

00377  
19



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

## INSTITUTO DE GEOLOGÍA

### BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA (TERCIARIO) DE ANACARDIACEAE CON BASE EN ARQUITECTURA FOLIAR

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(SISTEMÁTICA)

P R E S E N T A

Biól. Marcela Martínez Millán



COORDINACIÓN

DIRECTOR DE TESIS: Dr. Sergio R. S. Cevallos Ferriz

MÉXICO, D.F.

Julio, 2003

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
COORDINACIÓN


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

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 19 de mayo de 2003, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Sistemática) del alumno(a) **Martínez Millán Marcela**, con número de cuenta 95503561, con la tesis titulada: "**Biogeografía histórica (terciario) de Anacardiaceae con base en arquitectura foliar.**", bajo la dirección del(a) **Dr. Sergio Rafael Cevallos Ferriz**.

Presidente:	Dr. Sergio Rafael Cevallos Ferriz
Vocal:	Dra. Susana Aurora Magallón Puebla
Secretario:	Dra. Teresa Terrazas Salgado
Suplente:	Dr. Juan José Morrone Lupi
Suplente:	M. en C. Francisco González Medrano

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 18 de junio de 2003.

  
Dra. Tía María Pérez Ortiz  
Coordinadora del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

2

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo se realizó gracias al apoyo económico proporcionado a la alumna por parte de CONACYT (#158336) de Septiembre de 2000 a Agosto de 2002 y por DGEP, de Septiembre de 2001 a Julio de 2002. El presente trabajo forma parte de los proyectos 1005PT de CONACYT e IN207294 e IN205597 de DGAPA-UNAM dirigidos por el Dr. Sergio R. S. Cevallos Ferriz.

Quisiera extender un agradecimiento al Dr. Sergio R. S. Cevallos Ferriz, director y asesor principal de esta tesis y de mis estudios de maestría. A los miembros del Comité Tutorial, Dra. Teresa Terrazas Salgado y M. en C. Francisco González Medrano por su guía durante la realización de mis estudios de maestría.

A los revisores de este trabajo, Dr. Sergio R. S. Cevallos Ferriz, Dra. Teresa Terrazas Salgado, M. en C. Francisco González Medrano, Dra. Susana Magallón Puebla y Dr. Juan José Morrone Lupi por sus comentarios.

Al Sr. Antonio Altamira por su ayuda con el material fotográfico. A Israel Martínez Cabrera por su ayuda con la técnica de aclarado de las hojas. Al M. en C. Enrique González Torres por su ayuda y discusiones acerca de la Geología de México.

A la Dra. Alejandra Gandolfo por sus comentarios y sugerencias al manuscrito.

A mis compañeros del Laboratorio de Paleobotánica del Instituto de Geología, UNAM y del Posgrado en Ciencias Biológicas. A mis compañeros del LH Bailey Hortorium y del Laboratorio de Paleobotánica de Cornell.

Por último, mi mayor agradecimiento es para mi familia y amigos que siempre han estado ahí para apoyarme... simplemente no hay palabras para expresar mi agradecimiento hacia ellos.



## ÍNDICE

Resumen.....	1
Introducción.....	2
Anacardiaceae.....	2
Características de la familia.....	2
Taxonomía.....	2
La familia Anacardiaceae en México.....	6
Escenario geológico en el Cretácico-Cenoicoico.....	8
Ruptura de Pangea.....	8
Laurasia.....	9
Gondwana.....	10
Conexiones entre Norte y Sudamérica.....	10
México.....	11
Condiciones climáticas en el Cretácico-Cenoicoico.....	12
La vegetación en el Cretácico-Cenoicoico.....	13
Biogeografía.....	15
Hipótesis.....	18
Objetivo.....	18
Metodología.....	19
Aclarado de hojas.....	19
Ejemplares.....	20
Caracteres.....	23
Caracteres con estados de carácter modificados.....	28
Caracteres nuevos.....	31
Análisis filogenético.....	36
Análisis biogeográfico.....	38
Análisis de Parsimonia de Brooks.....	40
Análisis de Areas Ancestrales de Bremer.....	40
Resultados.....	41
Arquitectura foliar de Anacardiaceae.....	41
Análisis filogenético.....	118
Análisis biogeográfico.....	127
Análisis de Parsimonia de Brooks.....	127
Análisis de Areas Ancestrales de Bremer.....	131
Discusión.....	135
La familia Anacardiaceae.....	135
Anacardiaceae y Burseraceae.....	135
Las tribus dentro de la familia.....	136
Biogeografía de Anacardiaceae.....	147
Area ancestral de la familia.....	147
Grupos basales.....	148
Los dos grandes clados.....	150
Las relaciones del cladograma de áreas.....	152
El clado mexicano.....	155
Conclusión.....	158
Literatura citada.....	159
Apéndice A.....	166
Apéndice B.....	170
Apéndice C.....	173
Apéndice D.....	174

