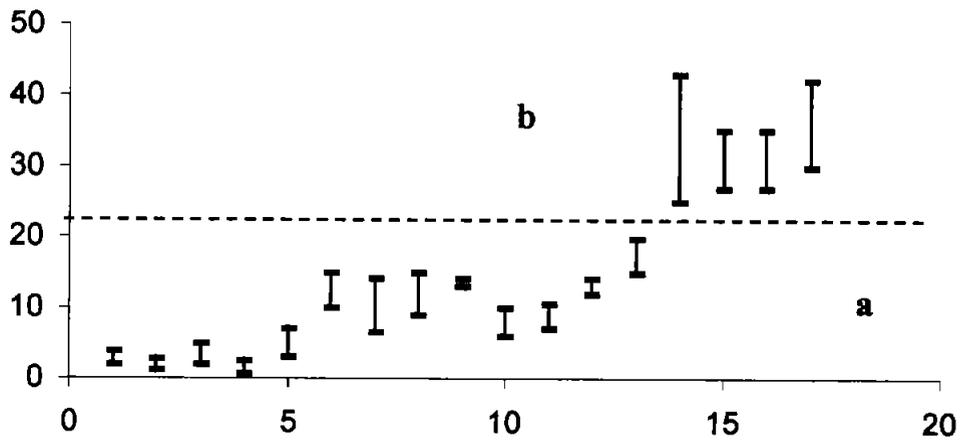


Figura 13. Representación gráfica de los dos estados de carácter distinguibles para la longitud de las flores, a = estado de carácter 0, b = estado de carácter 1.

16. Pubescencia del perianto en antesis. 0 = Ausente, 1 = Presente.

Algunas especies de *Anulocaulis* se caracterizan por presentar el perianto indumentado, independientemente de la ornamentación o de otro tipo de derivado epidérmico que no sea tipo "pelo", mientras que otras no presentan ningún tipo de indumento. Las que tienen indumento son *Anulocaulis hintoniorum*, *A. leiosolenus* var. *lasianthus*, *A. annulatus* y *A. eriosolenus*; las que son glabras son *A. reflexus*, *A. leiosolenus* var. *leiosolenus*, var. *howardii* y var. *gypsogenus*.

17. Tipo de pubescencia del perianto. 0 = puberulento, 1 = viloso

Aunque este carácter es dependiente de la presencia de pubescencia, ésta se diferencia claramente en dos tipos, que nos pueden dar información filogenética entre las especies de *Anulocaulis*, ya que por un lado, se encuentran las especies que tienen el perianto puberulento, con tricomas pequeños y esparcidos, estas son *A. hintoniorum* y *A. leiosolenus* var. *leiosolenus*. Por otro lado, están las especies que tienen el perianto viloso, que se caracteriza por presentar numerosos tricomas muy largos; estas especies son *A. annulatus* y *A. eriosolenus*.

18. Superficie del estigma. 0 = Lisa, 1= Papilosa.

La superficie del estigma papiloso que se caracteriza por la presencia de pequeños tubérculos sobre toda la superficie se observó en las dos especies de *Cyphomeris*. En *Anulocaulis*, *Commicarpus* y *Boerhavia* la superficie del estigma es totalmente lisa, ya que no presentan ningún tipo de derivado epidérmico.

19. Ancho de las anteras dehiscentes. 0 = 0.28 – 1.1 mm, 1 = 1.3 – 2.26 mm.

Midiendo el ancho de las anteras en anthesis con un vernier electrónico, se pudieron definir dos estados de carácter. Aunque la diferencia entre el 1.2 mm y 1.3 mm pareciera ser insignificante, pero si comparamos la diferencia (0.1) con el ancho de las anteras más angostas (0.28) ésta ya no parece ser tan insignificante, ya que corresponde a un 35.75% de esta medida.

El ancho de las anteras se midió en anthesis (dehiscentes) para evitar medir anteras inmaduras o en etapas intermedias que influyera en el contenido de granos de polen. En

Anulocaulis se pueden distinguir claramente dos tamaños, por un lado las angostas que tienen menos de 1 mm de ancho; las especies que tienen esta característica son *Anulocaulis hintoniorum*, (0.80-0.95 mm), *A. annulatus* (0.69-0.96 mm) y *A. eriosolenus* (0.74-0.87 mm). Por otra parte, se encuentran especies con casi el doble de ancho, como *Anulocaulis leiosolenus* var. *leiosolenus* (1.53-1.97 mm), la variedad *lasianthus* (1.59-1.94 mm), la variedad *gypsogenus* (1.40-2.26 mm), la variedad *howardii* (1.42-1.88 mm) y *A. reflexus* (1.30-1.59 mm). En *Commicarpus plumbagineus* las anteras llegan a ser las más anchas dentro del estado de carácter 0, ya que miden 0.63-1.10 mm, en *C. arabicus* el tamaño no varía mucho pues van de 0.96-1.0 mm, en *C. brandegeei* son de 0.82-0.94 mm y en *C. scandens* son de 0.57-0.87 mm. En *Cyphomeris gypsophiloides* las anteras son de 0.62-1.06 mm y en *C. crassifolia* son de 0.50-0.90 mm. Las especies de *Boerhavia* incluidas en este estudio son las que presentan las anteras más angostas; *B. gracillima* tiene anteras de 0.29-0.83 mm, *B. erecta* de 0.29-0.49, *B. coccinea* de 0.35-0.46 y *B. spicata* de 0.42-0.62 mm.

20. Longitud de los filamentos más allá del perianto. 0 = 0.2-9.0 mm, 1 = 12.0-40.0 mm.

Aunque los estambres de *Anulocaulis* han sido descritos como exertos, se observó que hay una diferencia en la longitud de los filamentos que sobrepasan el perianto, distinguiéndose dos estados de carácter. Por un lado, hay filamentos cortamente exertos en donde la longitud que se asoma más allá del perianto es de 0.2 – 9.0 mm; se presenta en *Anulocaulis annulatus*, *A. hintoniorum*, *A. eriosolenus*, y en las especies de los géneros relacionados. Por otro lado, hay filamentos que tienen una longitud de 12.0–40 mm, asomándose más allá del perianto; ésta se presenta en todas las variedades de

Anulocaulis leiosolenus. En *Anulocaulis reflexus*, la única especie que presenta lóbulos reflexos, se midió la longitud de los filamentos que sobresale del perianto, sin tomar en cuenta la longitud total del perianto, la cual excluye la longitud de la parte reflexa debido a que, como se menciona en el carácter, sólo se tomó en cuenta la presentación de los estambres y no la relación entre la longitud de los filamentos y la longitud del perianto; en este caso, también es la única especie en donde el carácter es polimórfico, ya que tiene estambres corta y largamente exertos, de acuerdo con los estados de carácter, esta especie puede tener estambres con una longitud de 5.1 a 9.5 mm y de 12.2-13.2 mm.

21. Plano de simetría del antocarpio en sección transversal. 0 = Simétrico, 1 = Asimétrico.

A pesar de que en *Anulocaulis* se distinguen claramente sólo tres formas en los antocarpos (turbinada, biturbinada y fusiforme) al incluir las formas de los demás terminales (obpiramidal, claviforme y obovoide), se pueden definir seis estados de carácter, de los cuales dos son autapomórficos para *A. eriosolenus* y *B. erecta*, y en un terminal (*B. coccinea*) es polimórfico (obovoide y claviforme). A pesar de la diversidad de formas, si trazamos un plano de simetría transversal a cada tipo de fruto, podemos formar dos grupos: uno formado por los frutos que se caracterizan por tener un plano simétrico; estos frutos se caracterizan por ser anchos de la parte media y angostos hacia el ápice y base, en éstos, las dos partes que resultan del plano medio son iguales, como es el caso de los frutos fusiformes de *A. annulatus* y *A. hintoniorum* y los biturbinados de *A. leiosolenus* y *A. reflexus*. Por otro lado, tenemos al otro grupo formado por los frutos que se caracterizan por tener un plano asimétrico, ser anchos hacia el ápice y angostos hacia la base, en los cuales las dos partes que resultan del plano medio son desiguales, como

es el caso de los frutos turbinados de *Anulocaulis eriosolenus*, de los claviformes en las especies de *Cyphomeris* y de los obovoides de *Boerhavia coccinea* y los obpiramidales de *B. erecta*.

22. Plano de simetría del antocarpio en sección longitudinal. 0 = Simétrico, 1= Asimétrico.

Estos estados de carácter se definieron tomando en cuenta el plano de simetría longitudinal en los diferentes tipos de antocarpio; en este caso, los terminales se pueden agrupar de forma diferente a la del carácter anterior. De esta forma, en *Anulocaulis*, el antocarpio visto longitudinalmente tiene un plano simétrico ya que las dos partes que resultan del plano medio son iguales; esta característica también se presenta en las especies de *Boerhavia* y *Commicarpus*, incluidas en este estudio. Las dos especies de *Cyphomeris* tienen antocarpos con un plano asimétrico, ya que presentan el lado dorsal giboso y generalmente el lado ventral cóncavo, las dos partes que resultan del plano medio son desiguales.

23. Número de costillas en el antocarpio. 0 = 5, 1 = 10.

Este carácter fue utilizado taxonómicamente por Standley (1909) para segregar a *Anulocaulis*, *Commicarpus* y *Cyphomeris* de *Boerhavia*, ya que éste último presenta antocarpos 5-costillados, mientras que los demás géneros los tienen 10-costillados.

24. Crestas en el antocarpio. 0 = Ausentes, 1 = Presentes.

En *Anulocaulis* estas crestas se observan en todas las variedades de *A. leiosolenus* y en *A. reflexus*. Fuera de este género, las crestas solo se presentan en *Boerhavia erecta*, en donde el carácter es polimórfico ya que pueden o no estar presentes.

25. Indumento del antocarpio. 0 = Ausente, 1 = Presente

Este carácter se definió porque todas las especies de *Anulocaulis* se caracterizan por no tener ningún tipo de indumento en el antocarpio, es decir, son glabras, independientemente de la ornamentación que tengan o del tipo de derivado epidérmico.

26. Verrugas glandulosas en el antocarpio. 0 = Ausentes, 1 = Presentes.

Las verrugas glandulosas en el antocarpio son características de las especies de *Commicarpus*. Estas verrugas pueden ser pedunculadas o sésiles, son más o menos oscuras y bastante evidentes, y se arreglan en bandas transversales de una forma regular o irregular. En *Anulocaulis* y los demás terminales no se presentan.

27. Tubérculos en el antocarpio. 0 = Ausentes, 1 = Presentes.

Los tubérculos se distinguen en los antocarpos de *Anulocaulis hintoniorum* y *A. eriosolenus*. En las dos especies de *Cyphomeris* son muy evidentes y además es un carácter diagnóstico del género.

28. Estípites en fruto. 0 = Ausente, 1 = Presente.

De las especies de *Anulocaulis*, *A. annulatus* y *A. hintoniorum* se caracterizan por la ausencia de estípites, es decir son sésiles, los demás terminales incluidos en este estudio tienen frutos estipitados.

29. Posición del antocarpio respecto al estípite. 0 = Recta, 1 = Inclinada.

La posición recta del antocarpio con respecto al estípite es una característica que se presenta en *Anulocaulis leiosolenus*, *A. reflexus* y *A. eriosolenus*. El antocarpio inclinado respecto al estípite se presenta en las dos especies de *Cyphomeris* y en las cuatro especies de *Commicarpus* incluidas en este estudio. En *Anulocaulis annulatus* y *A. hintoniorum*, el carácter es inaplicable porque en estas especies los frutos son sésiles.

30. Mucílago en fruto húmedo. 0 = Ausente, 1 = Presente.

Cuando los frutos son sumergidos en agua pueden evidenciar mucílago, esta característica ya antes había sido mencionada para *Anulocaulis* por Spellenberg (1993, 2003), excepto para *A. hintoniorum*. Las especies que presentan mucílago son *Anulocaulis leiosolenus* y *A. reflexus* y las que no presentan son *A. annulatus* y *A. hintoniorum*. En *A. eriosolenus* se observó que no presenta mucílago en fruto húmedo; sin embargo, el carácter para este terminal se codificó como polimórfico, tomando en cuenta precisamente lo dicho por Spellenberg (1993, 2003), quien mencionó que esta especie puede algunas veces presentar mucílago. Los demás terminales incluidos en este estudio presentan mucílago en fruto húmedo, de éstos, en *Commicarpus arabicus* el carácter es polimórfico.

31. Rafidios en cotiledones. 0 = Ausentes, 1 = Presentes.

En todas las especies de *Anulocaulis* los cotiledones son totalmente lisos, a diferencia de los cotiledones de las especies de *Commicarpus* incluidas en este estudio, en las que se encuentran rafidios que se observan como líneas blanquecinas, que al ser frotadas se rompen, liberándose los rafidios.

32. Número cromosómico haploide (\underline{n}). 0 = 13, 1 = 26, 2 = 24, 3 = 22, 4 = 20.

El número cromosómico haploide (\underline{n}) es una característica que según Spellenberg (1993), soporta la distinción entre *Anulocaulis* y *Boerhavia*. A pesar de que no hay reportes del número cromosómico para todos los terminales incluidos en este estudio, el número reportado hasta ahora, sugiere que se pueden inferir homologías a nivel genérico. En *Anulocaulis*, Spellenberg (1993, 2003) reportó el número cromosómico $\underline{n} = 24$ para *A. annulatus*, *A. eriosolenus*, *A. leiosolenus* var. *leiosolenus* y var. *howardii*. Spellenberg (1988) citó el número cromosómico $\underline{n} = 20$ para *Commicarpus arabicus* y *C. plumbagineus*. Para *Boerhavia* se han reportado diferentes números cromosómicos que van de $\underline{n} = 13$, 20, 26, 27, 47, 58 (Bittrich y Kühn 1993, Spellenberg 1993, 2003). Spellenberg (2003) reportó $\underline{n} = 26$ para *B. coccinea* y *B. spicata* y Khatoon y Ali (1993) reportaron este mismo número para *B. erecta*. Para las especies de *Cyphomeris* el número cromosómico se obtuvo de las anotaciones de Spellenberg en las etiquetas de los ejemplares de herbario; en *C. gypsophiloides* se ha reportado $\underline{n} = 22$ (Spellenberg 5927 et al., 5940 et al., MEXU) y $\underline{n} =$ ca. 22 (Spellenberg 5947 et al. MEXU). Para *Cyphomeris crassifolia* se ha reportado $\underline{n} = 13$ (Spellenberg 5936, 5937 et al., MEXU) y $\underline{n} = 22$ (Spellenberg 5932 et al., MEXU). Para este carácter, los estados de carácter se codificaron como ordenados, debido a que hay una secuencia lógica que permite inferir que de un número cromosómico básico 13, se

duplicó por procesos de poliploidía, dando como resultado 26 cromosomas, y después por aneuploidía, hubo pérdidas de pares de cromosomas, dando como resultado 24, 22 y 20.

CARACTERES EXCLUIDOS

Longitud de los anillos mucilaginosos, hojas e inflorescencias. Para estos tres caracteres cuantitativos, el traslapeo entre las medidas de longitud no hizo posible determinar estados de carácter. Con respecto al tamaño de las hojas, si bien *Anulocaulis* presenta incuestionablemente las hojas más largas y anchas en comparación con los otros terminales, también presenta hojas pequeñas, formándose un continuo que incluye la longitud y el ancho de todos los demás terminales.

Connación de las brácteas. Este carácter se excluyó porque sólo en el grupo funcional (*Mirabilis glabrifolia*) se presentan brácteas unidas, por lo que la connación entre ellas es una condición autapomórfica para este terminal. En *Anulocaulis* y los demás géneros incluidos en la subtribu Boerhaviinae, se caracterizan porque las brácteas próximas al perianto están libres.

Color del tallo y de las flores. Estos caracteres se excluyeron porque en la mayoría de los terminales no se pudo definir el color que presentan en vivo. Con respecto al color de las flores, en los ejemplares de herbario, debido al proceso de secado y a que las flores son muy delicadas, no se pudo distinguir el color original; éste tampoco se pudo obtener de bibliografía debido a la inconsistencia entre la información de los colectores.

Indumento en el tallo. Para *Anulocaulis*, este carácter ha sido descrito por Spellenberg (1993, 2003) como tallos más o menos pubescentes o de pubescentes a glabrados. En nuestras observaciones resultó ser polimórfico para casi todas las especies de *Anulocaulis* y los demás terminales, por lo que no es informativo en este contexto.

Forma y ángulo de la base de las hojas. Aunque el tipo de ángulo podría considerarse un carácter informativo para *Anulocaulis*, porque en todas las especies se forman ángulos obtusos en la base de las hojas, la variación intraespecífica en los grupos externos no permitió definir hipótesis de homología, además de que el tipo de ángulo resultó dependiente de la forma de la base (cuadro 8).

En cuanto a la forma de la base, con excepción de *Anulocaulis leiosolenus* var. *gypsogenus* y var. *howardii*, que tienen de una forma constante (base cordada), en todos los demás taxa de *Anulocaulis* el carácter es polimórfico, ya que todos presentan bases cordadas, truncadas o subcordadas.

Cuadro 8. Variación y relación entre la forma de la base, ángulo y amplitud de la base, observada entre los terminales estudiados.

Terminal	Forma de la base	Tipo de ángulo	Amplitud en grados
<i>Anulocaulis annulatus</i>	Truncada, cordada	Obtuso	95-251
<i>A. eriosolenus</i>	Truncada, cordada	Obtuso	100-240
<i>A. hintoniorum</i>	Truncada, atenuada, subcordada	Obtuso	95-105
<i>A. leiosolenus</i> var. <i>gypsogenus</i>	Cordada	Obtuso	223-335
<i>A. leiosolenus</i> var.	Cordada	Obtuso	218-238

<i>howardii</i>			
<i>A. leiosolenus</i> var. <i>lasianthus</i>	Truncada, cordada	Obtuso	117-310
<i>A. leiosolenus</i> var. <i>leiosolenus</i>	Truncada, cordada	Obtuso	100-294
<i>A. reflexus</i>	Cordada, subcordada	Obtuso	110-260
<i>Boerhavia coccinea</i>	Truncada, atenuada, redondeada	Recto, obtuso	90-121
<i>B. erecta</i>	Truncada, atenuada	Agudo, obtuso	63-114
<i>B. gracillima</i>	Truncada, atenuada, redondeada, oblicua	Recto, agudo, obtuso	47-140
<i>B. spicata</i>	Truncada, Atenuada, redondeada	Recto, agudo, obtuso	38-95
<i>Commicarpus arabicus</i>	Truncada, atenuada, cordada	Obtuso	99-225
<i>C. brandegeei</i>	Truncada, cordada	Obtuso	110-248
<i>C. plumbagineus</i>	Cordada, atenuada, cordada, oblicua	Recto, obtuso	90-233
<i>C. scandens</i>	Truncada, cordada	Recto, agudo, obtuso	83-240
<i>Cyphomeris crassifolia</i>	Truncada, atenuada	Recto, agudo, obtuso	86-135
<i>C. gypsophilolides</i>	Atenuada	Agudo, obtuso	9-103

Número de estambres. Aunque seis taxones de *Anulocaulis* presentan 3 estambres, sólo el número es constante en cuatro de ellos: *A. reflexus*, *A. leiosolenus* var. *gypsogenus*, var. *lasianthus* y var. *leiosolenus*. Los taxa que tienen el número variable son *Anulocaulis annulatus* (3-5) y *A. leiosolenus* var. *howardii* (3-4). *Anulocaulis eriosolenus* tiene 5, estado que comparte con un taxa polimórfico (*A. annulatus*). En *A. hintoniorum* el carácter es autapomórfico, ya que presenta el mayor número de estambres (6-8). De los otros terminales, las especies de *Cyphomeris* se caracterizan por tener 5; en *Commicarpus* el número varía entre las especies, ya que *C. scandens* tiene 2, *C. arabicus* tiene 3, *C. brandegeei* tiene 5 y en *C. plumbagineus* varía de 3 a 4. De *Boerhavia*, en dos especies el número varía dentro de éstas, *B. erecta* (2-3) y *B. gracillima* (2-5) y de las otras especies,

B. coccinea tiene 3 y *B. spicata* tiene 4. *Mirabilis glabrifolia* tiene 3. Debido a la variación entre y dentro de las especies hace que este carácter no sea informativo.

