

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA SISTEMÁTICA

EVOLUCIÓN MORFOLÓGICA Y TEMPORAL DE LA ESTRUCTURA FLORAL

ENTRE LAS EUDICOTILEDÓNEAS TEMPRANAS

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ANDREA MONSERRATH LÓPEZ MARTÍNEZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. SUSANA AURORA MAGALLÓN PUEBLA INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM COMITÉ TUTOR: DR. ALFONSO OCTAVIO DELGADO SALINAS INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM COMITÉ TUTOR: DRA. GUADALUPE JUDITH MÁRQUEZ GUZMÁN FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD.MX.

ENERO, 2018



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.

COORDINACIÓN



Lic. Ivonne Ramírez Wence Directora General de Administración Escolar, UNAM P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 23 de octubre de 2017, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS de la alumna LÓPEZ MARTÍNEZ ANDREA MONSERRATH con número de cuenta 516011701 con la tesis titulada "Evolución morfológica y temporal de la estructura floral entre las eucotiledóneas tampranas", realizada bajo la dirección de la DRA. SUSANA AURORA MAGALLÓN PUEBLA:

Presidente:	DR. ALEJANDRO GONZÁLEZ VOYER
Vocal:	DRA. SONIA VÁZQUEZ SANTANA
Secretario:	DR. ALFONSO OCTAVIO DELGADO SALINAS
Suplente:	DRA. CAROLINA GRANADOS MENDOZA
Suplente:	DRA. GUADALUPE JUDITH MÁRQUEZ GUZMÁN

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

A T E N T A M E N T E "POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU" Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 11 de diciembre de 2017.

COORDINACIÓN

DR. ADOLFO CERARDO NAVARRO SIGÜENZA

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

Unidad de Posgrado • Coordinación del Posgrado en Ciencias Biológicas Edificio D, 1er. Piso, Circuito de Posgrados Cd. Universitaria Delegación Coyoacán C.P. 04510 Cd. Mx. Tel. 5623 7002 http://pebiol.posgrado.unam.mx

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

A CONACYT por el apoyo de beca recibido para realizar mis estudios de maestría. Número de registro: 708068.

Al Instituto de Biología de la UNAM.

Al Herbario Nacional (MEXU) por permitirme revisar ejemplares y la obtención de flores para observar caracteres morfológicos.

A mi tutora principal: Dra. Susana Aurora Magallón Puebla, por su dedicación, enseñanzas, y apoyo incondicional para realizar esta tesis, pero también por compartirme su pasión y motivarme para continuar este camino.

A los miembros de mi comité tutoral: Dr. Alfonso Octavio Delgado Salinas y Dra. Guadalupe Judith Márquez Guzmán por orientarme con sus comentarios y criticas que enriquecieron mucho este proyecto.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A los miembros del jurado: Dr. Alejandro Gónzalez Voyer, Dra. Carolina Granados Mendoza, Dra. Sonia Vazquez Santana, Dr. Alfonso Octavio Delgado Salinas y Dra. Guadalupe Judith Márquez Guzmán por sus revisiones y todas las observaciones que me ayudaron a mejorar el escrito de mi tesis.

A mis padres y hermanos que siempre me han brindado su apoyo y motivación para crecer personal y profesionalmente, todos mis logros han sido gracias a ustedes.

A Iván Absalón por nunca soltar mi mano y por todo su amor.

A Diana Gallego por escucharme siempre que lo necesito y todos los días juntas, mi hermana por decisión.

A mi nueva familia pachuqueña que han cuidado de mí y me han brindado mucho cariño estos últimos dos años.

A mis amigos Fabby, Diana Moreno, Nacho, Emiliano, Neto, Adilene, Kata, Andrés, Diego y Mathilde que siempre están a mi lado y me levantan en mis caídas.

A los nuevos amigos: Omar Lagunas, Nayeli Gutierrez, Alfredo Ortiz y Parsifal Islas (¡mis filogenios!).

A mis compañeros de laboratorio: Adriana, Rebeca, Luna y Santiago, por siempre estar dispuestos a ayudarme con todas mis dudas, por las buenas platicas y tardes de helado.

ÍNDICE

I. RESUMEN	1
II. ABSTRACT	2
III. INTRODUCCIÓN	3
IV. OBJETIVOS	9
V. MATERIALES Y MÉTODOS	- 10
VI. RESULTADOS	- 20
VII. DISCUSIÓN	- 32
VIII. CONCLUSIONES	- 46
IX. LITERATURA CITADA	. 47
X. MATERIAL SUPLEMENTARIO	53

ÍNDICE DE TABLAS

TABLA 1. Comparación entre diversos métodos bayesianos para la estimación de tiemposde divergencia.14

TABLA 2. Comparación de edades corona estimadas usando los métodos de *node dating* y *total-evidence Fossilized birth death* e implementando el parámetro de muestreo diversificado para los linajes de eudicotiledóneas tempranamente divergentes y Pentapetalae.-----23

TABLA 3. Comparación de los análisis de reconstrucción de estados ancestrales parafilotaxia floral, patrón merístico y diferenciación del perianto.-----42

ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA 1. Filogenia de las angiospermas sensu APG IV 2016, indicando el clado
Pentapetalae y los linajes independientes que conforman el grado de eudicotiledóneas
tempranamente divergentes5
FIGURA 2. Fotografías de flores de especies vivientes pertenecientes a los linajes de
eudicotiledóneas tempranamente divergentes y Pentapetalae 6
FIGURA 3 Fotografías de flores fósiles pertenecientes a los linaies de eudicotiledóneas
temprenemente divergentes y Pentanetalae
FIGURA 4. Árbol de máxima credibilidad obtenido con el método de TE-FBD con el
parámetro de muestreo diversificado22
FIGURA 5. Mapeo estocástico del carácter diferenciación del perianto usando taxa vivientes
y fósiles24
FIGURA 6 Maneo estocástico del carácter filotaxia floral usando taxa vivientes y fósiles
26
FIGURA 7. Mapeo estocástico del carácter patrón merístico usando solo taxa vivientes
29
28
FIGURA 8. Reconstrucción de estados ancestrales con el método de máxima verosimilitud
usando taxa fósiles y vivientes29
FIGURA 9. Mapeo estocástico del carácter patrón merístico usando taxa vivientes y fósiles
31

FIGURA 10. Escenario de evolución de la pentamería en la transición entre las eudicotiledóneas tempranamente divergentes y el clado Pentapetalae.-----43

I. RESUMEN

El clado Eudicotyledoneae (eudicots) contiene aproximadamente el 75% de todas las especies de angiospermas e incluye una gran diversidad de morfología floral. Estudios filogenéticos previos han identificado consistentemente un grado de linajes independientes al incio de la diversificación de las eudicotiledóneas, conformado por los órdenes: Ranunculales, Proteales, Buxales, Trochodendrales y Gunnerales, los cuales en conjunto son grupos hermanos de un clado megadiverso conocido como Pentapetalae. El grado de eudicotiledóneas tempranamente divergentes se caracterizan por presentar un número de especies pequeño o moderado, y en conjunto comprenden una gran diversidad de estructural floral, incluyendo por ejemplo, filotaxia helicoidal o verticilada, y variabilidad con respecto al patrón merístico. En contraste, la mayoría de las flores del clado Pentapetalae cuentan con una gran estabilidad de la estructura floral, pues la mayoría de sus flores tienen filotaxia verticilada, un patrón merístico usualmente pentámero (o tetrámero) y un perianto bipartito que consiste en cáliz y corola. En este estudio, nos enfocamos en investigar la evolución de la estructura floral entre el grado de eudicotiledóneas tempranamente divergentes y el incio de la diversificación del clado Pentapetalae, con especial énfasis en el establecimiento de un patrón merístico fijo y un perianto bipartito de Pentapetalae. Para llevar a cabo este estudio, combinamos datos moleculares y caracteres morfológicos florales de 68 vivientes y 15 flores fósiles preservadas tridimensionalmente. Estimamos relaciones filogenéticas entre especies fósiles y vivientes con diversos métodos filogenéticos de máxima verosimilitud e inferencia Bayesiana. Investigamos el contexto temporal de la evolución floral usando diferentes enfoques de fechamiento de *node* y *total –evidence* dating. Investigamos la evolución de la estructura floral durante la transición hacia Pentapetalae estimando las condiciones ancestrales y cambios de estado de carácter para la diferenciación del perianto, patrón merístico y filotaxia. Nuestros resultados confirman las afinidades taxonómicas previamente sugeridas para la mayoría de los fósiles, con algunas excepciones. Adicionalmente, nuestros resultados de fechamiento sugieren un origen de los clados Eudicotyledoneae y Pentapetalae en el Cretácico Temprano. Finalmente, demostramos a través de la reconstrucción de estados ancestrales que los análisis con únicamente vivientes y combinando fósiles y vivientes muestran diferentes patrones de evolución morfológica, y que el marco de estudio de evidencia total nos proporciona una manera útil de obtener reconstrucciones de atributos morfológicos más precisos.

II. ABSTRACT

The Eudicotyledoneae (eudicots) contains approximately 75% of all Angiosperm species, and includes a wide diversity of floral morphology. Phylogenetic results have consistently identified a grade of independent lineages at the onset of eudicot diversification, corresponding to orders Ranunculales, Proteales, Trochodendrales, Buxales, and Gunnerales, which are successive sister taxa to the species-rich Pentapetalae clade. The early-diverging eudicot grade includes a small to moderate number of species, and together, they encompass substantial floral structural diversity, including, for example, spiral and whorled phyllotaxy, and variable and fixed merosity. In contrast, most of the flowers of Pentapetalae are structurally stable, displaying whorled phyllotaxy, fixed merosity with usually 5 (or 4) organs per whorl in the perianth and androecium, and a bipartite perianth consisting of calyx and corolla. In this study, we investigate the evolution of floral structure in the transition between the early-diverging eudicot grade and the initial diversification of Pentapetalae, with a special focus on the establishment of the fixed meristic pattern and bipartite perianth of Pentapetalae. To conduct this study, we combined nucleotide sequences and floral morphological

2

characters for 68 extant and 15 three-dimensionally preserved fossil flowers. We estimated phylogenetic relationships among extant and fossil taxa with maximum likelihood and Bayesian phylogenetic inference. The temporal context of floral evolution was then investigated using different dating approaches of node and total-evidence. We investigated the evolution of floral structure during the transition to Pentapetalae by estimating the ancestral condition and character state shifts of perianth differentiation, floral merosity and phyllotaxis. Our results confirm previously suggested affinities of most fossils, but in a few instances, a new phylogenetic placement was obtained. We also estimated an Early Cretaceous origin of Eudictoyledoneae and Pentapetalae clades. Finally, we demonstrated through ancestral state reconstructions that analyses with only-extant compared with those combining fossils and extant taxa showed different patterns of morphological evolution. Finally, our results show that a total-evidence framework provide us with useful way to obtain more accurate reconstructions of morphological attributes.

III. INTRODUCCIÓN

La mayoría de los métodos para explorar diferentes aspectos macroevolutivos, se basan en información obtenida de especies vivientes para hacer inferencias acerca del pasado, por ejemplo, estimando tiempos de divergencia de linajes actuales, patrones biogeográficosecológicos y evolución morfológica con base en la reconstrucción de estados ancestrales. Generalmente, los fósiles son usados para obtener información temporal sobre el origen de diversos linajes, calibrando nodos internos específicos de un árbol filogenético, implementando una técnica conocida como *node-dating* (ND). Sin embargo, los métodos desarrollados más recientemente permiten incorporar en sus modelos más allá que únicamente el registro fósil más antiguo de un grupo para estimar tiempos de divergencia de las especies (Heath et al., 2014; Zhang et al., 2016; Gavryushkina et al., 2017). Otros estudios en filogenética usan información temporal, espacial y ambiental obtenida del registro fósil, los cuales se han utilizado para llevar a cabo inferencias biogeográficas (Meseguer et al., 2015), o investigar diversos modos de dispersión de propágulos en angiospermas (Larson-Johnson et al., 2015). Por otro lado, los macrofósiles de flores han sido muy importantes para comprender la evolución floral y diversidad sistemática a lo largo de la historia de éstas, por ejemplo, han hecho posible investigar los patrones de diversificación estructural de los órganos reproductivos de las angiospermas analizando el registro fósil y su edad (Friis et al., 2010). Sin embargo, son pocos los estudios que han incorporado el registro fósil de las angiospermas para estudiar la evolución de caracteres morfológicos desde un marco filogenético (Larson-Johnson, 2015; Magallón, 2007; Endress y Doyle, 2009).

Eudicotyledoneae (eudicots) es un clado reconocido y altamente soportado en estudios filogenéticos previos (Doyle y Endress, 2010; Soltis et al., 2011; APG IV, 2016), el cual, se ha sugerido que se originó hace aproximadamente 135 millones de años, durante el Cretácico Temprano, por medio de diversos análisis de reloj molecular (e.g. Magallón et al., 2015; Foster et al., 2017). Este clado contiene aproximadamente el 75% de todas las especies de angiospermas, y abarca una diversidad substancial de morfología floral. Los resultados de estimación de las relaciones filogenéticas han identificado un grado de linajes independientes hacia el inicio de la diversificación de las eudicotiledóneas, que corresponden a los órdenes Ranunculales, Proteales, Trochodendrales, Buxales y Gunnerales. Aunque este último orden pertenece al clado ampliamente conocido como "core eudicots" o "Gunneridae" (*sensu*, Cantino et al., 2007), en términos del estudio de la evolución floral es considerado dentro del grado de eudicotiledóneas tempranamente divergentes (ETD) (Endress, 2010). Estos clados

independientes, en conjunto son grupos hermanos sucesivos del clado más rico en especies de angiospermas conocido como Pentapetalae (*sensu* Cantino et al., 2007) (Figura 1).



Figura 1. Filogenia de las angiospermas *sensu* APG IV 2016, indicando el clado Pentapetalae (cuadro verde) y los linajes independientes que conforman el grado de eudicotiledóneas tempranamente divergentes (cuadro guinda). Se muestra también el patrón estructural floral generalizado para los clados. Los diagramas florales de las eudicotiledóneas tempranamente divergentes fueron tomadas de Ronse de Craene (2010). El diagrama de Pentapetalae fue tomado de Magallón y Vargas (2014). *Akebia quintana* (http://smartseedstore.com), *Loasa tricolor* (http://plantsystematics.org).

Los órdenes de ETD contienen un número pequeño a moderado de especies vivientes, siendo los más diversos los órdenes Ranunculales (~4541 spp) y Proteales (~1263 spp). Además, se caracterizan por una gran diversidad en su estructura floral (Figura 2), por lo que anteriormente habían sido consideradas más similares a grupos ahora identificados como pertenecientes a otros linajes de angiospermas, e.g., Magnoliidae, que a los linajes que forman parte de Pentapetalae, con base en el número y arreglo de sus partes florales (Endress, 2010).



Figura 2. Fotografías de flores de especies vivientes pertenecientes a los linajes de eudicotiledóneas tempranamente divergentes (A,B, C, D) y Pentapetalae (E,F,G). A *Sinofranchetia chinensis* (Ranunculales), B *Buxus sempervirens* (Buxales), C *Tetracentron sinense* (Trochodendrales), D *Platanus occidentalis* (Proteales), E *Loropetalum chinense* (Saxifragales), F *Itea ilicifolia* (Saxifragales), G *Noahdendron nicholasii* (Saxifragales). Fotografías tomadas de Magallón (1999).

Drinnan et al. (1994) reconocieron que las ETD presentan una estructura floral altamente lábil, pues identificaron múltiples cambios transicionales entre la diferenciación del perianto, filotaxia verticilada y helicoidal, patrón merístico dímero y trímero con relativamente pocas partes florales. En contraste, la mayoría de los linajes dentro del clado Pentapetalae se caracterizan por la presencia de un patrón estructural floral fijo que incluye filotaxia verticilada; perianto diferenciado en dos verticilos morfológica y funcionalmente diferentes, el cáliz y la corola; y un patrón merístico pentámero predominante. Algunos autores han considerado que un patrón merístico dímero (Soltis et al., 2003) o trímero (Ronse de Craene et al., 2015) han sido muy importantes para la evolución floral en la transición hacia el establecimiento de la pentamería.

Por otra parte, las ETD cuentan con un extenso registro fósil que es notablemente abundante en estratos del Cretácico medio-tardío (Figura 3, Friis et al. 2011). Este registro está compuesto por microfósiles (como el polen) y macrofósiles (flores, hojas, madera, semillas), y también por flores fósiles preservadas tridimensionalmente de tamaño intermedio entre los micro y macrofósiles (i.e., mesofósiles), con alta calidad y detalle de preservación que permite reconocer su relación con grupos actuales. Estos mesofósiles han sido encontrados principalmente en sedimentos del este de Estados Unidos, Portugal y Suecia, contando con estructuras exquisitamente preservadas, en las que se pueden observar atributos morfológicos, estructurales y anatómicos con gran detalle, que proveen excelentes oportunidades para explorar aspectos evolutivos de la estructura floral en linajes extintos.



Figura 3. Fotografías de flores fósiles pertenecientes a los linajes de eudicotiledóneas tempranamente divergentes (A,B, C, D) y Pentapetalae (E,F,G). A *Kajanthus lusitanicus* (Ranunculales), asterisco rosa corresponde al cáliz; verde al corola; amarillo al androceo (Mendes et al., 2014); B y C *Quadriplatanus georgianus* (Proteales) (Magallón et al., 1997), D *Spanomera mauldinensis* (Buxales) (Drinnan et al., 1991), E *Androdecidua endressii* (Saxifragales) (Magallón et al., 1991), E, *Tylerianthus crossmanensis* (Cornales) (Gandolfo et al., 1998), G *Divisestylus brevistamineus* (Saxifragales) (Hermsen et al., 2003).

El propósito general de este trabajo es investigar la evolución de atributos morfológicos particulares de la estructura floral en la transición entre el grado de eudicotiledóneas tempranamente divergentes y el inicio de la diversificación de Pentapetalae, en un contexto temporal, combinando información obtenida a partir de representantes fósiles y vivientes.

IV. OBJETIVOS

IV.1. Objetivo General

Investigar la evolución de componentes estructurales claves del patrón floral de Pentapetalae, específicamente, la diferenciación del perianto, la filotaxia y el patrón merístico, incluyendo su contexto temporal, con base en los atributos florales de representantes vivientes y fósiles de los linajes tempranamente divergentes de eudicotiledóneas, y una muestra de los principales linajes de Pentapetalae.

IV. 2. Objetivos Particulares

1. Obtener una hipótesis de relaciones filogenéticas entre los linajes tempranamente divergentes del clado Eudicotyledoneae (Ranunculales, Proteales, Sabiales, Trochodendrales, Buxales y Gunnerales) y una representación de los principales linajes de Pentapetalae, i. e., Superrosidae (representado por Saxifragales), Dilleniales, Caryophyllales y Superasteridae (representado por Cornales), mediante datos de secuencias moleculares y caracteres morfológicos.

2. Investigar las relaciones filogenéticas de flores de especies fósiles conocidas como flores preservadas tridimensionalmente, postuladas como pertenecientes a los linajes de ETD, con base en sus atributos morfológicos. Incluiremos representantes fósiles de Ranunculales, Platanaceae, Sabiaceae, Buxaceae, Trochodendraceae, entre los linajes tempranamente divergentes; así como Saxifragales, y Cornales, dentro de Pentapetalae.

3. Estimar tiempos de divergencia comparando métodos convencionales de reloj molecular relajado con calibración de nodos considerando los fósiles más antiguos de cada clado como puntos de calibración ("node dating"), con métodos de evidencia total y modelos de diversificación que reconocen a los fósiles como terminales filogenéticas extintas ("tip dating") o ancestros de linajes vivientes.

4. Evaluar la distribución y los estados ancestrales de la estructura floral de las eudicotiledóneas tempranamente divergentes en la transición hacia Pentapetalae, particularmente los atributos estructurales relacionados con la conformación del perianto (diferenciación en cáliz y corola), el número y arreglo de sus partes florales (patrón merístico y filotaxia).

V. MATERIALES Y MÉTODOS

V. 1. Muestreo taxonómico

Obtuvimos un muestreo taxonómico de 68 especies vivientes y 15 representantes fósiles. Se incluyó un muestreo taxonómico concentrado específicamente en la transición hacia Pentapetalae, basándonos en el conocimiento actual sobre las relaciones filogenéticas entre las angiospermas (APG IV, 2016). El muestreo incluye miembros de todos los linajes de eudicotiledóneas tempranamente divergentes: Ranunculales (12 spp), Proteales (incluyendo Sabiaceae) (10 spp), Trochodendrales (4 spp), Buxales (4 spp) y Gunnerales (1 sp). También incluimos representantes de los grandes clados de Pentapetapalae: Dilleniales (1 sp), Caryophyllales (2 spp) y Cornales (Superasteridas) (10 spp); y Saxifragales (Superrosidas) (32 spp). Seleccionamos angiospermas fuera del clado Eudicotyledoneae como grupos externos: *Saururus chinensis* (Piperales), *Canella winterana* (Canellales),

Calycanthus floridus (Laurales), *Myristica fragrans* (Magnoliales), *Hedyosmum arborescens* (Chloranthales) y *Ceratophyllum demersum* (Ceratophyllales). Decidimos seleccionar las especies vivientes de acuerdo con la disponibilidad de secuencias en GenBank e información en la literatura sobre su estructura floral. Para taxa fósiles, incluimos flores con estructuras preservadas tridimensionalmente, donde se pueden observar caracteres morfológicos con mucho detalle.

V. 2. Datos moleculares y morfológicos

Los datos moleculares fueron obtenidos del repositorio GenBank (Material suplementario, Tabla 3S). Se descargaron secuencias para tres genes de cloroplasto: *atpB*, *rbcL y matK*, los cuales son informativos para resolver relaciones a distintos niveles filogenéticos para este estudio (Shaw et al., 2014). Cada marcador fue alineado por separado y de manera automática usando el programa MAFFT v. 7.313 (Katoh y Standley, 2013). Posteriormente se llevó a cabo un refinamiento manual en Mesquite v.3.2 (Maddison y Maddison, 2017). El alineamiento concatenado final tiene una longitud total de 4626 pares de bases para 68 especies vivientes.

Los datos morfológicos fueron concentrados en una matriz conformada por 80 caracteres exclusivos de la flor. Estos datos fueron codificados en la base de datos PROTEUS (http://eflower.myspecies.info/proteus) del proyecto eFLOWER (Sauquet, 2013). La matriz consiste de caracteres relacionados con la estructura del perianto, androceo, gineceo; y fue complementada con caracteres de polen, semillas y nectarios. La descripción y justificación de los caracteres y estados de carácter fueron modificados a partir de Magallón (1999) y Magallón (2007) (disponible en material suplementario). Los caracteres fueron obtenidos mediante observación de material fresco, especímenes de herbario y búsquedas en literatura.