## DESCRIPCIONES

1) <i>Actinocheita</i> F. A. Barkley.....	41
2) <i>Amphipterygium</i> Schiede ex Standl.....	42
3) <i>Anacardium</i> L.....	43
4) <i>Antrocaryon</i> Pierre.....	44
5) <i>Astronium</i> Jacq.....	45
6) <i>Blepharocarya</i> F. Muell.....	46
7) <i>Bonetiella</i> Rzed.....	47
8) <i>Bouea</i> Meisn.....	47
9) <i>Buchanania</i> Spreng.....	48
10) <i>Campnosperma</i> Thwaites.....	50
11) <i>Cardenasiodendron</i> F. A. Barkley.....	50
12) <i>Choerospondias</i> B. L. Burt & A. W. Hill.....	51
13) <i>Comocladia</i> P. Browne.....	52
14) <i>Cotinus</i> Mill.....	54
15) <i>Cyrtocarpa</i> Kunth.....	55
16) <i>Dracontomelon</i> Blume.....	55
17) <i>Euroschinus</i> Hook. f.....	56
18) <i>Gluta</i> L.....	57
19) <i>Haplorhus</i> Engl.....	58
20) <i>Harpephyllum</i> Bernh. ex Krauss.....	58
21) <i>Koordersiodendron</i> Engl.....	59
22) <i>Lansea</i> A. Rich.....	60
23) <i>Laurophyllum</i> Thunb.....	60
24) <i>Lithraea</i> Miers ex Hook. & Arn.....	61
25) <i>Loxopterygium</i> Hook. f.....	62
26) <i>Loxostylis</i> A. Spreng. ex Rchb.....	63
27) <i>Malosma</i> Engl.....	64
28) <i>Mangifera</i> L.....	65
29) <i>Mauria</i> Kunth.....	66
30) <i>Melanochyla</i> Hook. f.....	67
31) <i>Metopium</i> P. Browne.....	68
32) <i>Mosquitoxylum</i> Krug & Urb.....	68
33) <i>Myracrodruon</i> Allemão.....	69
34) <i>Nothopegia</i> Blume.....	70
35) <i>Ochoteranaea</i> F. A. Barkley.....	70
36) <i>Operculicarya</i> H. Perrier.....	71
37) <i>Ozoroa</i> Delile.....	72
38) <i>Pachycormus</i> Coville ex Standl.....	72
39) <i>Parishia</i> Hook. f.....	73
40) <i>Pegia</i> Colebr.....	74
41) <i>Pentaspadon</i> Hook. f.....	75
42) <i>Pistacia</i> L.....	76
43) <i>Pleiogynium</i> Engl.....	77
44) <i>Poupartia</i> Comm. ex Juss.....	77
45) <i>Protorhus</i> Engl.....	78
46) <i>Pseudosmodingium</i> Engl.....	79
47) <i>Pseudospondias</i> Engl.....	80
48) <i>Rhodosphaera</i> Engl.....	81
49) <i>Rhus</i> L.....	82

FALTA DE ORIGEN  
TESIS CON

50) <i>Schinopsis</i> Engl.....	83
51) <i>Schinus</i> L.....	84
52) <i>Sclerocarya</i> Hochst.....	86
53) <i>Semecarpus</i> L. f.....	87
54) <i>Smodingium</i> E. Mey. ex Sond.....	88
55) <i>Sorindeia</i> Thouars.....	89
56) <i>Spondias</i> L.....	89
57) <i>Swintonia</i> Griff.....	91
58) <i>Tapirira</i> Aubl.....	92
59) <i>Thyrsodium</i> Salzm. ex Benth.....	92
60) <i>Toxicodendron</i> Mill.....	93
61) <i>Trichoscypha</i> Hook. f.....	94