Largo y ancho del antocarpio. *Anulocaulis* presenta los antocarpos más anchos pero también presenta antocarpos delgados, en los cuales las medidas se traslapan con el ancho de los demás terminales, por lo que no se consideró el carácter. De esta forma, *Anulocaulis* tiene antocarpos con 0.86-7.19 mm de ancho, *Boerhavia* de 0.62-1.77 mm, *Commicarpus* de 0.80-2.80 mm y *Cyphomeris* de 0.75-2.03 mm.

Caracteres polínicos. Los caracteres polínicos analizados en este estudio no tuvieron utilidad filogenética. Por un lado, los caracteres cualitativos, correspondan o no a los diagnósticos para la subtribu Boerhaviinae, se presentan en *Anulocaulis* y géneros relacionados. Por otro lado, la variabilidad y traslapos presentes en los caracteres cuantitativos no permitieron definir estados de carácter; este comportamiento ya había sido mencionado por Nowicke (1970) pero sólo en lo referente al tamaño de los granos de polen y el grosor de la exina, tanto de la subunidad nexina como sexina.

La presencia de membrana verrugada en el pseudo-opérculo en *Anulocaulis hintoniorum* y el número de espinas (1-2), también en el pseudo-opérculo, reportado para dos variedades de *A. leiosolenus* plantean la posibilidad de hacer un estudio palinológico más detallado o extenso, ya sea en microscopía de luz o microscopía electrónica, para ver si estas características se pueden poner a prueba como hipótesis de homología con la posibilidad además de encontrar otros caracteres no visibles en microscopía de luz.

ANÁLISIS DE RESULTADOS

A continuación se presenta la matriz de datos generada para los 19 terminales (cuadro 9) y la lista resumida de caracteres y estados de carácter discutidos anteriormente.

Tabla 9. Matriz para 19 terminales y 33 caracteres. *M* = *Mirabilis*, *B* = *Boerhavia*, *Co* = *Commicarpus*, *Cy* = *Cyphomeris*, *A* = *Anulocaulis*. - = caracteres inaplicables, ? = caracteres desconocidos, A = 0, 1; B = 0, 2.

	0	5	10	15	20	25	30
<i>M. glabrifolia</i>	100A0000	12100000	1000010000	1000100010	101-10?0		
<i>B. coccinea</i>	10000000	10AB0000	1000010000	1000100010	041		
<i>B. erecta</i>	0A0000A0	10A210000	-000100A0000	1041			
<i>B. gracillima</i>	10001000	12121000	1000010000	1000100A10	?1		
<i>B. spicata</i>	0A0010A0	110210000	-00010000000	1041			
<i>Co. arabicus</i>	10001000	1012001010000	10101101A111				
<i>Co. brandegeei</i>	10001000	1002001010000	1010A10101?1				
<i>Co. plumbagineus</i>	10001000	1012001010000	101011010111				
<i>Co. scandens</i>	10001000	101200100-000	1010010101?1				
<i>Cy. crassifolia</i>	11011A000	-02001010100	1110001110B1				
<i>Cy. gypsophiloides</i>	110100000	-0200100-100	111000111021				
<i>A. annulatus</i>	11122A01	101B11101100000	10000-0030				
<i>A. eriosolenus</i>	A1122101	1211111011000	10100010A031				
<i>A. hintoniorum</i>	11122A10	121011101000000	10001-00?0				
<i>A. leiosolenus</i> var. <i>gypsogenus</i>	11122110	120011110-01100	11000010?1				
<i>A. leiosolenus</i> var. <i>howardii</i>	11122110	120011110-01100	1100001031				
<i>A. leiosolenus</i> var. <i>lasianthus</i>	11122110	120011111001100	11000010?1				
<i>A. leiosolenus</i> var. <i>leiosolenus</i>	11122110	120111110-01100	1100001031				
<i>A. reflexus</i>	11122110	120011100-01A00	11000010?1				

LISTA DE CARACTERES

0. TIEMPO DE VIDA: anual = 0; perenne = 1.
1. ANILLOS MUCILAGINOSOS EN EL TALLO: ausentes = 0; presentes = 1.
2. HOJAS DISPUESTAS PRINCIPALMENTE HACIA LA BASE DEL TALLO: ausentes = 0; presentes = 1. .
3. TEXTURA DE LAS HOJAS: herbácea delgada = 0; suculenta = 1; coriácea = 2.
4. MARGEN DE LA LÁMINA: entero = 0; sinuado a undulado = 1; crenulado = 2.
5. ÁNGULO DEL ÁPICE DE LA HOJA: agudo = 0; obtuso = 1. .

6. VESÍCULAS EN LAS HOJAS: ausentes = 0; presentes = 1. .
7. PÚSTULAS EN LAS HOJAS: ausentes = 0; presentes = 1. .
8. ZONA PARACLADIAL DE LA INFLORESCENCIA: simple = 0; compuesta = 1. .
9. UNIDAD TERMINAL DE FLORACIÓN DE LAS INFLORESCENCIAS COMPUESTAS: umbelada = 0; racemosa = 1; flores solitarias = 2.
10. ARREGLO DE LAS BRÁCTEAS: no involucral = 0; involucral = 1.
11. FORMA DE LAS BRÁCTEAS PRÓXIMAS AL PERIANTO: lanceolada = 0; ovada = 1; ampliamente ovada = 2.
12. GLÁNDULAS EN BRÁCTEAS: ausentes = 0; presentes = 1.
13. DURACIÓN DE LAS BRÁCTEAS PRÓXIMAS AL PERIANTO: caedizas = 0; persistentes = 1.
14. FORMA DEL PERIANTO: campanulado = 0; infundibuliforme = 1.
15. LONGITUD DE LAS FLORES: 0.5-19.8 mm = 0; 25.0-43.0 mm = 1.
16. INDUMENTO EN EL PERIANTO: ausente = 0; presente = 1.
17. PUBESCENCIA DEL PERIANTO: puberulento = 0; viloso = 1.
18. SUPERFICIE DEL ESTIGMA: lisa = 0; papilosa = 1.
19. ANCHO EN ANTERAS DEHISCENTES: 0.28-1.2 mm = 0; 1.3-2.26 mm = 1.
20. LONGITUD DE LOS FILAMENTOS MÁS ALLÁ DEL PERIANTO: 0.2-9.0 mm = 0; 12.0-40.0 mm = 1.
21. VISTA DEL ANTOCARPO EN SECCIÓN TRANSVERSAL: simétrico = 0; asimétrico = 1.
22. VISTA DEL ANTOCARPO EN SECCIÓN LONGITUDINAL: simétrico = 0; asimétrico = 1.
23. NÚMERO DE COSTILLAS EN EL ANTOCARPO: 5 = 0; 10 = 1.
24. CRESTAS EN EL ANTOCARPO: ausentes = 0; presentes = 1.
25. INDUMENTO EN EL ANTOCARPO: ausente = 0; presente = 1.
26. VERRUGAS GLANDULOSAS EN EL ANTOCARPO: ausentes = 0; presentes = 1.
27. TUBÉRCULOS EN EL ANTOCARPO: ausentes = 0; presentes = 1.
28. POSICIÓN DEL ANTOCARPO RESPECTO AL ESTÍPITE: recta = 0; inclinada = 1.
29. MUCÍLAGO EN FRUTO HÚMEDO: ausente = 0; presente = 1.
30. RAFIDIOS EN COTILEDONES: ausentes = 0; presentes = 1.
31. NÚMERO CROMOSÓMICO: 13 = 0; 26 = 1; 24 = 2; 22 = 3; 20 = 4.
32. ESTÍPITE EN FRUTO: ausente = 0; presente = 1.

Con los análisis realizados, se obtuvieron dos árboles igualmente parsimoniosos, con una longitud de 63 pasos, CI de 0.61 y RI de 0.83. En el árbol de consenso (L = 64) (figura 14) podemos observar en primer lugar, que *Boerhavia coccinea* es la especie hermana de un gran clado formado por *Boerhavia gracillima*, *B. erecta*, *B. spicata*, *Cyphomeris*, *Commicarpus* y *Anulocaulis*; este clado está apoyado por dos sinapomorfías, el margen de la lámina sinuado a undulado (4/1) y las glándulas en brácteas presentes (12/1). El siguiente clado, contiene dos grupos principales, uno formado por *B. erecta* - *B. spicata* y el otro formado por *Commicarpus*-*Cyphomeris*-*Anulocaulis*; este clado está apoyado por dos sinapomorfías, el arreglo no involucral de las brácteas (10/0) y la ausencia de

indumento en el antocarpio (25/0). El grupo formado por las especies de *Boerhavia erecta* y *B. spicata* está apoyado por una sinapomorfía, el tiempo de vida anual (0/0) y una homoplasia, la ausencia de indumento en el antocarpio (16/0) que también se presenta en *Cyphomeris gypsophiloides*. De acuerdo con la topología del árbol de consenso, con el muestreo que se hizo de *Boerhavia*, este género resulta parafilético, ya que el grupo que incluye al ancestro común más inmediato de las especies de *Boerhavia* incluye descendientes que se han reconocido como géneros distintos.

El clado formado por *Cyphomeris*, *Commicarpus* y *Anulocaulis* está apoyado por tres sinapomorfías, la forma infundibuliforme del perianto (14/1), los antocarpos 10-costillados (23/1) y el número cromosómico 22 (31/3). Dentro de este clado se definen a su vez, dos clados, uno formado por *Cyphomeris* y *Commicarpus* y el otro formado por *Anulocaulis*.

El clado formado por *Cyphomeris* y *Commicarpus* está apoyado por dos sinapomorfías, la posición inclinada del fruto respecto al estípito (28/1) y el número cromosómico 24 (31/2) y por una homoplasia que representa una regresión al estado ancestral, la ausencia de glándulas en brácteas (12/0). Dentro de este clado, la monofilia de *Cyphomeris* está apoyada por cuatro sinapomorfías, hojas suculentas (3/1), zona paracladial simple en la inflorescencia (8/0), superficie papilosa del estigma (18/1) y fruto asimétrico (22/1), y una homoplasia, que representa una regresión al estado ancestral, la presencia de tubérculos en el antocarpio (27/1). La monofilia de *Commicarpus* está apoyada por dos sinapomorfías, las verrugas glandulosas en el antocarpio (26/1) y los

rafidios en los cotiledones (30/1) y una homoplasia, la ausencia de mucílago en fruto húmedo, que también se presenta en el clado *Anulocaulis hintoniorum-annulatus-eriosolenus*. Dentro del clado *Commicarpus* se resuelven las relaciones entre las especies, en este clado *C. bandegeei* es el taxon hermano de un clado que contiene a *C. scandens*, *C. arabicus* y *C. plumbagineus* y que está apoyado por una homoplasia, el arreglo involucral de las brácteas (10/0) de este clado.

La monofilia de *Anulocaulis*, está apoyada en seis sinapomorfías y una homoplasia; de las sinapomorfías, cuatro se refieren a características de las hojas: disposición principalmente hacia la base del tallo (2/1), textura coriácea (3/2), margen crenulado (4/2) y ángulo obtuso en el ápice (5/1). Una de las otra sinapomorfías se refiere a la duración de las brácteas persistentes (13/1) y la otra a los frutos con la parte media más ancha (21/0), la homoplasia se refiere a la forma lanceolada de las brácteas próximas al perianto (11/0). Dentro del este clado, se definen a su vez, dos clados, el primero, formado por *A. annulatus*, *A. hintoniorum* y *A. eriosolenus*, apoyado por dos homoplasias, el arreglo involucral de las brácteas (10/1) que representa una regresión al estado ancestral y el mucílago ausente en fruto húmedo (29/0) que también aparece en el clado *Commicarpus*. Dentro de este clado, *A. hintoniorum* es taxon hermano del clado formado por *A. annulatus* y *A. eriosolenus*, los cuales están relacionados por dos sinapomorfías: la presencia de pústulas en las hojas (7/1) y el perianto viloso (17/1). El otro clado incluye a todas las variedades de *A. leiosolenus* y *A. reflexus*, el cual está apoyado por dos sinapomorfías, el ancho de las anteras dehicentes de 1.3-2.26 mm (19/1) y las crestas en el antocarpio (24/1).

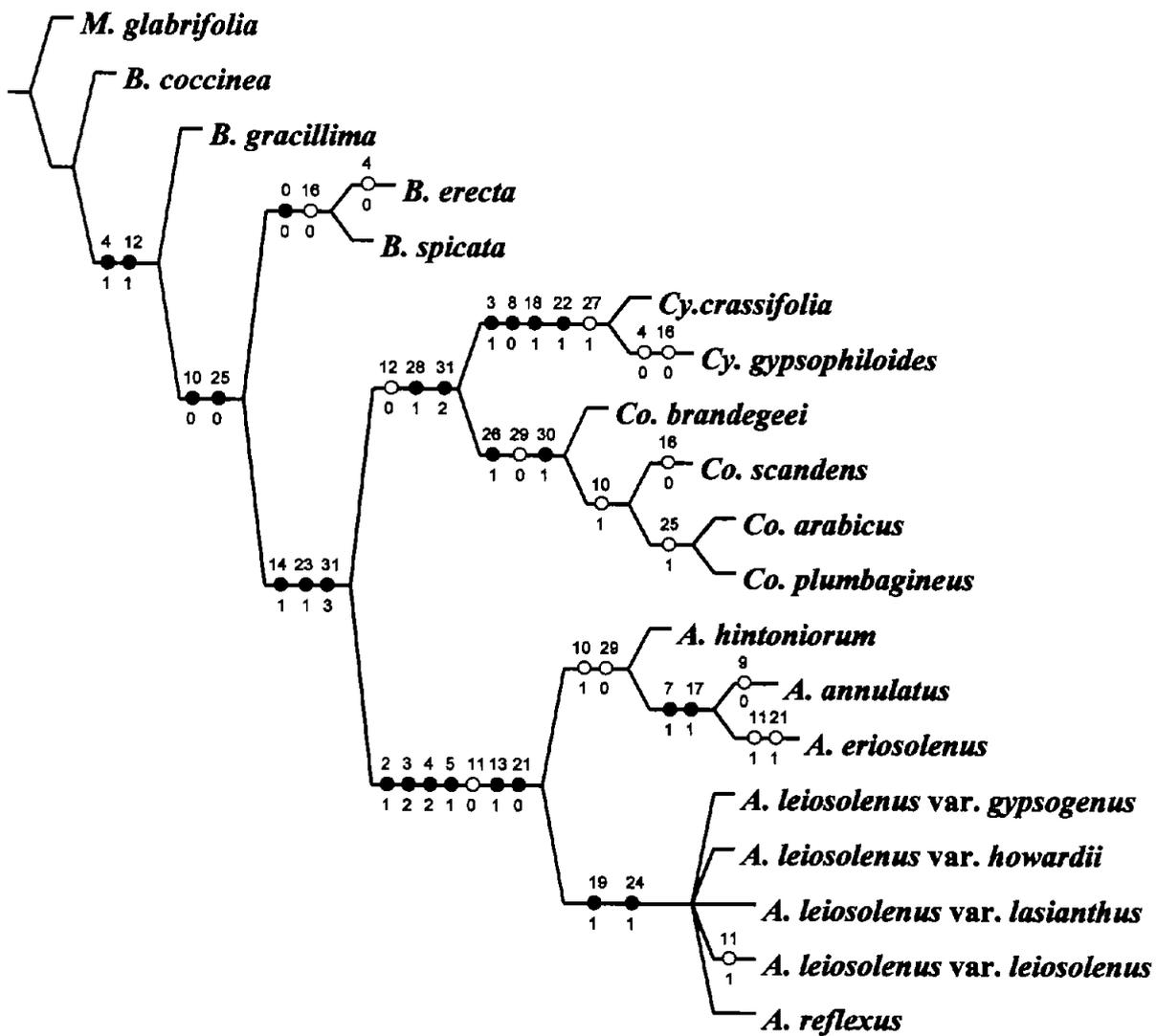


Figura 14. Árbol de consenso generado a partir de los dos árboles más parsimoniosos de $L = 63$, $Ci = 0.61$, $Ri = 0.83$.

El análisis de los dos árboles más parsimoniosos nos indica que las relaciones entre las variedades de *Anulocaulis leiosolenus* y *A. reflexus* no se resuelven debido a las diferentes hipótesis que hay con respecto a la posición de *A. leiosolenus* var. *lasianthus* y *A. reflexus*, lo que nos refleja conflicto entre los caracteres. En una de las hipótesis, el clado formado por *Anulocaulis leiosolenus* y *A. reflexus* se relacionan además de las dos sinapomorfias ya mencionadas anteriormente, por la ausencia de indumento en el perianto; dentro de este clado, *A. reflexus* es la especie hermana de un clado que contiene a todas las variedades de *A. leiosolenus* (figura 15), el cual está apoyado por una sinapomorfia la longitud de las flores de 25.0-43.0 mm, mientras que *A. reflexus* tiene flores de 0.5-19.8 mm.

En la otra hipótesis el clado formado por *Anulocaulis leiosolenus* y *A. reflexus* está apoyado también por dos sinapomorfias más, la longitud de las flores de 25.0-43.0 mm (15/1), en este caso la sinapomorfia apoya a todo el clado, presentándose como regresión al estado ancestral, precisamente en *A. reflexus*, que tiene las flores de 0.5-19.8 mm (15/0); en este clado, *A. leiosolenus* var. *lasianthus* es el grupo hermano de un clado que contiene a las demás variedades de *A. leiosolenus* y *A. reflexus* (figura 16); este último clado está apoyado por una homoplasia, la ausencia de indumento en el perianto (16/0), que también aparece en *Commicarpus scandens* y el clado formado por *Boerhavia erecta* y *B. spicata*.