V. 3. Análisis filogenéticos

Los análisis filogenéticos se llevaron a cabo usando dos diferentes combinaciones de datos: (1) incluyendo sólo datos moleculares de taxa vivientes; y (2) incluyendo datos moleculares de taxa vivientes y morfológicos de fósiles y vivientes. Esta última representó el análisis de evidencia-total. Los datos moleculares de fósiles fueron codificados como faltantes. Implementamos métodos paramétricos de máxima verosimilitud (ML) e inferencia Bayesiana incluyendo modelos de substitución de nucleótidos y de datos categóricos (Lewis, 2001). Los datos moleculares fueron subdivididos en tres particiones con base en los resultados de jModelTest (Posada, 2008): (1) 1ra+2da posiciones del codón para *atpB* y *rbcL*; (2) 3ras posiciones del codón para *atpB* y *rbcL*, y (3) *matK*. En el análisis de evidencia total, los datos moleculares fueron particionados de la misma manera que el análisis con únicamente datos moleculares y los datos morfológicos representaron una partición adicional. Asumimos un modelo general de tiempo reversible con una distribución gamma para considerar heterogeneidad de tasas entre sitios (GTR+ Γ) para las secuencias nucleotídicas, y el modelo Markoviano con k estados de carácter (Mk; Lewis, 2001) para los caracteres morfológicos. El análisis filogenético de ML fue llevado a cabo con RAxML v.8 (Stamatakis, 2014). Implementamos 500 búsquedas heurísticas independientes para obtener simultáneamente la topología de ML y el apoyo boostrap no paramétrico derivado de 1000 réplicas. En los análisis usando sólo datos moleculares, implementamos un modelo GTRGAMMA. En el análisis de evidencia total, implementamos un modelo ASC MULTICAT, usando el método de Lewis (2001) como corrección (Stamatakis, 2014). Los análisis filogenéticos con inferencia Bayesiana se realizaron utilizando el programa MrBayes v. 3.2.5 (Ronquist et al., 2012a). En el análisis de cada matriz (i.e., molecular y de

evidencia total) se implementaron cuatro cadenas markovianas (MCMC) independientes por dos millones de generaciones, muestreando cada 1000 pasos. Finalmente, evaluamos la convergencia de las cadenas en Tracer v. 1.6 (Rambaut et al., 2014). Nos basamos en los valores de promedio estándar de *split frequencies* (valores por debajo de 0.01) y los estimados de tamaño efectivo (ESS) (valores por arriba de 200); este último estimado se refiere específicamente al número de muestreos efectivos que representan las cadenas de Markov.

V. 4. Estimación de tiempos de divergencia: Node Dating y Total-evidence Dating

Con el objetivo de comparar edades de origen para los diferentes linajes que conforman el grado de ETD, utilizando diferente información obtenida del registro fósil, estimamos tiempos de divergencia bajo dos diferentes métodos de reloj molecular relajado (Tabla 1). El primero es un enfoque convencional de calibración de nodos (*node dating*), en el cual las calibraciones fósiles son independientes del árbol generado a través de un proceso de diversificación generador del árbol, el cual utiliza la edad del fósil más viejo de un clado determinado para proporcionar una edad mínima del mismo. En este método, solamente un fósil (el más viejo) es relevante para calibrar un clado. El nodo de calibración es seleccionado independientemente del modelo de fechación, con base en la relación filogenética del fósil respecto a las especies vivientes derivada por ejemplo, de atributos distintivos o un análisis filogenético explícito.

El segundo método de reloj molecular relajado implementado utiliza datos moleculares y morfológicos como evidencia total (*"total evidence"*), para estimar simultáneamente las relaciones filogenéticas entre todas las especies, tanto fósiles como vivientes, y sus tiempos de divergencia. Como resultado, los fósiles se encuentran como terminales en el árbol filogenético. El análisis de evidencia total fue implementado con el

Fossilized Birth-Death Process (Heath et al., 2014), que integra en un mismo proceso de diversificación a las especies vivientes y los fósiles. Como resultado, los fósiles pueden ser diferenciados como terminales en ramas filogenéticas extintas, o como ancestros de linajes vivientes.

Tabla 1. Comparación entre los diversos métodos bayesianos para la estimación de tiempos de divergencia

Método	Node Dating	Tip-Dating	Fossilized Birth- Death	Total-Evidence Fossilized Birth-Death	
Modelo del árbol	Yule, <i>Birth-Death</i> , Coalescente, etc	Uniforme	Fossilized Birth- Death Process	Fossilized Birth-Death Process	
Tipo de datos	Molecular	Molecular+Morfológicos	Molecular	Molecular+Morfológicos	
Fósiles incluidos en el análisis	El fósil más viejo como punto de calibración en nodos específicos	Todos los fósiles de los cuales se conozcan sus caracteres morfológicos	Todos los fósiles de los que tengamos un conocimiento previo de su asignación taxonómica	Todos los fósiles de los cuales se conozcan sus caracteres morfológicos	
Posición de los fósiles en el árbol calibrado	No aplica	Estimados como puntas	Fósiles como puntas o ancestros (con nubes de probabilidad)	Estimados en las puntas o como ancestros	
Implementación de software	BEAST, MrBayes, MCMCTree, PhyloBayes, Multidivtime	BEAST, MrBayes	BEAST2, DPPDiv	BEAST2, MrBayes	
Referencia	Yang y Rannala, 2006; Drummond et al., 2016	Pyron et al., 2011; Ronquist et al., 2012b	Heath et al., 2014	Zhang et al., 2016; Gavryushkina et al., 2017	

V. 4. 1. Node Dating

En el análisis de *node dating*, los nodos de calibración fueron empleados directamente de la posición filogenética de los fósiles identificada en el análisis filogenético de evidencia total, descrito arriba. El árbol fechado mediante la calibración de nodos fue estimado con BEAST v.2.4.6 (Bouckaert et al., 2014), implementando un reloj molecular relajado no correlacionado, con las diferentes tasas de sustitución de las ramas obtenidas de una

distribución estadística lognormal. Utilizamos las mismas particiones de datos para los análisis filogenéticos con datos moleculares, y los parámetros de substitución fueron estimados separadamente para cada partición. Combinando la posición filogenética identificada de los fósiles con su edad, seleccionamos nueve nodos internos no redundantes para ser calibrados. Cada nodo de calibración recibió una edad mínima derivada del límite superior del intervalo estratigráfico más estrecho al que el fósil puede ser asignado. Cada calibración fue implementada como un valor previo (prior) obtenido de una distribución lognormal limitada por la edad del límite superior del intervalo estratigráfico más estrecho al que el fósil de calibración puede asignarse (implementada como *offset*), una media (μ) igual a la edad anterior + 10%, y una distribución estándar (s) de 1.0. La raíz del árbol fue calibrada secundariamente con una distribución normal con una media obtenida del 95% de densidad posterior (HDP) estimada para el grupo corona del clado Mesangiospermae de Magallón et al. (2015). Las edades fueron actualizadas de acuerdo con la tabla crono-estratigráfica más reciente (12/10). (Los detalles sobre los puntos de calibración están disponibles en el material suplementario, Tabla 4S). Se corrió BEAST en CIPRES Science Gateway (Miller et al. 2010) por 20 millones de generaciones, muestreando cada 5000 pasos. La convergencia de MCMC y los valores de ESS fueron evaluados con Tracer v. 1.6 (Rambaut et al., 2014). Eliminamos el 25% como burnin y utilizamos TreeAnnotator v.1.8 (Drummond et al., 2012) para obtener el árbol de máxima credibilidad con medias y 95% HDP de tiempos de divergencia.

V. 4. 2. Total-evidence Dating con el modelo Fossilized Birth-Death Process

A diferencia del enfoque en *node dating* donde sólo el fósil más viejo es relevante, los métodos de *tip dating* permiten la inclusión potencial de un alto número de fósiles, en teoría, hasta todos los fósiles conocidos de un clado. Las implementaciones convencionales de *tip-dating* (e.g., Ronquist et al., 2012b) están basados en una matriz de evidencia total, con datos moleculares de taxa vivientes, datos morfológicos de taxa vivientes y fósiles, y estimación simultánea de relaciones filogenéticas y tiempos de divergencia. Convencionalmente, la fechación con evidencia total ha sido implementada en el contexto de un proceso de nacimiento y muerte (e.g., en BEAST, Bouckaert et al., 2014), o con un proceso uniforme (e.g., en MrBayes, Ronquist et al., 2012a).

Recientemente, el modelo de Fossilized Birth-Death process (FBD, Heath et al., 2014) fue presentado como una alternativa al fechamiento de reloj molecular relajado. En este enfoque, las especies vivientes representadas por sus datos moleculares y las especies extintas conocidas como fósiles son entendidas como parte de un solo proceso de nacimiento y muerte temporalmente homogéneo (Stadler, 2010). Este modelo estima tasas de especiación y extinción, y la probabilidad de preservación, entre otros parámetros, para describir el proceso de diversificación del árbol. Los fósiles son interpretados como puntas (ramas laterales extintas), o como ancestros de linajes vivientes o extintos, por lo tanto, es posible evaluar la probabilidad de que un fósil sea un ancestro de algún linaje en el árbol filogenético (Gavryushkina et al., 2014; Zhang et al., 2016; Gavryushkina et al., 2017). En su acepción original, el método de FBD utiliza datos moleculares de taxa vivientes y las edades, así como la posición filogenética de los fósiles (adquirida independientemente) para estimar tiempos de divergencia (Heath et al., 2014, Grimm et al., 2015). Más recientemente, es posible utilizar una matriz de evidencia total para estimar la relación filogenética entre las especies vivientes y fósiles, junto con los tiempos de divergencia y parámetros de diversificación (Zhang et al., 2016; Gavryushkina et al., 2017). En este estudio, implementamos un enfoque de "total-evidence fossilized birth death process" (TE-FBD)

para estimar las relaciones filogenéticas, tiempos de divergencia y parámetros de diversificación durante la transición y la evolución de Pentapetalae.

Llevamos a cabo el análisis TE-FBD en BEAST v 2.4.6 (Bouckaert et al., 2014), instalando las bibliotecas SA ("*Sampled ancestor trees*"), BDSKY ("*Birth-death skyline*") y MM ("*enables morphological character evolution*"). Los datos moleculares fueron particionados de manera similar que el análisis de *node dating*, y analizados bajo el modelo GTR+ Γ . Los datos morfológicos fueron particionados en grupos que compartían el mismo número de estados de carácter (sugerido por Beauti), y un modelo de Mk+ Γ fue implementado para cada partición. Implementamos relojes relajados lognormales y no correlacionados para cada una de las particiones de datos. Usamos una distribución lognormal con media de -3.5 y una desviación estándar de 1 para tasas de reloj molecular y una distribución lognormal con media de -5.5 y una desviación estándar de 2 para las tasas del reloj morfológico (especificamos estos valores de acuerdo al manual de BEAST 2).

Como información previa (*prior*), implementamos la extensión del modelo de FBD propuesto por Zhang et al. (2016) para considerar sesgos en el muestreo de taxa vivientes, los cuales han sido reconocidos como factores importantes para una estimación realista de tiempos de divergencia, especialmente a niveles filogenéticos profundos. Asumimos un modelo llamado "*sampled ancestor fossilized birth-death skyline*" como árbol prior. El proceso fue condicionado a la edad de su origen, que corresponde a la edad del nodo corona del clado Mesangiospermae, al cual fue asignado con una distribución uniforme entre 135.02-136.89, con base en una estimación independiente (Magallón et al., 2015). Para los parámetros "prior" de diversificación, asumimos tasas constantes de *birth* (λ), *death* (μ) y *sampling* (*s*) a través del tiempo. Especificamos distribuciones uniformes de 0.09-0.13 para la tasa de especiación y 0.02-0.05 para la tasa de extinción, derivado de los estimados para

Eudicotyledoneae (Magallón et al., *en revisión*). El valor de proporción de especies vivientes muestreadas (*rho*) fueron calculados como el cociente de especies vivientes muestreadas en este análisis y el número de especies vivientes en los clados (aproximadamente 220389 de acuerdo a *ThePlantList*: <u>http://www.theplantlist.org/</u>), ajustado a 2.767E-4. Los *priors* de la proporción de muestro de linajes extintos (*s*) y la tasa de muerte (*death rate*) fueron introducidos como una distribución beta con α =1 y β =1, y la tasa de nacimiento (*birth rate*) (λ) fue seleccionada con un prior de distribución exponencial con media = 1.0, como se sugiere en el manual de BEAST 2 (Heath, 2015). Finalmente, para considerar sesgos en el muestreo, llevamos a cabo el análisis bajo muestreo diversificado (*diversified sampling*) y especificando edades de los fósiles como rangos, esto a través de modificaciones de manera manual en el archivo XML.

V. 5. Reconstrucción de estados ancestrales

Estimamos los estados ancestrales de tres caracteres de estructura y morfología floral: diferenciación del perianto, patrón merístico y filotaxia floral. Para el carácter de diferenciación del perianto, se codificaron dos estados: (0) perianto indiferenciado, en el cual los órganos del perianto son similares en forma y tamaño, y (1) perianto diferenciado, el cual consiste estrictamente de dos verticilos morfológicamente diferenciados, que corresponden al cáliz y la corola; este carácter no fue aplicable en taxa con perianto ausente. Para el patrón merístico (número de órganos florales en cada verticilo del perianto y/o androceo), se asignaron cinco estados de carácter: (0) dímero, (1) trímero, (2) tetrámero, (3) pentámero y (4) no fijo; éste último estado corresponde a especies con un número variable o irregular de órganos en cada verticilo. Este carácter es aplicable únicamente en flores con filotaxia verticilada. Con respecto a la filotaxia floral, se codificaron tres estados: (0) verticilada, (1) helicoidal, y (2) irregular.

Se implementaron enfoques de máxima verosimilitud (ML) e inferencia Bayesiana (IB) para inferir los estados ancestrales de la estructura floral. La reconstrucción de estados ancestrales con ML fue realizada con la función *rayDISC* de la librería *corHMM* (Beaulieu et al., 2017) en la plataforma R (R Core Team, 2017). Para identificar transiciones de estados de carácter, este método requiere una topología fija. Utilizamos el árbol fechado de máxima credibilidad obtenido con el método TE-FBD, que incorpora a los fósiles como terminales filogenéticas o ancestros, y las longitudes de rama representan tiempo absoluto. Implementamos dos modelos de transición: el de tasas iguales (*equal rates* ER), que considera que el cambio de un estado de carácter *j* a uno *i* ocurre con la misma facilidad; y el que considera que todas las tasas son diferentes (*all rates different*, ARD), donde la transición de cada estado *j* a cada estado *i* ocurre con una probabilidad diferente. Para identificar el modelo de mejor ajuste se utilizó el criterio de información de Akaike (AIC, por sus siglas en inglés), donde el modelo preferido es el que tiene el menor valor de AIC.

Para la reconstrucción Bayesiana de estados ancestrales utilizamos el método de mapeo estocástico (SM, por sus siglas en inglés), el cual es equivalente a métodos convencionales bayesianos para estimar estados ancestrales en los nodos de un árbol, pero cuenta con la ventaja de que puede incorporar la incertidumbre de la topología y de las longitudes de ramas (Huelsenbeck et al., 2003). Adicionalmente, puede calcular la probabilidad de transición a lo largo de las ramas, no limitándose a nodos. Llevamos a cabo reconstrucción de estados ancestrales con mapeo estocástico en 1000 árboles muestreados al azar obtenidos apartir del método TE-FBD, y colectados posteriormente a la fase de burnin. Para simular estados a lo largo de las ramas y en los nodos utilizamos la función

describe.simmap disponible en el paquete *Phytools* en R (Revell, 2017). Para evaluar el efecto de incluir fósiles en la reconstrucción de estados ancestrales, llevamos a cabo el análisis bajo las mismas condiciones descritas, pero excluyendo a las especies fósiles, es decir, podando las ramas de linajes fósiles del árbol de máxima credibilidad obtenido con TE-FBD con la función *drop.tip* de *Phytools*.

VI. RESULTADOS

VI. 1. Relaciones filogenéticas

Los árboles de ML e IB obtenidos únicamente con datos moleculares y evidencia total están disponibles como material suplementario (Figura 1S). Los cinco linajes del grado de las eudicotiledóneas tempranamente divergentes (Ranunculales, Proteales, Sabiaceae, Trochodendrales y Buxales) fueron identificados cada uno como monofiléticos, y sus relaciones generalmente se encuentran bien resueltas y con altos valores de soporte en diferentes niveles filogenéticos. La filogenia estimada con evidencia total bajo con IB para eudicotiledóneas tempranamente divergentes se muestra en la figura 4. Los valores de probabilidad posterior y boostrap asociados a la relación filogenética de la mayoría de los fósiles fue baja comparada con los obtenidos para los taxa vivientes, reflejando altos niveles de incertidumbre topológica (para las especies fósiles). En general, la posición filogenética de la mayoría de los fósiles fue congruente entre los diversos análisis filogenéticos, pero notamos inconsistencias particulares en la posición filogenética de Tylerianthus crossmanensis y Divisestylus brevistamineous, ambos fósiles ubicados dentro del orden Cornales. Tylerianthus crossmanensis (Gandolfo et al., 1998) resultó como el grupo hermano de Hydrangeaceae + Cornaceae + Loasaceae y Divisestylus brevistamineous (Hermsen et al., 2003) resultó asociado a Hydrangeaceae, dentro del orden Cornales.

VI. 2. Estimación de tiempos de divergencia

Las edades estimadas para los clados con el método de *node dating* (ND) y *totalevidence fossilized birth-death process* (TE-FBD) fueron altamente similares a niveles filogenéticos profundos, excepto por la edad del nodo corona de Buxales (Tabla 2). Sin embargo, cuando incorporamos a los fósiles como ancestros o terminales filogenéticas con el método de TE-FBD, las estimaciones de tiempos de divergencia fueron considerablemente más viejas que aquellas obtenidas con ND a niveles filogenéticos someros, sobre todo cuando asumimos un muestro diversificado de taxa vivientes (Tabla 2).

El árbol fechado resultante del método de TE-FBD con muestreo diversificado, que subsecuentemente utilizamos para investigar la evolución de caracteres florales se muestra en la Figura 4. Los estimados con el modelo de TE-FBD indican un origen en el Aptiano (Cretácico temprano) hace aproximadamente 128.56 millones de años (95%HPD 123.25-133.16) para el inicio de la diversificación de Eudicotyledoneae, y una edad de aproximadamente 109.24 Ma (95%HPD 103.49-115.59), la cual corresponde al Albiano (Cretácico temprano) para el inicio de la diversificación de Pentapetalae. Los estimados de edad para los grupos corona de los linajes de eudicotiledóneas tempranamente divergentes se muestran en la Tabla 2.



Figura 4. Árbol de máxima credibilidad obtenido con el método de TE-FBD con el parámetro de muestreo diversificado. Los valores en los nodos representan las medias del 95% HDP.

Tabla 2. Comparación de edades corona estimadas usando los métodos de *node dating* y *total-evidence Fossilized birth death* e implementando el parámetro de muestreo diversificado para los linajes de eudicotiledóneas tempranamente divergentes y Pentapetalae.

	Node Dating			TE - FBD			TE – FBD (muestreo diversificado)		
Clado	Min	Max	Media	Min	Max	Media	Min	Max	Media
Eudicotyledoneae	132.82	138.02	135.81	133.03	136.66	135.15	123.25	133.16	128.55
Ranunculales	120.26	132.66	127.03	122.01	133.09	128.04	116.37	129.71	123.21
Proteales	112.1	129.67	121.46	113.89	129.36	122.24	106.83	124.88	115.67
Sabiaceae	36.8	127.89	82.83	12.5	86.67	46.35	45.39	69.97	52.32
Trochodendrales	58.25	102.59	74.76	60.03	104.93	79.91	58.82	90.82	71.73
Buxales	42.52	118.87	84.58	95.4	115.94	104.77	94.6	109.68	101.48
Gunneridae	113.3	125.89	119.3	115.41	126.49	121.36	105.32	118.15	111.72
Pentapetalae	110.58	123.67	117.12	113.5	124.78	119.21	103.49	115.59	109.24

VI. 3. Evolución del perianto, filotaxia floral y patrón merístico

La reconstrucción de estados ancestrales inferida fue consistente en ambos análisis de ML e IB para la evolución del perianto, filotaxia y patrón merístico (valores de verosimilitud marginal (VM) y probabilidad posterior (PP) para todas las combinaciones de análisis están disponibles en material suplementario). Las reconstrucciones obtenidas para el carácter de diferenciación del perianto basadas en información de especies vivientes y fósiles identificaron un perianto diferenciado (reconocido como cáliz y corola), como el estado ancestral del clado Eudicotyledoneae (verosimilitud marginal = 0.66; probabilidad posterior = 0.67). Se estimaron cambios transicionales hacia un perianto indiferenciado en los órdenes Proteales y Buxales. Todas las reconstrucciones reconocieron que el estado ancestral del

clado Pentapetalae es un perianto diferenciado con altos valores de probabilidad (VM = 0.95; PP = 0.94) (Figura 5).



Figura 5. Mapeo estocástico del carácter diferenciación del perianto usando taxa vivientes y fósiles. Los gráficos de "pie" en los nodos representan probabilidades posteriores de las estimaciones de estados ancestrales en un muestreo de árboles fechados. Con fines ilustrativos, colocamos esos gráficos de "pie" en el árbol de máxima credibilidad fechado con el método de TE-FBD con muestreo diversificado.

Para el carácter de filotaxia floral, las reconstrucciones combinando información de especies fósiles y vivientes sugieren que una filotaxia verticilada fue el estado ancestral de eudicotiledóneas tempranamente divergentes y de Pentapetalae (VM = 0.999 y PP = 1 para todos los nodos), con solo un cambio hacia una filotaxia helicoidal en la familia Circaeasteraceae (Figura 6). Es importante mencionar que el patrón general de evolución de la diferenciación del perianto y de la filotaxia floral son constantes al incluir o excluir a las especies fósiles.



Mapeo estocástico: taxa fósiles y vivientes

Figura 6. Mapeo estocástico del carácter filotaxia floral usando taxa vivientes y fósiles. Los gráficos de pie en los nodos representan probabilidades posteriores de las estimaciones de estados ancestrales en un muestreo de árboles fechados. Con fines ilustrativos, colocamos esos gráficos de pie en el árbol de máxima credibilidad fechado con el método de TE-FBD con muestreo diversificado.

La evolución del patrón merístico ha sido mucho más dinámico que la diferenciación del perianto y la filotaxia floral. Nuestras reconstrucciones de patrón merístico reconocen diferentes transiciones entre condiciones trímeras, tetrámeras y pentámeras entre los distintos linajes de eudicotiledóneas tempranamente divergentes. Sin embargo, dentro del clado Pentapetalae, la pentamería es comparativamente más estable, con cambios independientes hacia un patrón estructural no fijo principalmente en el orden Saxifragales. Las reconstrucciones de estados ancestrales basados en una marco de evidencia total bajo enfoques de máxima verosimilitud y bayesianos, soportan fuertemente que el ancestro común más reciente del clado Eudicotyledoneae presentó flores trímeras (VM = 1.0; PP = 0.71). Es especialmente notable que el patrón merístico pentámero es reconstruído con diferentes probabilidades en todos los nodos a lo largo de la espina de las eudicotiledóneas basales (excepto Ranunculales), durante el Cretácico temprano (VM = 0.98; PP = 0.96), posiblemente derivado de una condición trímera (Figuras 7 y 8).


Figura 7. Mapeo estocástico del carácter patrón merístico usando solo taxa vivientes. Los gráfico de pie en los nodos representan probabilidades posteriores de las estimaciones de estados ancestrales en un muestreo de árboles fechados. Con fines ilustrativas, colocamos esos gráficos de pie en el árbol de máxima credibilidad fechado con el método de TE-FBD con muestreo diversificado.

Máxima verosimilitud: taxa fósiles y vivientes



Figura 8. Reconstrucción de estados ancestrales con el método de máxima verosimilitud usando taxa fósiles y vivientes. Los gráficos de pie en los nodos representan valores de probabilidad de determinado estado ancestral.