### LÁMINAS

Lámina 1. <i>Actinocheita</i> , <i>Amphipterygium</i> y <i>Anacardium</i> .....	95
Lámina 2. <i>Antrocaryon</i> y <i>Astronium</i> .....	96
Lámina 3. <i>Blepharocarya</i> , <i>Bonetiella</i> y <i>Bouea</i> .....	97
Lámina 4. <i>Buchanania</i> , <i>Camptosperma</i> y <i>Cardenasiodendron</i> .....	98
Lámina 5. <i>Choerospondias</i> y <i>Comocladia</i> .....	99
Lámina 6. <i>Cotinus</i> , <i>Cyrtocarpa</i> y <i>Dracontomelon</i> .....	100
Lámina 7. <i>Euroschinus</i> , <i>Gluta</i> , <i>Haplorhus</i> y <i>Harpephyllum</i> .....	101
Lámina 8. <i>Koordersiodendron</i> , <i>Lansea</i> y <i>Laurophyllum</i> .....	102
Lámina 9. <i>Lithraea</i> y <i>Loxopterygium</i> .....	103
Lámina 10. <i>Loxostylis</i> , <i>Malosma</i> y <i>Mangifera</i> .....	104
Lámina 11. <i>Mauria</i> , <i>Melanochyla</i> y <i>Metopium</i> .....	105
Lámina 12. <i>Mosquitoxylum</i> , <i>Myracrodruon</i> y <i>Nothopegia</i> .....	106
Lámina 13. <i>Ochoterena</i> , <i>Operculicarya</i> y <i>Ozoroa</i> .....	107
Lámina 14. <i>Pachycormus</i> , <i>Parishia</i> y <i>Pegia</i> .....	108
Lámina 15. <i>Pentaspadon</i> y <i>Pistacia</i> .....	109
Lámina 16. <i>Pleiogynium</i> , <i>Poupartia</i> y <i>Protorhus</i> .....	110
Lámina 17. <i>Pseudosmodingium</i> y <i>Pseudospondias</i> .....	111
Lámina 18. <i>Rhodosphaera</i> y <i>Rhus</i> .....	112
Lámina 19. <i>Schinopsis</i> y <i>Schinus</i> .....	113
Lámina 20. <i>Sclerocarya</i> , <i>Semecarpus</i> y <i>Smodingium</i> .....	114
Lámina 21. <i>Sorindeia</i> y <i>Spondias</i> .....	115
Lámina 22. <i>Swintonia</i> y <i>Tapirira</i> .....	116
Lámina 23. <i>Thyrsodium</i> , <i>Toxicodendron</i> y <i>Trichoscypha</i> .....	117

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## RESUMEN

La familia Anacardiaceae se distribuye principalmente en zonas tropicales de todo el mundo, aunque también está representada en las zonas templadas. Es una familia moderadamente grande, que incluye unas 600 especies en 72 géneros. La familia tiene un registro fósil amplio que se remonta por lo menos al Maastrichtiano (Cretácico superior), lo cual hace posible el estudio de su historia biogeográfica. Desafortunadamente, la clasificación a nivel infrafamiliar en uso actualmente ha probado no ser natural y hasta la fecha no se han propuesto hipótesis de relaciones filogenéticas entre los géneros de manera formal. En el presente trabajo se realiza la descripción de la arquitectura foliar de 61 géneros de la familia, con el fin de llevar a cabo un análisis filogenético. Las hojas de 102 especies de Anacardiaceae y 10 de Burseraceae (grupo externo) fueron aclaradas para después ser observadas y descritas con el fin de poder construir la matriz de datos. La matriz de datos de arquitectura foliar se combinó con una matriz de datos de anatomía de la madera preexistente con el fin de contar con mayor evidencia para el análisis filogenético. Del cladograma resultante del análisis filogenético, se concluye que la clasificación infrafamiliar utilizada actualmente no está sustentada por los datos y que en lugar de las 5 tribus que se manejan, la familia está formada por dos linajes principales con algunos grupos basales. El cladograma resultante del análisis filogenético sirvió de base para dos análisis biogeográficos; el Análisis de Parsimonia de Brooks y el Análisis de Áreas Ancestrales de Bremer. Los resultados de los dos análisis biogeográficos coinciden en que la familia no tendría el origen gondwánico que se le ha adjudicado, sino que más bien su origen sería laurásico y que muy probablemente, la familia se diversificó y distribuyó por todos los continentes muy temprano, durante el Cretácico. Los cambios geológicos y climáticos del Terciario temprano más que tardío serían responsables de los patrones de distribución que se observan hoy. Es particularmente interesante el caso de un clado dentro de la familia que incluye 6 géneros; dos de ellos, *Bonetiella* y *Pseudosmodingium* son endémicos de México, *Comocladia* vive en México y las Antillas, *Haplorhus* que es endémico de Perú, *Schinopsis* un género sudamericano y *Pistacia* que es cosmopolita forman este clado. De los 6 géneros, 4 tienen registro fósil en el Oligoceno de México; lo que indica la antigüedad de la familia en el territorio mexicano; la historia biogeográfica de este clado también indica que México fue muy probablemente parte del área ancestral del clado, además de ser también parte del área ancestral de un clado que incluye 32 géneros de la familia.