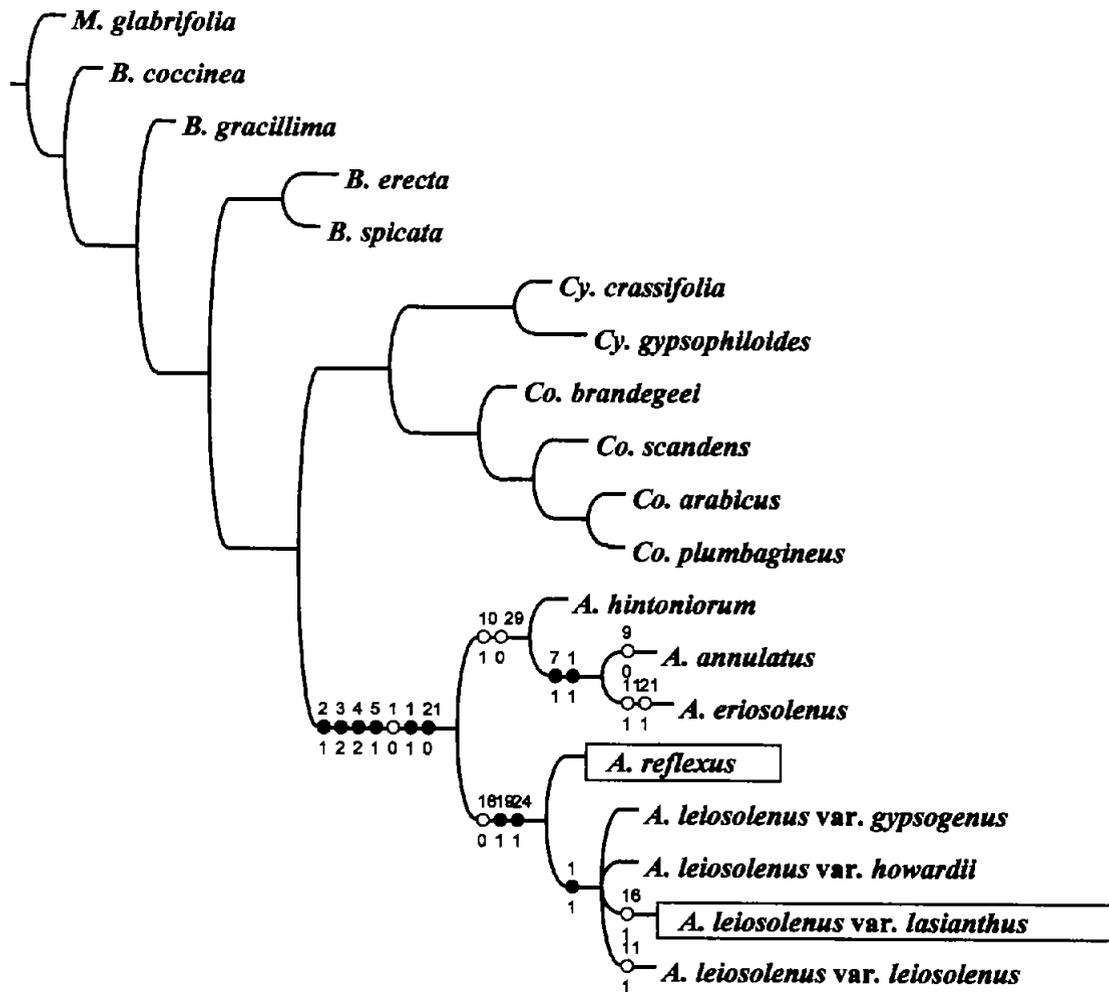


Figura 15. Uno de los dos árboles más parsimoniosos ($L = 63$, $Ci = 0.61$, $Ri = 0.83$). Se resalta la posición de *Anulocaulis reflexus* y *A. leiosolenus* var. *lasianthus*.

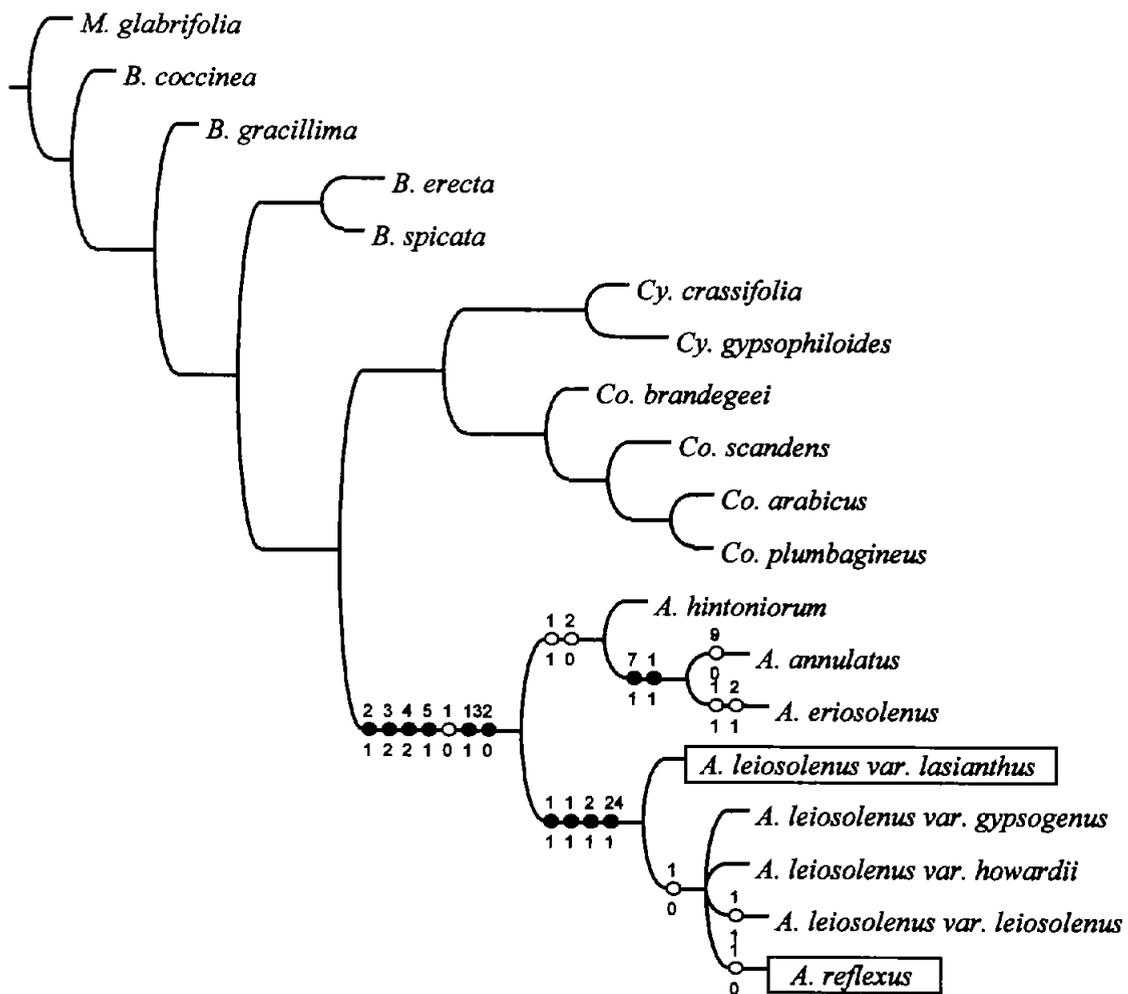


Figura 16. Uno de los dos árboles más parsimoniosos ($L = 63$, $Ci = 0.61$, $Ri = 0.83$). Se resalta la posición de *Anulocaulis reflexus* y *A. leiosolenus* var. *lasianthus*.

REMOCIÓN DE CARACTERES

Este tipo de análisis, que remueve secuencialmente cada carácter de la matriz (Davis, 1993) formulando así un número de matrices y árboles de consenso igual al número de caracteres, se utilizó como una herramienta para evaluar el papel que juega cada carácter en la conformación de la topología del consenso, sirviendo al mismo tiempo como una forma de determinar la estabilidad de los clados.

En este caso, los 33 árboles de consenso obtenidos de las 33 matrices modificadas se pueden arreglar en cuatro grupos. El primer grupo está formado por aquellos árboles en los cuales con la remoción del carácter disminuyó un paso la longitud de los árboles, con respecto a la longitud del consenso original, ya que al removerlos se resuelve la posición de *Anulocaulis reflexus* y *A. leiosolenus* var. *lasianthus*. Este fue el caso para dos de los 33 caracteres. Estos caracteres son: la longitud de las flores (15) y la presencia/ausencia de indumento en el perianto (16). En estos casos, al remover el carácter 15, *A. leiosolenus* var. *lasianthus* aparece como taxón hermano del clado formado por las otras tres variedades de *A. leiosolenus* y por *A. reflexus*, es decir, este carácter en su estado de carácter 1 (longitud de las flores de 25.0 mm a 43.0 mm), hace que *A. leiosolenus* var. *lasianthus* se incluya dentro del clado en el consenso original. Por otro lado, al remover el carácter 16, *A. reflexus* aparece como la especie hermana del clado formado por todas las variedades de *A. leiosolenus*, lo que significa que este carácter en su estado de carácter 0 (ausente), hace que *A. reflexus* se incluya dentro del clado *A. leiosolenus* en el consenso original.

El segundo grupo está formado por aquellos árboles en los cuales con la remoción del carácter no se modificó la longitud de los árboles, en comparación con el árbol de consenso resultado de los dos árboles más parsimoniosos; como resultado no hubo cambios en la topología, lo que significa que individualmente estos caracteres removidos no son cruciales para determinar la topología del consenso original. Este fue el caso para 24 de los 33 caracteres. Estos caracteres son: el tiempo de vida (0), la presencia/ausencia de anillos mucilaginosos en el tallo (1), la presencia/ausencia de hojas dispuestas principalmente hacia la base del tallo (2), la textura de las hojas (3), el ángulo del ápice de la hoja (5), la presencia/ausencia de vesículas en las hojas (6), el arreglo de la zona paracladial de la inflorescencia (8), el tipo de unidad terminal de floración en las inflorescencias compuestas (9), la forma de las brácteas próximas al perianto (11), la duración de las brácteas (13), la forma del perianto (14), la superficie del estigma (18), el ancho en las anteras dehiscentes (19), la longitud de los filamentos más allá del perianto (20), la vista del antocarpio en sección transversal y longitudinal (21, 22), el número de costillas en el antocarpio (23), la presencia/ausencia de crestas en el antocarpio (24), la presencia/ausencia de verrugas glandulosas en el antocarpio (26), la presencia/ausencia de tubérculos en el antocarpio (27), la posición del antocarpio respecto al estípito (28) y la presencia/ausencia de estípito en fruto (32).

El tercer grupo está formado por los árboles en los cuales la remoción del carácter implicó que la longitud del árbol aumentara de 1 a 3 pasos, respecto al árbol de consenso original, con cambios mínimos en la topología de los árboles por la formación de politomías

en donde antes había resolución, es decir, estos caracteres determinan la resolución de ciertos clados. Este fue el caso para cuatro de los 33 caracteres. Dos de estos caracteres son: el margen de la lámina (4) y la presencia/ausencia de glándulas en las hojas (12), que al eliminarlos aumenta la longitud del árbol en dos pasos y se forma una politomía entre *Boerhavia coccinea* y *B. gracillima*, las cuales están relacionadas por tener el margen sinuado a undulado y por la ausencia de glándulas en las hojas; el tercer carácter es la presencia/ausencia de indumento en el antocarpo (25), que al eliminarlo aumenta la longitud del árbol en 1 paso y forma una politomía entre *C. arabicus* y *C. plumbagineus* que se caracterizan por la presencia de indumento en el antocarpo. El cuarto carácter es la presencia/ausencia de mucílago en fruto húmedo (29), al eliminar este carácter aumenta tres pasos la longitud de este árbol de consenso, con respecto al consenso original, y se forma una politomía entre todas las especies de *Commicarpus* que se caracterizan por la ausencia de mucílago; además la remoción de este carácter ocasiona que la posición de *A. hintoniorum* sea incierta respecto a los dos clados que se forman dentro de *Anulocaulis*, es decir este carácter es el que establece las relaciones de *A. hintoniorum* con *A. eriosolenus* y *A. annulatus*.

El cuarto grupo es aquel en donde la remoción del carácter implicó el máximo aumento en la longitud del árbol (5 pasos) con respecto al árbol de consenso original, con cambios en la topología general, por la formación de politomías en más de un clado. La topología de estos árboles nos indica que estos caracteres son los que están apoyando la formación de los grandes clados. Este fue el caso para tres de los 33 caracteres. Estos caracteres son: la presencia/ausencia de pústulas en las hojas (7), el arreglo de las

brácteas (10) y la presencia/ausencia de pubescencia en el perianto (17), al remover individualmente estos caracteres desaparece el clado *Anulocaulis hintoniorum*-*A.annulatus*-*A.eriosolenus*, en este caso, las dos últimas especies se caracterizan por tener pústulas en las hojas y el perianto viloso, como se puede observar su remoción no ocasiona una politomía entre estas dos especies, sino como ya se mencionó, ocasiona que desaparezca todo el clado, que además está apoyado por el arreglo involuclal de las brácteas; la remoción de estos caracteres también ocasiona que se forme una politomía entre todas las especies de *Commicarpus* que se caracterizan por la ausencia de pústulas y por tener el perianto puberulento y en el caso de *C. scandens*, *C. arabicus* y *C. plumbagineus*, se caracterizan por tener el arreglo involuclal en las brácteas.

VI. DISCUSIÓN

CLASIFICACIÓN

El hecho de que *Boerhavia* no se corrobore como un grupo monofilético, sino como parafilético con respecto a *Anulocaulis*, *Commicarpus* y *Cyphomeris*, nos lleva a considerar la propuesta de Fosberg (1978) de reconocer subgéneros dentro de *Boerhavia*, ya que como se vió en en capítulo de cladística, solo los grupos monofiléticos deben reconocerse en una clasificación natural que refleje los procesos evolutivos; de otra manera, el reconocimiento de estos taxones como géneros, de acuerdo con Standley (1909), implicaría dejar a *Boerhavia* como un grupo no natural. Si bien Standley (1909) consideró como caracteres diagnósticos para *Boerhavia* la forma del perianto campanulado (14/0) y los antocarpos 5-costillados (23/0), estos estados de carácter no se corroboraron como sinapomorfias para el género, sino más bien representan simplesiomorfias, una condición común en la definición de grupos parafiléticos, de acuerdo con Hennig (1966, 1968).

Dentro de la circunscripción de Fosberg (1978) para el género *Boerhavia*, se distinguieron los cuatro grupos morfológicos correspondientes a los subgéneros reconocidos por este autor. Como ya se había mencionado, Fosberg reconoció al subgénero *Anulocaulis* por los frutos simétricos y 10-sulcados (aquí considerados 10-costillados); sin embargo, en este trabajo, el estado carácter "plano simétrico del antocarpio en sección longitudinal" (22/0), resultó simplesiomórfico para *Anulocaulis* compartido con *Commicarpus*, *Boerhavia* y *Mirabilis*, mientras que el estado de carácter "frutos 10-

costillados" (23/1) se corroboró como sinapomórfico para *Anulocaulis*, *Commicarpus* y *Cyphomeris*. Los caracteres por los que se reconoce el subgénero *Anulocaulis* son principalmente caracteres de las hojas: la textura coriácea (3/2), la distribución de las hojas principalmente hacia la base del tallo (2/1), el margen crenulado (4/2) y el ángulo obtuso del ápice (5/1), además de las brácteas próximas al perianto persistentes (13/1). Estos últimos estados, excepto el del ángulo obtuso en el ápice, ya habían sido considerados por Spellenberg (1993) para caracterizar al género. Por otro lado, la presencia de los anillos mucilaginosos en el tallo, siempre considerado característico del género por los diferentes autores (Standley, 1909, Bittrich y Kühn, 1993; Spellenberg 1993, 2003) no se corroboró como una sinapomorfía, ya que se presenta además en *Cyphomeris*, en *Boerhavia erecta* y en *B. spicata*, en las cuales el carácter es polimórfico. Otro estado que apoya al clado *Anulocaulis* y que no había sido considerado informático por los diferentes autores es el de las brácteas próximas al perianto lanceoladas, que se define como una homoplasia, ya que cambia al estado de ovadas en *A. eriosolenus* y *A. leiosolenus* var. *leiosolenus*.

De los estados de caracteres usados por Fosberg (1978) para caracterizar al subgénero *Commicarpus* (frutos ligeramente simétricos, finamente 10-sulcados, con glándulas pegajosas y flores más largas que las de *Boerhavia*), sólo la presencia de glándulas pegajosas (consideradas aquí verrugas glandulosas, 26/1) se corroboraron como sinapomorfías para el género, además de los rafidios presentes en cotiledones (30/1). Este último estado de carácter no había sido considerado anteriormente, mientras que la presencia de las verrugas glandulosas en el antocarpio siempre han sido consideradas por los diferentes autores. El carácter referente a el plano de simetría del

antocarpio en sección longitudinal, cuando simétrico (22/0) y el estado de carácter antocarpos 10-costillados (23/1), como se mencionó, se corroboraron como sinapomorfías para el clado más grande. Con respecto a la longitud de las flores, aunque *Commicarpus* efectivamente tiene flores un poco más largas (6-17 mm) que las de *Boerhavia*, que tiene flores de 0.5-5 mm, se codificó para ambos géneros el mismo estado de carácter (15/0), el cual compartieron con *Cyphomeris*; aun así, el estado no se corroboró como una sinapomorfía para los tres géneros.

De los caracteres ya mencionados que Fosberg (1978) utilizó para definir al subgénero *Cyphomeris*, también se incluye el de flores más largas que las de *Boerhavia*; aparte de este, el arreglo de las flores en racimo, que aquí se consideró como el estado de carácter referente a la zona paracladial de la inflorescencia simple (8/0) y el plano de simetría del antocarpio en sección longitudinal, cuando asimétrico (22/1), se corroboraron como sinapomorfías para el género, mientras que respecto a los antocarpos gibosos, se observó que esta característica da como resultado que el antocarpio sea asimétrico, por lo que este carácter no se consideró de manera explícita. Estos estados de carácter, no solo han sido utilizados por Fosberg (1978) para definir al género, sino también por diferentes autores (Fay, 1980; Mahrt y Spellenberg, 1995; Spellenberg 2003), quienes además consideraron el estado de carácter de la textura succulenta de las hojas (3/1), que se corroboró como una sinapomorfía para el género, además de la presencia de tubérculos en el antocarpio (27/1), que se definió como una homoplasia. Otra sinapomorfía que definió al género es la superficie del estigma papilosa (18/1), este estado de carácter, había sido considerado diagnóstico para toda la subtribu Boerhaviinae por Bittrich y Kühn (1993); sin

embargo, de todos los terminales incluidos en este estudio, la condición es única para este género, por lo que se consideró como una hipótesis de homología para las especies.

De los caracteres utilizados por Fosberg (1978) para definir al subgénero *Boerhavia* (flores pequeñas, antocarpos simétricos, 3-5 sulcados, viscido-glandulares), los antocarpos 3-5 sulcados (aquí considerados antocarpos 5-costillados, 23/0) se definieron como plesiomórficos para el género. El estado de carácter de la pubescencia viscido-glandular de los antocarpos, en este trabajo fue incluido dentro del carácter de presencia o ausencia de indumento en el antocarpo (25), el cual, cuando presente (25/1) se definió como un estado simplesiomórfico sólo para *B. coccinea*, *B. gracillima* y *Mirabilis glabrifolia*. La longitud de las flores de 0.5-19.8 mm y el plano de simetría del antocarpo en sección longitudinal, cuando simétrico (22/1), no se corroboraron como sinapomórficos, porque como ya se mencionó, los estados de carácter codificados para *Boerhavia*, se comparten con algunos de los otros géneros.

Otro carácter que se consideró como hipótesis de homología entre las especies aquí incluidas, y que se esperaba relacionara a las especies de *Boerhavia*, de acuerdo con Spellenberg (1993) fue el número cromosómico; sin embargo, la falta de información para una de las especies de *Boerhavia* provocó la optimización ambigua de este carácter.

Tomando en cuenta la definición de Farris (1974) mencionada anteriormente, sobre grupos monofiléticos y tomando en cuenta la topología del árbol de consenso, se sugiere que el subgénero *Anulocaulis* es un grupo monofilético; en este caso, de las seis

sinapomorfías que apoyan al clado *Anulocaulis*, cinco se optimizaron como si fueran membresías de grupo, es decir, estados derivados compartidos que no presentan regresiones. Estas sinapomorfías son: presencia de hojas dispuestas principalmente hacia la base del tallo (2/0), la textura coriácea de las hojas (3/2), el margen crenulado de las láminas (4/2), el ángulo obtuso en el ápice de la hoja (5/1) y las brácteas próximas al perianto persistentes (13/1). La otra sinapomorfía antocarpos simétricos en sección longitudinal (21/0), aunque se definió como sinapomorfía, presenta una regresión en *Anulocaulis eriosolenus*.