La reconstrucción de estados ancestrales para el carácter de patrón merístico excluyendo fósiles (Figura 7), también identificó un patrón estructural trímero como ancestral en Eudicotyledoneae. Sin embargo, la reconstrucción de la pentamería difiere entre el análisis de reconstrucción con ML (Figura 7) y mapeo estocástico. La reconstrucción con ML reconstruye a la pentamería como ancestral en el clado Gunneridae (Gunnerales + Pentapetalae) con valores de probabilidad bajos a moderados (VM = 0.64). Con el método de mapeo estocástico la estimación del patrón merístico durante la evolución de los linajes de eudicotiledóneas tempranamente divergentes es equívoco, es decir hay probabilidades equivalentes para diferentes estados. La inclusión de fósiles en las reconstrucciones de la evolución del patrón merístico sugieren la evolución temprana de la pentamería en las eudicotiledóneas. Ambos análisis estiman con alta probabilidad (que el ancestro común de Eudicotyledoneae era trímero (VM = 1.0, PP = 0.71).

Tanto con ML (Fig. 8) como con mapeo estocástico (Fig. 9), la pentamería es estimada como el estado ancestral más probable en todos los nodos a lo largo de la espina del árbol a partir del nodo que representa la divergencia de Proteales hasta el nodo corona del clado Pentapetalae (incrementando el soporte, PP = 0.512). Adicionalmente la pentamería en la familia Sabiaceae es considerada como un origen independiente (PP = 0.832), ocurrido durante el Eoceno.



Figura 9. Mapeo estocástico del carácter patrón merístico usando taxa vivientes y fósiles. Los gráfico de pie en los nodos representan probabilidades posteriores de las estimaciones de estados ancestrales en un muestreo de árboles fechados. Con fines ilustrativos, colocamos esos gráficos de pie en el árbol de máxima credibilidad fechado con el método de TE-FBD con muestreo diversificado.

VII. DISCUSIÓN

VII. 1. Relaciones filogenéticas

Las topologías estimadas con especies vivientes únicamente basadas en datos moleculares son altamente congruentes con estudios filogenéticos previos para las eudicotiledóneas tempranamente divergentes (Hoot et al., 1999; Kim et al., 2004; Worberg et al., 2007; Sun et al., 2016). El orden Ranunculales fue reconocido como el grupo hermano del resto de las eudicotiledóneas con altos valores de soporte (100%PP). Las relaciones dentro de Ranunculales se encuentran altamente apoyadas, con la excepción de la posición filogenética de Euptelea, como grupo hermano del resto de las especies de Ranunculales (52%PP), como han demostrado en estudios previos (Kim et al., 2004; Wang et al., 2009). Encontramos algunas discrepancias entre las topologías obtenidas por Sun et al. (2016), principalmente en la posición filogenética del orden Trochodendrales como grupo hermano de Gunneridae y la familia Sabiaceae como grupo hermano del orden Proteales. En contraste, con base en el árbol consenso de mayoría obtenido con datos moleculares, identificamos a la familia Sabiaceae como grupo hermano del clado Trochodendrales + Buxales + Gunneridae con moderado apoyo; y reconocimos al orden Buxales como grupo hermano del clado Gunneridae con altos valores de apoyo (94% PP).

No obtuvimos diferencias topológicas entre los árboles estimados sólo con datos moleculares y los árboles estimados con evidencia total para especies vivientes y fósiles. Sin embargo, agregar datos morfológicos a la estimación filogenética no cambió las relaciones filogenéticas entre especies vivientes, pero los valores de apoyo bajaron considerablemente para todas las ramas. Este efecto también ha sido obtenido en estudios filogenéticos previos, en los cuales se utilizan datos morfológicos y moleculares de taxa vivientes y fósiles (Manos et al., 2007; Arcila et al., 2015; Gavryushkina et al., 2017). Es probable que la resolución

32

filogenética y el apoyo de los nodos disminuye en el árbol consenso de evidencia total debido a la posición inestable de algunas terminales (i.e., terminales flotantes). Esto es posiblemente el caso para varios taxa fósiles, los cuales, cuentan con una pequeña fracción de datos morfológicos informativos.

Las filogenias de evidencia total incluyendo especies fósiles y vivientes obtenidas con ML e IB son altamente congruentes entre sí, excepto por pocos nodos con bajo soporte que difieren en la posición particular de taxa fósiles. En la mayoría de los casos, la posición filogenética de los fósiles fue congruente con las afinidades taxonómicas previamente reportadas (Manchester, 1986; Magallón et al., 2001; von Balthazar et al., 2005; Mendes et al., 2014). Sin embargo, la incertidumbre en la posición filogenética varía entre los distintos fósiles. Por ejemplo, los fósiles que pertenecen a la familia Platanaceae y Hamamelidaceae fueron altamente soportados en su posición filogenética y congruentes con su afinidad taxonómica previamente propuesta, mientras que la mayoría de los fósiles restantes recibieron valores moderados de soporte.

Sin embargo, detectamos inconsistencias en la posición de los fósiles *Divisestylus brevistamineus* (Hermsen et al., 2003) y *Tylerianthus crossmanensis* (Gandolfo et al., 1998), ambos de edad Turonianan (Cretácico Superior). *Tylerianthus crossmanensis* y *Divisestylus brevistamineus* tienen atributos florales que corresponden a los grupos pertenecientes al *Saxifragalean Complex*, considerado como "*lower*" Rosidae (Takhtajan, 1980). Los estudios filogenéticos actuales, derivados principalmente de datos moleculares, han demostrado que el *Saxifragalean Complex* es altamente polifilético, con sus famlias repartidas en diferentes clados mayores de Pentapetalae, incluyendo Saxifragales (e.g., Saxifragaceae, Grossulariaceae, Pterostemonaceae, Iteaceae) dentro de Superrosidas (APG IV, 2016), y

Cornales (Hydrangeaceae), Escalloniales (Escalloniaceae) y Paracryphiales (Quintinaceae), dentro de Asteridae (APG IV, 2016), todos ellos lejanamente emparentados entre sí. Sin embargo, las flores del Saxifragalean Complex comparten varios atributos generales, que posiblemente se acercan a una condición generalizada en Pentapetalae: presencia de perianto diferenciado en cáliz y corola; perianto y androceo pentámeros y gineceo dímero, (trímero) o pentámero, y con especialización arquitectónica baja o moderada. Con base en atributos morfológicos observados, T. crossmanesis específicamente fue comparado con miembros actuales de las familias Saxifragaceae e Hydrangeaceae, los cuales, ahora son reconocidos como parte de Saxifragales (Superrosidas) y Cornales (Superasteridas) respectivamente, en filogenias moleculares (APG IV 2016). Los caracteres que apoyan su afinidad con la familia Hydrangeaceae son la presencia de flores bisexuales y actinomórficas, con partes florales arregladas en verticilos, patrón merístico pentámero, un perianto diferenciado en cáliz y corola, estambres diferenciados en filamentos y anteras, anteras basifijas conformadas por cuatro sacos polínicos (Gandolfo et al., 1998). Sin embargo, estos caracteres en conjunto representan un patrón estructural generalizado dentro de Pentapetalae, y son pobremente distintivos para determinar afinidades a un clado particular dentro del mismo. Hermsen et al. (2003) llevó a cabo un análisis filogenético incluyendo representantes vivientes de la familia Saxifragaceae e Iteaceae, en los cuales Divisestylus brevistamineus aparece relacionado con los taxa vivientes. Sin embargo, este estudio no incluyó un muestreo taxonómico fuera de Saxifragales, por lo que la posible relación de este fósil con taxa fuera de Saxifragales no fue evaluada. El muestreo taxonómico en el estudio filogenético aquí presentado incluye representantes de diferentes linajes de Pentapetalae, incluyendo Saxifragales y Cornales. Los resultados presentados consistentemente recuperan a T. crossmanesis y D. brevistamineus como parte de Cornales (Superasteridas), aunque las relaciones filogenéticas con familias

particulares tienen bajo sustento.

VII. 2. Métodos de fechamiento y el origen de los linajes de eudicotiledóneas tempranamente divergentes

Los estimados de tiempos de divergencia obtenidos con los métodos *node dating* y *total-evidence Fossilized Birth Death Process dating* fueron congruentes entre sí. El valor medio de las edades de origen (nodo troncal) y diversificación (nodo corona) de eudicotiledóneas tempranamente divergentes y Pentapetalae estimadas con el método TE-FBD, se encuentran dentro del intervalo de credibilidad (95% *Highest Posterior Density, HPD*) estimado con *node dating*. Sin embargo, cuando asumimos un muestreo diversificado en el método de TE-FBD , los estimados del origen de los órdenes de ETD son ligeramente más jóvenes respecto a *ND*, pero las edades de los nodos internos hacia niveles filogenéticos someros (es decir, más hacia las puntas del árbol) fueron considerablemente más viejas.

La estimación con TE-FBD de edades más viejas para nodos someros y más jóvenes para nodos profundos fue detectado previamente por Zhang et al. (2016) en un estudio de fechamiento bayesiano con evidencia total aplicado a la radiación de Hymenoptera. En ese estudio, ellos exploraron el efecto de los parámetros de especiación, extinción y muestreo del modelo de FBD en la estimación de edad. Esos autores concluyeron que el factor que afecta en mayor medida los estimados del análisis de fechamiento es la manera en la que el muestreo de especies vivientes es modelado, particularmente la consideración del sesgo de muestreo, implementando el parámetro muestreo diversificado, puede mejorar substancialmente los estimados de edad, en particular cuando la densidad de muestreo de especies vivientes es baja. En nuestro estudio, el muestreo de taxa vivientes es sumamente reducido, sobre todo para el clado Pentapetalae. Por lo tanto, los estimados de edad obtenidos con TE-FBD pueden ser más realistas, ya que consideran el muestreo sesgado de taxa vivientes, con el parámetro de muestreo diversificado.

Varios estudios han comparado estimados de edad obtenidos con los métodos de *node dating* y *tip dating* convencional, y han identificado que generalmente se obtienen edades más viejas con el método convencional de *tip dating* convencional, principalmente en nodos cercanos a la raíz del árbol (e.g., Ronquist et al. 2012b; Arcila et al., 2015; Grimm et al., 2015). En contraste, nuestros resultados indican que las edades obtenidas con TE-FBD fueron ligeramente más jóvenes que aquellos obtenidos con *node dating*. Esta diferencia podría estar relacionada con el uso del modelo de FBD generador del árbol en el análisis de evidencia total, el cual permite que los fósiles sean muestreados como terminales de ramas extintas o ancestros representados por terminales vivientes, en combinación con la implementación del muestreo diversificado y finalmente considerando las edades de los fósiles como rangos y no edades fijas como usualmente se emplean en el método de *tip dating* convencional.

En general, los estimados de edad de nuestro análisis con *node dating* son similares a los obtenidos previamente por otros autores (Anderson et al., 2005; Magallón et al., 2015; Foster et al., 2017), con pequeñas excepciones. Anderson et al. (2005) llevaron a cabo un estudio de fechamiento con el método de verosimilitud penalizada (Sanderson, 2002) y métodos de fechamiento no paramétricos (*Non Parametric Rate Smoothing*, Sanderson, 1997) para estimar tiempos de divergencia en linajes de eudicotiledóneas tempranamente divergentes, con un muestreo taxonómico muy amplio (114 y 92 secuencias de *rbcL* para eudicotiledóneas tempranamente divergentes y core eudicots, respectivamente) e implementando 14 fósiles como puntos de calibración de nodos internos. Aunque es difícil establecer comparaciones de edad dadas las fuertes diferencias metodológicas, las edades

estimadas aquí para los grupos corona de los diferentes órdenes fueron similares, con la excepción del orden Ranunculales, el cual fue estimado como ligeramente más viejo.

Magallón et al. (2015) implementaron análisis basados en reloj relajado lognormal no correlacionado para investigar la edad de divergencia de las familias de las angiospermas, usando más de 130 puntos de calibración. Nuestros resultados son altamente congruentes con sus estimados para los órdenes de eudicotiledóneas tempranamente divergentes y Pentapetalae, pero indican edades más viejas para los órdenes Ranunculales y Trochodendrales. Recientemente Foster et al. (2017) llevaron a cabo un estudio de fechamiento con base en datos genómicos incluyendo diversos genes codificantes, incluyendo 35 calibraciones, para evaluar el impacto de diferentes aspectos metodológicos en los estimados bayesianos de linajes de angiospermas. Estos autores estimaron la edad corona de Eudicotyledoneae entre 154-136 millones de años, y los estimados de edad para todos los órdenes de las eudicotiledóneas basales fueron considerablemente más viejos que los obtenidos en este estudio (i.e., Ranunculales ~145 millones de años; Pentapetalae ~130 millones de años).

VII. 3. Evolución de la estructura floral en la transición hacia el clado Pentapetalae

Las eudicotiledóneas tempranamente divergentes abarcan una amplia diversidad estructural floral, que incluye características relacionadas con la disposición y el número de órganos florales (Drinnan et al., 1994; Soltis et al., 2003; Endress, 2010). Investigamos a partir de un enfoque de evidencia total, la evolución de los elementos más distintivos de la estructura floral a lo largo de la transición del grado de eudicotiledóneas tempranamente divergentes y el inicio de la diversificación del clado Pentapetalae, específicamente en el establecimiento del perianto diferenciado en cáliz y corola, y el patrón merístico pentámero, que caracteriza al clado Pentapetalae, junto con la filotaxia floral verticilada.

Filotaxia

Nuestras reconstrucciones de filotaxia floral a través de diferentes enfoques (ML y SM, Tabla 3), identificaron una filotaxia verticilada como estado ancestral para Eudictotyledoneae y Pentapetalae (VM = 1.0 y 0.99, respectivamente). Este resultado es similar al obtenido por Endress y Doyle (2009) en un estudio donde evalúan la evolución floral en un intento por reconstruir la flor ancestral a través de optimizaciones de parsimonia. Recientemente, Sauquet et al. (2017) investigaron la estructura de las flores en diferentes etapas a través de la evolución de las angiospermas, integrando métodos de reconstrucción de parsimonia, ML y Bayesianos, y utilizando información de caracteres florales de un gran conjunto de taxones vivos distribuidos a través de la filogenia de las angiospermas. En contraste con nuestros resultados, Sauquet et al. (2017) estimaron con ML que el ancestro común más reciente (MCRA, por sus siglas en inglés) del clado Eudicotyledoneae presentaba una filotaxia helicoidal (probabilidad de 0.99). Adicionalmente estos autores estimaron que el ancestro del clado Pentapetalae presentaba una filotaxia verticilada con altos valores de probabilidad (0.98), lo cuál es congruente con los resultados obtenidos en el presente estudio.

Diferenciación del perianto

Los resultados obtenidos por Endress y Doyle (2009) y Sauquet et al. (2017) indican la presencia de un perianto indiferenciado como el estado ancestral entre los órdenes de eudicotiledóneas tempranamente divergentes, junto con pérdidas independientes y repetidas de los órganos del perianto en los órdenes Ranunculales, Trochodendrales y Buxales. Aunque la distribución de los estados para este carácter fue muy heterogénea nuestro muestreo taxonómico y los diversos análisis de la evolución del perianto identificaron múltiples transiciones entre el perianto indiferenciado y diferenciado entre los linajes de ETD. En el presente estudio identificamos un perianto diferenciado como el estado ancestral más probable para el clado Eudicotyledoneae, aunque con baja probabilidad (0.67). Consideramos que estos estimados podrían verse influenciados por la presencia de perianto diferenciado en cáliz y corola en los fósiles: *Teixeiraea lusitanica y Kajanthus lusitanicus*, ubicados filogenéticamente en la base del clado de Eudicotyledoneae, sin embargo, excluyendo a los fósiles en los análisis de reconstrucción de estados ancestrales (ambos ML y SM) obtuvimos los mismos resultados. Consideramos que la reconstrucción de estados ancestrales para este carácter en el nodo de Eudicotyledoneae es poco concluyente y es necesario aumentar el muestreo taxonómico (al menos de taxa vivientes) para ayudar a clarificar la evolución de este carácter.

Patrón merístico

Diferentes enfoques implementados en este estudio confirman lo obtenido previamente por otros autores (i.e., Drinnan et al., 1994; Soltis et al., 2003; Endress y Doyle, 2009; Endress, 2010), los cuales indican que la evolución del patrón merístico entre los linajes de eudicotiledóneas basales, incluyendo la transición a Pentapetalae, fue altamente dinámica, aunque la canalización de esta organización ocurrió solamente dentro de Pentapetalae. Sin embargo, los resultados presentados aquí, basados en la inclusión directa de los fósiles en los estimados de tiempo de divergencia, y utilizando este marco de referencia para reconstruir los estados ancestrales, indican distintas alternativas posibles para la evolución de la pentamería, la cual no había sido considerada previamente. Específicamente, la posibilidad de que la pentamería apareciera tempranamente en la evolución de las eudicotiledóneas, ancestralmente caracterizando todos sus linajes, con la excepción de Ranunculales, como se muestra en la Figura 9. La reconstrucción de estados ancestrales llevaba a cabo por estudios previos, mediante el criterio de parsimonia sugiere que el patrón merístico hacia el nodo basal de Eudicotiledoneae se recuperó como equívoco (Soltis et al., 2003; Endress y Doyle, 2009). Los resultados de este estudio, sugieren una trayectoria evolutiva diferente para ese atributo, han hecho posible clarificar la evolución del patrón merístico en eudicotiledóneas, pues detectamos un patrón estructural trímero como ancestro del clado Eudicotyledoneae con altos valores de probabilidad (VM= 0.71; PP = 1.0), lo cual está en acuerdo con el reciente estudio de Sauquet et al. (2017).

Drinnan et al. (1994) indicaron que las eudicotiledóneas tempranamente divergentes, se caracterizan por un arreglo floral verticilado y una organización dímera o trímera, con un patrón común de transición entre estos dos estados, sin ningún estudio explícito de evolución de caracteres. Soltis et al. (2003) argumentaron que la posición filogenética del orden Gunnerales como grupo hermano del clado Pentapetalae tiene fuertes implicaciones en el entendimiento de la evolución de la morfología floral a este nivel filogenético, y que probablemente el perianto dímero de Gunnera podría ser precursor de la condición pentámera de Pentapetalae. Sin embargo, se ha considerado que la estructura floral de Gunnerales está ligada a modificaciones morfológicas influenciadas por la polinización por viento (Wanntorp y Ronse de Craene, 2005). Nuestras reconstrucciones de estados ancestrales desde una perspectiva de evidencia total, sugieren que presencia de un patrón merístico trímero en el ancestro del grupo corona de Eudicotyledoneae, precede la pentamería a través de los linajes de eudicotiledóneas tempranamente divergentes, mientras que la dimería podría haber evolucionado de manera independiente en los órdenes Buxales y Trochodendrales. Este aspecto también fue analizado por Ronse de Craene et al. (2015) con un estudio de desarrollo

floral en Sabiaceae en el cual concluyeron que la pentamería es estructuralmente derivada de la condición trímera. Por otra parte, se desconoce si el cambio estructural a la pentamería esta asociado a la polinización (o especificidad de polinizadores), aunque ha sido sugerido que la especialización por abejas dentro de Core Eudicots podría haber estimulado la codiversificación en ambos grupos (Capellari et al., 2013). Benitez-Villaseñor (2015) investigó la influencia de la pentamería sobre las tasas de especiación y extinción, usando como base un muestreo taxonómico muy amplio dentro de Pentapetalae, sin embargo, no identificó un incremento en la tasa de diversificación asociado a este carácter.

Nuestro análisis de ML y SM sobre la evolución del patrón merístico basados únicamente en taxa vivientes, indican vías similares de evolución de la pentamería entre sí (Figura 7). Con ambas reconstrucciones encontramos que es difícil determinar el origen de la condición pentámera en linajes al inicio de la diversificación de las eudicotiledóneas, debido a que en estos nodos nuestro resultado fue equívoco. Reconstrucciones con ML sugieren con mayores valores de probabilidad la evolución tardía de la pentamería, posiblemente en la rama hacia Gunneridae, con el método de mapeo estocástico no fue posible determinar su origen con certeza. Sin embargo, los análisis que incorporan información de taxa fósiles tienen un impacto significativo en la evolución de este carácter, ya se conoce que la pentamería no es un patrón común en las eudicotiledóneas tempranamente divergentes, pero ha sido descrito en especies vivientes de Ranunculaceae, Sabiaceae, así como en muchas especies extintas de Platanaceae, algunas de ellas incluidas en este estudio (i.e., Platananthus synandrus y Hamatia elkneckensis). En este estudio, demostramos que los fósiles de Platanaceae tienen fuertes implicaciones en la evolución de la pentamería y sugerimos que la pentamería fue principalmente originada en linajes de Proteales en el Cretácico temprano con fuerte soporte (probabilidad=0.98).

41

Tabla 3. Comparación de los análisis de reconstrucción de estados ancestrales (ASR) para filotaxia floral, patrón merístico y diferenciación del perianto. ML = ASR con máxima verosimilitud; SM = ASR con mapeo estocástico. NA= no aplica

	Eudicotyledoneae (los números indican valores de verosimilitud marginal en los resultados con ML o probabilidad posterior en los resultados de SM)	Pentapetalae (los números indican valores de verosimilitud marginal en los resultados con ML o probabilidad posterior en los resultados de SM)
Filotaxia floral		
Este estudio, sólo taxa vivientes, ML	Verticilado, 1.0	Verticilado, 1.0
Este estudio, sólo taxa vivientes, SM	Verticilado, 1.0	Verticilado, 1.0
Este estudio, taxa vivientes y fósiles, ML	Verticilado, 0.99	Verticilado, 1.0
Este estudio, taxa vivientes y fósiles, SM	Verticilado, 1.0	Verticilado 1.0
Endress y Doyle, 2009	Verticilado, NA	NA
Sauquet et al. 2017	Helicoidal, 0.99	Verticilado, 0.98
Patrón merístico		
Este estudio, sólo taxa vivientes, ML	Trímero, 0.65	Pentámero, 0.84
Este estudio, sólo taxa vivientes, SM	Trímero, 0.66	Pentámero, 0.51
Este estudio, taxa vivientes y fósiles, ML	Trímero, 1.0	Pentámero, 1.0
Este estudio, taxa vivientes y fósiles, SM	Trímero, 0.71	Pentámero, 1.0
Endress y Doyle, 2009	Equívoco, NA	NA
Sauquet et al. 2017	Trímero, 1.0	Pentámero, 0.99
Diferenciación del perianto		
Este estudio, sólo taxa vivientes, ML	Diferenciado, 0.66	Diferenciado, 0.99
Este estudio, sólo taxa vivientes, SM	Diferenciado, 0.67	Diferenciado, 0.86
Este estudio, taxa vivientes y fósiles, ML	Diferenciado, 0.66	Diferenciado, 0.95
Este estudio, taxa vivientes y fósiles, SM	Diferenciado, 0.67	Diferenciado, 0.94
Endress y Doyle, 2009	NA	NA
Sauquet et al. 2017	Indiferenciado, 0.98	Diferenciado, 0.96



Evolucion de la pentamena

Figura 10. Escenario de evolución de la pentamería en la transición entre las eudicotiledóneas tempranamente divergentes y el clado Pentapetalae, con base en nuestras reconstrucciones de estados ancestrales obtenidos combinando taxa vivientes y fósiles (*total-evidence*) y usando sólo taxa vivientes.