## INTRODUCCIÓN

### ANACARDIACEAE

- *Características de la familia*

La familia Anacardiaceae Lindl. es moderadamente grande, incluye unas 600 especies que se encuentran principalmente en zonas tropicales de todo el mundo; aunque también hay algunos representantes en zonas templadas, éstos pertenecen solo a unos cuantos géneros (i.e. *Rhus*, *Toxicodendron*, *Cotinus*). Los ambientes donde se pueden encontrar son variados, desde las comunidades climax de las selvas altas perennifolias y las selvas bajas caducifolias hasta los ambientes perturbados donde funcionan como colonizadoras tempranas o las zonas costeras tipo manglar así como también en zonas xerófilas. Los miembros de esta familia son conocidos por producir reacciones alérgicas al contacto debido a la presencia de compuestos fenólicos en la resina (Judd et al., 2002), esta característica es el origen de algunos nombres comunes como son entre otros, “poison oak” (encino venenoso), “poison ivy” (hiedra venenosa), “poison sumac” (zumaque venenoso), teclate que quema, hincha huevos y mala mujer. Otros miembros de la familia son importantes económicamente debido a que sus frutos son comestibles y, por tanto, son cultivadas prácticamente en todo el mundo, tal es el caso del mango (*Mangifera indica*), el pistache (*Pistacia vera*) y el anacardo o nuez marañón (*Anacardium occidentale*).

El hábito predominante en la familia es el arbóreo, seguido del arbustivo y las lianas, muy pocos representantes son herbáceos. Una característica considerada típica de la familia es la presencia de canales resiníferos en la corteza cuya resina es clara pero al contacto con el aire se ennegrece (Ding Hou, 1978; Judd et al., 2002). Las flores son usualmente muy pequeñas, actinomorfas pentámeras y unisexuales, comunmente se encuentran en inflorescencias determinadas complejas o cimosas; tanto los sépalos como los pétalos tienden a estar separados aunque pueden encontrarse ligeramente conados, los estambres suelen ser de 5 a 10 y generalmente están libres, el ovario es súpero y se compone de 3 carpelos conados (ocasionalmente 5), típicamente solo un carpelo es fértil e incluye un solo óvulo apótropro con placentación apical, el fruto es típicamente una drupa dispersada por animales (mamíferos y aves) aunque algunos géneros utilizan la dispersión por viento (Cronquist, 1981; Judd et al., 2002).

- *Taxonomía*

Tanto los sistemas de clasificación tradicionales más utilizados (Cronquist, 1981, 1988; Thorne, 1992), como el más reciente sistema de clasificación del APG (1998), sitúan a la familia Anacardiaceae en el mismo orden que las familias Burseraceae, Sapindaceae, Meliaceae, Rutaceae y Simaroubaceae, el orden Sapindales (Rutales de Thorne, 1992). Una de las diferencias más importantes entre los tres sistemas de clasificación desde el punto de vista de las anacardiáceas es la inclusión de la familia Julianiaceae como parte de Anacardiaceae o su reconocimiento como una familia por sí sola, en este respecto, el sistema de Thorne (1992) y el sistema del APG (1998) coinciden en incluir Julianiaceae en Anacardiaceae, mientras que Cronquist (1981, 1988) reconoce la existencia de la familia Julianiaceae (Tabla 1).

Tabla 1. Posición taxonómica de la familia Anacardiaceae según tres diferentes esquemas de clasificación.

Cronquist, 1981, 1988	Thorne, 1992	APG, 1998
Magnoliophyta	Angiospermae	Angiospermas
Magnoliopsida	Dicotyledonae	Eudicotiledóneas
Rosidae	Rutanae	"Core" eudicotiledóneas
Sapindales	Rutales	Rosidas
Anacardiaceae	Anacardiaceae	Eurosidas II
Julianiaceae		Sapindales
		Anacardiaceae

Los límites de la familia Anacardiaceae han sido difíciles de establecer, por ejemplo, antiguamente se solía incluir a los miembros de Anacardiaceae junto con los miembros de Burseraceae en una sola familia, Terebinthaceae (Kryn, 1952; Terrazas, 1994). Otros autores dieron a algunos géneros de Anacardiaceae, la categoría de familia, segregándolos así de Anacardiaceae (i.e. *Pistacia*, *Blepharocarya*), aun en la actualidad, el problema persiste cuando se trata de las familias Juliaceae y Podoaceae. Esta diferente concepción de la familia ha dado como resultado la existencia de varios sinónimos para la familia (Tabla 2).

Tabla 2. Sinónimos de la familia Anacardiaceae en orden cronológico de publicación. Tomado de Reveal, 1998.