Por otro lado, retomando los dos grupos morfológicos que reconoció Spellenberg (1993) dentro de *Anulocaulis* y que son los que se reconocen en el árbol de consenso, en donde además se incluye a *A. hintoniorum*, se puede mencionar que de los estados considerados por este autor que relacionan a *Anulocaulis eriosolenus* y *A. annulatus* (antocarpos lisos, usualmente no mucilaginosos cuando húmedos, hojas con pelos largos multicelulares oscuros (consideradas pústulas en este trabajo) y perianto viloso, el estado de pústulas presentes (7/1) y perianto viloso (17/1), se corroboraron como sinapomorfías para este clado. Con respecto a la pubescencia del perianto, Spellenberg (1993) mencionó que el perianto viloso es inusual y quizás, único en la familia. Por otro lado, lo que Spellenberg reconoció en general como pelos multicelulares oscuros, en este trabajo se diferenciaron dos estructuras diferentes, por un lado las pústulas, las cuales son las que se corroboraron como una sinapomorfía. Estas corresponderían a la base de lo que Spellenberg llama tricoma multicelular y que efectivamente es oscura. Por otro lado, la otra estructura es la parte apical que corresponde a un único tricoma multicelular claro. La

ausencia de mucilago en fruto húmedo (29/0) que se puso a prueba como hipótesis de homología entre estas taxa, apoya al clado formado por *A. hintoniorum*, *A. eriosolenus* y *A. annulatus*, en este caso como una homoplasia, ya que también apoya al clado formado por las especies de *Commicarpus*. Por otro lado, consideramos que los antocarpos lisos mencionados por Spellenberg (1993), hacen referencia a antocarpos sin crestas; por lo que esta característica se incluyó dentro del carácter "ausencia/presencia de crestas en el antocarpo"; en este caso, el estado de carácter cuando ausente para este clado, se corroboró como una simplesiomorfía. Otro estado que apoya el clado formado por *A. hintoniorum*, *A. eriosolenus* y *A. annulatus* es el arreglo involucral de las brácteas, que se define como una homoplasia ya que en este caso representa una regresión al estado ancestral. Respecto a *Anulocaulis hintoniorum*, como ya mencionó, fue descrita después de que Spellenberg (1993) hiciera la revisión del género, en donde reconoció los dos grupos de especies antes mencionados. Spellenberg y Wooten (1999) incluyeron a todas las especies de *Anulocaulis*, siguiendo la clave que presentan *A. hintoniorum* parecería estar relacionada con *A. annulatus* y *A. eriosolenus* por tener antocarpos sin crestas y el perianto de menos de 16 mm de largo. Además de estos caracteres, *A. hintoniorum* comparte con estas dos taxa el ancho de las anteras dehicentes (0.28-1.2 mm) y solo con *A. eriosolenus* la presencia de tubérculos en el fruto. Sin embargo, aunque estos estados se pusieron a prueba como hipótesis de homología entre estas taxa, éstos no se corroboraron como sinapomorfías entre ellos.

De los caracteres considerados por Spellenberg (1993) para el otro grupo formado por *Anulocaulis leiosolenus* y *A. reflexus* (perianto de 1 cm o más de largo, no viloso y

antocarpos con mucílago en fruto húmedo, evidentemente crestados y biturbinados) de acuerdo con el cladograma, sólo el carácter de las crestas en el antocarpo se corroboró como un carácter sinapomórfico para el clado, además del ancho de las anteras dehiscentes de 1.3-2.26 mm, carácter que no había sido considerado anteriormente y que inclusive es independiente de la longitud de las flores, ya que como se puede observar en la matriz, los estados de carácter definidos para la longitud de las flores, son diferentes entre *A. reflexus* y *A. leiosolenus*.

En cuanto a la pubescencia del perianto, aunque todas las variedades de *Anulocaulis leiosolenus* han sido descritas con perianto glabro, el hecho de que en *A. leiosolenus* var. *lasianthus* se haya observado el perianto puberulento y que el carácter se haya codificado diferente a las otras variedades, ocasiona conflicto entre los caracteres, lo que se refleja en la topología de algunos de los árboles más parsimoniosos, por lo que el estado de carácter no apoya el clado en todas las hipótesis más parsimoniosas y consecuentemente no aparece en el consenso. El largo del perianto no se corroboró como un carácter sinapomórfico para este grupo debido a la forma de codificación, en la cual a *Anulocaulis reflexus* que tiene flores de 15.0 a 19.8 mm de largo, le correspondió un estado de carácter diferente al de *A. leiosolenus*, que tienen flores de 25.0 a 43.0 mm de largo. Por otro lado, la presencia de mucílago en fruto húmedo no se corroboró como un estado sinapomórfico para estos dos taxones, debido a que el carácter se presenta en casi todos los terminales.

En cuanto a los frutos biturbinados, como se mencionó anteriormente en este estudio, no se consideró la forma del antocarpio debido a la cantidad de estados de carácter que esto implicaba. En su lugar se consideraron la vista de los planos de simetría del antocarpio en sección transversal y longitudinal, en este caso sólo el estado que se refiere al plano simétrico en sección transversal (21/0) se corroboró como una sinapomorfía para *Anulocaulis*, con una regresión en *A. eriosolenus*.

Además de las observaciones realizadas por Spellenberg (1993), el hecho de que *Anulocaulis reflexus* se incluya dentro del clado *leiosolenus*, también apoya las observaciones realizadas por Johnston (1944) quien describir a *A. reflexus*, mencionó que ésta probablemente estuviera estrechamente relacionada con *A. leiosolenus* por las características del antocarpio.

Las dos sinapomorfías que apoyan al clado *A. reflexus*-*A. leiosolenus* pueden considerarse como evidencia de que *A. reflexus* podría ser reconocida como variedad de *A. leiosolenus*, teniendo así una especie más variable de lo considerado previamente. Sin embargo, existen caracteres del perianto y polínicos que diferencian claramente a *A. reflexus* como para seguir reconociéndola como una especie válida y no como una variedad de *A. leiosolenus*. Entre estos caracteres se encuentran: la longitud de las flores, los lóbulos reflexos que presenta exclusivamente *A. reflexus*, el tamaño de los granos de polen, el grosor de la nexina, exina y sexina, número de poros y la longitud eje mayor del poro (tabla 10).

Tabla 10. Caracteres del perianto y polínicos que diferencian a *Anulocaulis reflexus* de *A. leiosolenus*

Especie/carácter	<i>A. reflexus</i>	<i>A. leiosolenus</i>
Longitud de las flores (mm)	15.0 – 19.8	25.0 – 43.0
Lóbulos del perianto	Reflexos	No reflexos
Tamaño (µm)	41.6 - 56.8	96.0 –120.0
Número de poros	20	32 – 40
Exina (µm)	9.0 – 11.0	3.2 - 7.2
Nexina (µm)	5.0 –6.0	1.6 - 3.2
Sexina (µm)	4.0 – 5.0	1.6 – 4.0
Eje mayor del poro (µm)	1.6 - 3.2	6.0 – 7.0

Por otro lado, derivado de los caracteres palinológicos y tomando en cuenta a Nowike (1970), quien consideró diferentes a *Anulocaulis leiosolenus* y *A. gypsogenus*, podemos observar que los caracteres como el número de poros (32-40) y el grosor de la nexina (5-6 µm) son iguales para estos taxa y los caracteres como el eje mayor del poro (6-7 y 6-7.5 µm), el grosor de la exina (9-11 y 10-11 µm) y el grosor de la sexina (4-5 y 5 µm), entran cada uno en un mismo intervalo de variación, estos caracteres, no considerados por Spellenberg y Wooten (1999) refuerzan la propuesta de estos autores para reducir a *A. gypsogenus* a nivel de variedad y considerarla dentro de *A. leiosolenus*.

EVOLUCIÓN DE CARACTERES

En esta sección se presentan las hipótesis sobre evolución de algunos de los caracteres, seleccionados ya sea por tener implicación en la biología reproductiva de las especies o

por la existencia de diferentes hipótesis para explicar las series de transición entre sus estados.

Anillos mucilaginosos (1). Desde que *Anulocaulis* fue segregado de *Boerhavia* por Standley (1909), se remarcó la presencia de los anillos mucilaginosos como un carácter distintivo; sin embargo, esta característica no es exclusiva del género ya que, como menciona este mismo autor, *Boerhavia* a veces llega a presentar anillos mucilaginosos. Más tarde, también Standley (1918) mencionó la presencia de estos anillos en *Cyphomeris*. La presencia de anillos mucilaginosos compartida entre *Anulocaulis*, *Cyphomeris* y algunas especies de *Boerhavia* no es, sin embargo, una sinapomorfía para estos taxones. La optimización de este carácter en los dos árboles más parsimoniosos y en el consenso es ambigua, aunque de manera no ambigua se puede sugerir que el estado ancestral es la ausencia de anillos. La optimización ACCTAN (optimización ambigua que favorece las regresiones) sugiere que la adquisición de anillos (en los árboles más parsimoniosos y en el consenso) se dio en el internodo del clado formado por *B. erecta*-*B. spicata* y el clado *Cyphomeris*-*Commicarpus*-*Anulocaulis*, surgiendo una regresión al estado ausente, en el internodo del clado *Commicarpus*. Por otro lado, la optimización DELTRAN (optimización ambigua que favorece los paralelismos), sugiere que los anillos mucilaginosos se adquirieron dos veces, una en el internodo del clado *Cyphomeris* y la otra en el internodo del clado *Anulocaulis*. Para tratar de resolver la ambigüedad en las hipótesis de evolución de este carácter, sería interesante realizar estudios anatómicos y químicos, sobre la estructura y composición de los anillos, en taxones que representen los dos orígenes potenciales.

Textura de las hojas (3). La optimización no ambigua de este carácter nos sugiere que no hubo un cambio de la textura herbácea delgada o suculenta para llegar a la textura coriácea, sino que ocurrieron dos cambios en el estado ancestral (textura herbácea suculenta), a dos estados derivados; por un lado, se dio el cambio al estado de textura suculenta en el clado *Cyphomeris*, y por el otro, se dio un cambio del estado ancestral a la textura coriácea en el clado *Anulocaulis*.

Margen de la lámina (4). La optimización no ambigua de este carácter nos sugiere que en su evolución hubo una serie de transformación lineal entre los estados de carácter, para llegar al estado derivado. Por un lado, hubo un cambio de las hojas con margen entero al sinuado-undulado, en el internodo del clado que se forma entre *B. gracillima*, el clado *B. erecta-spicata* y el clado *Cyphomeris-Commicarpus-Anulocaulis*, presentándose dos regresiones al estado de margen entero en *B. erecta* y *Cyphomeris gypsophiloides*. Después, hubo un cambio del estado sinuado a undulado, al crenulado, en el internodo del clado *Anulocaulis*.

Derivados epidérmicos de las hojas (6,7). Con respecto a los derivados epidérmicos que se definieron en este trabajo como vesículas, la optimización ambigua de este carácter (en los árboles más parsimoniosos y en el consenso) no permite postular una hipótesis única para explicar el cambio del estado ancestral (vesículas ausentes), al estado derivado (presentes). La optimización ACCTRAN, sugiere que la adquisición de las vesículas se dio en el internodo del clado *Anulocaulis*, presentándose una regresión al estado ancestral

en el internodo del clado *A. annulatus*- *A. eriosolenus*. La optimización DELTRAN sugiere que la adquisición de las vesículas ocurrió independientemente en *A. hintoniorum* y en el internodo del clado *A. leiosolenus*-*A. reflexus*. Para tratar de resolver la ambigüedad en las hipótesis de evolución de esta carácter, sería interesante realizar estudios anatómicos y observaciones en microscopio electrónico sobre la estructura de las vesículas, en taxones que presenten los dos orígenes potenciales.

En el caso de las pústulas, la optimización fue no ambigua, ésta sugiere que el cambio del estado ancestral (ausencia de pústulas) al estado derivado (presencia), ocurrió en el internodo del clado *A. annulatus*-*A. eriosolenus*.

Unidades terminales de floración de las inflorescencias compuestas (9). De una forma no ambigua, se puede sugerir que el estado ancestral para el tipo de unidad de floración es el estado de flores solitarias; sin embargo la optimización ambigua del carácter no nos permite inferir en qué parte del cladograma ocurrieron los cambios a los otros tipos de unidades de floración (racemosas y umbeladas) ya que después de la rama terminal de *Mirabilis glabrifolia*, se presenta ambigüedad en una gran parte del cladograma. La optimización ACCTRAN y DELTRAN de este carácter en los árboles más parsimoniosos y en el consenso, sugiere que después de la rama terminal en *Mirabilis glabrifolia* se originan las unidades terminales de floración umbeladas, presentándose dos regresiones, una en *Boerhavia gracillima* y en el internado del clado *Anulocaulis*, en dónde además, en *A. annulatus* se observa un segundo origen para el estado de carácter de flores umbeladas. El otro estado de carácter (flores racemosas) se origina en *Boerhavia spicata*. Para tratar

de resolver la ambigüedad en las hipótesis de evolución de este carácter, sería interesante realizar estudios de desarrollo floral en taxa que presentan las diferentes unidades terminales de floración.

Longitud de las flores (15). La optimización de este carácter sobre el consenso nos sugiere que el cambio del estado ancestral (flores de 0.5-19.8 mm de largo) al estado derivado (flores de 25.0-43.0 mm) ocurrió en el internodo del clado *A. leiosolenus-A.reflexus*, presentándose una regresión en *A. reflexus*; sin embargo la optimización es ambigua debido a las diferentes posiciones de *A. reflexus* y *A. leiosolenus* var. *lasianthus* en los dos árboles más parsimoniosos. La optimización ACCTRAN y DELTRAN en el árbol más parsimonioso con la topología en donde *A. reflexus* es la especie hermana del clado *A. leiosolenus*, como en la figura 13, sugieren que el cambio del estado ancestral al derivado ocurrió en el internodo del clado *A. leiosolenus*. En el otro árbol más parsimonioso, en donde *A. leiosolenus* var. *lasianthus* es el taxón hermano del clado *A. leiosolenus-A. reflexus* como en la figura 14, el cambio ocurrió en el internodo de todo el clado *Anulocaulis*, presentándose una regresión en *A. reflexus*.

El estado de carácter derivado nos sugiere que *A. leiosolenus* presenta síndromes de polinización entomófila y ornitófila, ya que es polinizada por organismos que se pueden considerar de gran tamaño. Este hecho corrobora las observaciones de Spellenberg (1993) quien reportó que la variedad *leiosolenus* es visitada por esfíngidos, la variedad *lasianthus* por esfíngidos, colibríes, avispas y abejorros y la variedad *gypsogenus* por avispas, esfíngidos y abejas recolectoras de polen. En cambio, en algunos de los demás

terminales que presentan el estado plesiomórfico (incluyendo a *A. reflexus*) se ha reportado que son polinizados por organismos más pequeños; Spellenberg (1993) mencionó inclusive que la reducción del perianto es precisamente una respuesta a la presión selectiva de la polinización por insectos pequeños. Para *A. annulatus* y *A. eriosolenus*, Spellenberg (1993) reportó que son visitadas por abejas pequeñas, moscas y mariposas y para *A. reflexus* reportó que es visitada por abejas; para *Boerhavia coccinea* y *B. spicata*, Spellenberg (2000) citó que son visitadas por abejas pequeñas y moscas.

Crestas en el antocarpio (24). La optimización no ambigua de este carácter nos sugiere que el cambio del estado ancestral (crestas ausentes) al derivado (crestas presentes) ocurrió en la base del clado *A. leisoelonus*-*A. reflexus*. La presencia de estas crestas podría estar relacionada con la dispersión por viento, hecho que ha sido reportado para *Phaeoptilum spinosum* (Nyctaginaceae) por Willson y Spellenberg (1977), pero no para los taxones del clado. Sin embargo, estos taxa presentan mucílago en fruto húmedo, carácter que ha sido relacionado por estos mismos autores con la dispersión por animales, la germinación y la carnivoría, este hecho podría sugerir la existencia de dos mecanismos de dispersión en *Anulocaulis leiosolenus* y *A. reflexus*.

Tubérculos en el antocarpio (27). Como ya se mencionó, este carácter se presenta en *A. hintoniorum*, *A. eriosolenus* y las dos especies de *Cyphomeris*. De una forma no ambigua, se puede sugerir que el estado ancestral para este carácter es la presencia de crestas y el estado derivado la ausencia. Sin embargo, la optimización ambigua del carácter no permite determinar en qué parte del cladograma se perdieron los tubérculos. La optimización

ACCTTRAN de este carácter en los árboles más parsimoniosos y en el de consenso, sugiere que los tubérculos se perdieron desde la base, después de la rama terminal de *Mirabilis glabrifolia*, presentándose dos regresiones, una en el internodo del clado *Cyphomeris* y la otra en el internodo del clado *Anulocaulis hintoniorum-A. annulatus-A. eriosolenus*, en donde además en *A. annulatus* se vuelve a originar independientemente el estado derivado. La optimización DELTRAN sugiere que en el clado *Anulocaulis hintoniorum-A. annulatus-A. eriosolenus* se originaron dos regresiones, una en la rama terminal de *A. hintoniorum* y la otra en la rama terminal de *A. eriosolenus*, además de la regresión en el internodo del clado *Cyphomeris*. Para tratar de resolver la ambigüedad en las hipótesis de evolución de este carácter, sería interesante realizar estudios anatómicos sobre la estructura de los tubérculos, en los taxones que presentes los dos orígenes potenciales.

Mucílago en fruto húmedo (29). Retomando los grupos morfológicos reconocidos por Spellenberg (1993) dentro de *Anulocaulis*, la presencia o ausencia de mucílago es una de las características que los diferencian. La optimización no ambigua de este carácter en los dos árboles más parsimoniosos y en el consenso, nos sugiere que la presencia de mucílago en los frutos es el estado ancestral y que la ausencia es el estado derivado. La pérdida de mucílago en los frutos ocurrió independientemente dos veces, una en el internodo del clado *Commicarpus* y la otra en el nodo del clado *Anulocaulis*.

DISTRIBUCIÓN Y HÁBITAT

A pesar de que los dos principales centros de distribución de *Anulocaulis* se corresponden claramente al Desierto de Mojave y Desierto Chihuahuense, como se observó en la figura 4, bajo los supuestos de la biogeografía cladista de que existe una correspondencia de las relaciones entre los taxones y las relaciones entre las áreas que ellos habitan (Morrone 2001 a,b), en este caso no podemos sugerir una hipótesis acerca de las relaciones de las áreas en donde se distribuye *Anulocaulis*. Tomando en cuenta que entre el área de distribución general de *Anulocaulis* se pueden distinguir arbitrariamente siete áreas de distribución más específicas que son: SE de California, S de Nevada, N de Arizona, SE de Nuevo México, W de Texas, NE de Chihuahua y S de Coahuila; podemos sugerir que la falta de hipótesis se debe a dos factores:; por un lado porque encontramos taxones de amplia distribución, es decir, se encuentran en más de un área de estudio (Morrone 2001b) y por el otro, porque encontramos distribuciones redundantes, las cuales también son conocidas como áreas de simpatría, es decir, cuando una misma área aparece más de una vez en un cladograma taxonómico de áreas (Morrone 2001 a,b) (figura 16). Para estos casos, se ha interpretado que la simpatría se debe a procesos de dispersión (Morrone 2001 a,b)

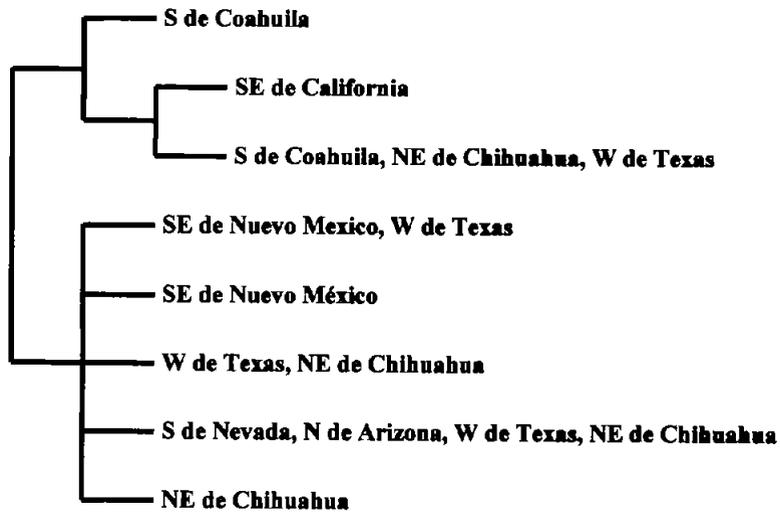


Figura 16. Cladograma taxonómico de áreas, para *Anulocaulis*, basado en el árbol de consenso resultado de los dos árboles más parsimoniosos.