Es importante mencionar que la estimación de estados ancestrales depende directamente de cómo son codificados los estados de carácter en las puntas. El patrón merístico de Proteaceae ha sido codificado como polimórfico (dímero y tetrámero), debido a la falta de consenso acerca de cómo es interpretada la estructura floral en esta familia. Algunos autores han propuesto que las flores en Proteaceae son tetrámeras (Rao et al., 1997; Drinnan et al., 1994), pero el estudio ontogenético de Douglas y Tucker (1996) sugiere que el perianto y androceo están conformados por dos verticilos dímeros opuestos/decusados. Independientemente, si el patrón merístico en Proteaceae es considerado como dímero o tetrámero, no cambia nuestra interpretación sobre el origen de la pentamería en este orden.

Ronse de Craene (2015) discutió desde una perspectiva física-mecánica y genética las causas de cómo se producen los cambios estructurales en las flores. El sugirió que la pérdida, reducción, y arreglo de los órganos del perianto inducen la pérdida de estabilidad del patrón merístico y propuso que la transición de pentamería a tetramería en Pentapetalae aparece principalmente en flores con verticilos isómeros (es decir, los cambios ocurren en todos los verticilos de la flor simultáneamente), pero además expuso diversos ejemplos de cambios hacia un patrón merístico incrementado. Nosotros también encontramos este patrón de cambios en el patrón merístico en nuestros análisis de reconstrucción, pues identificamos cambios transicionales en el patrón merístico de pentamería hacia un patrón estructural no fijo, principalmente en Saxifragales.

Es ampliamente conocido que los fósiles son importantes elementos para reconstruir relaciones filogenéticas, clarificando relaciones entre taxa vivientes (Donoghue et al., 1989). Adicionalmente, los métodos más recientes para llevar a cabo fechamientos moleculares, se han desarrollado con el esfuerzo de incorporar más información del registro fósil, no sólo como calibraciones, sino derivados del proceso de diversificación evolutiva, para mejorar las estimaciones de tiempos de divergencia (Heath et al. 2014; Zhang et al., 2016). En este estudio, nosotros utilizamos un marco de referencia de evidencia total con un modelo que incluye directamente a los fósiles para investigar el contexto temporal en el cual los caracteres han cambiado y se han originado. Finalmente demostramos que incluir información derivada del registro fósil tiene el potencial de documentar el origen filogenético y las trayectorias evolutivas de los atributos morfológicos.

44

Uno de los aspectos que considero importantes para mejorar este estudio mas detallado con un muestreo taxonómico más amplio, principalmente en los ordenes Ranunculales y Proteales, pues en estos grupos hay mucha heterogeneidad en relación a los caracteres florales que fueron analizados en este estudio. Adicionalmente, nuestros resultados que incluyen únicamente taxa vivientes y los que combinan datos de vivientes y fosiles, ambos sugieren que el MCRA del clado Eudicotyledoneae presentaba un perianto diferenciado pero con bajos-moderados valores de probabilidad, debido a esto consideramos que aumentar el muestreo taxonómico nos ayudará a resolver la evolución de la diferenciación del perianto en este clado. Por otra parte, sería muy interesante explorar la evolución de los atributos morfológicos investigados en este trabajo, pero desde una perspectiva de evolución del desarrollo floral, incluyendo los mecanismos que actúan a nivel genético.

VIII. CONCLUSIONES

- Las relaciones filogenéticas entre taxa vivientes son similares a las obtenidas por estudios independientes previos.
- La posición filogenética de la mayoría de los taxa fósiles son congruentes con asignaciones taxonómicas previamente reportadas con la excepción de los fósiles *Tylerianthus* y *Divisestylus*, ambos ubicados dentro del orden Cornales.
- 3) Los árboles fechados con los métodos de *total-evidence-fossilized birth death* y *node dating* estimaron edades similares para linajes profundos en la filogenia. Al incluir el parámetro de muestreo diversificado, se obtuvieron edades un poco más jóvenes. Independientemente del método empleado, los estimados obtenidos indican que los grupos corona de Eudicotyledoneae y Pentapetalae se originaron durante el Cretácico temprano.
- 4) Obtuvimos resultados similares al implementar métodos de ML e IB para reconstruir caracteres morfológicos. La evolución de la diferenciación del perianto y filotaxia floral son similares al excluir de los análisis el registro fósil, obteniendo que el MCRA de los clados Eudicotyledoneae y Pentapetalae presentaban un perianto diferenciado en cáliz y corola, con filotaxia verticilada. Sin embargo, para el carácter de patrón merístico los resultados difieren al incluir fósiles, proponiendo la pentamería posiblemente surgió en los linajes del orden Proteales, es decir, antes del origen del clado Pentapetalae.

IX. LITERATURA CITADA

Anderson, C., Bremer, K., Friis, E.M. 2005. Dating phylogenetically basal eudicots using rbcL sequences and multiple fossil reference points. *American Journal of Botany* 92: 1737-1748.

APG IV. 2016. An update of the angiosperm phylogeny group classification of the orders and families of flowering plants. *The Linnean Society of London* 181: 1-20.

Arcila, D., Pyron, A., Tayler, J. C., Ortí, G., Betancur-R, R. 2015. An evaluation of fossil tip-dating versus node-age calibrations in tetraodontiform fishes

(Teleostei:Percomorphaceae). Molecular Phylogenetics and Evolution 82: 131-145.

Beaulieu, J., Oliver, J.C., O'Meara, B. 2017. *Package "corHMM"*. URL <u>https://CRAN.R-project.org/package=corHMM</u>.

Benitez-Villaseñor. 2015. La estructura floral en la diversificación de las eudicotiledóneas pentámeras (Pentapetalae, Eudicotyledoneae). Tesis para obtener el grado de Maestría en ciencias biológicas. Posgrado en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México.

Bouckaert, T., Heled, J., Kühnert, D., Vaughan, T., Wu, C., Xie, D., Suchard, M. A., Rambaut, A., Drummond, A. J. 2014. BEAST 2: A software platform for bayesian evolutionary analysis. *PLoS Computational Biology* 10 (4): e1003537.

Cantino, P.D., J.A. Doyle, S.W. Graham, W.S. Judd, R.G. Olmstead, D.E. Soltis, P.S. Soltis, Donoghue, M.J. 2007. Towards a phylogenetic nomenclature of Tracheophyta. *Taxon* 56: 822-846.

Cappellari, S., Schaefer, H., Davis, C. 2013. Pollen and pollinators-which came first?. *Current Biology* 23: 316-318.

Crane, P. R. 1984. A re-evaluation of Cercidiphyllum – like plant fossils from the british early Tertiary. *Botanical Journal of the Linnean Society* 89: 199-230.

Crane, P.R., Stockey, R.A. 1985. Grown and reproductive biology of *Joffrea speirsii* gen. et sp. nov., a Cercidiphyllum – like plant from the Late Paleocene of Alberta, Canada. *Canadian Jornal of Botany* 63: 340-363.

Crane P.R., Manchester, S.R., Dilcher, D.L. 1991. Reproductive and vegetative structure of Nordenskioldia (Trochodendraceae), a vesselless dicotyledon from the Early Terciary of the northern hemisphere. *American Journal of Botany* 78: 1311-1334

Donoghue, M. J., Doyle, J. A., Gauthier, J., Kluge, A. G., Rowe, T. 1989. The importance of the fossils in phylogeny reconstruction. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 20: 431-460.

Douglas, A., Tucker, S. C. 1996. Comparative floral ontogenies among Persoonioideae including *Bellendena* (Proteaceae). *American Journal of Botany* 83: 1528– 1555. Drinnan, A.N., Crane, P.R., Pedersen, K.R., Friis, E.M. 1991. Angiosperm flowers and tricolpate pollen of buxaceous affinity from the Potomac Group (mid-Cretaceous) of eastern North America. *American Journal of Botany* 78: 153–176.

Drinnan, A, N. Crane, P. R., Hoot, B. 1994. Patterns of floral evolution in the early diversification of non - magnoliid dicotyledons (eudicots). *Plant systematics and Evolution* 8: 93-122.

Drummond A.J., Ho S.Y., Phillips M.J., Rambaut A. 2006. Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS Biol*.4:e88.

Drummond, A.J., Suchard, M.A., Xie, D., Rambaut, A. 2012 Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution* 29: 1969–1973.

Endress, P. K., 2010. Flower structure and trends of evolution in eudicots and their major subclades. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 97: 541 – 583.

Endress, P. K., Friis, E. M. 1990. *Archamamelis*, hamamelidalean flowers from the upper Cretaceous of Sweden. *Plant Systematics and Evolution* 175: 101-114

Endress, P. K., Doyle, J. A. 2009. Reconstructing the ancestral angiosperm flower and its initial specializations. *American Journal of Botany* 96: 22–66.

Foster, S. P., Sauquet, H., van der Merwe, M., McPherson, Rossetto, M. Simon Y. W. Ho. 2017. Evaluating the impact of genomic data and priors on Bayesian estimates of the angiosperm evolutionary timescale. *Systematic Biology* 66: 338–351.

Friis, E.M., Pedersen, K., Crane, P.R. 2010. Diversity in obscurity: fossil flowers and the early history of angiosperms. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 369-382.

Friis, E.M., Crane, P., Pedersen, K.R. 2011. Early flowers and angiosperm evolution. Cambridge: Cambridge University Press.

Gandolfo, M. A., Nixon, K. C., Crepet, W. 1998. *Tylerianthus crossmanensis* gen. et sp. nov. (aff. Hydrangeaceae) from the upper Cretaceous of New Jersey. *American Journal of Botany* 85: 376 – 386.

Gavryushkina A., Welch D., Stadler T., Drummond, A.J. 2014. Bayesian inference of sampled ancestor trees for epidemiology and fossil calibration. *PLoS Computational Biology* 10: e1003919.

Gavryushkina, A., Heath, T. A., Ksepka, D. T., Stadler, T., Welch, D., Drummond, A. J. 2017. Bayesian total-evidence dating reveals the recent crown radiation of penguins. *Systematic Biology* 66: 57-73.

Grimm, G., Kapli, P., Bomfleur, B., McLoughlin, S., Renner, S. 2015. Using more than the oldest fossils: dating Osmundaceae with three bayesian clock approaches. *Systematic Biology* 64: 396-405.

Heath T.A., Huelsenbeck J.P., Stadler T. 2014. The fossilized birth-death process for coherent calibration of divergence-time estimates. *Proc. Nat. Acad. Sci.* USA. 111:E2957–E2966.

Heath, T.A. 2015. *Divergence Time Estimation using BEAST v2.2.0*. URL <u>http://treethinkers.org/tutorials/divergence-time-estimation-using-beast/</u>.

Hermsen, E. J., Gandolfo, M. A., Nixon, K. C., Crepet, W. L. 2003. *Diviestylus* gen. nov. (aff. Iteaceae), a fossil saxifrage from the late cretaceous of New Jersey, USA. *American Journal of Botany* 90: 1373-1388.

Hoot, S.B., Magallón, S., Crane, P.R. 1999. Phylogeny of basal eudicts based on three molecular data sets: *atpB* and *rbcL* sequences, and *18S* ribosomal DNA sequences. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86: 1-32.

Huelsenbeck, J., Nielsen, R., Bollback, J. 2003. Stochastic mapping of morphological characters. *Systematic Biology* 52: 131-158.

Katoh, K., Standley, D.M. 2013. MAFFT Multiple sequence alignment software version 7: improvements in oerformance and usability. *Molecular Biology and Evolution* 30 (4): 772-780.

Kim, S., Soltis, D.E., Soltis, P. S., Zanis, M. J., Suh, Y. 2004. Phylogenetic relationships among early-diverging eudicots based on four genes: Were the eudicots ancestrally woody?. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 16–30.

Larson-Johnson, K. 2016. Phylogenetic investigation of the complex evolutionary history of dispersal mode and diversification rates across living and fossil Fagales. *New Phytologist* 209: 418–435.

Lewis, P. 2001. A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. *Systematic Biology* 50: 913-925.

Maddison, W. P., Maddison, D. 2017. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.2. URL <u>http://mesquiteproject.org.</u>

Magallón, S. 1999. A neontological and paleontological approach to the evolution of floral form among basal eudicots (angiosperms). A dissertation submitted to the Faculty of the Division of the Physical Sciences in Candidacy for the Degree of Doctor in Philosophy. Department of Geophysical Sciences. The University of Chicago. Chicago, Illinois, USA. Magallón, S. 2007. From fossils to molecules: phylogeny and the core Eudicot floral groundplan in Hamamelidoideae (Hamamelidaceae, Saxifragales). *Systematic Botany* 32: 317-347.

Magallón – Puebla, S., Herendeen, P.S., Endress, P.K. 1996. *Allonia decandra*: floral remains of the tribu Hamamelideae (Hamamelidaceae) from Campanian strata of southeastern USA. *Plant systematics and Evolution* 202: 177-198.

Magallón, S., Herendeen, P.S., Crane, P.R. 2001. *Androdecidua endressii* gen. et sp. nov., from the late Cretaceous of Georgia (United States): further floral diversity in Hamamelidoideae (Hamamelidaceae) *Int. J. Plant Sci.* 162: 963 – 983.

Magallón, S y Vargas, P. 2014. Eudicotyledons: The greatest flower diversity in Angiosperms. 157-166

Manchester, S. 1986. Vegetative and reproductive morphology of an extinct plane tree (Platanaceae) from the Eocene of Western North America. *Botanical Gazzete* 147: 200-226.

Manos, P., Soltis, P.S., Soltis, D.E., Manchester, S.R., Oh S., Bell C., Dilcher D., Stone, D.E. 2007. Phylogeny of extant and fossil Juglandaceae inferred from the integration of molecular and morphological data sets. *Systematic Biology* 56: 412–430.

Mendes, M., Grimm, G.W., Pals, J., Friis, E.M. 2014. Fossil *Kajanthus lusitanicus* gen. et sp. nov. from Portugal: floral evidence for Early Cretaceous Lardizabalaceae (Ranunculales, basal eudicot). *Grana*: 53: 283-301.

Meseguer, A.S., Lobo, J.M., Ree, R., Beerling, D.J., Sanmartín, I. 2015. Integrating fossils, phylogenies, and niche models into biogeography to reveal ancient evolutionary history: The case of *Hypericum* (Hypericaceae). *Systematic Biology* 64: 215–232.

Miller M, Pfeiffer W, Schwartz, T. 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. New Orleans, LA, USA: Gateway.

Pedersen, K.R., Friis, E.M., Crane, C.P., Drinnan, A.N. 1994. Reproductive structures of an extincs platanoid from the Early Cretaceous (lastest Albian) of Eastern North America. *Review of Paleobotany and Palynology* 80: 291-303.

Posada, D. 2008. jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. *Molecular Biology and Evolution*. 25: 1253–1256.

Pyron, R.A., 2011. Divergence time estimation using fossils as terminal taxa and the origins of Lissamphibia. *Systematic Biology*. 60: 466–481.

R Core Team. 2017. *R: A language and environment for statistical computing. R.* Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.URL <u>https://www.R-project.org/.</u> Rambaut A, Suchard MA, Xie D., Drummond A.J. 2014. *Tracer version 1.6*. URL http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer.

Rao, C.V. 1967. Morphology of the nectary in Proteaceae. *New Phytologist* 66: 99-107.

Revell, L. 2017. *Package "phytools"*. URL <u>https://CRAN.R-project.org/package=phytools</u>.

Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P., Ayres DL, Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M.A., Huelsenbeck, J.P. 2012a. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology* 61: 539–542.

Ronquist, F., Klopfstein, S., Vilhelmsen, L., Schulmeister, S., Murray, D.L., Rasnitsyn, A.P. 2012b. A total-evidence approach to dating with fossils, applied to the early radiation of the Hymenoptera. *Systematic Biology* 61: 973–999.

Ronse de Craene, L. P. 2010. Floral diagrams. An aid to understand floral morphology and evolution. Cambridge, Cambridge University Press.

Ronse de Craene, L., Quandt, D., Wanntorp, L. 2015. Floral development of *Sabia* (Sabiaceae): Evidence for the derivation of pentamery from trimerous ancestry. *American Journal of Botany* 102: 336-349.

Ronse de Craene L.P. 2015. Meristic changes in flowering plants. How flowers play with numbers. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 221:22–37.

Sanderson, M.J. 1997. A nonparameteric approach to estimating divergence times in the absence of rate constancy. *Molecular Biology and Evolution* 14: 1218–1231.

Sanderson, M.J. 2002. Estimating absolute rates of molecular evolution and divergence times: a penalized likelihood approach. *Molecular Biology and Evolution* 19: 101–109.

Sauquet, H. 2013. *PROTEUS: a database for recording morphological data and creating NEXUS matrices*. http://eflower.myspecies.info/proteus

Sauquet, H. *et al.* 2017. The ancestral flower of angiosperms and its early diversification. *Nature Communications* 8:1-10.

Shaw, J., Shafer, H., Leonard, R., Kovach, M. J., Schorr, M., Morris, A.B. 2014. Chloroplast DNA sequence utility for the lowest phylogenetic and phylogeographic inferences in angiosperms: The tortoise and the hare IV. *American Journal of Botany*. 101:1987-2004. Stadler., T. 2010. Sampling-through-time in birth-death trees. *Journal of Theoretical Biology* 267: 396–404.

Stamatakis, A. 2014. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics*, *30*: 1312–1313.

Soltis, D. E., Senters, A. E., Zanis, M. J., Kim, S., Thompson, J. D., Soltis, P. S., Ronse de Draene, L. P., Endress, P. K., Farris, J. S. 2003. Gunnerales are sister to other core eudictos: implications for the evolution of pentamery. *American Journal of Botany* 90: 461-470.

Sun, Y., Moore, M.J., Zhang, S., Soltis, P.S., Soltis, D.E., Zhao, T., Meng, A., Li, X., Wang, H. 2016. Phylogenomic and structural analyses of 18 complete plastomes across nearly all families of early-diverging eudicots, including an angiosperm-wide analysis of IR gene content evolution. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 96: 93–101.

Takhtajan, A. 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophya). *Botanical Review*. 46: 225–359.

Von Balthazar, M., Pedersen, K.R., Friis, E.M. 2005. *Teixeiraea lusitanica*, a new fossil flower from the Early Cretaceous of Portugal with affinities to Ranunculales. *Plant Systematics and Evolution* 255:55-75.

Wang, W., Lu, A.M., Ren, Y., Endress, M.E., Chen, Z.D. 2009. Phylogeny and classification of Ranunculales: evidence from four molecular loci and morphological data. *Perspect. Plant Ecol.* 11, 81–110.

Wanntrop, L., Ronse de Craene, L.P. 2005. The *Gunnera* flower: Key to eudicot diversification or response to pollination mode?. *International Journal of Plant Sciences* 166: 945–953.

Worberg, A., Quandtb, D., Barniskeb, A., Löhnea, C., Hiluc, K.W., Borscha, T. 2007. Phylogeny of basal eudicots: Insights from non-coding and rapidly evolving DNA. *Org. Divers. Evol* 7: 55–77.

Yang Z., Rannala, B. 2006. Bayesian estimation of species divergence times under a molecular clock using multiple fossil calibrations with soft bounds. *Mol. Biol. Evol.* 23: 212–226.

Zhang, C., Stadler, T., Klopfstein, S., Heath, T.A., Ronquist, F. 2016. Totalevidence dating under the fossilized birth–death process. *Systematic Biology* 65:228–249.

X. MATERIAL SUPLEMENTARIO

ÍNDICE DE TABLAS EN EL MATERIAL SUPLEMENTARIO

TABLA 1S. Lista de fósiles incluidos en los diversos análisis de evidencia total -----74

TABLA 2S. Lista de especies vivientes con códigos de acceso a GenBank, utilizados en esteestudio.-----75

 TABLA 3S. Especies fósiles utilizadas en el análisis de fechamiento convencional node

 dating.

TABLA 4S. Valores de probabilidad obtenidos con el muestreo que incluye representantes fósiles de la reconstrucción de estados ancestrales para el carácter patrón merístico con el método de mapeo estocástico. -----78

TABLA 5S. Valores de probabilidad obtenidos con el muestreo que incluye sólo representantes vivientes de la reconstrucción de estados ancestrales para el carácter patrón merístico con el método de mapeo estocástico.----79

TABLA 6S Valores de probabilidad obtenidos con el muestreo que incluye representantes fósiles de la reconstrucción de estados ancestrales para el carácter diferenciación del perianto con el método de mapeo estocástico. -----79

TABLA 7S. Valores de probabilidad obtenidos con el muestreo que incluye sólo representantes vivientes de la reconstrucción de estados ancestrales para el carácter diferenciación del perianto con el método de mapeo estocástico.-----79

TABLA 8S. Valores de probabilidad obtenidos con el muestreo que incluye representantes fósiles de la reconstrucción de estados ancestrales para el carácter filotaxia floral con el método de mapeo estocástico. -----80

TABLA 9S. Valores de probabilidad obtenidos con el muestreo que incluye sólo representantes vivientes de la reconstrucción de estados ancestrales para el carácter filotaxia floral con el método de mapeo estocástico. ------80

TABLA 10S. Valores de probabilidad obtenidos con el muestreo que incluye representantes fósiles de la reconstrucción de estados ancestrales para el carácter patrón merístico con el método de máxima verosimilitud. ------80

TABLA 11S.Valores de probabilidad obtenidos con el muestreo que incluye sólo representantes vivientes de la reconstrucción de estados ancestrales para el carácter patrón merístico con el método de máxima verosimilitud. ------81

TABLA 12S. Valores de probabilidad obtenidos con el muestreo que incluye representantes fósiles de la reconstrucción de estados ancestrales para el carácter diferenciación del perianto con el método de máxima verosimilitud. ------81

TABLA 13S. Valores de probabilidad obtenidos con el muestreo que incluye sólo representantes vivientes de la reconstrucción de estados ancestrales para el carácter diferenciación del perianto con el método de máxima verosimilitud. ------81

TABLA 14S. Valores de probabilidad obtenidos con el muestreo que incluye representantes fósiles de la reconstrucción de estados ancestrales para el carácter filotaxia floral con el método de máxima verosimilitud. -----82

TABLA 15S. Valores de probabilidad obtenidos con el muestreo que incluye sólo representantes vivientes de la reconstrucción de estados ancestrales para el carácter filotaxia floral con el método de máxima verosimilitud. -----82

ÍNDICE DE FIGURAS EN EL MATERIAL SUPLEMENTARIO

FIGURA 1S. Árbol de máxima credibilidad obtenido con MrBayes, resultante del análisis que integra información de taxa vivientes y fósiles73
FIGURA 2S. Reconstrucción de estados ancestrales para el carácter patrón merístico, con el método de máxima verosimilitud usando taxa vivientes83
FIGURA 3S. Reconstrucción de estados ancestrales para el carácter diferenciación del perianto con el método de máxima verosimilitud usando taxa vivientes84
FIGURA 4S. Reconstrucción de estados ancestrales para el carácter diferenciación del perianto con el método de máxima verosimilitud usando taxa vivientes y fósiles 85
FIGURA 5S. Reconstrucción de estados ancestrales para el carácter diferenciación del perianto con el método de mapeo estocástico usando taxa vivientes86
FIGURA 6S. Reconstrucción de estados ancestrales para el carácter filotaxia floral con el método de máxima verosimilitud usando taxa vivientes y fósiles87
FIGURA 7S. Reconstrucción de estados ancestrales para el carácter filotaxia floral con el método de máxima verosimilitud usando taxa vivientes88
FIGURA 8S. Reconstrucción de estados ancestrales para el carácter filotaxia floral con el método de mapeo estocástico usando taxa vivientes89
LISTA DE CARACTERES MORFOLÓGICOS56
MATRIZ DE CARACTERES MORFOLÓGICOS65

LISTA DE ABREVIATURAS	00
LISTA DE ADREVIATORAS	70

Lista de caracteres morfológicos codificados para taxa vivientes y fósiles (Modificado de Magallón, 1999; Magallón, 2007).