<i>Pistaciaceae</i>	Adans., Fam. Pl. 2: 332. Jul-Aug 1763.
<i>Terebinthaceae</i>	Durande, Notions Elém. Bot.: 292. 1782, <i>nom. illeg.</i>
<i>Cassuviaceae</i>	Juss. ex R. Br. in J.H. Tuckey, Narr. Exped. Zaire: 431. 5 Mar 1818, <i>nom. illeg.</i>
<i>Comocladaceae</i>	Martinov, Tekhno-Bot. Slovar: 144. 1820.
<i>Spondiadaceae</i>	Martinov, Tekhno-Bot. Slovar: 594. 1820.
<i>Rhoaceae</i>	Spreng. ex Sadler, Fl. Comit. Pest. 1: 135. 1826.
<i>Anacardiaceae</i>	Lindl., Intr. Nat. Syst. Bot.: 127. Sep 1830, <i>nom. cons.</i>
<i>Vernicaceae</i>	Link, Handbuch 2: 123. Jan-Aug 1831.
<i>Schinaceae</i>	Raf., Fl. Tellur. 3: 55. Nov-Dec 1837.
<i>Sumachiaceae</i>	(DC.) Perleb, Clav. Class.: 31. 1838, <i>nom. illeg.</i>
<i>Podoaceae</i>	Baill. ex Franch., Pl. Delav.: 145. Mai 1889.
<i>Julianiaceae</i>	Hemsl., J. Bot. 44: 379. Oct 1906, <i>nom. cons.</i>
<i>Blepharocaryaceae</i>	Airy Shaw, Kew Bull. 18: 254. 8 Dec 1964.

A nivel infrafamiliar, la familia ha sido tradicionalmente dividida en 5 tribus, siguiendo la propuesta de Engler (1883, 1896). Las primeras 4 tribus, tal como las nombró Engler en 1883 son Mangifereae, Spondiaceae, Rhoideae y Semecarpeae; en 1896, agregó la quinta tribu, Dobineae para incluir dos géneros que a veces son segregados como la familia Podoaceae. En 1973, Airy Shaw en el Diccionario de Willi (8ª edición) renombra las 5 tribus para dar el esquema que se había seguido utilizando hasta fechas recientes (Tabla 3). Los estudios más recientes indican que este esquema de 5 tribus es artificial y al parecer la familia esta compuesta de dos linajes principales que divergen muy temprano en la historia de la familia con algunos géneros por fuera de estos dos grupos (Heimsch, 1942; Terrazas, 1994; Pell & Urbatsch, 2000, 2001), sin embargo, los géneros que forman los dos linajes no siempre se conservan de un cladograma a otro.

Tabla 3. Las tribus de Anacardiaceae según diferentes autores. A pesar de que esta demostrado que la clasificación de Engler es artificial, no se ha propuesto formalmente otro sistema de clasificación a nivel infrafamiliar.

Engler, 1883, 1896	Airy Shaw, 1973	Terrazas 1994
Mangifereae	Anacardiaceae	Anacardioidaeae
Spondieae	Spondiadeae	Spondioidaeae
Rhoideae	Rhoeae	Anacardioidaeae
Semecarpeae	Semecarpeae	Anacardioidaeae
Dobineae	Dobineae	Anacardioidaeae

Muchos son los géneros que se han descrito para la familia, aproximadamente 110, sin embargo, una gran cantidad de ellos cae en sinonimia. La lista de géneros aceptada por los Jardines Botánicos Reales de KEW (Tabla 4; Brummitt, 1992) indica que la familia consta de 68 géneros, esta lista incluye en Anacardiaceae los dos géneros que ocasionalmente son tratados como Julianiaceae, *Amphipterygium* y *Orthopterygium*, pero descarta los géneros de Podoaceae, *Dobinea* y *Campylopetalum* a pesar de la evidencia que indica que son parte de Anacardiaceae (Ding Hou, 1978; Terrazas, 1994), a su vez sinonimiza dos géneros que han sido segregados de *Rhus*; *Malosma* y *Toxicodendron*. *Malosma* consta de una sola especie de distribución restringida, *Toxicodendron* es un género con amplia distribución en las zonas templadas y tropicales tanto del Nuevo como del Viejo mundo, las diferencias entre *Rhus* y *Toxicodendron* se relacionan al tipo de fruto y a las resinas (*Rhus* no causa reacción alérgica mientras que *Toxicodendron* sí lo hace) y son lo suficientemente distintivas como para considerarlos géneros independientes (Judd et al. 1999, 2002). Un caso similar ocurre con *Myracrodruon* que ocasionalmente se incluye en *Astronium*, sin embargo, los caracteres atómicos de la madera apoyan el reconocimiento de los dos géneros (Terrazas, 1994, 1999). Por otro lado, existe el reporte del género *Euleria*, sin embargo, el material tipo no es fértil y el género nunca se ha vuelto a coleccionar, por lo tanto, se excluye de la familia ya que no es posible demostrar la existencia de dicho género (Terrazas, com. pers., 2001). La inclusión/exclusión de estos géneros amplía la lista de géneros pertenecientes a Anacardiaceae a 72.