VII. SINOPSIS TAXONÓMICA

***Boerhavia* subgénero *Anulocaulis* comb. nov.**

Especie tipo: *Boerhavia eriosolena* A. Gray

Hierbas perennes, rara vez anuales, **tallo** con anillos mucilaginosos; **hojas** dispuestas principalmente hacia la base del tallo, coriáceas, margen crenulado, ángulos agudos u obtusos en el ápice, vesículas o pústulas presentes o ausentes; zona paracladial de la **inflorescencia** compuesta, **unidades terminales de floración** umbeladas o flores solitarias, cada flor sostenida por una a cinco **brácteas** que forman o no un involucre, lanceoladas, ovadas o ampliamente ovadas, persistentes, con glándulas; **flores** de 6.0-43 mm de largo, **perianto** infundibuliforme, blanco, rosa o magenta, glabro, puberulento o viloso, parte distal del perianto generalmente no acrescente en fruto, lóbulos generalmente reflexos; anteras dehiscentes de 0.69-2.26 mm de ancho, filamentos de 5.1-40 mm de longitud más allá del perianto; **estigma** con la superficie lisa; **antocarpo** simétrico, fusiforme, turbinado o biturbinado, simétrico o asimétrico en sección transversal y simétrico en sección longitudinal, 10-costillado, con o sin crestas, glabro, con o sin tubérculos, sésiles o con estípites en posición recta, mucilaginoso o no cuando húmedo.

Clave de especies

Flor sostenida por dos a cinco brácteas proximales; antocarpos sin crestas; anteras dehiscentes de 0.69 a 0.96 mm de ancho

Hojas sin pústulas; perianto puberulento *A. hintoniorum*

Hojas con pústulas; perianto viloso

Frutos turbinados; parte distal del perianto acrescente en fruto

. *A. eriosolenus*

Frutos fusiformes; parte distal del perianto no acrescente en fruto . . .

. *A. annulatus*

Flor sostenida por una bráctea proximal; antocarpos con crestas; anteras dehiscentes de 1.3 a 2.26 mm de ancho

Flores de 25.0 a 43.0 mm de largo, lóbulos no reflexos *A. leiosolenus*

Flores de 15 a 20 mm de largo, lóbulos reflexos. *A. reflexus*

Anulocaulis annulatus (Coville) Standley, Contr. U. S. Natl. Herb. 12:375. 1909.

Tipo: ESTADOS UNIDOS. California, Inyo Co., Funeral Mountains, Furnace Creek Canyon, Coville 577. (Holotipo: US).

Boerhavia annulata Coville, Contr. U. S. Natl. Herb. 4:177, 1893.

Hierbas perennes; hojas con ángulos agudos u obtusos en el ápice, vesículas ausentes, pústulas presentes; unidades terminales de floración umbeladas; cada flor sostenida por dos brácteas que forman un involucro, éstas lanceoladas o ampliamente ovadas; flores de 6.0-10.0 mm de largo, perianto blanco, rosa o rosa lavanda, viloso, parte distal no acrescente en fruto, lóbulos no reflexos; anteras dehiscentes de 0.69-0.96 mm de ancho, filamentos de 1.0-3.2 mm de longitud más allá del perianto; antocarpo fusiforme, sésil, simétrico en sección transversal, sin crestas, no mucilaginoso cuando húmedo; n = 24.

Se distribuye en Estados Unidos, en la región desértica al sur de California en los condados de Inyo y San Bernardino.

Hábitat: Laderas rocosas secas, entre arbustos de creosota esparcidos, pastizal halófilo de mesquite o matorral arbustivo; posiblemente en suelos arcillosos en sedimentos arenosos, cascajo desértico y aluvión; de unos cuantos metros sobre el nivel del mar (1.2 m) hasta los 1155 m.

Floración y/o fructificación: enero-julio y noviembre. Spellenberg (1993) señala que la época de floración empieza a finales de febrero y termina a finales de julio y después otra vez ocasionalmente en septiembre. En los ejemplares examinados en este estudio, se observaron ejemplares con flores y/o frutos desde enero a julio y no se observaron colectas correspondientes al mes de septiembre pero si de finales de noviembre.

Ejemplares examinados: ESTADOS UNIDOS. CALIFORNIA: Inyo, Lower Warm Spring, northeastern Saline Valley, *Alexander 2671* (DS, NY, US); Saline Valley, toward Big Silver Mine, *Alexander y Kellogg 2740* (CAS, GH); On old road to Darwin, *Alexander y Kellogg 2842* (NY); Death Valley National Monument, *Annable 5* (NY), Stovepipe Wells, Death Valley, *Barneby 2744* (NY); 1 mile E of Ballarta, *Munz 11730* (MEXU, NY); Death Valley, *Clokey y Templeton 5802* (NY); Echo Canyon, Funeral Mountains, *Coville y Gilman 149* (US); Mouth of Cottonwood Canyon, Panamint Mountains, *Coville y Gilman 361* (US); West side of lower Pass, Panamint Mts., *Eastwood 7690* (CAS); Artists Drive, Death Valley, *Eastwood 7732* (CAS); Death Valley, *Esmond s/n* (CAS 240484); 0.7 mi SW of Stovepipe Wells along highway 190, *Everett y Balls 23214* (NY); Death Valley National Monument, some miles S of Bad Water, *Everet 33845* (GH); Death Valley between Furnace Creek and Salt Wells, *Ferris 7407* (DS, NY); In Furnace Creek Wash, Funeral Mountains, Death Valley National Monument, *Ferris 8000* (GH); In Furnace Creek Wash, Funeral Mountains, Death Valley National Monument *Ferris 8000* (DS, GH); Hole in the wall Wash about 3/4 mile from turn-off from state Hwy 190, Death Valley National Monument, *Ferris 13451* (DS, NY); Death Valley National Monument, *Hitchcock 23306* (DS, NY); 5 miles of Bradbury

Well, Black Mountains, *Howell 3607* (CAS, US); Amargosa River, Death Valley, *Jaeger s/n, 02/mayo/1927* (GH); Panamint Canyon, *Jones s/n, 3/mayo/1887* (DS 155335, US, NY); Funeral Mountains, Death Valley, *Jones s/n, 8/abril/1907* (DS 170108, 169711; CAS 150436, DS, CAS, NY); Funeral Mountains, Death Valley, *Jones s/n* (DS 169711); Artists Drive, 6 miles S of Furnace Creek, east side of Death Valley, *Keck 5747* (DS); Upper Warm Spring, Saline Valley, *Kerr s/n* (CAS 316463); Furnace Creek, Death Valley, *MacFadden 13331* (CAS, NY); Death Valley, *Nelson 3418* (DS); Funeral Creek, *Parish 10040* (DS); Mouth of Surprise Canyon, *Parish 10072* (DS, GH); Furnace Creek Canyon, *Peebles 267* (DS, GH, NY, ARIZ); Death Valley, 19.5 miles south of Badwater, *Pinkava 12753 et al.* (NMC); 3.3 miles north of Midway Well on road to Scotty's Castle, Death Valley National Monument, *Raven 11994* (CAS, GH); Mouth of Beveridge canyon, east base Inyo Mountains, Saline Valley, *Roos 6510* (DS); Death Valley National Monument, 1.9 mi E of Hwy 178 on Artist's Drive, *Spellenberg 3152* (NMC); Death Valley National Monument, 14.0 mi S of Bad water, 10.0 mi N of junction with Hwy 178 and valley floor road, *Spellenberg 3153* (MEXU, NMC, NY); Death Valley National Monument, 7.5 mi W of Daylight Pass, *Spellenberg 3154* (NMC); Death Valley National Monument, Titus Canyon, on S-facing talus, about 1 mile E of mouth of Canyon, *Spellenberg 3162* (NMC, NY); Hanaupah Canyon, Death Valley, *Stewart s/n* (US 1839897); Panamint Valley: 5.9 mi down Hwy from Wildrose Canyon Ranger Station, just S of Death Valley National Monument Boundary, *Thorne 44589* (ENCB); Jubilee Pass, Black Mountains, S end Funeral Range, *Train s/n et al.* (DS 254645); Jail Canyon, Panamint Range, *Train s/n et al.* (US 1737237); Mouth of Wild Rose Canyon (at the edge of Panamint Valley), *Twisselmann 11949* (CAS); Death Valley, Mesquite springs, *Welsh 22670* (NY); Death Valley, between old confidence Mill and Bradbury well. 3 6/10 mi SW of E end of Jubilee Pass, *Wolf 6619* (DS). **San Bernardino**, Ca. 60 mi NE de Barstow, 4 mi NW de Avawatz Pass, ca. 1/2 mi S de Arrastre Spring en Avawatz Mountains, *Henrickson 8* (NMC); Ca 60 miles NE of Barstow, 4 miles NW of Avawatz Pass, ca 1/2 miles S of Arrastre Spring in Avawatz Mts, *Henrickson 17192* (NMC); Just S of Death Valley National Monument in the Avawatz Mts., at the Avawatz Salt and Gypsum Mine, SW of Saratoga Springs, *Spellenberg 3149* (MEXU, NMC, NY).

Anulocaulis eriosolenus (A. Gray) Standl., Contr. U. S. Natl. Herb. 12:375. 1909.

Tipo: MÉXICO. Coahuila, Azufrosa near Saltillo, 1848-49, Gregg 512. (**Holotipo:** GH; **Isotipo:** NY).

Boerhavia eriosolena A. Gray, Amer. J. Sci. Arts, ser.2, 15:322. 1853.

Hierbas perennes, rara vez anuales; hojas con ángulos obtusos en el ápice, vesículas ausentes, pústulas presentes; unidades terminales de floración con flores solitarias; cada flor sostenida por cuatro o cinco brácteas que forman un involucre, éstas ovadas; flores de 7.0-10.6 mm de largo; perianto rosa claro a rosa lavanda, viloso, parte distal acrescente en fruto, lóbulos no reflexos; anteras dehiscentes de 0.74-0.87 mm de ancho, filamentos de 2.0-4.0 mm de longitud, más allá del perianto, antocarpio turbinado, estipitado, asimétrico en sección transversal, sin crestas, no mucilaginoso cuando húmedo; n = 24.

Presenta dos centros de distribución; uno, en el suroeste de Texas y noreste de Chihuahua; en Texas se distribuye de Brewster y Presidio, condados que forman parte de la región del Big Bend, hacia el oeste formando parte de Chihuahua, en el municipio de Ojinaga. El segundo centro de distribución se encuentra en el centro sur de Coahuila, en los municipios de Castaños, Cuatro Ciénegas, Parras, San Pedro y Viesca. Spellenberg (1993) menciona que debido a que la región del Desierto Chihuahuense ha sido ampliamente colectada, el espacio que se presenta entre estos dos centros de distribución se puede considerar como real.

Hábitat: Laderas calizas, de pizarras o arcilla, rocosas erosionadas o secas, en arroyos, dunas yesosas, afloramientos de caliza, de yeso y de roca; en suelos calizos, arcillosos y yesosos; de 580 a 2600 m sobre el nivel del mar.

Floración y/o fructificación: marzo-noviembre. Spellenberg (1993) menciona que la época de floración es de mayo a noviembre.

Ejemplares examinados: **ESTADOS UNIDOS. TEXAS:** Brewster, Big Bend, National Park, near of Solis just N of the Mariscal Cañon , *Correll y Johnston 24563* (GH); Hot springs, *Cory 6450* (GH); W of Texas, Tornillo Creek, *Havard 58* (GH); Río Grande toward Hot Springs, *Huckley 4606* (US); NW of Terlingua, Chisos Mountains, *Marsh 146* (TEX, ARIZ); Along Río Grande, Hot Springs, *Moore y Steyermark 3456* (NY, GH, CAS, DS); 75 mi S of Alpine, *Powell 2177* (NMC); 2 mi W of Study Butte, *Spellenberg 2615* (NY, NMC); Study Butte, *Spellenberg 9702* (NMC); 2 mi NW of Hot Springs, *Sperry 1457* (ARIZ); 0.5 mi E of Tornillo Creek, on road to Rio Grande Village, *Van Devender s/n, 21/agosto/1982* (ARIZ); Hot Springs, Big Bend, *Warnock 701b* (GH, TEX); Terlingua Beds, 2 mi N of Study Butte, *Correll y Wasshausen 27895* (LL). **Presidio**, 13 mi W of Lajitas, *Spellenberg 2621* (NMC). **MÉXICO. CHIHUAHUA:** Ca. 22 mi. ESE of Tlahualilo, 13.3 mi. S of Los Charcos de Risa, towards el Venado, 26°01', 103°08', *Henrickson 13747* (NMC); Valle near Azufrosa (DS: foto del ejemplar tipo). **Ojinaga**, 7 mi. S of Ojinaga, on road to Chihuahua, *Spellenberg 3701* (MEXU, NMC); 11 mi. S of Ojinaga, *Spellenberg, 9693* (NMC); 45 km S of Ojinaga on road to La Perla, *Spellenberg 10740* (NMC) 2800 ft. **COAHUILA:** 48 km al N de la desviación a el Carmen, casi en el límite con Nuevo León, 22°55' 51.8", 101° 12' 52.1", *Hernández-Ledesma 39 et al.* (MEXU); Ca. 1 mi from N end of Sierra San Marcos, *Reeves P13109* (NMC); 55 mi W of Saltillo, *Shreve 8752* (US). **Castafios**, N end of Valley of Acatita, 15.1 road miles N of Rancho Acatita, where NE-SW running spur (Sierra de la Cuchilla), 29°39', 103°10', *Henrickson y Riskind 22612* (NY, MEXU). **Cuatro Ciénegas**, Ca. 72 (air) miles SW of Cuatro Ciénegas on E side of Sierra de las Delicias, around spring 1.5 mi. SW of Las Delicias, 26°12', 102°50' *Henrickson, 1223 c* (NMC); Ca. 31 (air) mi. SW of Cuatro Ciénegas along San Pedro-Cuatro Ciénegas Highway, 1 mi. SW of Rancho el Hundidito, 26°32', 102°20', *Henrickson 12536* (NMC); 71.2 (rd) mi. SW of Cuatro Ciénegas, on road to San pedro, 13 mi NW of Las Delicias, 26° 18', 102° 38', *Henrickson 12568* (NMC); 32. mi SW of Cuatro Ciénegas, on road to San Pedro de las Colonias, 3.4 mi. NE

of Tanque Nuevo, 26°05', 102°240', *Henrickson 20568* (ARIZ); Ca. 15 (air) Km. S of Cuatro Ciénegas, on the W slope of the N end of Sierra San Marcos, about 1-2 Km. S of Poza la Becerra, along Hwy 30, 26°51", 102°07', *Henrickson y Lee 15912* (TEX); 71 Km. SSW of Cuatro Ciénegas on México #30 to Torreón, at Km. 159, 26°34', 102°24', *Illis y Lasseigne 65* (MEXU); Between la Víbora and Matrimonio Viejo, *Johnston 9344* (MEXU); 1.8 mi SSW of Pozo de la Becerra opposite Laguna Grande, 26°48'52", 102°22'0", *Lehto 5206 et al.* (ENCB); Ladera baja de la Sierra de San Marcos, frente a las dunas de Cuatro Ciénegas, 26°55'102°10', *Rodríguez 1158 et al.* (MEXU); 4 mi W of Cuatro Ciénegas, *Shreve 8467* (ARIZ); Bolsón de Cuatro Ciénegas 21 km al S de Cuatro Ciénegas, carr. 30 Cuatro Ciénegas-San Pedro, 26°46', 101°59', *Villarreal 7621 et al.* (ENCB). **Parras**, Tanque Menchaca, S de Parras, 25°20', 102°17', *Hernández-Ledesma 55 et al.* (MEXU); Tanque Menchaca, roadside shale hillside, S slope of Sierra de Parras, 25°20', 102°17', *Hinton 27422 et al.* (TEX); S of Parras, *Hinton 23556* (CAS); San Lorenzo de Laguna and vicinity, 22 to 27 leagues SW from Parras, *Palmer 1124* (NY); 0.8 mi. E of San Rafael, 25°38', 102°27', *Moran 6267* (ARIZ); Camino que cruza la Sierra, 25°26', 102°12', *Villarreal y Carranza 7954* (MEXU). **San Pedro**, 28.4 mi. NW of San Pedro, along Hwy 30, in Puerto de Ventanillas, in first pass NW of Laguna de Mayran, 26°02', 102°43' *Henrickson 5990* (ENCB); Ca. 44 mi NE of San Pedro, 6 miles NW of Las Delicias, along Chihuahua Highway 30, 26°14', 102°41', *Henrickson 6013b* (MEXU, NMC); 32 mi. NE of San Pedro along Chihuahua Hwy 30 in Puerto de Ventanillas, 26°05', 102°43', *Henrickson 6006* (NMC); Highway 30, 26 mi. NE of San Pedro, *Spellenberg 4048* (MEXU, NMC); Puerto de Ventanillas, 25 mi NNE of San Pedro de las colonias on México Highway 30, 26°02'34", 102°44'23", *Van Devender y Nelson 84-567* (ARIZ); Sierra de las Delicias 144 Km al S de Cuatro Ciénegas, Carr.30, *Villarreal 7364 et al.* (ENCB). **Viesca**, NE edge of Cerro Bola, 1 km E of Rancho Cerro de Bola, 10.7 km SW of El Sol on Route 40, 25°34', 102°43', *Chiang 8283 et al.* (MEXU, NMC); Ca. 16.5 (air) miles SE of Esmeralda, 1 mile SE of ejido Providencia, near Laguna del Rey, 27°04', 103°29', *Henrickson 6690* (NMC); 64 mi. W of Cuatro Ciénegas, (6 mi. W of La Víbora), 29°09', 103°03', *Henrickson 7862* (NMC); Viesca, *Purpus, 1053* (NY); Along Mexico highway 40, E of Torreón, 3.5 mi E of the junction of Coahuila C-1 and entr. La Cuchilla, *Reveal* (NMC); 31 km al S de Viesca, Sierra el Número, 25°11', 102°39', *Villarreal 7750* (MEXU).

Anulocaulis hintoniorum B. L. Turner, Sida 15(4):613. 1993.

Tipo: MÉXICO. Coahuila, Mpio. Parras, ca. 14 km S of Parras, ca. 25°20'N, 102°17'W, 1140 m, orange shale outcrops, 11 sep 1993, G. B. Hinton et al. 23193 (**Holotipo:** TEX).

Hierbas perennes; hojas con ángulos agudos u obtusos en el ápice, vesículas presentes, pústulas ausentes; unidades terminales de floración con flores solitarias; flores sostenidas por cuatro brácteas que forman un involucre, éstas ampliamente ovadas; flores de 12.0-14.0 mm de longitud, perianto magenta, puberulento, parte distal no acrescente en fruto, lóbulos no reflexos; anteras dehiscentes de 0.80-0.95 mm de ancho; filamentos de 3.0-5.0 mm de longitud, más allá del perianto; antocarpio fusiforme, sésil, simétrico en sección transversal, sin crestas, no mucilaginoso cuando húmedo; n = desconocido.

Su distribución está estrictamente restringida a la Sierra de Parras en Coahuila, México.

Hábitat: Afloramientos masivos de pizarra y aluvión, en matorral xerófilo; suelo probablemente arcilloso; de 1365 a 1470 m sobre el nivel del mar.

Floración y/o fructificación: septiembre-octubre.