1. Aggregation of flowers: (0) solitary, (1) racemose, (2) cimose, (3) mixed inflorescence. This character considers the pattern of aggregation of flowers into a simple inflorescence, or into the most basic units of floral aggregation in compound inflorescences.

2. Sex distribution in flower aggregations: (0) bisexual, (1) unisexual. This character considers the presence of flowers of only one sex versus the presence of both staminate and pistillate flowers. This character can be applied only to taxa with unisexual flowers that are aggregated in an inflorescence

3. Flower attachment: (0) sessile, (1) pedicellate, (2) gradual transition. This character considers the attachment of flowers to the axis that bears them. Flowers may be sessile, or there may be a pedicel between the base of the flower and the axis. In some of the taxa studied, delimitation between the flower and the axis is weak: perianth parts are morphologically similar to in an florescence bracts and often follow their phyllotactic arrangement. Although flowers may be delimited on the basis of the slightly longer internode between the distalmost bracts and the basalmost perianth parts, a clear delimitation between the inflorescence and the floral axis is absent.

4. Sex distribution in flowers: (0) bisexual, (1) unisexual, (2) andromonoecious. In bisexual flowers, both stamens and carpels are functional. In unisexual flowers only the stamens (staminate flowers) or the carpels (pistillate flowers) are functional. The organs of the opposite sex may be absent or present, but non-functional. In andromonoecious taxa, bisexual and staminate flowers are formed in the same plant.

5. Floral phyllotaxy: (0) whorled, (1) helical (2) irregular. Among the taxa examined, arrangement of organs on the floral axis is whorled, with two or more organs attached at the same node, or in a few cases, floral organs are produced in a phyllotactic spiral. The phyllotaxy is considered irregular when the perianth, androecium and gynoecium apparently have different phyllotactic arrangements, al least some of which do not conform to a repetitive pattern. This character can be applied to all taxa.

6. Placement of floral organs with respect to ovary: (0) hypogynous, (1) epigynous. This character summarizes the different placements of the bases of stamens and/or perianth parts with respect to the base of the ovary. Hypogynous: The bases of floral organs are inserted below the base of the carpels. Epigynous condition is coded when the bases of floral organs are inserted at some level above the base of the carpel(s).

7. Free hypanthium: (0) absent, (1) present. This character considers the presence of a hypanthium that is partially or completely free from the ovary. A hypanthium is a cup-like prolongation of the floral receptacle that surrounds the ovary, and it may be free or fused to it. Floral organs are inserted on the tim of the hypanthium, and are elevated with respect to the base of the carpels. The hypantium may be fused to the ovary for its full length, or fused only proximally to the ovary, or it may be free from the ovary. It can only be applied to taxa in which hypanthium is present.

8. Merosity: (0) 2-merous, (1) 3-merous, (2) 4-merous, (3) 5 merous, (4) not fixed. Merosity is here considered as the number of floral organs in each whorl of the perianth and/or the androecium. Carpel number is considered separately. Merosity is only considered in flowers with a whorled phyllotaxy.

9. Floral symmetry: (0)asymmetric, helical phyllotaxy, (1) asymmetric, merosity not fixed, (2) symmetric. This character considers whether flowers are symmetric or asymmetric. Flowers are considered to be symmetric if there is at least one plane of symmetry with respect to the perianth and androecium. If there is no plane of symmetry, the flower is asymmetric.

10. Number of planes of symmetry: (0) one, (1) equal to merosity. This character considers the number of planes of symmetry in symmetric flowers. Symmetric flowers may have a single plane of symmetry, or the number of planes of symmetry may be equal to the number of organs in perianth and androecial whorls.

11. Number of floral sectors: (0) equal to merosity, (1) double to merosity, (2) equal to carpel number, (3) four times the merosity. A floral sector is each of the radial segments in a flower with whorled phyllotaxy that is occupied by floral organ. When organs of different whorls are opposite to each other, the number of floral sectors is equal to merosity. When there is alternation in the radial placement of organs of different whorls, the number of floral sectors is double the merosity.

12. Perianth: (0) absent, (1)present. This characters considers the presence of a whorl or set of whorls of perianth. The perianth consists of several sterile, more or less laminar organs, placed outside the androecium and/or gynoecium.

13. Type of perianth: (0) one type of organ, (1) two types of organs in two whorls. The perianth consists of several sterile, more or less laminar organs, placed outside the androecium and/or gynoecium. Among the examined taxa with a perianth, some have a perianth formed by morphologically similar organs (i.e., tepals), which may vary moderately in shape, size and color, but differences among them fall within a morphological continuum. Tepals may occupy one or more floral whorls. The perianth of other taxa is formed by two morphologically different types of organs, and each of these morphologically distinct organs occupy a single floral whorl. Only in these cases is the the outer perianth whorl referred to as a calyx (with sepals), and the inner perianth whorl referred to as the corolla (with petals). The presence and type of perianth is applicable to all taxa.

14. Petals circinate in bud and ribbon-like at maturity: (0) absent, (1) present. This character considers the presence of long, linear, ribbon-like petals. This character is applicable only to taxa in which petals are present.

15. Petals clawed: (0) absent, (1) present. This character considers the presence of petals that have a distinctly narrow, parallel-margined and relatively short proximal portion (claw), delimited from the significantly wider distal portion of the petal's lamina. This character is applicable only to flowers with a perianth with both calyx and corolla.

16. Petals fleshy: (0) absent, (1) present. A few genera have distinctly thick and fleshy petals, with have been suggested to function perhaps as attractants to pollinating insects that bite the petals. This character is applicable only to taxa in which petals are present.

17. Number of androecial whorls: (0) one, (1) two. Among the taxa examined, the androecium may occupy a one, or two floral whorls. In some taxa, the number of stamens is variable, and greater than perianth merosity. This character can be applied to flowers with whorled floral phyllotaxy.

18. Inner androecial whorl staminodial: (0) absent, (1) present. Among the examined taxa with whorled flowers, the flowers may have one or two androecial whorls. The presence of staminodes in bisexual or staminate flowers is correlated with the number of androecial whorls: flowers with a single androecial whorl always lack staminodes, but in flowers with two androecial whorls, one may be staminodial. In this character, flowers with two androecial whorls bears stamens from those where one of the androecial whorls bears stamens and the other one bears staminodia. the latter cases, it is always the inner androecial whorl that is staminodial. Given the delimitation of this character, it can only be applied to flowers with whorled phyllotaxy and with two androecial whorls. In the case of unisexual flowers, the character is described for the staminate flowers only.

19. Association of androecial organs: (0) absent, (1) hairs, (2) papillae, (3) imbrication. This character summarizes the association and mode of association among stamens by mechanisms that do not involve structural fusion. As a result of these close association among stamens, and sometimes also among stamens and staminodes, the androecial organs are sometimes shed from flower as a unit. This character is applicable to all taxa.

20. Adnation of androecial organs and perianth parts: (0) absent, (1) present. This character considers if androecial organs are fused to perianth parts. Because regular fusion on radial planes requires a whorled organization, this character is only applied to taxa with whorled flowers.

21. Stamen type: (0) Anther undifferentiated, (1) filament present. This character considers the presence of a distinct morphological delimitation in the stamens between a proximal sterile part (filament) and a distal fertile part (anther).

22. Relative length of filament: (0) extremely short, (1) moderate, (2) long. This character considers the length of the filament with respect to the anther at the time of anther dehiscence and attempts to distinguish taxa in which the filament is extremely short from those in which the filament is moderate to long. The filament may be extremely short, and the anthers nearly sessile. We consider a moderate state when the proximal sterile part of the stamen ranges from 0.5 to less than two times the length of the anther. We coded a long state when the proximal part of the stamen is more than twice as long as the anther. This character is applicable to all taxa.

23. Shape of filament: (0) cylindrical or conical, (1) tangentially flattened, (2) clavate, (3) obclavate, (4) parallel sided and massive. This character considers the shape of the filament along most of its length. Filaments of most of the taxa examined are circular in transverse section and have more or less constant diameters along their length (cylindrical), taper slightly distally (conical), or are distinctly flattened in tangential plane.

24. Anther attachment: (0) basifixed, (1) dorsifixed, (2) ventrifixed. The attachment between the filament and the anther is at the base of the anther (anther basifixed), or the filament is attached to the abaxial (anther dorsifixed) or adaxial (anther ventrifixed) side of the anther.

25. Extension of thecae below insertion of filament: (0) absent, (1) present. This character considers whether the thecal lobes end proximally at the level where the anther and the filament join, of if they overhang the level of insertion of the filament to the anther. This character can be applied only to stamens with basifixed anthers.

26. Anther shape in transverse section: (0) rectangular, (1) trapezoidal, (2) arcuate - abaxially convex, (3) triangular, (4) laminar connective. This character considers the general outline of anthers in transverse section. Rectangular anthers have lateral thecae, their abaxial and adaxial sides are equal or nearly equal in width, and a morphological differentiation between the abaxial and adaxial sides of the anther is lacking. In some cases, the connective may be slightly wider between the abaxial pollen sacs than between the adaxial pollen sacs, resulting in a slightly oblique placement of the thecae. The connective may also be somewhat invaginated between the abaxial and/ or adaxial pollen sacs, but it always occurs as a morphological surface on the abaxial and adaxial sides of the anther. Trapezoidal anthers have obliquely placed thecae and are distinctly dorsiventral, with the adaxial surface of the anther significantly narrower than the abaxial surface. Arcuate anthers have a tangentially flattened connective that bears the thecae at its sides. The connective is curved, with its convex side on the abaxial side of the anther and the thecae are closer to the center of the flower than the connective. Triangular anthers are distinctly dorsiventral. The connective is triangular in transverse section, with one of its sides oriented adaxially, and the edge between the two other sides placed on the abaxial side of the anther. The thecae are on the adaxial side of the anther, either parallel to the adaxial surface of the connective, or slightly oblique. The last anther type has its thecae placed on the abaxial side of a tangentially narrow, nearly laminar connective.

27. Size of connective: (0) moderate, (1) extremely large, (2) extremely small. This character considers the tangential width and radial breadth of the connective in rectangular anthers. Although the relative dimensions of the connective are variable in non-rectangular anthers, its size is determined to a significant extent by the shape of the anther. To ensure that the character states reflect variations of similar parameters among structurally similar anthers, this character is restricted to anthers that are rectangular in transverse section.

28. Protuberance of thecae: (0) fully protuberant, (1) partially protuberant. This character considers the degree of thecal protuberance depends to a large extent on the shape of the anther. This character is restringed to the condition occurring in triangular anthers.

29. Number of pollen sacs per anther: (0) four, (1) two - adaxial on rectangular anther, (2) two - abaxial on rectangular anther, (3) two, adaxial on dorsiventral anther. The bithecal and tetrasporangiate organization of anthers is one of the most stable features in the structure of angiosperm reproductive organs. This character is applicable to all taxa.

30. Endothecium-like connective hypodermis: (0) absent, (1) present. The hypodermal cells of the connective sometimes have wall thickenings similar to those of the endothecium. When all the hypodermal cells at the abaxial and/or adaxial sides of the anther have endothecial like thickenings, a continuous band of thickened cells between the thecae is formed. The presence of an endothcium-like connective hypodermis is, to some extent, related to the shape and mode of anther dehiscence, because it contributes to dehiscence of thecae that are embedded in the connective. The absence of an endothecium-like connective hypodermis in anthers with structurally protuberant thecae is not equivalent to the absence of the same feature in anthers with embedded thecae. Among the taxa examined, only those with rectangular, trapezoidal, or triangular anthers may have embedded thecae. Therefore, consideration of the presence of an endothecium-like connective hypodermis is limited only to taxa with these type of anthers.

31. Thecal dehisence: (0) slit, (1) valves. This character considers the shape of the dehiscence line (stomium) and the resulting mode of opening of the thecal lobes. Thecal dehiscence occurs by a breakdown of a histologically differentiated tissue on the external surface of the thecae and usually also the breakdown of the septum between the pollen sacs of each theca. The most common type of stomium is vertical and linear and when it breaks down, it usually produces a slit-like opening between the thecae. However, in some taxa, the walls of the thecae turn inside out, exposing their inner surface.

32. Placement of vertical segment of the stomium in valved anthers: (0) between pollen sacs, (1) along the abaxial edge of abaxial pollen sac. The stomium of thecae that dehisce through valves most frequently consists of a long vertical segment placed between the two pollen sacs of each theca, and horizontal prolongations at its distal and/or proximal ends, one directed towards the adaxial side, the other towards the abaxial side. During dehiscence, each valve exposes a single pollen sac. Some of the taxa examined display a distinctive stomial configuration in which the vertical segment is placed close to or along the abaxial side of the abaxial pollen sac of each theca.

33. Proximal and distal extensions of stomium in valved anthers: (0) perpendicular, (1) oblique. The proximal and/or distal extensions of the stomium. Examined taxa with three meridionally placed apertures may be perpendicularly set, or obliquely placed, with respect to the vertical segment of the stomium in theca that dehisce through valves. Perpendicular extensions usually follow the upper and/or lower edges of the pollen sacs, and the resulting valves are wide. Oblique extensions form narrow valves. In the case of taxa with anthers with the vertical segment of the stomium placed on the abaxial edge of the abaxial pollen sac of each theca, the proximal and distal stomial extensions are considered not equivalent to those in a stomium in which the vertical segment is placed between the pollen sacs of a theca. Therefore, this character is not applied to taxa displaying the former stomial configuration.

34. Placement of stomium in thecae that dehisce through a slit: (0) between pollen sacs, (1) close to median abaxial plane. The most widespread condition among the taxa examined, and among Angiosperms more generally, is the placement of a linear stomium between the two pollen sacs of the thecae. However, *Sabia* and *Meliosma* have bisporangiate anthers, in which each pollen sac apparently belongs to a different theca. We considered a close to median abaxial plan state a linear stomium is placed on the adaxial side of the stamen, close to the median plane.

35. Apical extension of the connective massive: (0) absent, (1) present. The presence of a massive apical extension of the connective is scored in this character. The base of this type of apical extension of the connective fully occupies the top of the anther, altough in some cases, it may be slightly constricted at its base. The massive extension of the connective is morphologically delimited from the anther, wedge-like as seen from above, with a narrow end oriented towards the center of the flower, and expanding outwards and upwards.

36. Apical extensions of the connective long and centripetal: (0) absent, (1) present. This character considers the presence of a very prominent, long, conical apical extension of the connective, which is directed towards the center of the flower. When this type of connective extension is present, the connectives of all the stamens converge at the center of the flower, concealing the gynoecium.

37. Connective extension above abaxial pollen sacs: (0) absent, (1) present. This character scores the presence of an upwardly directed connective extension originating above the abaxial pollen sacs.

38. Staminodes in pistillate flowers: (0) absent, (1) present. The presence of staminodes in pistillate flowers is scored in this character. The presence of staminodes in pistillate flowers is here considered not equivalent to the presence of staminodes in bisexual or staminate flowers. Staminodes in pistillate flowers most likely occur instead of fertile stamens, whereas the staminodes in a bisexual or a staminate flower occur in addition to fertile stamens, indicating a higher level of specialization of the androecium. This character can only be applied to taxa with unisexual flowers.

39. Ectoapertures on pollen grains: (0) three, meridional or equatorial, (1) two, equatorial, (2) polyaperturate, (3) one to three, irregular. The number, placement and shape of ectoapertures of pollen grains are extensively interrelated. Apertures of triaperturate pollen grains are usually placed meridionally or equatorially, and are lens-shaped to circular. Many of the examined taxa display this combination of aperture number, placement and shape. Other pollen grains have several to many elliptical to circular apertures distributed more or less homogeneously on the surface of the grain. In some cases, this long aperture is divided into two or three segments of unequal length that are placed meridionally. This type of aperture presumably results from modification of the triaperturate condition.

40. Shape of the ectoapertures: (0) lens-like to elliptical, (1) circular, (2) linear. In this character, outline of ectoapertures is considered. Taxa with irregular apertures are excluded from consideration. Ectoapertures are of three general shapes: in most grains, the shape of the ectoaperture is lens-like to elliptical. In other cases, ectoapertures are circular or linear (the edges of the ourter pollen wall that line the ectoaperture are strictly parallel).

41. Endoaperture: (0) absent, (1) present. This character considers the presence of endoapertures in pollen grains. Documentation of endoapertures frequently requires examination with light and transmission electron microscopy (TEM). The scoring implemented here is based on literature reports, supplemented with scanning electron microscopy (SEM) observations. In SEM micrographs, endoapertures of critical-point-dried pollen grains are unambiguously evident as a circular bulging membrane projecting between the ectoaperture walls.

42. Pollen grain shape: (0) spherical or spheroidal, (1) prolate, (2) oblate. Only grains that are strongly and consistently divergent from a spherical shape are coded as being different from spherical. Prolate grains, in which the polar axis is significantly longer than the equatorial diameter. Oblate grains are considered when the equatorial diameter is significantly longer than the polar axis.

43. Exine sculpture: (0) reticulate, (1) finely perforate, (2) imperforate, (3) crotonoid, (4) interwoven rods. Pollen grains of the examined taxa display five general and basically different exine ornamentation patterns. Among these, two ("interwoven rods" and "crotonoid") are completely distinct.

44. Sterile disk between the androecium and gynoecium: (0) absent, (1) present. This character considers the presence and placement of a disk or ring-like structure immediately external to the gynoecium

45. Placement of sterile disk: (0) same level or higher than the gynoecium, (1) below the gynoecium. Placement of the sterile disk with respect to the gynoecium is considered in this character. This character is applicable only to flowers in which a sterile ring-like or disk-like structure between the androecium and gynoecium.

46. Number of carpels: (0) one, (1) two, (2) three, (3) four, (4) not fixed. Frequently, the number of carpels is different from the number of stamens or perianth parts in the same flower, and therefore, is here assessed independently. This character is applicable to all taxa.

47. Fusion of gynoecium: (0) apocarpous, (1) syncarpous. In this character, the presence of structural fusion among carpels of a pluricarpellate gynoecium is considered. Apocarpous gynoecia consist of several carpels that are free from each other, and are functionally independent. In syncarpous gynoecia, the carpels exhibit some degree of structural fusión, and function as a unit.

48. Mode of carpellary fusion: (0) fused by their margins, (1) fused by their sides. This character considers

the carpellary regions involved in structural fusion, and logically, it can only be applied to taxa with syncarpous gynoecia.

49. Longitudinal level of carpel fusion: (0) extending to distal end of placenta, (1) below distal end of placenta. This character considers the longitudinal level of fusion among carpels; it can logically be applied only to taxa with syncarpous flowers. In all of the examined taxa that have two or more carpels the gynoecium is syncarpous, however, syncarpy is structurally achieved in two different ways. The first one corresponds to the most common condition among Angiosperms, in which carpels are fused along their marginal regions, at the center of the flower. Carpels may also be fused laterally. This second mode of syncarpy is displayed by *Trochodendron* and *Tetracentron* where carpels are fused along their marginal regions, and are thus separate at the center of the flower, at least proximally.

50. Placement of ovary with respect to floral receptacle: (0) superior, (1) partially inferior, (2) inferior. In this character, the relationship between ovary and floral receptacle is considered. In most flowers, there is a link between ovary and floral organs with respect to the ovary, and whether the ovary is superior or inferior.

51. Suture and carpel type in apocarpous gynoecia: (0) ventral suture, conduplicate carpel, (1) distal suture, ascidiate carpel. Carpels that develop as longitudinally folded structures with their margins converging at the center of the flower have longitudinal ventral sutures. Carpels that develop with their sides growing upwards become more or less sac-like structures in which the suture is placed more or less distally at maturity. This character is applied only to taxa with apocarpous gynoecia.

52. Stipe: (0) absent, (1) present. A stipe is here considered as a morphologically distinctive slender column of tissue of moderate length at the base of the gynoecium, or of each individual carpel, which is significantly thinner than the ovary, and of moderate length. A stipe can be identified unambiguously as a filament attaching the gynoecium to the floral receptacle. This character is applicable to all taxa.

53. Number of ovary locules: (0) as many as carpels, (1) one, (2) twice the number of carpels. Among the taxa examined, most have a multi carpellate and syncarpous gynoecium with the number of ovary locules usually equal to the number of carpels. In a few cases the septae between carpels are reduced or absent, resulting in an ovary with a single locule, irrespective of the number of carpels that constitute the gynoecium. Alternatively, an increase in the number of locules with respect to the number of ovary locules in taxa with a monocarpellary gynoecium is scored as being equal to the number of carpels.

54. Apical carpellary protuberance: (0) absent, (1) present. The carpels of several taxa have a conspicous and sometimes massive protuberance on their apex. When viewed from above, this protuberance is triangular or wedge-like, and apically flattened, or somewhat rounded. The apical carpellary protuberance may be apically and dorsally bilobed. The lobes may be relatively shallow, or very pronounced. The presence of an apical carpellary protuberance is independent from the presence or absence of a style. This character is applicable to all taxa.

55. Style: (0) absent, (1) present. A style is a sterile prolongation usually placed distally on the carpel, which bears the stigma. This character is applicable to all taxa.

56. Confluence of styles: (0) free, (1) confluent, (2) fused. All of the taxa examined have distinct styles. In this character, the placement of styles of individual carpels of a multicarpellate gynoecium is considered, distinguishing between cases in which styles are free from one another or confluent or fused throughout most of their length. If styles are confluent only at their bases but distally separate, they are scored as free. This character logically can only be applied to taxa that have two or more carpels.

57. Placement of stigma on style: (0) non decurrent, (1) moderately decurrent, (2) extensively decurrent, (3) decurrent on dorsal side. The estigma may occupy only the apex of the style, or it may be decurrent on the ventral side of the style, extending in varying degrees towards the base of the style. We treatred a moderately decurrent state when the stigma is decurrent along less than the distal half of the ventral surface of the style, extensively decurrent when the stigma is basipetally decurrent along at least the distal half of the ventral

surface of the style, and finally decurrent on dorsal side when the stigma is deccurent along the dorsal side of the style. This character is applicable to taxa which styles are present.

58. Placement of stigma on carpels without style: (0) distal peltate structure, (1) distal suture, (2) upper carpellary surface, (3) ventral carpellary surface. The placement of the stigma in carpels that lack a style is considered in this character. Distal peltate structure is treated here as a disk-like or funnel-like structure on the apex of the carpel bears the stigma; distal suture when the stigma is placed on the upper surface of the carpel, along the sides of the suture. Upper carpellary surface is considered when the stigma covers the upper surface of the carpel, along the sides of the suture.

59. Type of stigmatic cells: (0) short, unicellular papillae (1) long unicelular papillae, apically rounded, (2) long unicellular papillae apical knob, (3) long unicellular flattened papillae apical knob, (4) multicellular papillae, (5) branched, stellate papillae. Stigmatic cells of many examined taxa are short and round with a smooth surface. In a few genera, stigmatic cells are of the same shape, but their surfaces have small papillae. Other observed stigmatic cells are elongate. These cells may be cylindrical or flattened along their longitudinal axis. The apex of some cylindrical cells, and of all observed longitu dinally flattened cells, is differentiated into a knob-like protuberance.