En la actualidad se están llevando a cabo estudios sobre las relaciones filogenéticas del orden, la familia y de los diferentes géneros que forman a la familia (Pell & Urbatsch, 2000, 2001; Randrianasolo, com. pers., 2002). Los resultados hasta ahora indican que la familia es muy probablemente monofilética y que su grupo hermano es la familia Burseraceae (Terrazas, 1994; Gadek et al., 1996; Pell & Urbatsch, 2000, 2001; Soltis et al., 2000). Sin embargo, es necesario refinar estos estudios ya que ocasionalmente algunos miembros de las dos familias se mezclan, pero en cuanto a características generales, ambas familias están bien diferenciadas.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

Tabla 4. Relación de géneros descritos como pertenecientes a la familia Anacardiaceae. Los nombres en negritas indican los géneros actualmente reconocidos por los Jardines Botánicos Reales de KEW, los demás son sinónimos de dichos géneros. Los géneros *Dobinea* y *Campylopetalum* no se encuentran en esta lista debido a que los Jardines Botánicos Reales de KEW reconocen la existencia de la familia Podocarpaceae, pero en el presente estudio se consideran parte de Anacardiaceae. \*Géneros que esta lista marca como sinónimos pero que han sido reconocidos como válidos y en el presente trabajo son considerados válidos. Modificado de Brummitt, 1992.

<i>Actinocheita</i> F.A.Barkley	<i>Lithraea</i> Miers ex Hook. & Arn.
<i>Allospodias</i> (Picrre) Stapf = <i>Spondias</i> L.	<i>Loxopterygium</i> Hook.f.
<i>Amphipterygium</i> Schiede ex Standl.	<i>Loxostylis</i> A.Spreng. ex Rehb.
<i>Anacardium</i> L.	* <i>Malosma</i> (Nutt.) Raf. = <i>Rhus</i> L.
<i>Anaphrenium</i> E.Mey. ex Endl. = <i>Heeria</i> Meisn.	<i>Mangifera</i> L.
<i>Anauxanopetalum</i> Teijsm. & Binn. = <i>Swintonia</i> Griff.	<i>Mauria</i> Kunth
<i>Androtium</i> Stapf	<i>Melanochyla</i> Hook.f.
<i>Antrocaryon</i> Pierre	<i>Melanococca</i> Blume = <i>Rhus</i> L.
<i>Apterokarpus</i> Rizzini = <i>Loxopterygium</i> Hook.f.	<i>Melanocommia</i> Ridl. = <i>Semecarpus</i> L.f.
<i>Astronium</i> Jacq.	<i>Melanorrhoea</i> Wall. = <i>Gluta</i> L.
<i>Astropetalum</i> Griff. = <i>Swintonia</i> Griff.	<i>Metopium</i> P.Browne
<i>Blepharocarya</i> F.Muell.	<i>Micronychia</i> Oliv.
<i>Bonetiella</i> Rzed.	<i>Microstemon</i> Engl. = <i>Pentaspadon</i> Hook.f.
<i>Botryceras</i> Willd. = <i>Laurophyllus</i> Thunb.	<i>Mosquitoxylum</i> Krug & Urb.
<i>Bouea</i> Meisn.	* <i>Myracrodruon</i> Allemao = <i>Astronium</i> Jacq.
<i>Buchanania</i> Spreng.	<i>Neostyphonia</i> Shafer = <i>Rhus</i> L.
<i>Campnosperma</i> Thwaites	<i>Nothopegia</i> Blume
<i>Cardenasiodendron</i> F.A.Barkley	<i>Nothopegiopsis</i> Lauterb. = <i>Semecarpus</i> L.f.
<i>Choerospondias</i> B.L.Burtt & A.W.Hill	<i>Nothoprotium</i> Miq. = <i>Pentaspadon</i> Hook.f.
<i>Comeurya</i> Baill. = <i>Dracontomelon</i> Blume	<i>Ochoterena</i> F.A.Barkley
<i>Conocladia</i> P.Browne	<i>Odina</i> Roxb. = <i>Lannea</i> A.Rich.
<i>Coniogeton</i> Blume = <i>Buchanania</i> Spreng.	<i>Oncocarpus</i> A.Gray = <i>Semecarpus</i> L.f.
<i>Cotinus</i> Mill.	<i>Operculicarya</i> H.Perrier
<i>Cyrtocarpa</i> Kunth	<i>Orthopterygium</i> Hemsl.
<i>Cyrtospermum</i> Benth. = <i>Campnosperma</i> Thwaites	<i>Ozoroa</i> Delile
<i>Dasykarya</i> Liebm. = <i>Cyrtocarpa</i> Kunth	<i>Pachycormus</i> Coville ex Standl.
<i>Dracontomelon</i> Blume	<i>Parishia</i> Hook.f.
<i>Drinycarpus</i> Hook.f.	<i>Pegia</i> Colebr.
<i>Duckera</i> F.A.Barkley(SUS) = <i>Rhus</i> L.	<i>Pentaspadon</i> Hook.f.
<i>Duvaua</i> Kunth = <i>Schinus</i> L.	<i>Phanranga</i> Tardieu = <i>Mangifera</i> L.
<i>Emiliomarcetia</i> T.Durand & H.Durand =	<i>Phlebochiton</i> Wall. = <i>Pegia</i> Colebr.
<i>Trichoscypha</i> Hook.f.	<i>Pistacia</i> L.
<i>Euleria</i> Urb.	<i>Pleiogynium</i> Engl.
<i>Euroschinus</i> Hook.f.	<i>Poupartia</i> Comm. ex Juss.
<i>Faguetia</i> Marchand	<i>Protorhus</i> Engl.
<i>Fegimanra</i> Pierre	<i>Pseudosmodingium</i> Engl.
<i>Gluta</i> L.	<i>Pseudospondias</i> Engl.
<i>Haematostaphis</i> Hook.f.	<i>Quebrachia</i> Griseb. = <i>Schinopsis</i> Engl.
<i>Haplorhus</i> Engl.	<i>Rhodosphaera</i> Engl.
<i>Harpephyllum</i> Bernh. ex Krauss	<i>Rhus</i> L.
<i>Heeria</i> Meisn.	<i>Scassellatia</i> Chiov. = <i>Lannea</i> A.Rich.
<i>Holgarna</i> Buch.-Ham. ex Roxb.	<i>Schinopsis</i> Engl.
<i>Juliania</i> Schltdl.(SUH) =	<i>Schinus</i> L.
<i>Amphipterygium</i> Schiede ex Standl.	<i>Sclerocarya</i> Hochst.
<i>Koordersiodendron</i> Engl.	<i>Searsia</i> F.A.Barkley = <i>Rhus</i> L.
<i>Lannea</i> A.Rich.	<i>Semecarpus</i> L.f.
<i>Lanneoma</i> Delile = <i>Lannea</i> A.Rich.	<i>Skolostigma</i> Lauterb. = <i>Spondias</i> L.
<i>Laurophyllus</i> Thunb.	<i>Smodingium</i> E.Mey. ex Sond.