Ejemplares examinados: MÉXICO. COAHUILA: Parras, S of Parras. Hinton 23192 et al. (NMC); S de Parras, lado S de la Sierra de Parras, a lo largo del camino hacia Tanque Menchaca. 25° 20' 00", 102° 17' 05", Hernández-Ledesma 54 et al. (MEXU); S side of Sierra Parras, along road toward Menchaca, ca. 14 air Km S of Parras, immediately N of Sierra Prieta. ca. 2.5 mi W of road. 25°20', 102°17', 25° 20'102° 17', Nesom 7692 (MEXU).

Anulocaulis leiosolenus (Torr.) Standley, Contr. U. S. Natl. Herb. 12:375. 1909.
Tipo: ESTADOS UNIDOS, Great Canyon of Rio Grande, Parry 1139 (**Holotipo:** GH;
Isotipos: NY, US).
Boerhavia leiosolena Torrey, W. H. Emory, Rep. U. S. Mex. Bound. 2(1):172. 1858.

Hierbas perennes; hojas con ángulos obtusos en el ápice, vesículas presentes, pústulas ausentes, unidades de floración con flores solitarias; cada flor sostenida por una bráctea, éstas ampliamente ovadas; flores de 25.0-43.0 mm de largo, perianto blanco, rosa pálido, rosa o magenta, generalmente glabro, parte distal no acrescente en fruto, lóbulos no reflexos; anteras dehiscentes de 1.4-2.26 mm de ancho; filamentos de 12.0-40 mm de longitud, más allá del perianto; antocarpos biturbinados, estipidados, simétrico en sección transversal, con crestas, sin tubérculos, mucilaginoso cuando húmedo; n = 24.

Se distribuye del sur de Estados Unidos en Nevada, Arizona, Nuevo México y Texas, al noreste de México en Ojinaga, Chihuahua.

Clave de variedades

- Perianto puberulento *A. leiosolenus* var. *lasianthus*
- Perianto glabro
 - Brácteas próximas al perianto ovadas *A. leiosolenus* var. *leiosolenus*
 - Brácteas próximas al perianto lanceoladas
 - Perianto magenta *A. leiosolenus* var. *howardii*
 - Perianto blanco a rosa pálido *A. leiosolenus* var. *gypsogenu*

Anulocaulis leiosolenus (Torrey) Standley var. ***gypsogenus*** (Waterfall) Spellenberg & Wooten, Sida 18(4):987. 1999.
Tipo: ESTADOS UNIDOS. Nuevo Mexico, Chaves Co., Comeanchean Bluffs, 7 mi E of Roswell, 9 oct. 1944, *Waterfall 5701* (**Holotipo:** GH!; **Isotipos:** NY, MO)
Anulocaulis gypsogenus Waterfall, Rhodora 47: 330. 1945.

Brácteas lanceoladas; flores de 30.0-42.0 mm de largo, perianto blanco a rosa pálido, glabro; anteras dehiscentes de 1.40-2.26 mm de ancho, filamentos de 22.0-39.0 mm de longitud más allá del perianto.

Se distribuye del suroeste de Nuevo México en el condado Doña Ana al sureste en los condados Chavez, Eddy y Otero y zonas adyacentes al oeste de Texas en los condados Dallas, Loving, Culberson y Reeves.

Hábitat: Laderas yesosas, formación de yeso Castille, cultivo sobre yeso y sobre suelo pedregoso, sobre afloramientos de rocas arenosas rojas y yeso sobre los escarpados; suelo yesoso; de 1048.8 a 1368 m sobre el nivel del mar.

Floración y/o fructificación: mayo-octubre.

Ejemplares examinados: ESTADOS UNIDOS. NUEVO MÉXICO: Near Texas State line, Hwy 62, *Strendtmann 6* (GH); Lakewood, *Wooton s/n 6/agosto/1909* (NMC, NY, GH, US 562318, 736266). Chavez, 6 mi E of Roswell, along Hwy 380, *Barclay y Davison 867* (US); 10 mi E of Roswell on Highway 70, *Higgins 8694* (NY); On the bluffs on the east side of the Pecos River east of Roswell, *Spellenberg 3426* (NMC, MEXU, NY); Salt Creek unit of Bitter Lake Refuge, *s/c 25/septiembre/1954* (NMC 42073); 12 mi E of Roswell, 7 mi south of Hwy 380, 200 yards N of lake Lea, *Stein 48* (NMC); Roadside along US 380, 39 mi W of county line, eroded breaks at the edge of the Pecos River Valley, *Ulaszek 1995* (NMC); Ca. de 25 Km (by air) southeast of Roswell, Lea recreation area, Bottomless Lakes State Park, Pecos River Valley, 33°19'02", 104°13'44", *Van Devender 2000-310 et al.* (ARIZ); Comanchean Bluffs, overlooking the east side of the Pecos, on Hwy 380, 7 mi E of Roswell, *Waterfall 4294* (ARIZ, GH); E of Pecos River, 1/2 mi SE of Frasier, *Waterfall 6131* (GH, NY). Eddy,

Whites city, *Hershey s/n* 15/agosto/1939 (CAS 306033); 15 mi S de Whites City, *Higgins* 8559 (NY); 17 miles N of Carlsbad on Highway 285, *Higgins* 9243 (NY); 15 mi SW of Whites City, along highway 62-180 *Higgins* 17701 (NY); 12.5 mi SW of White City, *Ripley y Barneby* 11142 (CAS, NY); Hwy. 180/62 ca. 10 mi S of Whites City, 32°3', 104°25', *Scott 1005 et al.* (TEX, NY); Along U. S. Hwy 285, 19.7 mi S of junction with US 82 in Artesia, *Spellenberg* 3667 (NMC, NY); 2 mi S of US Hwy 82, E of Artesia, on the E side of the Pecos River, *Spellenberg* 4692 (NMC); Ca. 25 mi S of Carlsbad, 3 mi N of Texas, Hwy 62-180, *Spellenberg y Spurrie* 8254 (NMC); Ca. 24 air mi. SSW of White's City on gypsum on the S side of Hay Hollow near Butcher Spring, *Spellenberg y Spurrier* 8507 (NY, NMC); Ca. 18 N of Carlsbad at the S end of Lake MacMillan on the E side of the Pecos River, ca. 3 air mi. SE of Lakewood center S1, T20S, R26E, *Spellenberg y Spurrier* 8509 (NMC); 13.5 mi S of White City on US route 62-180, *Van Devender s/n y Oler* 21/junio/1981 (ARIZ 229320); 3 mi N of Texas State line near U. S. Highway, *Waterfall* 5721 (NY, GH). **Reeves**, along Screw Bean Arroyo, 56 miles N of Pecos, *Waterfall* 4258 (GH); Screw Bean Arroyo, 5 mi N of Orla, *Waterfall* 7809 (GH, NY). **TEXAS**: Dallas Creek, *Havard s/n* (US 148473); Delaware Creek, W de Texas, *Havard* 87 (GH). **Culberson**, North side of Delaware Creek, *Correll y Johnston* 19098 (NY); 34 mi E of Orla on the Paso Texas, Pipeline, *Muller* 8506 (CAS); Miller Bros Ranch, Central Culberson Co., Apache mountains, E Delaware Mountains, 20 mi N of Boracho, *Cory* 1532 (GH); Miller Bros Ranch, *Cory* 1535 (GH); NE of Culberson, 2 mi SE of US routes 62 and 180 at New Mexico, *McVaugh* 8166 (GH); 23.4 mi E of Reeves Co., line along Highway 652, 31°54'N, 104°24'W, *Turner* 20-441 (TEX); 15 mi S of White City (N. M.) 2 mi E of Hwy 1108, *Turner* 5661A (ENCB); 2.5 mi E of junction with US 62 on Ranch Road 1108, *Spaulding y Van Devender s/n* 15/junio/1975 (ARIZ 197974). **Dallas**, Dallas Creek, *Havard s/n* (US 1881). **Loving**, Along and above salt Creek near Hwy 285, N of Orla, *Correll y Correll* 26022 (LL, GH).

Anulocaulis leiosolenus (Torrey) Standley var. ***howardii*** Spellenberg & Wooten, Sida 18 (4):987. 1999.

Tipo: ESTADOS UNIDOS. Otero, 48 Km NNE of Dell city, Texas, W base of Guadalupe Mountains, N of mouth of Pup Canyon, 32°22.14', 105°03.92', *Spellenberg* 12433 *et al.* (**Holotipo**: NMCI; **Paratipos**: ASUI, NMCI).

Brácteas lanceoladas; flores de 27.0-35.0 mm de largo, perianto magenta, glabro; anteras dehiscentes de 1.42-1.88 mm de ancho, filamentos de 12.0-26.0 mm de longitud más allá del perianto.

Se distribuye en el sureste de Nuevo México en el condado de Otero.

Habitat: Cantera caliza, sobre lomas arcilloso-yesosas, esparcida en conos yesosos; en suelo yesoso-arcilloso; de 820.8 a 1360 m sobre el nivel del mar.

Floración y/o fructificación: agosto-septiembre.

Ejemplares examinados: ESTADOS UNIDOS. NUEVO MÉXICO: Otero, 30 air mi Nell City, Texas, foothills of Guadalupe Mountains, at mouth of Pup Canyon, *Wooten s/n* (NMC 67863)

Anulocaulis leiosolenus (Torrey) Standley var. ***laslanthus*** I. M. Johnston, J. Arnold Arbor. 25:175. 1944.

Tipo: ESTADOS UNIDOS. Brewster, 5.25 mi al E de Terlingua, *Cory 30251* (**Holotipo:** GH!).

Brácteas lanceoladas; flores de 27.0-35.0 mm de largo, perianto rosa, puberulento; anteras dehiscentes de 1.59-1.94 mm de ancho, filamentos de 20-40 mm de longitud más allá del perianto.

Se distribuye en el oeste de Texas, en el condado de Brewster y noreste de México en el municipio de Guadalupe en Chihuahua.

Hábitat: Montañas calizas y laderas yesosas o de pizarra, matorral desértico; en suelo yesoso-arcilloso; aproximadamente a los 900 m sobre el nivel del mar.

Floración y/o fructificación: marzo-septiembre. Spellenberg (1993) menciona que la época de floración es de mayo-octubre.

Ejemplares examinados: ESTADOS UNIDOS. TEXAS: Brewster, Shale badlands near Terlingua, Barneby 17973 (NY); Agua fria road, Cory 1530 (GH); 30 mi N of Terlingua on Highway 67-118, Higgins 6768 (NY); Alkali bultes on Tornillo Creek W of Texas, for Rio Grande, Havard s/n (US 148474); Between Lajitas and Bill Hill on Highway 170; gravelly soil, Larrea community, Higgins 6788 (NY); about 2 mi W of Terlingua, near old Rainbow mine, yellow gypseous clay, Powell 2192 (NMC); 7 mi W of Terlingua on gypseous shale, Spellenberg 2616 et al. (NMC, NY); 2.9 mi W of Terlingua, on nearly barren eroding gypseous clay slopes, Spellenberg 3703 (NMC, NY); 3.6 mi W of Terlingua on than shale, Spellenberg 3708 (MEXU, NMC, NY); 1.8 mi W of old Terlingua, yellowish-tan clayey soils, Spellenberg 9701 (NMC); 5 mi N of Study Butte, on Hermanas Mountains road, on grayish shale, Spellenberg 9703 et al. (NMC); 7 mi N of Terlingua, on Texas Co. on pale tan clayey shale, road 170, Spellenberg 9704 et al. (NMC); ca. 2 mi west of Terlingua along highway 170, small gravelly hills at base of Reed Plateau adjacent to the residence of David Lanman, ca. 29°18' N, 103°33' W, Turner, 20-389 (TEX); Low hills between Comanche springs and Lajitas, Chisos Mountain area, Warnock 650 (US). MÉXICO, CHIHUAHUA: Mina las Marías on Mesa de Aguila, limestone mountains and gypsy marls hills, 29°09', 103°40', Chiang 9681 et al. (NMC); 2.5 mi SE of Cajoncitos, on Rio Grande road, between Porvenir and Ojos Calientes, Everitt y Van Devender s/n 26/julio/1975 (ENCB)

***Anulocaulis leiosolenus* (Torrey) Standley var. *leiosolenus* Contr. U. S. Natl. Herb.12:375. 1909.**

Brácteas ovadas; flores de 25.0-43.0 mm de largo, perianto blanco, rosa pálido o rosa, glabro; anteras dehiscentes de 1.53-1.97 mm de ancho, filamentos de 13.0-43.0 mm de longitud más allá del perianto.

Presenta dos centros de distribución, uno en el suroeste de Estados Unidos, en la parte más sur de Nevada en el condado de Clark y en el noroeste de Arizona en los condados de Coconino y Yavapai. El segundo centro de distribución se encuentra al este de Estados Unidos en Nuevo México, en los condados de Chaves y Doña Ana, oeste de Texas en los condados de Culberson, El Paso, Hudspeth y Presidio y noreste de Chihuahua, en los municipios de Guadalupe y Coyame.

Hábitat: Matorral desértico con espinas laterales o inerme; banco de pizarras; llanos yesosos; colinas escarpadas de arcilla, alcalinas y colinas estériles; colinas y terrazas rocosas; esquistos calcáreos, colinas bajas; laderas yesosas; laderas de pizarra pulverizada; sobre yeso, laderas yesosas; alrededor de la cantera yesosa; en pizarras; en pizarras y aluvión; llanos yesos; colinas calizas; esquistos calcáreos; ladera arcillosa; esquistos calcáreos yesosos; colinas de yeso calcáreo. En suelo yesoso, yesoso-calcáreo y calizo. Se encuentra de los 456 a 1216 m sobre el nivel del mar.

Floración y/o fructificación: febrero-octubre y diciembre. De acuerdo con Spellenberg (1993) la época de floración es distinguible entre las poblaciones de Estados Unidos y México, teniendo que la floración entre las poblaciones de Arizona y Nevada es de mayo a junio y otra vez en octubre, y la de las poblaciones de Chihuahua de junio a septiembre. En este trabajo, se observaron colectas de febrero, abril a octubre y una de diciembre, para las poblaciones de Estados Unidos y para las de Chihuahua se observaron colectas de septiembre y octubre.

Ejemplares examinados: ESTADOS UNIDOS. ARIZONA: Coconino, Canyon of the Colorado, Havasupai Canyon, *Clover 7217* (US); Colorado River, Grand Canyon, Little Colorado Stop, 61.5 mi (airliner collision site; 128 lives claimed here) slopes 1 mile above mouth of Little Colorado, *Holmgren 15494 et al* (ARIZ); Colorado River, Grand Canyon. Little Colorado Stop, 61.5 mi (airliner collision site; 128 lives claimed here) slopes 1 mile above mouth of Little Colorado, *Holmgren 15495* (NY); Colorado River, Marble Canyon, mouth of 19 Mile Canyon (19 river miles below Lees Ferry), 13.75 airline miles south-southwest of Navajo Bridge, *Holmgren 15570 et al.* (NY); Mile 16.5, mouth of Hat Na Na Wash, *Martin s/n 13/junio/1971* (ARIZ 292645); Gran Canyon of the Colorado River, house Rock Rapids, 18.5 miles below Lee's Ferry, 36.7°, 111.7°, *Turner y Turner 70-15* (ARIZ); 18.5 mi camp ground Colorado River, *Hevly s/n 18/mayo/1976* (NY 00496306). **Yavapai**, 6 mi SE of Camp Verde, *Barneby 18095* (NY); E side of large wash 4.5 mi ESE of Camp Verde, N side main road, *Ertter y Strachan 2943* (NY); Camp Verde, *Harbison 41309* (ARIZ); Fort Verde, *Means 198* (NY); Verde Valley, 1.5 mi NE of Cottonwood in Dead Horse Ranch State Park, low mesa top, *Morefield 2542 et al.*, (NY); 4 mi E of Camp Verde, *Peebles 14411* (ARIZ, US, CAS, GH,); Camp Verde area, Clear Creek and Arizona Gypsum Mine area, *Harris y Pinkava s/n 15/junio/1969* (ARIZ 179496); Camp Verde on USFS Rd. 618 to Beaver Creek Ranger Station, *Spellenberg 3493* (NY, NMC); 5 mi E of Campe Verde, T13N R5E NW ¼ of secc, 11, *Van Devender s/n 29/mayo/1981* (ARIZ 229039). **NEVADA:** Clark, On low gypsum hills of the Horse Springs Formation; along the

Pabco Mine, 3.9 mi from the intersection with West Mead Boulevard, south of Gypsum Cave, Gypsum Wash, *Alexander y Alexander* (NY); Near Glendale, *Eastwood 1291 y Howell* (CAS); East Las Vegas, *Janish s/n 20/octubre/1955* (DS 391893); *Purpus 6155* (US); 1 mi W of Glendale, *Ripley y Barneby 6369* (NMC, GH); 1 mi S of Glendale, *Spaulding s/n et al. 25/agosto/1973* (ARIZ); Ca 10 mi SE of Las Vegas, ca de Gypsum Cave, W of Johns-Mansville Gypsum Mine, from Las Vegas via Lake Mead Drive, *Spellenberg 3172* (NY); 10 mi SE of Las Vegas on gypseous flats and Knolls near Gypsum Cave, W of Johns-Mansville Gypsum mine, accessible from Las Vegas via Lake Mead Drive, *Spellenberg 3172* (NMC); Road to West end Chemical mine, 1 mi E of Gypsum Cave; *Train 1811* (DS, ARIZ, NY). **Las Vegas**, In low places on mesa Las Vegas, *Tidestrom 9671* (GH). **NUEVO MÉXICO: Chaves**, 10 mil E of Roswell on US. 380+6 mi. S. on ST 409, 33°18.98', 104°19.71, *Hess 7951 y Vuono* (NY). **Doña Ana**, On W side of Rio Grande, 100 m W of river, ca. 3/4 mi, N of mexican border, S of NM, Hwy 233, *Spellenberg 9986 et al.* (NMC). **TEXAS: Culberson**, 10 mi W of intersection of Ranch Road 1108 and US 62-180, *Seigler 8509 et al.* (MEXU, NMC); 29 mi I N OF Indian Hot Springs, Rio Grande, flood plains, 25 miles north of Indian Hot Springs, *Warmock 19309* (TEX). **El Paso**, *Jones 5093* (NY); Vicinity of El Paso, *Stearns 175* (US). **Hudspeth**, On gypsum hills around gypsum quarry east of Finley, *Johnston 5026* (NY, CAS); Gypsum quarry, north end of Malone Mountains, near Finley, *Correll y Johnston 20353* (TEX, NY); 13.5 mi NW of Indian Hot Springs, *Spellenberg 3469* (NY, MEXU); 10 mi NW of Sierra Blanca at N end of Malone Mountains, on gypseous slopes mine, *Spellenberg 3716* (NY, MEXU, NMC); Near Rio Grande at a point 10 air miles NW Indian Hot Wells 31° 56', 105° 27' 30", *Worthington 5175* (NMC); Near Rio at a point 10 air mi. NW Indian Hot Springs, 31° 56', 105° 27' 30", *Worthington 6810* (ARIZ); Near Río Grande, 13.5 rd. mi. (10 air mi.) NW of Indian Hot Springs on the cretaceous Benevides formation of calcareous shale, 31°56', 105°27'30", *Worthington 13483* (NY). **Presidio**, 1 mi al N de Weatherford, *Hinckley 16665* (ARIZ). **MÉXICO. CHIHUAHUA**: 5 Km E of Rancho Cieneguillas, by winding road toward Boquilla (across Rio Grande from S part of Eagle Mountains, Texas, 30° 45' 105° 11', *Wendt 9906 et al* (MEXU, NMC); On W side of Río Grande, ca 100 m W of river, ca. 10 m S of U.S. border at border monument #1, *Spellenberg 9985 et al* (NMC). **Chiquillote**, Alicia

Mine, 2/3 distance Chilicote Station (Kansas city) to Cuchillo Parado, 29° 20', 104° 50',
Hewitt 162 (GH)

Anulocaulis reflexus I. M. Johnston, J. Arnold Arbor. 25:175. 1944.