60. Pistillode in staminate flowers: (0) absent, (1) present. Staminate flowers may have a non-functional gynoecium (pistillode) and are thus functionally unisexual, or the staminate flowers may be formed only by stamens. Pistillodes may be similar in shape and size to a fertile gynoecium or may be small and morphologically undifferentiated. The presence of a pistillode is applicable only to taxa with bisexual or andromonoecious flowers

61. Pronounced growth of ventral region of carpel: (0) absent, (1) present. This character considers the presence of an extensive growth of the ventral region of the carpel during maturation. Because ascidiate carpels lack a distinct dorsiventrality, this character can only be evaluated in taxa with non-ascidiate carpels.

62. Number of ovules per carpel: (0) one, (1) two, (2) three, (3) not fixed. The number of ovules in each carpel may be fixed or ovule number may be variable and usually large (>10).

63. Ovule type: (0) anatropous, (1) hemitropous, (2) orthotropous. Three different types of ovules are present among the taxa considered here, and can be distinguished on the basis of the curvature of their longitudinal axis. Anatropous ovules are curved approximadetely 180° on their longitudinal axis. Orthotropous ovules are nor curved, the hilium is on the side of the chalaza, opposite to the micropyle, and the micropyle is directed away from the placenta. Hemitropous ovules are intermediate between anatropous and orthotropous.

64. Ovule attachment with respect to vertical axis of carpel: (0) apex, (1) upper half, (2) base, (3) full length. The site of ovule attachment to the inner ovary wall depends to a great extent on the type of carpel development. Carpels that develop mostly as longitudinally folded structures (i.e., conduplicate) that usually have approximately vertical sutures; the ovules are usually attached to the surface of the carpel hat is immediately internal or close to the suture. In taxa with ascidiate carpels, ovules are not always close to the carpellary suture. Whereas in conduplicate carpels the close attachment of ovules to the carpellary suture is constant, the vertical level of ovule attachment and the extent of the carpel's vertical axis along which ovules are attached, are variable. Also, depending on the presence and degree of septal reduction in multicarpellate ovaries, sites of ovule attachment with respect to the center of the ovary can vary, depending on whether the ovary is partially or fully septate. In this character, the level of ovule attachment with respect to the longitudinal axis of the carpel is considered. Distribution of the ovules along the vertical axis of a conduplicate carpel may be part of a continuum. Among the examined taxa there are two distinct conditions which are scored as different character states. Ovules may occupy the full vertical extent of the ovary, or be exclusively attached to the uppermost region of the ovary or its upper half. These two distinct conditions are scored as separate character states.

65. Ovule attachment with respect to ovary center: (0) axial, (1) parietal. Because of the relationship between carpellary margins and site of ovule attachment in conduplicate carpels, ovule placement with respect

to the center of the ovary is closely associated with the degree of septation within the ovary. When the ovary is divided into several locules, the carpellary margins that bear the placentas converge at the center of the ovary, and thus, ovules are attached along an axis at the center of the gynoecium (axial placentation). When septae between ovary locules are absent, the ovules are arrached to the inner walls of the ovary, placed distantly from the center of the ovary (parietal placentation). This character is applied only to taxa with multicarpellate syncarpous gynoecia, in which conduplicate carpels are fused by their margins.

66. Ovule attachment in ascidiate carpels: (0) apical, (1) basal. Ovules in ascidiate carpels are attached to the upper side of the ovary, close to the suture, or attached to the base of the ovary locule. This character is applied only to taxa with ascidiate carpels.

67. Gradient of ovule maturation: (0) absent, (1) present. In taxa with two or more ovules per carpel the ovules may develop approximately simultaneously, or a few apparently randomly placed ovules may lag in development and may not reach maturity. In other cases, ovule development follows a distinct acropetal gradient. This character can only be applied to taxa with two or more ovules per carpel.

68. Number of seeds per carpel: (0) as many as ovules, (1) fewer than ovules. The number of seeds in each carpel may be equal to the number of ovules or smaller than the number of ovules if one or more ovules are aborted. This character is applicable to all taxa.

69. Number of seeds if fewer than ovules: (0) more than one per carpel, (1) one per carpel, (2) one per fruit. The number of mature seeds with respect to ovule number may be further reduced if maturation of a single seed in a fruit results from a multi carpellate gynoecium. This character is applied only to taxa in which the number of seeds in each carpel is smaller than the number of ovules.

70. Seeds elliptical with a hard and smooth wall: (0) absent, (1) present. This character considers the presence of seeds with a distinct organization consisting of an elliptical to fusiform shape, sometimes slightly faceted, and with an extremely smooth and hard outer seed wall. Seeds of this type are derived from anatropous ovules.

71. Winged seeds: (0) absent, (1) wing on micropylar end, (2) wing on chalazal end, (3) wing surrounding seed body. The type of seed with respect to the presence and type of wing is considered in this character. Among the observed taxa, seed wings are derived from different layers of the seed wall and are associated with different portions of the seed body

72. Type of propagule: (0) seeds, (1) fruits or carpels (2) floral receptacle. Organs involved in the initial phase of dissemination of the new embryo are usually the seeds after they are released from the fruit, but in some taxa, the seeds are not released (at least immediately) from the fruit, and the new embryo is initially disseminated by dispersion of individual carpels or of whole fruits. In taxa where dissemination is by seeds, the fruits are dehiscent. However, in taxa in which dissemination is by dispersal of fruits, fruit may dehisce later or not at all.

73. Type of fruit or carpel involved in propagule primary dissemination: (0) dry, (1) fleshy. This characters considers if the fruit is dry or fleshy, whether the fruit or carpel remains indehiscent or if eventually dehisces. This character is applied only to taxa in which fruits or carpels perform the initial dissemination of the embryo.

74. Dehiscence of fruit or carpel involved in propagule primary dissemination: (0) dehiscent, (1) indehiscent. This character considers whether fruits or carpels that perform initial dissemination of the new embryo remain indehiscent, or eventually dehisce, releasing seeds. Because, fruit dehiscence is variable only among fruits or carpels that are primary units of dissemination, this character is applied only to these cases.

75. Mode of fruit dehiscence: (0) ventricidal, (1) mostly ventricidal and loculicidal, (2) mostly loculicidal and ventricidal, (3) loculicidal. The simplest mode of dehiscence is ventricidal, in which carpels open on their ventral side along the suture. This type of dehiscence occurs most typically in functionally independent carpels, for example, those derived from unicarpellate gynoecia, but it also occurs in multicarpellate syncarpous
gynoecia. However, among multicarpellate syncarpous gynoecia, ventricidal fruit dehiscence is usually combined with a certain degree of basipetal septicidal dehiscence. In these cases, dehiscence most prominently ventricidal, but also loculicidal to varying degrees. A complex mode of carpellary dehiscence is found among some examined taxa with syncarpous gynoecia, in which the dehiscence line is most prominently developed on the dorsal side of carpels but also extends into the ventral carpellary region, and occasionally basipetally along the septae between contiguous carpels. This mode of fruit dehiscence is functionally associated with a specialized pattern of fruit ejection that also involves specializations in seed form.

76. Endocarp thick and smooth, separating from outer seed layers: (0) absent, (1) present. Several of the examined taxa exhibit a modification of the innermost layer of the fruit wall (endocarp), which is hard and extremely smooth. This type of endocarp is one of three characters involved in a specialized mechanism of seed dispersal that is fully manifest in some of the examined taxa.

77. Trichomes unicellular, stellate: (0) absent, (1) present. In this character and in the next one, the presence of morphologically distinct trichomes in floral parts is considered. The scoring of this character was based on the presence of distinctive trichome types; trichomes that fell into a continuous morphological gradient were not scored.

78. Trichomes multicellular, capitate: (0) absent, (1) present. These type of trichomes have a proximal stalk-like portion which may be of variable length and a prominent, terminal capitulum.

79. Trichomes on floral parts multicellular, with expanded base: (0) absent, (1) present. We considered trichomes with a short expanded basal cell, a conical truncate central cell, and an apical, conical terminally acuate cell, with small protusions.

80. Nectaries: (0) absent, (1) dorsal side of carpels, (2) sterile disk, (3) staminodes, (4) inner perianth members, (5) petals, (6) hypanthium. The presence and placement in the flower of sites specialized for nectar production are considered in this character. Nectaries may occur in very different sites of the flower, even among flowers that are structurally similar. Among examined flowers, several different structures are specializated for nectar production.

Especie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Saururus_chinensis	1	-	1	0	0	0	-	1	2	?	?	0	-	-	-	-	1	0	0	2
Circaeaster_agrestis	3	-	1	0	1	0	-	-	0	-	-	1	0	-	-	-	0	-	0	0
Kingdonia_uniflora	0	-	1	0	1	0	-	-	0	-	-	1	0	-	-	-	1	1	0	0
Euptelea_polyandra	1	-	1	0	0	0	-	4	1	-	-	0	-	-	-	-	0	-	0	0
Sinofranchetia_chinensis	1	1	1	1	0	0	-	1	2	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1
Lardizabala_biternata	1	0	1	1	0	0	-	1	2	1	0	1	1	0	0	1	0	0	?	0
Menispermum_canadense	1	1	1	1	0	0	-	1	2	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1
Pteridophyllum_racemosum	3	-	1	0	0	0	-	(0,2)	2	1	1	1	1	0	?	?	0	-	0	0
Coptis_trifolia	0	-	1	0	(0,1)	0	-	4	0	-	-	1	1	0	0	1	?	0	0	0
Nelumbo_nucifera	0	-	1	0	2	0	-	-	0	-	-	1	0	-	-	-	-	-	0	0
Platanus_occidentalis	1	1	0	1	0	0	-	4	1	-	-	1	0	-	-	-	0	-	1	0
Bellendena_montana	1	-	1	0	0	0	-	(0,2)	2	1	0	1	0	-	-	-	0	-	0	0
Agastachys_odorata	1	-	0	0	0	0	-	(0,2)	2	1	0	1	0	-	-	-	0	-	0	1
Sabia_japonica	0	-	1	0	0	0	-	3	2	1	0	1	1	0	1	0	0	-	0	1
Buxus_sempervirens	?	0	2	1	(0,1)	0	0	(0,1)	(0,2)	1	1	1	0	-	-	-	1	0	0	0
Pachysandra_terminalis	1	0	2	1	0	0	0	0	2	1	1	1	0	-	-	-	1	0	0	0
Trochodendron_aralioides	2	-	1	0	1	0	-	-	0	-	-	0	-	-	-	-	-	-	0	0
Tetracentron_sinense	1	-	0	0	0	0	0	0	2	1	3	1	0	-	-	-	1	0	0	0
Gunnera_manicata	1	-	0	0	0	1	0	0	2	0	0	1	1	0	0	0	0	-	-	1
Dillenia_philippinensis	3	-	1	0	1	0	-	-	0	-	-	1	1	0	0	1	1	1	0	0
Liquidambar_styraciflua	1	1	0	1	0	1	0	4	1	-	-	0	-	-	-	-	0	-	0	0
Disanthus_cercidifolius	1	-	0	0	0	1	0	3	2	1	1	1	1	1	1	0	0	-	0	0
Exbucklandia_populnea	1	-	0	0	0	1	0	4	1	-	-	1	0	0	1	0	?	0	0	0
Fortunearia_sinensis	1	0	1	1	0	1	0	3	2	1	1	1	1	0	1	0	0	-	0	1
Sinowilsonia_henryi	1	1	0	1	0	1	1	3	2	1	1	1	1	0	1	0	0	-	0	1
Distylium_myricoides	1	0	0	2	0	0	-	4	(1,2)	1	-	0	-	-	-	-	0	-	0	0
Fothergilla_major	1	-	0	0	0	1	1	4	1	-	-	1	0	-	-	-	0	-	0	0
Matudaea_trinervia	1	-	?	0	0	0	-	4	1	-	-	0	-	-	-	-	1	0	0	0
Molinadendron_sinaloense	1	-	0	0	0	1	0	4	1	-	-	1	1	0	1	0	0	-	0	0
Parrotia_persica	1	?	0	2	0	1	0	4	1	-	-	1	0	-	-	-	0	-	0	0
Sycopsis_sinensis	1	0	1	2	0	1	1	4	1	-	-	1	0	-	-	-	0	-	0	0
Ostrearia_australiana	1	-	0	0	0	1	0	3	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
Trichocladus_crinitus	1	-	0	0	0	1	0	3	2	1	1	1	1	0	1	1	0	-	0	0
Loropetalum_chinense	1	-	0	0	0	1	0	(2,3)	2	1	1	1	1	1	1	0	0	-	0	0
Maingaya_malayana	1	-	0	0	0	1	0	3	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0
Rhodeleia_championii	?	-	0	0	0	1	0	4	1	-	-	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Cercidiphyllum_japonicum	1	1	0	1	?	?	-	4	1	-	2	0	-	-	-	-	?	0	0	0
Itea_ilicifolia	?	-	1	0	0	1	1	3	2	1	1	1	1	0	1	0	0	-	0	0
Bergenia_crassifolia	2	-	1	0	0	1	1	3	(1,2)	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0
Tiarella_cordifolia	1	-	1	0	0	1	1	3	2	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0
Simmondsia_chinensis	1	1	1	1	0	0	-	4	1	-	-	1	0	-	-	-	1	0	0	0

Especie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Plumbago_auriculata	1	-	1	0	0	0	-	3	2	1	0	1	1	0	1	0	0	-	0	0
Hydrangea_macrophylla	1	-	1	0	0	1	1	(2,3)	2	1	1	1	1	0	?	?	1	0	0	0
Nyssa_sylvatica	1	1	1	1	0	1	0	3	?	?	?	1	0	-	-	-	1	0	0	0
Davidia_involucrata	3	?	1	2	0	1	?	4	1	-	-	0	-	-	-	-	0	-	0	0
Alangium_platanifolium	2	-	1	0	0	1	0	4	1	-	-	1	1	1	1	0	0	-	0	0
Cornus_mas	1	-	1	0	0	1	0	2	2	1	1	1	1	0	0	0	0	-	0	0
Corylopsis_veitchiana	1	-	0	0	0	1	1	3	2	1	1	1	1	0	0	0	0	-	0	0
Boykinia_occidentalis	2	-	1	0	0	1	1	3	2	1	1	1	1	0	0	0	0	-	0	0
Philadelphus_inodorus	1	-	1	0	0	1	0	2	2	1	?	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Akebia_trifoliata	1	0	1	1	0	0	-	1	2	1	0	1	0	-	-	-	0	-	0	0
Eustigma_oblongifolium	1	-	1	0	0	1	0	3	2	1	1	1	1	0	0	0	0	-	0	0
Dicoryphe_stipulacea	1	-	?	0	0	1	0	2	2	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1
Noahdendron_nicholasii	1	-	0	0	0	1	0	3	2	1	1	1	1	1	1	1	0	-	0	0
Hamamelis_vernalis	1	-	0	0	0	1	0	2	2	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0
Mahonia_pinnata	1	-	1	0	0	0	-	1	2	1	1	1	1	0	?	0	1	0	0	0
Mentzelia_hispida	2	-	1	0	0	1	1	3	?	?	?	1	1	0	0	0	1	?	0	1
Loasa_triphylla	0	-	1	0	0	1	1	3	2	1	0	1	1	0	0	0	1	?	?	1
Daphniphyllum_oldhamii	1	1	1	1	0	0	-	4	1	-	2	0	-	-	-	-	0	-	0	0
Meliosma_veitchiorum	1	-	1	0	0	0	-	3	2	1	0	1	1	0	1	0	0	-	3	1
Sarcococca_confusa	1	0	2	1	0	0	-	0	(0,2)	1	1	1	0	-	-	-	1	0	0	0
Heuchera_sanguinea	?	-	1	0	0	1	1	3	2	1	1	1	1	0	0	0	0	-	0	0
Ceratophyllum_demersum	?	0	0	1	1	0	-	-	0	?	?	0	-	-	-	-	?	?	0	0
Hedyosmum_arborescens	1	1	0	1	0	0	-	1	?	?	?	1	0	-	-	-	?	?	?	0
Canella_winterana	?	-	1	0	0	0	-	1	2	1	?	1	1	0	?	?	0	-	?	2
Calycanthus_floridus	0	-	1	0	1	0	-	-	?	?	?	1	0	-	-	-	?	1	0	?
Myristica_fragrans	?	1	1	1	0	0	?	1	2	1	?	1	0	-	-	-	0	-	?	?
Acorus_calamus	?	-	0	0	0	0	-	1	2	1	?	1	0	-	-	-	1	0	0	0
Hamatia_elkneckensis	1	1	0	1	0	0	-	3	2	1	0	1	0	-	-	-	0	-	?	0
Quadriplatanus_georgianus	1	1	0	1	0	0	-	2	2	1	0	1	0	-	-	-	0	-	2	0
Platananthus_synandrus	1	1	0	1	0	0	-	3	2	1	0	1	0	-	-	-	0	-	1	0
Spanomera_mauldiniensis	1	0	0	1	?	0	-	(0,1)	2	0	1	1	0	-	-	-	1	0	0	0
Nordenskioldia_borealis	?	?	0	?	?	0	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	-	?	?
Joffrea_speirsii	?	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	0	-	-	-	-	?	?	?	?
Nyssidium_articum	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	0	-	-	-	-	?	?	?	?
Allonia_decandra	?	?	?	?	0	1	0	3	2	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0
Androdecidua_endressii	?	?	?	0	0	?	?	3	2	1	1	1	1	0	0	?	1	0	0	1
Divisestylus_brevistamineus	?	-	1	0	0	1	1	3	2	1	1	1	1	0	?	?	0	-	?	?
Archamamelis_bivalvis	?	-	?	0	0	1	?	4	2	1	1	1	1	0	0	?	0	-	?	0
Tylerianthus_crossmanensis	?	-	1	0	0	1	1	3	2	1	1	1	0	-	-	-	0	-	0	?
Macginicarpa_glabra	1	1	?	1	?	0	-	?	?	?	?	1	0	-	-	-	?	?	?	?
Teixeiraea_lusitanica	?	?	?	1	1	?	?	-	2	1	?	1	1	?	?	?	1	?	?	?
Kajanthus_lusitanicus	?	-	?	0	0	?	?	1	2	1	1	1	1	0	?	?	1	?	0	0

Especie	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39
Saururus_chinensis	1	1	0	0	?	?	?	?	0	?	0	-	-	?	0	0	0	-	?
Circaeaster_agrestis	1	1	0	0	?	?	2	?	?	?	0	-	-	?	0	0	?	-	1
Kingdonia_uniflora	1	2	0	0	1	?	?	?	0	?	0	-	-	?	0	0	?	-	?
Euptelea_polyandra	1	1	0	0	0	0	0	-	0	1	2	0	1	-	0	0	0	-	3
Sinofranchetia_chinensis	1	1	1	2	-	5	-	-	0	-	0	-	-	0	0	0	0	1	1
Lardizabala_biternata	1	?	?	?	?	?	?	?	0	?	0	-	-	?	1	0	?	1	1
Menispermum_canadense	1	2	0	0	1	0	0	-	0	1	0	-	-	0	0	0	0	1	1
Pteridophyllum_racemosum	1	1	1	0	0	2	-	-	0	-	0	-	-	0	0	0	0	-	1
Coptis_trifolia	1	2	0	0	0	0	?	?	?	?	0	-	-	0	0	0	?	-	3
Nelumbo_nucifera	1	1	1	0	0	3	-	-	0	-	0	-	-	0	0	0	0	-	1
Platanus_occidentalis	1	0	0	0	0	0	2	-	0	-	0	0	0	-	1	0	0	1	1
Bellendena_montana	0	1	?	-	-	4	-	1	0	0	0	-	-	0	0	0	0	-	1
Agastachys_odorata	1	1	1	0	1	3	-	-	0	-	0	-	-	0	0	0	0	-	1
Sabia_japonica	1	2	1	0	1	4	-	0	3	1	0	-	-	1	0	0	0	-	1
Buxus_sempervirens	1	2	1	1	-	4	-	0	0	0	0	-	-	0	0	0	1	0	3
Pachysandra_terminalis	1	2	1	1	-	4	-	0	0	0	0	-	-	0	0	0	1	0	3
Trochodendron_aralioides	1	2	0	0	0	0	1	-	0	1	2	0	0	-	0	0	0	-	1
Tetracentron_sinense	1	2	0	0	0	0	1	-	0	1	2	0	0	-	0	0	0	-	1
Gunnera_manicata	1	?	?	0	1	?	?	?	0	?	0	-	-	0	0	0	0	-	1
Dillenia_philippinensis	1	1	1	0	?	0	?	?	0	1	0	-	-	0	0	0	0	-	1
Liquidambar_styraciflua	1	1	0	0	1	0	2	-	0	-	0	-	-	0	0	0	0	1	3
Disanthus_cercidifolius	1	1	1	2	-	5	-	-	0	-	0	-	-	0	0	0	0	-	1
Exbucklandia_populnea	1	2	0	0	1	0	0	-	2	1	2	0	0	-	0	0	0	-	1
Fortunearia_sinensis	1	0	1	0	1	0	0	-	0	1	2	0	0	-	0	0	0	1	1
Sinowilsonia_henryi	1	0	1	0	1	1	-	-	0	1	2	0	0	-	0	0	0	1	1
Distylium_myricoides	1	1	1	0	1	0	0	-	0	1	2	0	1	-	0	0	0	-	1
Fothergilla_major	1	2	2	0	0	0	0	-	0	1	2	0	0	-	0	0	0	-	4
Matudaea_trinervia	1	1	1	0	0	0	0	-	0	1	2	0	0	-	0	0	0	-	3
Molinadendron_sinaloense	1	1	1	0	1	0	0	-	0	1	2	0	0	-	0	0	0	-	4
Parrotia_persica	1	2	0	0	0	0	0	-	0	1	2	0	1	-	0	0	0	-	1
Sycopsis_sinensis	1	2	0	0	0	0	0	-	0	1	2	0	1	-	0	0	0	-	3
Ostrearia_australiana	1	1	1	0	1	1	-	-	0	1	2	1	-	-	0	0	0	-	1
Trichocladus_crinitus	1	1	3	0	0	0	1	-	0	1	2	1	-	-	0	0	0	-	1
Loropetalum_chinense	1	1	1	0	0	0	0	-	0	1	2	0	0	-	0	1	0	-	1
Maingaya_malayana	1	1	1	0	0	0	0	-	0	1	2	0	0	-	0	1	0	-	1
Rhodeleia_championii	1	2	3	0	0	0	1	-	0	1	2	0	0	-	0	0	0	-	1
Cercidiphyllum_japonicum	1	2	0	0	1	0	0	-	0	1	2	0	1	-	0	0	0	0	1
Itea_ilicifolia	1	1	0	1	-	3	-	-	0	-	0	-	-	0	0	0	0	-	2
Bergenia_crassifolia	1	2	0	0	1	0	0	-	0	0	0	-	-	0	0	0	0	-	1
Tiarella_cordifolia	1	2	2	0	1	0	0	-	0	0	0	-	-	0	0	0	0	-	1
Simmondsia_chinensis	1	0	0	0	0	?	?	?	0	1	0	-	-	0	0	0	0	0	1