Tabla 4. Continuación

<p><i>Solenocarpus</i> Wight &amp; Arn. = <i>Spondias</i> L.  <i>Sorindeia</i> Thouars  <i>Sorindeiopsis</i> Engl. = <i>Sorindeia</i> Thouars  <i>Spondias</i> L.  <i>Stagmaria</i> Jack = <i>Gluta</i> L.  <i>Swintonia</i> Griff.  <i>Syndesmis</i> Wall. = <i>Gluta</i> L.  <i>Tapirira</i> Aubl.</p>	<p><i>Terminthia</i> Bernh. = <i>Rhus</i> L.  <i>Thyrsodium</i> Salzm. ex Benth.  <i>*Toxicodendron</i> Mill. = <i>Rhus</i> L.  <i>Trichoscypha</i> Hook.f.  <i>Tropidopetalum</i> Turcz. = <i>Bouea</i> Meisn.  <i>Trujanoa</i> La Llave = <i>Rhus</i> L.  <i>Veatchia</i> A.Gray = <i>Pachycormus</i> Coville ex Standl.</p>
--	--

- *La familia Anacardiaceae en México*

Actualmente, la familia Anacardiaceae es un miembro importante de la flora de México, y se encuentra ampliamente distribuida en el territorio ocupando una gran cantidad de hábitats. El registro fósil en el territorio mexicano se extiende hasta el Cretácico y es abundante durante el Terciario (Cevallos-Ferriz & Ramírez 1998; Ramírez, 1999; Wolfe, com. pers., 1998). Las afinidades que presentan los miembros mexicanos de la familia indican relaciones con prácticamente todas las áreas continentales, por ejemplo, *Rhus*, *Cotinus* y *Toxicodendron* son géneros típicos del Hemisferio Norte (Norteamérica, Europa y Asia), *Tapirira*, *Anacardium* y *Amphipterygium* se encuentran desde México hasta Sudamérica, *Cyrtocarpa* se distribuye únicamente en México y Brasil, mientras que con África comparte a *Pistacia* (este género también se encuentra en Europa).

No solo México comparte varios de sus géneros de Anacardiaceae con otras partes del mundo, sino que también alberga una nada despreciable cantidad de géneros endémicos: *Actinocheita*, *Bonetiella*, *Malosma*, *Pachycormus* y *Pseudosmodingium*. *Comocladia* es un género que únicamente se encuentra en México y en las Grandes Antillas, sin embargo, las especies que se presentan en la parte continental son claramente distinguibles de aquellas que se encuentran en las islas (Terrazas, com. pers., 2001). Más aún, hojas relacionadas con dos de estos géneros, *Comocladia* y *Pseudosmodingium*, han sido encontradas en sedimentos del Oligoceno dentro del territorio mexicano (Ramírez & Cevallos-Ferriz, 2002; Tabla 5).