Tipo: MÉXICO. Ojinaga, 10 miles south of Ojinaga, *Johnston 10* (**Holotipo:** GH!;
Isotipo: F).

Hierbas perennes; hojas con ángulos obtusos en el ápice; vesículas presentes, pústulas ausentes, unidades terminales de floración en flores solitarias; cada flor sostenida por una bráctea, éstas ampliamente ovadas, flores de 15.0-19.8 mm de largo, perianto blanquecino, rosa claro, rosa o magenta, glabro, parte distal no acrescente en fruto, lóbulos reflexos; anteras dehiscentes de 1.3-1.59 mm de ancho, filamentos de 5.1-13.2 mm de longitud, más allá de perianto; antocarpio biturbinado, estipitado, simétrico en sección transversal, con crestas, mucilaginoso cuando húmedo; n = 24.

Se distribuye en el oeste de Estados Unidos en Texas, en el condado de Presidio y noreste de México en el municipio de Ojinaga, Chihuahua.

Hábitat: Colinas del Cretácico superior con yeso margoso, camas delgadas de yeso calcáreo-calizo, laderas yesosas o arcillosas, en matorral xerófilo o a la orilla de la carretera; en suelo arcilloso-calcáreo, yesoso y yesoso-calcáreo-calizo; de 800 a 1155 m sobre el nivel del mar.

Floración y/o fructificación: mayo-octubre.

Ejemplares examinados: ESTADOS UNIDOS. TEXAS: Presidio, Just east of San Carlos Creek, 1 mi north of Weatherford's Old Newman Spring, *Hinckley 1665* (GH, US, NY); 1.5 mi. S county line, *Hinckley 2168* (NY). **MÉXICO. CHIHUAHUA: Ojinaga**, 28.5 km W of Ojinaga on the highway to Chihuahua City. 29°33'30"N, 104°39'30", *Chiang 9729 et al.* (MEXU, NMC); Base E of N end of Sierra del Cuchillo Parado where crossed by Ojinaga - cd. Chihuahua highway 60 km W of Ojinaga. 29° 35' 30", 104° 54', *Chiang 9777 et al.* (NMC. MEXU); 7 miles south of Ojinaga along Hwy 18 (Ojinaga-Cd. Camargo) along Hwy., 29°27', 104°22', *Henrickson 7699* (NMC); Ca. 26 (air) miles NE of Jumiles ca. 2 miles south of Rancho El Recuerdo, near small airport. 28° 45', 105° 13', *Henrickson 13016* (NMC); 7 km al S de la desviación a la presa Tarahumara. 29°33'52.8"N, 104°31'23.7"W., *Hernández-Ledesma 43* (MEXU); 12 km al SW de Camargo, 29°27'52.9"N, 104°24'36.7"W, *Hernández-Ledesma 44* (MEXU); 10 miles S of Ojinaga, road from Ojinaga south to Alamo Chapo, *Johnston 8023* (GH); 7.5 mi S of Ojinaga near Camargo road., *Powell 2086 et al.* (NMC); Along Chihuahua Highway 9, 4.8 miles south of Mexico Hwy 16 at Ojinaga, *Reveal y Atwood 3272* (NMC); 7.5 miles S of Ojinaga on road to Chihuahua, *Spellenberg 3698* (MEXU, NMC); About 6 miles S of Ojinaga on road to Camargo, *Spellenberg 3702* (NMC); 10 miles S of Ojinaga on road to Chihuahua *Spellenberg 9694* (NMC); 45 km S of Ojinaga on Chihuahua Hwy. 18, *Spellenberg 10739 et al.* (NMC).

IX. APÉNDICE

OTROS EJEMPLARES EXAMINADOS

Boerhavia coccinea

MÉXICO. BAJA CALIFORNIA: *Levin 1755 (MEXU); Encarnación 174 (MEXU).*
COLIMA. *González 587 y Carvajal (MEXU); Orcutt 6535 (MEXU); CHIAPAS: Croat 64777 y Hannon (MEXU).* **CHIHUAHUA:** *Oliver 519 et al. (MEXU); Spellenberg 3762 y Syvertsen (MEXU); White 2530 (MEXU).* **DISTRITO FEDERAL:** *Lyonnet 1544 (MEXU); Lyonnet 1565 (MEXU).* **DURANGO:** *Benítez 730 (MEXU); Tenorio 9880 et al. (MEXU).* **ESTADO DE MÉXICO:** *Guizar 574 (MEXU); Matuda 27547 et al. (MEXU).* **GUANAJUATO:** *Rzedowski 38532 (MEXU).* **GUERRERO:** *Catalán 695 y Terán (MEXU); Lozada 719 (MEXU); Martínez 1369; (MEXU); Soule 3210 y Prather (MEXU); Tenorio 377 et al. (MEXU); Wagenbreth 25, 27 (MEXU).* **JALISCO:** *Bullock 1848 (MEXU); Castillo 10828 et al. (MEXU); Patiño 5 (MEXU).* **MICHOACÁN:** *Escobedo 1326 (MEXU); Soto 10651(MEXU); Soto 963, 10204, 11170 y Román (MEXU); Soto 1598, 1826, 3847 y Silva (MEXU).* **MORELOS:** *Quezada 573 (MEXU).* **NAYARIT:** *Acevedo 1363 y Sosa (MEXU); Chiang 1163 y Flores (MEXU); Rodríguez 158 (MEXU); Spellenberg 2717 et al. (MEXU).* **NUEVO LEÓN:** *Cochrane 8429 et al. (MEXU); White 114 y Chatters (MEXU).* **OAXACA:** *Aguilar 63 (MEXU); Case 132 et al. (MEXU); Castrejón 550 et al. (MEXU); Conzatti 83, 5020 (MEXU); Conzatti s/n (MEXU 532101); Elorsa 789 (MEXU); Elorsa 3393, 3554; 3755, 3793, 4618 (MEXU); Frei 353 y Heinrich (MEXU); Manzanero 1140 (MEXU); Martínez 32472 et al. (MEXU); Salas 2558 (MEXU); Salas 3537 et al. (MEXU); Torres 6205 y Cabrera (MEXU); Torres 7327 y Martínez (MEXU).* **PUEBLA:** *Torke 328 et al. (MEXU); Vibrans 3271 (MEXU); Wolfgang 592 (MEXU).* **QUERÉTARO:** *Argüelles 2344 (MEXU).* **SAN LUIS POTOSÍ:** *Yáñez 00405 (MEXU).* **SINALOA:** *González 3076 (MEXU) Hernández 213 et al. (MEXU); Hernández 308 y García (MEXU).* **SONORA:** *Felger 88-391 et al. (MEXU); Felger 86-154 y Valenzuela (MEXU); Flores 4683 y Gutiérrez (MEXU); Gentry 1666 (MEXU); Joyal 1961 (MEXU); Tenorio 10214 et al. (MEXU); Varela 96-460 (MEXU); White 3316, 3744 (MEXU).*

TAMAULIPAS: *MacDonald* 436 y *Gómez* (MEXU). **VERACRUZ:** *Acosta* 565 y *Vázquez* (MEXU); *Fay* 00806 y *Hernández* (MEXU); *Guerrero* 2202 (MEXU).

Boerhavia erecta

MÉXICO. BAJA CALIFORNIA SUR: *Sousa* 53, 87 (MEXU). **CAMPECHE:** *Cabrera* 14551 y *H. de Cabrera* (MEXU); *Gutiérrez* 7185 (MEXU). **COLIMA:** *García* 846 (MEXU); *Spellenberg* 2956 (MEXU); *Wallace* 289 et al (MEXU) **ESTADO DE MÉXICO:** *Matuda* 30537 et al. (MEXU); *Vibrans* 5906 (MEXU). **GUERRERO:** *Calónico* 15240 y *Mayorga* (MEXU); *Cruz* 2388 (MEXU); *Kruse* 1437 (MEXU); *Lozada* 23 (MEXU); *Valenzuela* 29 (MEXU). **JALISCO:** *Bullock* 1223 (MEXU) **MICHOACÁN:** *Martínez* 1313 (MEXU); *Tenorio* 1542, et al (MEXU). **MORELOS:** *Maldonado* 51 et al (MEXU). **OAXACA:** *Cozatti* 1210 (MEXU); *Elorsa* 2363 (MEXU); *Elorsa* 2911 (MEXU); *Martínez* 32476 et al (MEXU). *Rivera* 2382 (MEXU); *Miranda* 4562 (MEXU). **QUINTANA ROO:** *Cabrera* 16825 (MEXU). **SONORA:** *Felger* 8886 y *Rusell, Jr.* (MEXU); *Gentry* 1582 (MEXU); *Spellenberg* 2703, et al (MEXU). **VERACRUZ:** *Dorantes* 5028 (MEXU); *Figueroa* 26 et al. (MEXU); *Lot* 325 (MEXU); *Martínez-Calderón* 1032, 1485, 1967 (MEXU); *Medina* 320 y *Vazquez* (MEXU); *Puch* 986 et al. (MEXU); *Ventura* 10404 (MEXU); *Wolfgang* 2981 (MEXU).

Boerhavia gracillima

MÉXICO. BAJA CALIFORNIA SUR: *Thomas* 7724 (MEXU), *Wiggins* 15559 (MEXU); *Carter* 3147 y *Kellogg* (MEXU); *Dominguez* 292 (MEXU); *Tenorio* 10487 y *Romero* (MEXU). **COAHUILA:** *Carranza C-2329 et al.* (MEXU); *Marsh* 552 (MEXU); *Villarreal* 8326 y *Carranza* (MEXU). **CHIHUAHUA:** *Chiang* 8974 et al. (MEXU); *Chiang* 9579a et al. (MEXU); *Douglas* 2189 (MEXU); *Palmer* 202 (MEXU); *Townsend* 379 y *Barber* (MEXU). **DURANGO:** *Hernández* 8318 et al. (MEXU); *Miles* 1710 y *Jonson* (MEXU); *Reveal* 2715 et al. (MEXU).; *Spellenberg* 4045 et al. (MEXU), *Torrecillas* 168 (MEXU). **GUANAJUATO:** *Rzedowski* 53189 (MEXU), *Ventura* 8713 y *López* (MEXU). **GUERRERO:** *Lyonnet* 1706 (MEXU); *Hernández-X* 2125 y *Alexander* (MEXU); *Martínez* 662, 665 y *Ramos* (MEXU); *Ochoterena* 304 et al. (MEXU); *Soto* 8849 y *Aureoles* (MEXU). **HIDALGO:** *Díaz* 90, 610 et al. (MEXU); *Hernández* 6162 et al. (MEXU); *Matuda* 19362 (MEXU). **JALISCO:** *Ayala* 163 (MEXU). **NUEVO LEÓN:** *C.H.* 951 y *Mueller* (MEXU); *Pennell* 17190 (MEXU).

QUERÉTARO: *Argüelles* 1291 (MEXU); *Argüelles* 3235 (MEXU); *Zamudio* 3181 (MEXU), *Zamudio* 3511 (MEXU). **SAN LUIS POTOSÍ:** *Chiang* 8236 *et al.* (MEXU); *Gómez-Lorence* 777 (MEXU); *Pennell* 17584 (MEXU); *Spellenberg* 4069 *et al.* (MEXU); *Ventura* 6124 y *López* (MEXU). **SINALOA:** *Bojórquez* 753 (MEXU); *Vega* 2075 *et al.* (MEXU). **SONORA:** *Flores* 4824 y *Arvizu* (MEXU); *Gentry* 1603 (MEXU), *Sanders* 13244 *et al.* (MEXU); *Van Devender* 96-366 *et al.* (MEXU). **TAMAULIPAS:** *Johnston* 11132 *et al.* (MEXU).

Boerhavia spicata

MÉXICO. BAJA CALIFORNIA: *Chambers* 861 (MEXU); *Porter* 82 (MEXU); *Wiggins* 15140 (ENCB); *Wiggins* 15647 (MEXU). **BAJA CALIFORNIA SUR:** *Agúndez* 609 (MEXU); *León* 2249 (MEXU); *Sousa* 42 (MEXU); *Wiggins* 14632 (MEXU). **CHIHUAHUA:** *Chiang* 9662 *et al.* (MEXU); *Palmer* 209 (ENCB); *Pringle* s/n 23/agosto/1887 ((MEXU) 12513), *Robert* s/n 26/agosto/1966 (ENCB). **DURANGO:** *Hernández-Ledesma* 44 *et al.* (MEXU). **MORELOS:** *Jackson* 13 (MEXU); *Lyonnet* 662 (MEXU). **PUEBLA:** *Guízar* 1939 (MEXU). **SINALOA:** *Gentry* 5082, 5082a (MEXU); *Ortega* 3079 (MEXU); *Spellenberg* 2715 *et al.* (MEXU). **SONORA:** *Búrquez* 92-362 (MEXU); *Felger* 3701 (MEXU); *Felger* 9039 (ENCB); *Felger* 8867 y *Russell, Jr.* (MEXU); *Gentry* 1594, 1595 (MEXU); *Jenkins* 88-249 *et al.* (MEXU); *Reina* 96-494 *et al.* (MEXU); *Spellenberg* 2709 *et al.* (MEXU); *Spellenberg* 2682 *et al.* (MEXU); *Spellenberg* 2685, *et al.* (MEXU); *White* 3740 (MEXU).

Commicarpus arabicus

ARABIA. YEMEN: *Rathjens* 37/226 (BM); *Thulin* 9294y *Grifi* (KEW); *Wood* 72/53, *Wood* Y/75/685, Y/75/595 (BM); *Wood* 2567, 3461 (KEW); *Wood* 2601 (KEW, BM).

Commicarpus brandegeei

MÉXICO. BAJA CALIFORNIA: *Moran* 7453 (GH, MEXU, US); *Moran* 7321 (GH, MEXU, US); *Moran* 9546 (MEXU); *Reichenbacher* 539 y *Gallagher* (ARIZ); *Rose* 16346, 16913 (US); *Wiggins* 5622 (GH, MEXU); *Wiggins* 17736 (MEXU); *Wiggins* 15301 (MEXU). **BAJA CALIFORNIA SUR:** *Carter* 4689 y *Medellín* (NMC); *Carter* 2572 (GH) *Carter* 4831 (NMC); *Carter* 5368 y *Moran* (NMC); *Constance* 3176 (MEXU); *Dawson* 6253 (ARIZ); *Fishbein*

3118 et al. (ARIZ, MEXU); Gentry 3734 (ARIZ, MEXU); Gentry 4118 (ARIZ); Gilmartin 1766 (MEXU); Jones 24463 (ARIZ); León 3814 (MEXU); León 4145 (MEXU); León de la Luz 1097 (MEXU); Moran 9534 (MEXU); Shreve 7268 (ARIZ); Spjut 6063 y Marin (MEXU); Tenorio 10484 et al. (MEXU); Wiggins 271 et al. (MEXU); Wiggins 156701 (ARIZ).
MADAGASCAR: White s/n (BM 000758120).

Commicarpus plumbagineus

ARABIA. YEMEN: Bisset 193 (KEW); Collerette 662, 1226 (KEW); Hepper 5828 y Wood (KEW); Madgwick 21 (KEW); Miller 260 (KEW); Radcliffe-Smith 4551 y Henchie (KEW); Vincett s/n (BM 000758138); Wood Y/74/201 (BM). **ISRAEL:** Hepper 8747 (KEW).
JORDANIA: Samuelsson 929 (KEW). **UGANDA:** Ross 1063 (BM); Taylor 2588 (BM).

Commicarpus scandens

COLOMBIA. BOYACA: Wood 4471 (KEW). **JAMAICA:** Adams 6272 (BM); Yuncker 17894 (BM). **LAS ANTILLAS. ANGUILLA:** Proctor 10602 (BM). **MÉXICO. BAJA CALIFORNIA:** Boyd 5727 (MEXU); Carter 3139 y Kellog (MEXU); Gentry 3706 (MEXU); Shreve 7295 (ARIZ); Thorne 57625 y Wisura (MEXU). **CHIHUAHUA:** Bye 12291 et al. (MEXU); Bye 1965 (MEXU); Gentry 2907 (MEXU); Grimes 2876 et al. (MEXU); Lehto L21581 et al. (MEXU); Pringle s/n (MEXU 12520); Spellenberg 12172 et al. (MEXU). **DURANGO:** Hernández-X X-2619 et al. (MEXU); Torrecillas 134, 161 (MEXU); Tenorio 8116 y Romero (MEXU). **GUANAJUATO:** Rzedowski 49409a (MEXU); Ventura 7485 y López (MEXU); Ventura 8967 y López (MEXU). **HIDALGO:** Hernández 4493 y Hernández (MEXU); Rangel 301 (MEXU); Torres 3194 (MEXU). **JALISCO:** Bartholomew 2743 (MEXU); Bullock 1071 (MEXU); Guerrero-Nuño 1112 (MEXU); Guzmán s/n 13/enero/1995 (MEXU); Lott 334 (MEXU); Lott 680 y Magallanes (MEXU); Magallanes 2848 (MEXU); Villegas 417 et al. (MEXU); Villegas 229 y Macías (MEXU). **MICHOACÁN:** Koch 83172 y Fryxell (MEXU); Soto 2847 y Torres (MEXU). **MORELOS:** Liston 615-2 (MEXU). **NAYARIT:** Flores 1555, 1755 et al. (MEXU); Flores 2593 y Ramírez (MEXU). **OAXACA:** Breedlove 35898 (MEXU); Case 137 et al. (MEXU); Castillo 9614 et al. (MEXU); Conzatti 1273, 1459, 5085 (MEXU); Dorado F-2939 (MEXU); Elorsa 1898 (MEXU); Hinton 26501 et al. (MEXU); Ventura 15446 (MEXU); Webster 21118 (MEXU). **PUEBLA:** Delgado 550 et al. (MEXU);

Tenorio 6909 y Romero (MEXU). QUERÉTARO: Argüelles 1224, 1311, 1565 (MEXU). SAN LUIS POTOSÍ: Banda 187 y Villa (MEXU). SINALOA: González 355, 1133 (MEXU); Jasso 43 y Pérez (MEXU); Montes 150 y Niebla (MEXU); Prado 221 y Llamas (MEXU); Ochoa 230 y Vega (MEXU); Spellenberg 2714 et al. (MEXU). SONORA: Búrquez 90-192 y Quijada (MEXU); Felger 85-1181 et al. (MEXU); Flores 5243, 5279, 5353 y León (MEXU); Flores 4533 y Ortega (MEXU); Joyal 1376, 1723 (MEXU); Moran 7572 (MEXU); Reina 98-1288 et al. (MEXU); Sanders 14275 y Helmkamp (MEXU); Steinmann 93-22 et al. (MEXU); Tenorio 10189, 13527 et al. (MEXU). TAMAULIPAS: Fryxell 3656 (MEXU). VERACRUZ: Orcutt 6504 (MEXU). YUCATÁN: Ucan 543 (MEXU). ZACATECAS: Enríquez 761, 810 (MEXU). WEST INDIAN: Curtis 16 (BM); D'Arcy 231B (BM).

Cyphomeris crassifolia

MÉXICO. COAHUILA: Langman 2916 (MEXU); Mahrt 94 et al. (MEXU); Villareal 7918 y Carranza (MEXU); Spellenberg 4054, 5932, 5935 et al. (MEXU). **NUEVO LEÓN:** Bacon 1071 et al. (ENCB); Briones 255 (ENCB); Dumm 5593 (ENCB); Ford M621 (ENCB); Graham 4597, 4656 (ENCB, MEXU); Hinton 19066, 20860, 21185, 23690, 25912 et al. (ENCB); Hinton 24498 et al. (ENCB, MEXU); Johnston 11216A et al. (MEXU); Mahrt 97, 98 et al. (MEXU); Mueller 968 (MEXU); Mueller 2094 (ENCB); Nesom 4345 (ENCB); Roybal 103 (ENCB); Rollins 5821 y Tryon (ENCB); Roybal 855 (MEXU); Spellenberg 4061, 5936, 5937 et al. (ENCB); Taylor 224 (ENCB); Turner 6270 y Crutchfield (ENCB). **PUEBLA:** Chiang F-2088 et al. (MEXU); Chiang F-2265 et al. (ENCB); Gulzar 4663 y Miranda (MEXU); Tenorio 7835 et al. (ENCB). **TAMAULIPAS:** Crutchfield 5006a (ENCB); Graham 4690 (MEXU); Mahrt 99, 100 et al. (MEXU); Rodríguez 243, 338 (MEXU); Spellenberg 4061 et al. (ENCB); Spellenberg 5939 et al. (MEXU).