Especie	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39
Plumbago_auriculata	1	2	0	1	-	4	?	?	0	1	0	-	-	0	0	0	0	0	1
Hydrangea_macrophylla	1	2	0	0	1	0	0	-	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	1
Nyssa_sylvatica	1	2	0	1	-	0	?	-	0	1	0	-	-	0	0	0	0	0	1
Davidia_involucrata	1	2	?	?	?	?	?	?	0	?	0	-	-	?	0	0	0	1	1
Alangium_platanifolium	1	1	0	0	0	0	?	-	0	?	0	-	-	0	0	0	0	-	1
Cornus_mas	1	2	3	1	-	4	?	?	0	?	0	-	-	0	0	0	0	-	1
Corylopsis_veitchiana	1	2	1	0	0	0	0	-	0	1	2	0	0	-	0	0	0	-	1
Boykinia_occidentalis	1	1	0	0	1	0	0	-	0	0	0	-	-	0	0	0	0	-	1
Philadelphus_inodorus	1	2	0	0	0	0	0	-	0	0	0	-	-	0	0	0	0	-	1
Akebia_trifoliata	1	0	1	2	1	5	-	-	0	-	0	-	-	0	0	0	0	1	1
Eustigma_oblongifolium	1	0	1	0	0	0	0	-	0	1	2	0	0	-	0	0	0	-	1
Dicoryphe_stipulacea	1	1	1	0	0	1	-	?	0	1	2	1	-	-	0	0	0	-	1
Noahdendron_nicholasii	1	1	1	0	1	0	0	-	0	1	2	1	-	-	0	0	0	-	1
Hamamelis_vernalis	1	1	1	0	0	0	0	?	1	1	2	0	0	-	0	0	0	-	1
Mahonia_pinnata	1	1	1	0	0	0	0	?	0	0	1	-	-	-	0	0	1	-	4
Mentzelia_hispida	1	2	0	0	0	0	0	?	0	?	0	-	-	0	0	0	0	-	1
Loasa_triphylla	1	2	0	1	-	?	?	?	0	?	0	-	-	0	0	0	0	-	1
Daphniphyllum_oldhamii	1	1	0	0	1	0	0	-	0	1	2	0	0	-	0	0	0	0	1
Meliosma_veitchiorum	1	1	1	?	?	6	-	-	3	-	0	-	-	1	0	0	0	-	1
Sarcococca_confusa	1	2	1	1	-	4	-	?	0	0	0	-	-	0	0	0	1	0	3
Heuchera_sanguinea	1	2	0	0	1	0	0	-	0	0	0	-	-	0	0	0	0	-	1
Ceratophyllum_demersum	0	?	?	?	?	?	?	?	0	?	0	-	-	-	1	0	0	0	?
Hedyosmum_arborescens	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	-	-	-	0	0	0	0	?
Canella_winterana	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	0	-	-	?	?	0	0	-	?
Calycanthus_floridus	1	0	?	1	-	?	?	?	0	?	0	-	-	?	1	0	0	-	2
Myristica_fragrans	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	0	-	-	?	0	0	0	0	?
Acorus_calamus	1	?	?	0	?	?	?	?	0	?	0	-	-	?	0	0	0	-	?
Hamatia_elkneckensis	1	0	1	0	1	3	-	-	0	-	2	0	0	-	1	0	0	0	1
Quadriplatanus_georgianus	1	0	1	0	1	3	-	-	0	-	2	0	0	-	1	0	0	0	1
Platananthus_synandrus	1	0	?	0	?	3	-	-	0	-	2	?	?	-	1	0	0	0	1
Spanomera_mauldiniensis	1	1	?	1	-	?	?	-	0	?	0	-	-	0	0	0	1	0	1
Nordenskioldia_borealis	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Joffrea_speirsii	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?
Nyssidium_articum	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?
Allonia_decandra	1	0	1	0	1	0	0	-	0	?	2	0	0	-	1	1	0	?	1
Androdecidua_endressii	1	1	4	0	0	0	0	-	2	?	2	0	0	-	0	1	0	-	1
Divisestylus_brevistamineus	1	1	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	0	0	?	-	1
Archamamelis_bivalvis	1	1	?	0	0	0	0	-	1	?	2	0	0	-	0	0	0	-	1
Tylerianthus_crossmanensis	1	1	3	0	1	?	?	?	0	?	0	-	-	0	0	0	0	-	1
Macginicarpa_glabra	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Teixeiraea_lusitanica	1	1	1	0	?	4	-	?	0	?	0	-	-	0	0	0	?	?	1
Kajanthus_lusitanicus	1	1	1	0	0	?	?	?	0	?	0	-	-	0	0	0	0	-	1

Especie	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59
Saururus_chinensis	?	?	?	?	0	-	3	0	-	-	0	0	0	0	?	1	0	1	-	?
Circaeaster_agrestis	0	0	1	4	0	-	0	-	-	-	0	1	0	0	0	0	-	-	0	?
Kingdonia_uniflora	0	0	1	4	0	-	6	0	-	-	0	0	1	0	?	1	0	?	-	?
Euptelea_polyandra	0	0	0	0	0	-	6	0	-	-	0	1	1	1	0	0	-	-	1	1
Sinofranchetia_chinensis	0	0	0	0	0	-	2	0	-	-	0	0	0	0	0	0	-	-	2	0
Lardizabala_biternata	0	0	1	0	0	-	2	0	-	-	0	0	?	1	?	0	-	-	2	?
Menispermum_canadense	0	1	0	0	0	-	2	0	-	-	0	0	1	1	0	1	0	?	-	?
Pteridophyllum_racemosum	0	0	0	2	0	-	3	1	0	0	0	-	0	0	0	1	2	1	-	1
Coptis_trifolia	1	?	0	2	0	-	6	0	-	-	0	0	1	1	0	1	0	2	-	?
Nelumbo_nucifera	0	0	0	0	0	-	6	0	-	-	2	1	1	0	0	0	-	-	0	0
Platanus_occidentalis	0	0	0	0	0	-	6	0	-	-	0	0	0	0	0	1	0	2	-	1
Bellendena_montana	1	1	2	1	0	-	0	-	-	-	0	0	0	0	0	0	-	-	2	0
Agastachys_odorata	1	1	2	1	0	-	0	-	-	-	0	0	0	0	0	1	-	3	-	0
Sabia_japonica	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	-	0	0	0	1	1	0	-	0
Buxus_sempervirens	1	1	0	0	0	-	2	1	0	0	0	-	0	0	1	1	0	1	-	3
Pachysandra_terminalis	1	1	0	3	0	-	1	1	0	0	0	-	0	2	0	1	0	2	-	3
Trochodendron_aralioides	0	0	0	0	0	-	6	1	1	-	1	-	0	0	0	1	0	1	-	2
Tetracentron_sinense	0	0	0	4	0	-	3	1	1	-	1	-	0	0	0	1	0	1	-	2
Gunnera_manicata	0	?	2	0	?	?	1	1	?	?	-	-	0	1	0	1	0	2	-	?
Dillenia_philippinensis	0	0	0	0	0	-	7	0	-	-	2	?	?	?	0	1	0	0	-	1
Liquidambar_styraciflua	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	-	-	0	0	0	1	0	2	-	0
Disanthus_cercidifolius	0	0	0	0	0	-	1	1	0	0	-	-	0	0	0	1	0	1	-	4
Exbucklandia_populnea	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	-	-	0	0	0	1	0	2	-	4
Fortunearia_sinensis	0	0	0	0	?	?	1	1	0	0	-	-	0	0	0	1	0	2	-	?
Sinowilsonia_henryi	0	0	0	0	0	-	1	1	0	0	-	-	0	0	0	1	0	2	-	4
Distylium_myricoides	0	0	0	0	0	-	1	1	0	0	0	-	0	0	0	1	0	2	-	4
Fothergilla_major	-	1	0	0	0	-	1	1	0	0	-	-	0	0	0	1	0	2	-	4
Matudaea_trinervia	0	0	0	1	0	-	1	1	0	0	0	-	0	0	0	1	0	2	-	4
Molinadendron_sinaloense	-	0	0	0	0	-	1	1	0	0	-	-	0	0	0	1	0	2	-	4
Parrotia_persica	0	0	0	0	0	-	1	1	0	0	-	-	0	0	0	1	0	2	-	4
Sycopsis_sinensis	0	0	0	0	0	-	1	1	0	0	0	-	0	0	0	1	0	2	-	4
Ostrearia_australiana	0	0	0	0	0	-	1	1	0	0	-	-	0	0	0	1	0	2	-	4
Trichocladus_crinitus	0	0	0	0	0	-	1	1	0	?	-	-	0	0	0	1	0	1	-	4
Loropetalum_chinense	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	-	-	0	0	0	1	0	2	-	4
Maingaya_malayana	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	-	-	0	0	0	1	0	2	-	4
Rhodeleia_championii	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	-	-	0	0	0	1	0	0	-	4
Cercidiphyllum_japonicum	0	0	0	1	0	-	0	-	-	-	0	0	0	0	0	1	-	2	-	0
Itea_ilicifolia	1	1	2	2	1	0	1	1	0	0	-	-	0	0	0	1	1	0	-	1
Bergenia_crassifolia	0	1	0	0	0	-	1	1	0	1	0	-	0	0	0	1	0	0	-	0
Tiarella_cordifolia	0	1	0	0	0	-	1	1	0	0	-	-	0	1	0	1	0	0	-	0
Simmondsia_chinensis	0	?	0	0	0	-	2	1	0	?	0	-	?	0	0	1	0	1	-	?

Especie	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59
Plumbago_auriculata	0	0	0	0	0	-	4	1	0	0	0	-	0	1	0	1	2	1	-	4
Hydrangea_macrophylla	0	?	1	0	1	0	3	1	0	0	-	-	0	0	0	1	1	1	-	1
Nyssa_sylvatica	0	1	0	1	1	0	1	1	0	-	-	?	?	0	0	1	0	1	-	?
Davidia_involucrata	0	1	0	0	0	-	6	1	?	?	-	-	?	0	0	1	0	0	-	?
Alangium_platanifolium	0	1	0	0	1	0	1	1	0	?	-	-	0	1	0	1	?	1	-	?
Cornus_mas	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	-	-	0	0	0	1	0	0	-	1
Corylopsis_veitchiana	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	-	-	0	0	0	1	0	1	-	4
Boykinia_occidentalis	0	1	0	0	0	-	1	1	0	1	-	-	0	0	0	1	0	0	-	0
Philadelphus_inodorus	0	?	0	0	1	0	3	1	0	0	-	-	0	0	0	1	2	1	-	1
Akebia_trifoliata	0	0	1	0	0	-	2	0	-	-	0	0	0	1	0	0	-	-	0	0
Eustigma_oblongifolium	0	0	0	0	0	-	1	1	0	0	-	-	0	0	0	1	0	2	-	4
Dicoryphe_stipulacea	0	0	0	0	?	?	1	1	0	0	-	-	0	0	0	1	1	1	-	4
Noahdendron_nicholasii	0	0	0	0	0	-	1	1	0	0	-	-	0	0	0	1	0	2	-	4
Hamamelis_vernalis	0	0	0	0	0	-	1	1	0	0	-	-	0	0	0	1	0	0	-	4
Mahonia_pinnata	-	0	0	2	0	-	0	-	-	-	0	1	0	0	0	0	-	-	0	5
Mentzelia_hispida	0	1	1	2	1	0	2	1	0	?	-	-	0	1	0	1	-	0	-	?
Loasa_triphylla	0	?	0	1	1	0	?	1	0	?	-	-	0	1	0	1	?	?	?	?
Daphniphyllum_oldhamii	0	0	0	2	0	-	1	1	0	0	0	-	0	1	0	0	-	-	3	0
Meliosma_veitchiorum	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	-	0	0	0	1	1	0	-	0
Sarcococca_confusa	1	1	0	3	0	-	1	1	0	0	0	-	0	2	0	1	0	2	-	3
Heuchera_sanguinea	0	1	0	1	0	-	1	1	0	0	-	-	0	1	0	1	0	0	-	0
Ceratophyllum_demersum	?	?	1	?	0	-	0	-	-	?	0	?	?	?	0	1	-	?	?	?
Hedyosmum_arborescens	?	?	0	0	?	?	0	-	-	-	0	1	0	?	0	0	-	-	?	2
Canella_winterana	?	?	?	0	0	-	?	1	?	?	0	0	0	?	0	0	-	-	2	?
Calycanthus_floridus	0	?	2	1	?	?	7	0	-	-	0	0	?	?	?	1	?	0	-	?
Myristica_fragrans	?	?	0	?	?	?	0	-	?	?	0	0	1	?	?	0	-	-	0	?
Acorus_calamus	?	?	?	?	?	?	2	1	?	?	0	?	0	0	0	0	-	-	2	?
Hamatia_elkneckensis	0	1	0	0	?	?	4	0	-	-	0	0	0	0	1	0	-	-	2	?
Quadriplatanus_georgianus	0	?	0	0	0	-	5	0	-	-	0	0	0	0	1	0	-	-	2	0
Platananthus_synandrus	0	?	0	0	0	-	4	0	-	-	0	0	0	0	0	1	-	?	-	?
Spanomera_mauldiniensis	0	0	1	0	0	-	1	1	0	?	0	-	0	0	0	1	0	2	-	3
Nordenskioldia_borealis	?	?	?	?	0	-	6	0	-	-	1	0	0	0	0	1	0	?	-	?
Joffrea_speirsii	?	?	?	?	0	-	1	0	-	-	0	0	0	0	0	1	0	?	-	?
Nyssidium_articum	?	?	?	?	0	-	1	0	-	-	0	0	0	0	0	1	0	?	-	?
Allonia_decandra	0	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Androdecidua_endressii	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Divisestylus brevistamineus	0	?	0	4	1	0	1	1	0	?	-	-	1	?	?	1	1	1	-	?
Archamamelis_bivalvis	?	0	1	0	?	?	2	?	?	?	?	?	?	0	?	1	0	?	-	?
Tylerianthus_crossmanensis	0	?	1	0	1	0	1	1	0	?	-	-	0	0	0	1	0	2	-	?
	?	?	?	?	?	?	4	0	-	-	?	0	?	?	?	1	?	?	-	?
Teixeiraea_lusitanica	0	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Kajanthus_lusitanicus	0	?	0	1	0	-	2	0	-	-	0	0	?	?	?	0	-	-	2	?

Especie	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80
Saururus_chinensis	-	?	?	2	?	-	-	?	?	?	?	0	?	?	1	-	?	?	?	?	0
Circaeaster_agrestis	-	-	0	2	?	-	0	-	0	?	?	0	?	?	?	-	?	?	?	?	0
Kingdonia_uniflora	-	-	0	2	?	-	0	-	0	?	?	0	0	-	-	-	?	?	?	?	3
Euptelea_polyandra	-	-	3	0	-	-	0	0	0	-	0	0	1	0	1	-	0	0	0	0	0
Sinofranchetia_chinensis	0	0	3	1	3	-	-	0	0	-	0	0	1	1	1	-	0	0	0	0	5
Lardizabala_biternata	1	?	3	1	?	-	-	?	?	?	?	0	1	1	1	-	0	?	?	?	5
Menispermum_canadense	0	1	0	0	?	-	-	-	0	-	0	0	1	1	1	-	1	0	0	0	0
Pteridophyllum_racemosum	-	0	?	0	2	1	-	0	0	-	0	0	0	-	-	-	0	0	0	0	0
Coptis_trifolia	-	1	3	?	3	-	-	-	0	-	?	0	?	-	-	?	?	?	?	?	5
Nelumbo_nucifera	-	-	0	0	-	-	0	-	0	-	0	0	2	-	-	-	0	0	0	0	0
Platanus_occidentalis	0	0	0	2	0	-	-	-	0	-	0	0	1	0	1	-	0	0	0	0	0
Bellendena_montana	-	0	1	2	0	-	-	0	?	?	0	0	1	0	1	-	0	0	0	0	0
Agastachys_odorata	-	0	0	2	0	-	-	-	0	-	0	0	1	0	1	-	0	0	0	0	0
Sabia_japonica	-	0	1	1	3	0	-	0	1	2	0	0	1	1	1	-	0	0	0	1	2
Buxus_sempervirens	1	0	1	0	0	0	-	0	1	1	0	0	0	-	-	3	0	0	0	0	?
Pachysandra_terminalis	1	0	1	0	0	0	-	0	?	?	0	0	1	1	1	-	0	0	0	0	?
Trochodendron_aralioides	-	1	3	0	3	-	-	0	1	0	0	3	0	-	-	1	0	0	0	0	1
Tetracentron_sinense	-	1	3	0	3	-	-	0	1	0	0	3	0	-	-	1	0	0	0	0	1
Gunnera_manicata	-	0	0	0	0	?	-	-	0	-	?	0	1	1	1	-	1	?	?	?	?
Dillenia_philippinensis	-	?	3	0	?	-	1	?	?	?	?	0	0	-	-	?	?	?	?	?	0
Liquidambar_styraciflua	0	0	3	0	3	0	-	1	1	0	0	1	0	-	-	0	0	0	0	0	0
Disanthus_cercidifolius	-	0	3	0	1	0	-	1	1	0	1	0	0	-	-	2	0	0	0	0	5
Exbucklandia_populnea	-	0	3	0	3	0	-	1	1	0	0	1	0	-	-	2	0	0	0	0	2
Fortunearia_sinensis	1	0	0	0	0	0	-	-	0	-	1	0	0	-	-	2	1	1	0	0	2
Sinowilsonia_henryi	1	0	0	0	0	0	-	-	0	-	1	0	0	-	-	2	1	1	0	0	0
Distylium_myricoides	1	0	0	0	0	0	-	-	0	-	1	0	0	-	-	2	1	1	0	0	0
Fothergilla_major	-	0	0	0	0	0	-	-	0	-	1	0	0	-	-	2	1	1	0	0	0
Matudaea_trinervia	-	0	0	0	0	0	-	-	0	-	1	0	0	-	-	2	1	1	0	0	0
Molinadendron_sinaloense	-	0	0	0	0	0	-	-	0	-	1	0	0	-	-	2	1	1	0	0	0
Parrotia_persica	-	0	0	0	0	0	-	-	0	-	1	0	0	-	-	2	1	1	0	0	0
Sycopsis_sinensis	-	0	0	0	0	0	-	-	0	-	1	0	0	-	-	2	1	1	0	0	0
Ostrearia_australiana	-	0	0	0	0	0	-	-	0	-	1	0	0	-	-	2	1	1	0	0	0
Trichocladus_crinitus	-	0	0	0	0	0	-	-	0	-	1	0	0	-	-	2	1	1	0	0	0
Loropetalum_chinense	-	0	0	0	0	0	-	-	0	-	1	0	0	-	-	2	1	1	0	0	2
Maingaya_malayana	-	0	0	0	0	0	-	-	0	-	1	0	0	-	-	2	1	1	0	0	2
Rhodeleia_championii	-	0	3	0	3	0	-	1	1	0	0	1	0	-	-	2	0	0	0	0	2
Cercidiphyllum_japonicum	0	0	3	0	3	-	-	0	0	-	0	2	0	-	-	1	0	0	0	0	0
Itea_ilicifolia	-	0	3	0	3	0	-	0	0	-	0	0	0	-	-	0	0	0	1	0	6
Bergenia_crassifolia	-	0	3	0	1	0	-	0	0	-	0	0	0	-	-	0	0	0	1	0	6
Tiarella_cordifolia	-	0	3	0	3	1	-	0	0	-	0	0	0	-	-	0	0	0	1	0	6
Simmondsia_chinensis	1	0	0	0	0	0	-	-	1	2	0	0	0	-	-	3	?	1	0	0	0

Especie	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80
Plumbago_auriculata	-	0	0	0	2	?	-	-	0	-	?	?	?	-	-	?	0	1	1	0	4
Hydrangea_macrophylla	-	0	3	0	3	0	-	0	0	-	0	0	0	-	-	?	?	1	0	0	2
Nyssa_sylvatica	0	0	0	0	?	-	0	-	0	-	1	0	1	1	0	?	0	0	1	0	0
Davidia_involucrata	0	?	0	0	?	0	-	-	0	-	1	0	0	-	-	-	1	?	?	?	0
Alangium_platanifolium	-	0	0	0	0	?	-	-	0	-	?	0	1	1	1	-	1	0	0	0	2
Cornus_mas	-	0	0	1	0	?	-	-	0	-	1	0	1	1	1	-	1	1	0	0	2
Corylopsis_veitchiana	-	0	2	0	0	0	-	1	1	1	1	0	0	-	-	2	1	1	0	0	2
Boykinia_occidentalis	-	0	3	0	1	0	-	0	0	-	0	0	0	-	-	0	0	0	1	0	6
Philadelphus_inodorus	-	0	3	0	3	0	-	?	0	-	?	?	0	-	-	3	0	1	0	0	2
Akebia_trifoliata	1	0	3	2	?	-	-	0	0	-	1	0	0	-	-	0	0	0	0	0	0
Eustigma_oblongifolium	-	0	0	0	0	0	-	-	0	-	1	0	0	-	-	2	1	1	0	0	?
Dicoryphe_stipulacea	-	0	0	0	0	0	-	-	0	-	1	0	0	-	-	2	1	1	0	0	?
Noahdendron_nicholasii	-	0	2	0	0	0	-	1	1	1	1	0	0	-	-	2	1	1	0	0	0
Hamamelis_vernalis	-	0	0	0	0	0	-	-	0	-	1	0	0	-	-	2	1	1	0	0	3
Mahonia_pinnata	-	-	3	0	-	-	1	0	1	0	0	0	1	1	1	-	0	0	0	0	4
Mentzelia_hispida	-	0	?	?	?	1	-	?	?	?	?	0	1	0	0	?	?	1	0	0	2
Loasa_triphylla	-	0	?	?	?	1	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	3
Daphniphyllum_oldhamii	0	0	1	0	0	1	-	0	1	2	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0
Meliosma veitchiorum	-	0	1	1	3	0	-	0	1	2	0	0	1	1	1	-	0	0	0	1	2
Sarcococca_confusa	1	0	1	0	0	0	-	0	?	?	0	0	1	1	1	-	0	0	0	0	?
Heuchera_sanguinea	-	0	3	0	1	1	-	0	0	-	0	0	0	-	-	0	0	0	1	0	6
Ceratophyllum_demersum	?	?	0	2	0	?	-	?	0	-	?	?	?	0	1	-	?	?	?	?	?
Hedyosmum_arborescens	0	?	0	0	-	?	0	?	0	-	?	0	1	1	1	-	?	?	?	?	?
Canella_winterana	-	?	?	0	?	1	-	?	?	?	?	0	?	1	1	-	?	0	0	0	?
Calycanthus_floridus	?	?	1	0	?	2	?	?	0	-	?	0	?	0	0	?	0	?	?	?	0
Myristica_fragrans	0	?	0	0	2	?	-	?	0	-	?	0	1	1	0	?	?	0	0	0	?
Acorus_calamus	-	?	3	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	0	0	0	0	?
Hamatia_elkneckensis	?	0	?	?	?	-	-	?	?	?	?	?	1	0	1	-	0	?	?	?	?
Quadriplatanus_georgianus	0	0	0	?	0	-	-	-	0	-	0	0	1	0	?	?	0	?	?	?	?
Platananthus_synandrus	0	0	0	?	?	-	-	-	0	-	0	?	1	0	1	-	0	0	0	0	?
Spanomera_mauldiniensis	1	0	?	?	?	?	-	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	?	?	?	?
Nordenskioldia_borealis	?	1	3	0	3	-	-	?	1	1	0	3	1	0	0	0	0	?	?	?	?
Joffrea_speirsii	?	0	3	0	3	-	-	0	0	-	0	2	0	-	-	0	0	?	?	?	?
Nyssidium_articum	?	0	3	?	3	-	-	0	1	0	0	2	0	-	-	2	0	?	?	?	?
Allonia_decandra	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	0	-	-	?	?	?	?	?	?
Androdecidua_endressii	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Divisestylus_brevistamineus	-	?	?	0	?	0	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	2
Archamamelis_bivalvis	-	?	0	?	?	0	?	-	0	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
	-	0	?	0	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2
	?	?	?	?	?	-	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Teixeiraea_lusitanica	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Kajanthus_lusitanicus	-	0	3	0	?	-	-	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?