Cyphomeris gypsophiloides

ESTADOS UNIDOS. NUEVO MÉXICO: Mahrt 84 et al. (MEXU); Spellenberg 5953 (MEXU). **TEXAS:** Mahrt 86, 87, 90, 91, 92 et al. (MEXU); Spellenberg 5923, 5927, 5930 et al. (MEXU). **MÉXICO. COAHUILA:** Carranza 507 y Peterson (MEXU); Hernández-Ledesma 46, 50, 53 (MEXU); Mahrt 93 (MEXU); Marsh 578 (MEXU); Spellenberg 4055,

5934 *et al.* (MEXU); Villareal 4223 *et al.* (MEXU); Villareal *s/n* y Martínez (MEXU 267697). **CHIHUAHUA:** Mahrt 108 (MEXU); Pringle *s/n* (MEXU 12540); Spellenberg 5950 *et al.* (MEXU). **DURANGO:** Spellenberg 5497 *et al.* (MEXU); Spellenberg 5945 (MEXU). **HIDALGO:** Hernández 3665 (MEXU); Hernández 4978 y Rodríguez (MEXU); Moore 4255 y Wood (MEXU). **NUEVO LEÓN:** Hinton 23117 *et al.* (MEXU); Mahrt 95, 96 *et al.* (MEXU); Pringle *s/n* (MEXU 12629); Turner 15575 *et al.* (MEXU). **QUERÉTARO:** Spellenberg 8321 *et al.* (MEXU); Rzedowski 47633, 49640, 53142 (MEXU); Zamudio 3293, 11098 (MEXU). **SAN LUIS POTOSÍ:** Mahrt 103, 104, 105 *et al.* (MEXU); Rzedowski 6338, 6357 (MEXU); Spellenberg 5942 (MEXU); Spellenberg 8293 *et al.* (MEXU); Torres RTC14705 (MEXU). **TAMAULIPAS:** Ginzburg 122 (MEXU); Mahrt 101, 102 *et al.* (MEXU); Spellenberg 5940 *et al.* (MEXU); Stanford 2460 (MEXU). **ZACATECAS:** Spellenberg 4077 *et al.* (MEXU).

Mirabilis glabrifolia

MÉXICO. COAHUILA: López 856 y Villareal (MEXU). **GUANAJUATO:** Genelle 827 y Fleming (MEXU); Kishler 41, 422 (MEXU); Rzedowski 41663, 43043, 43490 (MEXU). **HIDALGO:** Chute M-211 (MEXU); Díaz 12, 246 *et al.* (MEXU); Díaz 347 y Vilchis (MEXU); Graham 4752 y Johnston (MEXU); Hernández 3811, 4254, 5395, 6137, 6261, 6450, 6707, 6780 (MEXU); Hernández 5588 y Rodríguez (MEXU); Matuda 29555 (MEXU); Medina 1763 (MEXU); Medrano 10091 *et al.* (MEXU); Pringle 8691 (MEXU); Quintero 2819 (MEXU); Sánchez-Mejorada 2497, 2888 (MEXU); Utley 6590 y Utley (MEXU); Ventura 3689 (MEXU). **NUEVO LEÓN:** Grimes 2315 *et al.* (MEXU); Hinton 23587 *et al.* (MEXU); Spellenberg 10699 *et al.* (MEXU). **OAXACA:** Bartholomew 3062 *et al.* (MEXU); García 784 (MEXU). **PUEBLA:** Cabrera 11944 y H. de Cabrera (MEXU). **QUERÉTARO:** Argüelles 159, 1856, 2328 (MEXU); Hernández 9763 *et al.* (MEXU); Zamudio 2346, 2450, 3204, 3246 (MEXU). **SAN LUIS POTOSÍ:** Bartholomew 3562 *et al.* (MEXU); Hinton 18511 *et al.* (MEXU); Medrano 8101 *et al.* (MEXU); Torres RTC14816 (MEXU). **ZACATECAS:** Johnston 2613 y Ettliger (MEXU).

X. LITERATURA CITADA

ARCHIE, J. W. 1989. A randomization test for phylogenetic information in systematics. *Syst. Zool.* 38: 219-252.

ASHLOCK, P. H. 1971. Monophyly and associated terms. *Syst. Zool.* 20: 63-69.

BITTRICH, V y U. KÜHN. 1993. Nyctaginaceae. En: K. KUBITZKI, J. G. ROHWER y V. VITTRICH (eds.). *The families and genera of vascular plants*. Vol 2. Berlin, Springer-Verlag. pp. 473-486.

BOGLE, A. L. 1974. The genera of Nyctaginaceae in the Southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 55(1): 1-37.

CALDERÓN DE RZEDOWSKI, G. 2001. Nyctaginaceae. En: G. CALDERÓN DE RZEDOWSKI y J. RZEDOWSKI (eds.). *Flora fanerogámica del Valle de México*, 2ª edición. Instituto de Ecología, A. C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro, Michoacán. pp. 133-138.

COVILLE, F. V. 1893. Botany of the Death Valley expedition. *Contr. U. S. Natl. Herb.* 4: 363

DAVIS, J. I. 1993. Character removal as a means for assessing stability of clades. *Cladistics* 9: 201-210.

De LUNA, E. y B. D. MISHLER. 1996. El concepto de homología filogenética y la selección de caracteres taxonómicos. *Bol. Soc. Bot. México* 59: 131-146.

- De PINNA, M. C. C. 1991. Concepts and test of homology in the cladistics paradigm. *Cladistics* 7: 367-394.
- EMORY, W. 1858. Nyctaginaceae. *United States and the Mexican Boundary*. 168-175.
- FARRIS, J. S. 1970. Methods of computing Wagner trees. *Syst. Zool.* 22: 50-54
- FARRIS, J. S. 1974. Formal definitions of paraphyly and polyphyly. *Syst. Zool.* 23: 548-555.
- FARRIS, J. S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. *En*: N. I. PLATNICK y V. A. FUNK (eds.). *Advances in cladistics II*. Columbia University Press., New York. pp 7-36.
- FAY, J. J. 1980. Nyctaginaceae. *En*: A. GÓMEZ-POMPA (ed). *Flora de Veracruz*. Fascículo 13. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa, Ver., México. 54 p.
- FELSENSTEIN, J. 1973. Maximum likelihood and minimum-steps methods for estimating evolutionary trees from data on discrete characters. *Syst. Zool.* 22: 240-249.
- FONT QUER, P. 1977. *Diccionario de botánica*. Labor. S. A., Barcelona. 1244 p.
- FOSBERG, R. 1978. Studies in the genus *Boerhavia* L. (Nyctaginaceae) 1-5. *Smithsonian Contr. Bot.* 39: 1-20.
- GOLOBOFF, P. 1991. Random data, homoplasy and information. *Cladistics* 7: 395-406.
- GOLOBOFF, P. A. 1998. *Principios básicos de cladística*. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires. 81 p.
- GOLOBOFF, P. 1999. NONA (NO NAME) ver. 2. Publicado por el autor, Tucumán, Argentina.

- GRAY, A. 1853. Brief character on some new genera and species of Nyctaginaceae. *Amer. J. Sci.* 14: 259-268.
- HÄCKEL, E. 1866. *Generelle morphologie der organismen*. G. Reimer, Berlin.
- HALL, B. K. 1994. Introduction. *En: B. K. HALL (ed.). Homology: the hierarchical basis of comparative biology*. Academic Press, Inc. San Diego, California. pp. 21-62.
- HARRIMAN, N. A. 1999. Synopsis of new world *Commicarpus* (Nyctaginaceae). *Sida* 18(3): 679-684.
- HARRIS, J. G. y M. WOOLF H. 2001. *Plant identification terminology*. Spring Lake Publishing, Spring Lake, Utah. 206 p.
- HAWKINS, J. A., C. E. HUGHES y R. W. SCOTLAND. 1997. Primary homology assessment, characters and character states. *Cladistics* 13: 275-283
- HEIMERL, J. D. 1889. Nyctaginaceae. *En: A. ENGLER y K. PRANTL, Die natürlichen pflanzenfamilien*. III, 1(b): 14-32.
- HEIMERL, J. D. 1934. Nyctaginaceae. *En: A. ENGLER y K. PRANTL (eds.). Die natürlichen pflanzenfamilien*, Leipzig. 16c:86-134.
- HERNÁNDEZ, L. P., 2002. *La familia Nyctaginaceae en el estado de Hidalgo, México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 154 p.
- HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana. 263 p.
- HENNIG, 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. Eudeba, Buenos Aires. 253 p.

HILLIS, D. M., C. MORITZ y B. K. MABLE. 1996. *Molecular systematics*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts. pp. 1-13.

HILLIS, D. M. y WIENS, J. J. 2000. Molecules versus morphology in systematics. *En*: J. J. WIENS (ed.). *Phylogenetic analysis of morphological data*. Smithsonian Institution Press, Washington D. C. pp. 1-19

JOHNSTON, I. M. 1944. Nyctaginaceae. *En*: Plants of Coahuila, eastern Chihuahua, and adjoining Zacatecas and Durango. *J. Arnold Arbor*. 25: 162-182.

JUDD, W. S., CH. CAMPBELL, E. A. KELLOGG y P. F. STEVENS. 1999. *Plant Systematics*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts. 464 p.

KHATOON, S. y S. I. ALI. 1993. *Chromosome atlas of the angiosperms of Pakistan*. Department of Karachi, Karachi.

KELLER, P. R. A. 1998. *Bases metodológicas del uso de grupo externo en los análisis cladísticos*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, D. F. 79 p.

KLUGE, A. G. y J. S. FARRIS. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Syst. Zool.* 18: 1-32.

LANYON, S. M. 1985. Detecting Internal inconsistencies in distande data. *Syst. Zool.* 34: 397-403.

LEVIN, R. A. 2000. Phylogenetic relationships within Nyctaginaceae tribe Nyctagineae: evidence from nuclear and chloroplast genomes. *Syst. Bot.* 25(4): 738-750.

LEWIN, R. 1997. *Patterns in evolution, the new molecular view*. Scientific American Library. New York. 246 p.

LEWIS, P. O. 1998. Maximum likelihood as an alternative to parsimony for inferring phylogeny using nucleotide sequence data. *En*: P. S. SOLTIS, D. E. SOLTIS y J. J. DOYLE (eds.). *Molecular Systematics of Plants*. Chapman and Hall, New York. pp. 132-163.

LEWIS, P. O. 2001. Phylogenetic systematics turns over a new leaf. *Trends in Ecology & Evolution* 16(1): 30-37.

LIPSCOMB, D. 1998. *Basics of Cladistics Analysis*. George Washington University, Washington D.C. 75 p.

LÓPEZ, H., A. VEGETTI y A. ANTON. 1998. Estructura de la inflorescencia en especies de *Boerhavia* L. subgénero *Boerhavia* (Nyctaginaceae). *Kurtziana* 26: 117-128.

LUDLOW, W. B., M. REYES S y E. MARTÍNEZ H. 1983. Morfología del polen de las Nyctaginaceae de México. *Biótica* 8(2): 107-148.

LUNA, I y H. OCHOTERENA. 2004. Phylogenetic relationships of the genera of Theaceae based on morphology. *Cladistics* 20:223-270.

MABEE, P. M. 2000. The usefulness of ontogeny in interpreting morphological characters. *En*: J. J. WIENS (ed.). *Phylogenetic analysis of morphological data*. Smithsonian Institution Press, Washington D. C. pp. 84-114.

MADDISON, W. P., M. J. DONOGHUE y D. R. MADDISON. 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Syst. Zool.* 33: 83-103.

MAHRT, M. y R. SPELLENBERG. 1995. Taxonomy of *Cyphomeris* (Nyctaginaceae) based on multivariate analyses of geographic variation. *Sida* 16(4): 679-697.

MARTENS, M. y H. G. GALEOTII. 1843. *Lindenia*. *Bull. Acad. Sci. Brux.* 10: 358

- MARTENS, M y H. G. GALEOTII. 1844. *Tinantia*. *Bull. Acad. Sci. Brux.* 11:240
- MEIKLE, R. D. 1978. A key to *Commicarpus*. *Notes Roy. Bot. Gard. Kew* 36(2): 235-249.
- MORRONE, L. J. J. 2001a. *Sistemática, Biogeografía, Evolución. Los Patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. pp. 17-37
- MORRONE, L. J. J. 2001b. *El lenguaje de la Cladística*. Dirección General de Publicaciones y Fomento Editorial, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 109 p.
- MORRONE, L. J. J., M. M. CIGLIANO y J. V. CRISCI. 1992. Cladismo y diversidad biológica. *Ciencia Hoy* 4(21): 26-34.
- NELSON, G. J. 1971. Paraphyly and polyphyly: redefinitions. *Syst. Zool.* 21: 227-231.
- NIXON, K. C. 1996. Paleobotany in cladistics and cladistics in paleobotany: enlightenment and uncertainty. *Review of Paleobotany* 90: 361-373.
- NIXON, K. C. 1999-2002. WinClada ver. 1.0000. Publicado por el autor, Ithaca, New York.
- NIXON, K. C. y J. CARPENTER. 1993. On outgroups. *Cladistics* 9: 413-426.
- NIXON, K. C. y J. I. DAVIS. 1991. Polymorphic taxa, missing values and cladistics analysis. *Cladistics* 7: 233-241.
- NIXON, K. C. y H. OCHOTERENA. 2001. Taxonomía tradicional, cladística y construcción de hipótesis filogenéticas. En: H. M. HERNÁNDEZ, A. N. GARCÍA ALDRETE, F. ÁLVAREZ y M. ULLOA (comps.). *Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. pp. 15-37.

- NOWICKE, J. W. 1970. Pollen morphology in the Nyctaginaceae. I. *Nyctagineae (Mirabileae)*. *Grana* 10: 79-88.
- OWEN, R. 1843. *Lectures of comparative anatomy*. Longman, Brown, Green, and Longmans, London.
- PATTERSON, 1982. Morphological characters and homology. *En: K. A. JORSEY y A. E. FRIDAY (ed.). Problems of phylogenetic reconstruction*. Academic Press, London and New York. pp: 21-74.
- PHILLIPS, S. J. y P. WENTWORTH C. 2000. A natural history of the Sonoran Desert. Arizona-Sonora Desert Museum Press, and University of California Press, California. pp 12.
- POE, S. y J. J. WIENS. 2000. Character Selection and the Methodology of Morphological Phylogenetics. *En: J. J. WIENS (ed.). Phylogenetic analysis of morphological data*. Smithsonian Institution Press, Washington D. C. pp. 20-36.
- POOL, A. 2001. Nyctaginaceae. *En: Flora de Nicaragua*. Monograph Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden, St. Louis Missouri. Vol 85 Tomo II. pp. 1581-1592.
- RADFORD, A. E., J. R. MASSEY y C. R. BELL. 1974. *Vascular plant systematics*. Harper & Row, New York. 891 p.
- RAE, T. C. 1998. The logical basis for the use of continuous characters in phylogenetic systematics. *Cladistics* 14: 221-228.
- RAFF, R. A. 1996. *The shape of life*. Chicago University Press, Chicago. 520 p.
- REYES, S. M y E. MARTÍNEZ H. 1982. Catálogo palinológico para la flora de Veracruz, No. 8. Familia Nyctaginaceae. *Biótica* 7(3): 423-456.
- SAPIVAK, E. 2001. La langosta invertida. *Ciencia Hoy* 11(62).

- SCHAUER, J. C. 1847. *Senkenbergia*. *Linnea* 19:711.
- SOUSA, S. M. y S. ZÁRATE P. 1988. *Flora Mesoamericana. Glosario para Spermatophyta, Español-Inglés*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 88 p.
- SPELLENBERG, R. 1988. Reports. *En: A. LOVE (ed.). Chromosome number reports XCIX. Taxon* 37: 398.
- SPELLENBERG, R. 1993. Taxonomy of *Anulocaulis* (Nyctaginaceae). *Sida* 15(3): 373-389.
- SPELLENBERG, R. 2000. Blooming behavior in five species of *Boerhavia* (Nyctaginaceae). *Sida* 19(2): 311-323.
- SPELLENBERG, R. 2001. Nyctaginaceae. *En: J. RZEDOWSKI y G. CALDERÓN DE RZEDOWSKI (eds.). Flora del Bajío y Regiones Adyacentes. Fascículo 93. Instituto de Ecología A. C. Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Mich., México. 98 p.*
- SPELLENBERG, R. 2003. Nyctaginaceae. *En: FLORA OF NORTH AMERICA EDITORIAL COMMITTEE (ed.). Flora of North America. Vol 4. Oxford University Press, Inc. New York. pp. 14-74.*
- SPELLENBERG, R. y T. WOOTEN. 1999. Vascular plants on a gypsum outcrop in southern New Mexico: a listing, a new variety and taxonomic realignments in the *Anulocaulis leiosolenus* complex (Nyctaginaceae), and a new variety of *Mentzelia humilis* (Loasaceae). *Sida* 18(4): 987-999.
- STANDLEY, P. C. 1909. The Allioniaceae of the United States, with notes on Mexican species. *Contrib. U. S. Natl. Herb.* 10: 34-54.
- STANDLEY, P. C. 1911. The Allioniaceae of Mexico and Central America. *Contrib. U. S. Natl. Herb.* 13: 377-430.

STANDLEY, P. C. 1918. Allionaceae. *En: North American Flora*. New York Botanical Garden, New York. 21(3): 171-254.

STEVENS, P. F. 1991. Character states, morphological variation, and phylogenetic analysis: A Review. *Syst. Bot.* 16 (3): 553-583.

STRONG, E. E. y D. LIPSCOMB. 1999. Character coding and inapplicable data. *Cladistics* 15: 363-371.

THIELE, K. 1993. The holy grail of the perfect character: the cladistic treatment of morphometric data. *Cladistics* 9: 275-304.

TURNER, B. L. 1993. A New Species of *Anulocaulis* (Nyctaginaceae) from Southern Coahuila, Mexico. *Sida* 15(4): 613-615.

WATERFALL, U. T. 1945. A new species of *Anulocaulis* from southwestern Texas and adjacent New Mexico. *Rhodora* 47: 329-332.

WIENS, J. J. 2000. Coding morphological variation within species and higher taxa for phylogenetic analysis. *En: J. J. WIENS (ed.). Phylogenetic analysis of morphological data*. Smithsonian Institution Press, Washington D. C. pp. 115-145.

WILEY, E. O. 1981. *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. Wiley and Sons, New York. 439 p.

WILEY, E. O., D. SIEGEL-CAUSEY, D. R. BROOKS y V. A. FUNK. 1991. *The compleat Cladist. A primer of phylogenetic procedures*. University of Kansas Museum of Natural History Special Publ. N0. 19, Lawrence, Kansas. 158 p.

WILLSON, J. y R. SPELLENBERG. 1977. Observations on anthocarp anatomy in the subtribe Mirabilinae (Nyctaginaceae). *Madroño* 24(2): 104-111.

ZOMLEFER, B. W. 1994. *Guide to flowering plant families*. The University of North Carolina Press, Chapel Hill. 430 p.

Páginas electrónicas consultadas:

geocities.com/anatomiacomparada/index.html

biosci.ohio-state.edu/~freuden/system.html