Figura 1S. Árbol de máxima credibilidad obtenido con MrBayes, resultante del análisis que integra información de taxa vivientes y fósiles. Los números en los nodos indican valores de probabilidad posterior.

Familia	Especie	Localidad	Edad	Referencia
	Teixeiraea lustanica	Vale de Agua, the Famalicão locality, Portugal	Aptiano tardío - albiano temprano	von Balthazar, et al., 2005
Lardizabalaceae	Kajanthus lusitanicus	Chicalhão site, Juncal village, Portugal	Aptiano tardío - albiano temprano	Mendes et al., 2014
Platanaceae	Hamatia elkneckensis	The Bull Mountain locality, which is in the Albian of claystone the Patapsco Formation Maryland.	Albiano tardío	Pedersen et al., 1994
	Quadriplatanus georgianus	Upatoi Creek Plant Mesofossils, which is in a Coniacian/Santonian fluvial mudstone/sandstone in the Eutaw Formation of Georgia	Coniaciano- Santoniano	Magallón et al., 1997
	Macginicarpa glabra	Eocene Clarno Formation, Oregon, USA	Eoceno medio- tardío	Manchester, 1986
	Platananthus synandrus	Eocene Clarno Formation, Oregon, USA	Eoceno medio- tardío	Manchester, 1986
Buxaceae	Spanomera mauldiniensis	The West Brothers pit (Patapsco Formation, Potomac Group, Maryland, USA)	Albiano tardío	Drinnan et al., 1991
Trochodendraceae	Nordenskioldia borealis	The Upper Cretaceous and Paleogene of Asia, the Arctic and Western North America.	Paleoceno	Crane et al., 1991
	Archamamelis bilvalvis	Höganäs AB quarry at Åsen near Axeltorp, Scania, Sweden	Santoniano tardío - Campaniano temprano	Endress y Friis, 1991
Iteaceae	Divisestylus brevistamineus	The Old Crossman Clay Pit, Raritan Formation, New Jersey, USA	Turoniense tardío	Hermsen et al., 2003
Altingiaceae	Microaltingia apocarpela	The Old Crossman Clay Pit locality, South Amboy Fire Clay Member, Raritan Formation, New Jersey, USA	Turoniense Tardío	Zhou et al., 2001
Hamamelidaceae	Androdecidua endressi	The Allon locality, Buffalo Creek Member, Gaillard Formation, Georgia, USA	Campaniano temprano	Magallón et al., 2001
	Allonia decandra	The Allon locality, Buffalo Creek Member, Gaillard Formation, Georgia, USA	Campaniano temprano	Magallón et al., 1996
Cercidiphyllaceae	Joffrea speirsii	The Paskapoo Formation, Alberta, Canada	Paleoceno	Crane y Stockey, 1985
	Nyssidium articum	The Oldhaven Formation and London Clay Formation, southern England.	Paleoceno	Crane, 1984
Hydrangeaceae	Tylerianthus crossmanensis	The Old Crossman Clay Pit, Raritan Formation, New Jersey, USA	Turoniense Tardío	Gandolfo et al., 1998

Tabla 1S. Lista de fósiles incluidos en los diversos análisis de evidencia total.

Muestreo taxonómico			Códigos de ac	cceso a GenBank	
Orden	Familia	Especie	atpB	rbcL	matK
GRUPO EXTERNO					
Piperales	Piperaceae	Saururus chinensis	AY572281.1	AY572257.1	AF465302.1
Chlorantales	Chlorantaceae	Hedyosmum arborescens	AJ235491.1	L12649.2	DQ401339.1
Canellales	Canellaceae	Canella winterana	AJ235424.1	AJ131928.1	AF543731.1
Laurales	Calycanthaceae	Calycanthus floridus	AJ235422.1	L14291.1	AF543730.1
Magnoliales	Myristicaceae	Myristica fragrans	AF209636.1	AY298839.1	KT445278.1
Acorales	Acoraceae	Acorus calamus	AJ235381.2	FJ875016.1	AB040154.1
Ceratophyllales	Ceratophyllaceae	Ceratophyllum damersum	AJ235430.2	AB917052.1	AF543732.1
GRUPO INTERNO					
Ranunculales	Berberidaceae	Berberis pinnata			JQ172893.1
	Circaeasteraceae	Circaeaster agrestis	AF092116.1	AF093720.1	FJ626518.1
		Kingdonia uniflora	AF092115.1	AF093719.1	FJ626519.1
	Eupteleaceae	Euptelea polyandra	U86384.2	L12645.2	FJ626528.1
	Lardizabalaceae	Sinofranchetia chinensis	L37931.1	L37921.2	FJ626516.1
		Akebia trifoliata		AF335305.1	KF022387.1
		Lardizabala biternata	DQ401326.1	L37919.2	AY437809.1
	Menispermaceae	Menispermum candensis	AF093384.1	AF093726.4	KC494041.1
	Papaveraceae	Pteridophyllum racemosum	U86400.2	U86631.1	FJ626526.1
	Ranunculaceae	Coptis trifolia	AF093393.1	AB163771.1	AB695565.1
Proteales	Nelumbonaceae	Nelumbo nucifera	D89550.1	FJ626615.1	FJ626532.1
	Platanaceae	Platanus occidentalis	AF528858.1	AF081073.1	EU642711.1

Tabla 2S. Lista de especies vivientes con códigos de acceso a GenBank, utilizados en este estudio.

		Bellendena montana	JQ257242.1	DQ875821.1	JQ257173.1
		Agastachys odorata	AF060393.1	DQ875824.1	EU169607.1
	Sabiaceae	Sabia japonica		KP900649.1	AM396512.2
		Meliosma veitchiorum	AF209626.1	AF206793.1	FJ626530.1
Buxales	Buxaceae	Buxus sempervirens	AF092110.1	AF093717.1	AF186397.1
		Pachysandra terminalis	AF528854.1	KM360912.1	AF542581.2
		Sarcococca confusa	AF293859.1	KM360969.1	
Trochodendranles	Trochodendraceae	Trochodendron araliodes	AF093423.1	L01958.2	AF543751.1
		Tetracentron sinense	AF093422.1	L12668.2	AF274633.1
Gunnerales	Gunneraceae	Gunnera manicata	EU002162.1	L11186.2	EU002179.1
Dilleniales	Dilleneaceae	Dillenia philippinensis	AY788268.1	FJ860352.1	EF135602.1
Saxifragales	Altingiaceae	Liquidambar styraciflua	AF092104.1	AF119181.1	EU002182.1
	Hamamelidaceae	Disanthus cerdifolius	AF093378.1	AF060709.1	AF274613.1
		Hamamelis vernalis			AF013047.1
		Exbucklandia populnea	AF093379.1	AF060708.1	AF274615.1
		Corylopsis veitchiana		AB237040.1	
		Eustigma oblongifolium			AF013043.1
		Fortunearia sinensis	AM183391.1	AF081068.1	AF013044.1
		Sinowilsonia henryi	AM183392.1	AM183406.1	AF013056.1
		Distylium myricoides	AM183393.1	AM183408.1	GU576683.1
		Fothergilla major	AM183394.1	AM183407.1	AF013045.1
		Matudaea trinervia	AM183395.1	AM183409.1	AF013048.1
		Molinadendron sinaloense	AM183396.1	AM183410.1	
		Parrotia persica	AM183397.1	AM183411.1	AF013053.1
		Sycopsis sinensis	AM183398.1		AF013057.1

		Dicoryphe stipulacea			AF013040.1
		Noahdendron nicholasii			AF013051.1
		Ostrearia australiana	AM183389.1	AM183404.1	AF013052.1
		Trichocladus crinitus	AM183390.1	AF060711.1	AF013058.1
		Loropetalum chinense	AM183387.1	DQ352370.1	
		Maingaya malayana	AM183388.1	AM183403.1	AF025393.1
		Rhodoleia championii	AF274674.1	DQ352373.1	AF128833.1
	Daphniphyllaceae	Daphniphyllum oldhamii		KC737396.1	KC737244.1
	Cercidiphyllaceae	Cercidiphyllum japonicum	AF092112.1	L11673.1	
	Iteaceae	Itea ilicifolia	AF093383.1		
	Saxifragaceae	Bergenia crassifolia	AM234688.1	KM360666.1	
		Boykinia occidentalis		AM183413.1	L34118.1
		Heuchera sanguinea	AF093399.1	EU002280.1	EU002180.1
		Tiarella cordifolia	AM183399.1	HQ590301.1	HQ593467.1
Caryophyllales	Simmondsiaceae	Simmondsia chinensis	AF093401.1	AF093732.1	AF204863.1
	Plumbaginaceae	Plumbago auriculata	EU002166.1	EU002283.1	EU002187.1
Cornales	Hydrangeaceae	Hydrangea macrophylla	AJ235497.1	L11187.2	AB038178.1
		Philadelphus inodorus		KJ773735.1	JF308693.1
	Cornaceae	Cornus mas	AF528848.1	L11216.2	AY042573.1
		Alangium platanifolium	JF298829.1	JF308649.1	FJ644640.1
	Loasaceae	Mentzelia hispida			AF503304.1
		Loasa triphylla			AF503321.1
	Nyssaceae	Nyssa sylvatica	AJ235545.2	AF119178.1	GU266599.1
		Davidia involucrata	JF298835.1	HM100376.1	HM100306.1

Tabla 3S.	Especies	fósiles	utilizadas	en el	análisis de	e fecham	iento	convencio	nal	node
dating.										

FÓSIL	MRCA1	MRCA2	NODO CALIBRADO	EDAD DEL FÓSIL = <i>OFFSET</i>	10%	EDAD DEL FÓSIL +10%	LN DE LA EDAD DEL FÓSIL+10%
Kajanthus lusitanicus	Circaeaster agrestis	Akebia trifoliata	SG Lardizabalaceae	106.75	10.67	117.42	4.765
Hamatia elkneckensis	Platanus occidentalis	Agastachys odorata	CG Platanaceae	100.5	10.05	110.55	4.705
Nordenskioldia borealis	Trochodendron araloides	Tetracentron sinense	CG Trochodendrales	56.6	5.66	62.26	4.131
Spanomera mauldinensis	Buxus sempervirens	Gunneridae	SG Buxales	93.9	9.39	103.29	4.637
Tylerianthus crossmanensis	Dillenia philippinensis	Noahdendron nicholasii	CG Pentapetalae	89.8	8.98	98.78	4.592
Divisestylus brevistamineus	Nyssa sylvatica	Loasa triphylla	SG Hydrangeaceae	89.8	8.98	98.78	4.592
Nyssidium arcticum	Cercidiphyllum japonicum	Daphniphyllum himalayense	CG Cercidiphyllaceae	56	5.6	61.6	4.120
Androdecidua endressii	Maingaya malayana	Loropetalum chinense	CG Loropetalinae	83.6	8.36	91.96	4.521
Archamamelis bivalvis	Hamamelis vernalis	Sycoptis sinensis	CG Hamamelis	77.85	7.785	85.63	4.450

Tabla 4S. Valores de probabilidad obtenidos con el muestreo que incluye representantes fósiles de la reconstrucción de estados ancestrales para el carácter patrón merístico con el método de mapeo estocástico. 0 dímero, 1 trímero, 2 tetrámero, 3 pentámero, 4 no fijo.

Estados	Eudicotyledoneae	Ranunculales	Proteales	Sabiaceae	Trochodendrales	Buxales	Gunneridae	Pentapetalae
0	0	0	0	0	0.004	0.072	0	0
0&1	0	0	0.002	0.002	0.024	0.838	0.004	0
0&2	0	0.002	0.008	0	0	0	0.002	0
1	0.716	0.87	0.002	0.002	0.014	0	0.004	0
2		0	0.024	0	0	0.002	0	0
2&3	0.002	0	0	0	0	0.002	0	0
3	0.282	0.126	0.964	0.994	0.958	0.086	0.99	1

4	0	0.002	0	0.002	0	0	0	0

Tabla 5S. Valores de probabilidad obtenidos con el muestreo que incluye sólo representantes vivientes de la reconstrucción de estados ancestrales para el carácter patrón merístico con el método de mapeo estocástico. O dímero, 1 trímero, 2 tetrámero, 3 pentámero, 4 no fijo.

Estados	Eudicotyledoneae	Ranunculales	Proteales	Sabiaceae	Trochodendrales	Buxales	Gunneridae	Pentapetalae
0	0.022	0.018	0.026	0.034	0.148	0.7	0.098	0.008
0&1	0	0.004	0.01	0.006	0.01	0.112	0.006	0
0&2	0.038	0.038	0.672	0.014	0.028	0.014	0.008	0.006
1	0.662	0.704	0.044	0.022	0.108	0.03	0.024	0.002
2	0.004	0.006	0.008	0.006	0.004	0.02	0	0
2&3	0.008	0.008	0.014	0.008	0.004	0.016	0.008	0.004
3	0.08	0.054	0.064	0.832	0.402	0.06	0.46	0.512
4	0.186	0.168	0.162	0.078	0.296	0.048	0.396	0.468

Tabla 6S. Valores de probabilidad obtenidos con el muestreo que incluye representantes fósiles de la reconstrucción de estados ancestrales para el carácter diferenciación del perianto con el método de mapeo estocástico. 0 indiferenciado,1 diferenciado.

Estados	Eudicotyledoneae	Ranunculales	Proteales	Sabiaceae	Trochodendrales	Buxales	Gunneridae	Pentapetalae
0	0.322	0.088	0.888	0.162	0.388	0.96	0.124	0.058
1	0.678	0.912	0.112	0.838	0.612	0.04	0.876	0.942

Tabla 7S. Valores de probabilidad obtenidos con el muestreo que incluye sólo representantes vivientes de la reconstrucción de estados ancestrales para el carácter diferenciación del perianto con el método de mapeo estocástico. 0 indiferenciado,1 diferenciado.

Estados	Eudicotyledoneae	Ranunculales	Proteales	Sabiaceae	Trochodendrales	Buxales	Gunneridae	Pentapetalae
0	0.328	0.292	0.618	0.196	0.31	0.804	0.146	0.136

1	0.672	0.708	0.382	0.804	0.69	0.196	0.854	0.864
---	-------	-------	-------	-------	------	-------	-------	-------

Tabla 8S. Valores de probabilidad obtenidos con el muestreo que incluye representantes fósiles de la reconstrucción de estados ancestrales para el carácter filotaxia floral con el método de mapeo estocástico. 0 verticilado 1 helicoidal, 2 irregular.

Estados	Eudicotyledoneae	Ranunculales	Proteales	Sabiaceae	Trochodendrales	Buxales	Gunneridae	Pentapetalae
0	1	1	0.998	1	0.988	1	1	1
1	0	0	0	0	0.012	0	0	0
2	0	0	0.002	0	0	0	0	0

Tabla 9S. Valores de probabilidad obtenidos con el muestreo que incluye sólo representantes vivientes de la reconstrucción de estados ancestrales para el carácter filotaxia floral con el método de mapeo estocástico. 0 verticilado 1 helicoidal, 2 irregular.

Estados	Eudicotyledoneae	Ranunculales	Proteales	Sabiaceae	Trochodendrales	Buxales	Gunneridae	Pentapetalae
0	1	1	1	1	1	1	1	1
1	0	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabla 10S. Valores de probabilidad obtenidos con el muestreo que incluye representantes fósiles de la reconstrucción de estados ancestrales para el carácter patrón merístico con el método de máxima verosimilitud. O dímero 1 trímero, 2 tetrámero, 3 pentámero, 4 no fijo.

Estados	Eudicotyledoneae	Ranunculales	Proteales	Sabiaceae	Trochodendrales	Buxales	Gunneridae	Pentapetalae
0	1.67E-19	4.44E-11	1.07E-10	9.20E-09	0.51374348	9.79E- 01	2.47E-08	1.60E-16
1	1.00E+00	1.00E+00	1.26E-02	3.16E-03	1.97E-04	1.71E- 04	7.98E-06	1.29E-07
2	3.67E-12	3.71E-10	6.47E-05	4.44E-03	0.000791914	8.24E- 09	2.66E-07	3.26E-08

3	2.90E-08	2.19E-08	9.87E-01	9.9E-01	4.85E-01	2.06E- 02	1.00E+00	1.00E+00
4	2.15E-12	1.58E-09	8.35E-06	2.26E-03	3.68E-04	3.06E- 11	1.89E-09	3.48E-11

Tabla 11S. Valores de probabilidad obtenidos con el muestreo que incluye sólo representantes vivientes de la reconstrucción de estados ancestrales para el carácter patrón merístico con el método de máxima verosimilitud. 0 dímero 1 trímero, 2 tetrámero, 3 pentámero, 4 no fijo.

Estados	Eudicotyledoneae	Ranunculales	Proteales	Sabiaceae	Trochodendrales	Buxales	Gunneridae	Pentapetalae
0	0.13587961	0.09918705	2.58E-01	0.11343393	0.6209581	0.74154871	0.193576381	0.015110771
1	0.6562517	0.75229262	3.31E-01	0.11075659	0.09457873	0.1290204	0.051771917	0.004106185
2	0.01225466	0.01378931	5.19E-02	0.03981459	0.04271526	0.01507909	0.003967994	0.001423142
3	0.13756099	0.07532509	2.58E-01	0.67708423	0.17799989	0.08795285	0.646411777	0.845367585
4	0.05805304	0.05940592	0.10049997	0.05891067	0.06374803	0.02639895	0.10427193	0.133992316

Tabla 12S. Valores de probabilidad obtenidos con el muestreo que incluye representantes fósiles de la reconstrucción de estados ancestrales para el carácter diferenciación del perianto con el método de máxima verosimilitud. 0 indiferenciado,1 diferenciado.

Estados	Eudicotyledoneae	Ranunculales	Proteales	Sabiaceae	Trochodendrales	Buxales	Gunneridae	Pentapetalae
0	0.3392	0.0266	0.81447	0.2152	0.6211	0.95583	0.115	0.04791
1	0.6607	0.97333	0.1855	0.7847	0.3788	0.04416	0.8849	0.95208

Tabla 13S. Valores de probabilidad obtenidos con el muestreo que incluye sólo representantes vivientes de la reconstrucción de estados ancestrales para el carácter diferenciación del perianto con el método de máxima verosimilitud. 0 indiferenciado,1 diferenciado.

Estados	Eudicotyledoneae	Ranunculales	Proteales	Sabiaceae	Trochodendrales	Buxales	Gunneridae	Pentapetalae
0	0.3363912	0.2727088	0.5161258	0.1765101	0.6756167	0.8307192	0.05711749	0.009580062
1	0.6636088	0.7272912	0.4838742	0.8234899	0.3243833	0.1692808	0.94288251	0.990419938

Tabla 14S. Valores de probabilidad obtenidos con el muestreo que incluye representantes fósiles de la reconstrucción de estados ancestrales para el carácter filotaxia floral con el método de máxima verosimilitud. 0 verticilado,1 helicoidal, 2 irregular.

Estados	Eudicotyledoneae	Ranunculales	Proteales	Sabiaceae	Trochodendrales	Buxales	Gunneridae	Pentapetalae
0	9.99E-01	9.98E-01	9.99E- 01	0.99520158	0.960773529	0.998528688	1.00E+00	1.00E+00
1	5.35E-04	2.03E-03	4.84E- 05	0.002399488	0.036540332	0.000998873	8.03E-07	4.36E-08
2	1.74E-06	1.57E-05	4.76E- 04	2.40E-03	0.002686139	0.00047244	7.40E-07	3.24E-08

Tabla 15S. Valores de probabilidad obtenidos con el muestreo que incluye sólo representantes vivientes de la reconstrucción de estados ancestrales para el carácter filotaxia floral con el método de máxima verosimilitud. 0 verticilado,1 helicoidal, 2 irregular.

Estados	Eudicotyledoneae	Ranunculales	Proteales	Sabiaceae	Trochodendrales	Buxales	Gunneridae	Pentapetalae
0	1.00E+00	1.00E+00	0.997637278	0.996471522	0.953153947	0.998219414	1.00E+00	1.00E+00
1	1.00E-05	8.55E-06	0.000179201	0.001764258	0.045248473	0.001646315	4.98E-07	3.16E-08
2	1.13E-06	1.44E-06	0.002183521	0.001764219	0.001597579	0.000134271	4.65E-07	2.05E-08

Máxima verosimilitud: taxa vivientes

Patrón merístico



Figura 2S. Reconstrucción de estados ancestrales para el carácter patrón merístico, con el método de máxima verosimilitud usando taxa vivientes. Los gráficos de pie en los nodos representan valores de probabilidad de determinado estado ancestral.



Figura 3S. Reconstrucción de estados ancestrales para el carácter diferenciación del perianto con el método de máxima verosimilitud usando taxa vivientes. Los gráficos de pie en los nodos representan valores de probabilidad de determinado estado ancestral.

Máxima verosimilitud: taxa fósiles y vivientes



Figura 4S. Reconstrucción de estados ancestrales para el carácter diferenciación del perianto con el método de máxima verosimilitud usando taxa vivientes y fósiles. Los gráficos de pie en los nodos representan valores de probabilidad de determinado estado ancestral.



Figura 5S. Reconstrucción de estados ancestrales para el carácter diferenciación del perianto con el método de mapeo estocástico usando taxa vivientes. Los gráficos de pie en los nodos representan valores de probabilidad de determinado estado ancestral.



Máxima verosilimitud: taxa fósiles y vivientes

Figura 6S. Reconstrucción de estados ancestrales para el carácter filotaxia floral con el método de máxima verosimilitud usando taxa vivientes y fósiles. Los gráficos de pie en los nodos representan valores de probabilidad de determinado estado ancestral.

Máxima verosimilitud: taxa vivientes



Figura 7S. Reconstrucción de estados ancestrales para el carácter filotaxia floral con el método de máxima verosimilitud usando taxa vivientes. Los gráficos de pie en los nodos representan valores de probabilidad de determinado estado ancestral.

Mapeo estocástico: taxa vivientes



Figura 8S. Reconstrucción de estados ancestrales para el carácter filotaxia floral con el método de mapeo estocástico usando taxa vivientes. Los gráficos de pie en los nodos representan valores de probabilidad de determinado estado ancestral.

Lista de abreviaturas utilizadas en esta tesis:

Eudicotiledóneas tempranamente divergentes - ETD Node Dating – ND Fossilized Birth Death Process – FBD Total-evidence Fossilized Birth Death Process – TE-FBD Máxima Verosimilitud – ML Inferencia Bayesiana – IB Verosimilitud marginal – VM Probabilidad posterior – PP Criterio de información de Akaike - AIC Ancestro común más reciente - MCRA Mapeo estocástico – SM Highest Posterior Density – HDP Equal rates - ER All rates different – ARD Reconstrucción de estados ancestrales - ASR