El registro fósil de Anacardiaceae en México se inicia en el Cretácico tardío (Fm. Olmos, Coahuila, Maastrichtiano) con el registro de una hoja compuesta imparipinada presumiblemente relacionada al género *Rhus*, este registro es de particular interés ya que se trata del registro confiable de la familia más antiguo a nivel mundial (Wolfe, com. pers., 1998). Los fósiles continúan apareciendo en sedimentos a partir del Oligoceno y hasta el Plio-Pleistoceno, aunque la mayoría de los éstos corresponden a hojas en compresiones carbonosas y maderas permineralizadas, hay algunos que están representados por flores y por polen (Tabla 5).

El registro fósil de México está integrado principalmente por géneros que aún crecen en el territorio mexicano con excepción de *Loxopterygium* que hoy solo se encuentra en Sudamérica y de *Haplorhus* que actualmente es un género monotípico endémico de los Andes peruanos. *Tapirira* habita de manera natural desde la zona sur de México hasta Sudamérica, los fósiles de este género se conocen desde el Eoceno, en localidades estadounidenses (Fm. Clarno, Oregon, Manchester, 1977; Fm. Ridger, Wyoming, Martínez-Cabrera, 2002), lo cual indica una historia

antigua de este género y un posible movimiento de norte a sur a través del tiempo (Cevallos-Ferriz & Ramírez, 1998). La presencia de *Pseudosmodingium* y *Comocladia* en el Oligoceno temprano de México (Tabla 5) indica que géneros que actualmente son (casi) endémicos de México (*Comocladia* también habita las Grandes Antillas) tienen una historia antigua y hasta el momento, parece que desde su origen han tenido una distribución restringida (Ramírez & Cevallos-Ferriz, 2002). En contraste, *Rhus* y *Pistacia* presentan actualmente una distribución más amplia, *Rhus* prácticamente tiene distribución mundial, desde las regiones templadas de Norteamérica y Asia, hasta las regiones tropicales de Sudamérica, África, Madagascar y el Sureste de Asia. *Pistacia* se encuentra en Norteamérica, Europa, el Sur de Asia y África pero no en Sudamérica.

Tabla 5. Relación de géneros de la familia Anacardiaceae que han sido encontrados como fósiles en el territorio mexicano. 1=Género con afinidades inciertas, muy probablemente Anacardiaceae. 2=La localidad a la que pertenecen los fósiles (Los Ahuchuetes) ha sido referida tradicionalmente como perteneciente a la Formación Pie de Vaca (Pantoja-Alor, 1992); estudios más recientes indican que pertenece a la Formación Coatzingo (Silva-Romo, 1998), sin embargo, estos datos no han sido formalmente publicados.

Edad	Formación	Estado	Género	Organo	Referencia
Maastrichtiano	Olmos	Coahuila	<i>Rhus</i>	hojas	Wolfe, com. pers., 1998
			<i>Paraphyllantoxylon</i> <sup>1</sup>	madera	Cevallos-Ferriz & Ramírez, 1998
Oligoceno temprano	Pie de Vaca / Coatzingo <sup>2</sup>	Puebla	<i>Pseudosmodingium</i>	hojas	Ramírez et al., 2000
			<i>Comocladia</i>		
			<i>Haplorhus</i>		
			<i>Pistacia</i>		
			<i>Rhus</i>	madera	Ramírez & Cevallos-Ferriz, 2002
			<i>Loxopterygium</i>		
			<i>Pseudosmodingium</i>		
Anacardiaceae	polen	Martínez-Hernández & Ramírez-Arriaga, 1999			
Oligoceno tardío-Mioceno temprano	El Cien	Baja California Sur	<i>Tapirira</i>	madera	Martínez-Cabrera, 2002
	La Quinta	Chiapas	<i>Rhus</i>		
Mioceno	Comondú	Baja California Sur	<i>Tapirira</i>	madera	McKeown et al., 1991
	Tehuantepec	Oaxaca-Veracruz	<i>Anacardites</i>	hojas	Berry, 1923
Plioceno-Pleistoceno	Paraje Solo	Veracruz	<i>Comocladia</i>	polen	Graham, 1998

La riqueza que presenta la familia Anacardiaceae en México, tanto de géneros endémicos como de aquellos más ampliamente distribuidos, así como el antiguo registro fósil indican que México ha sido y sigue siendo una importante área de diversidad/diversificación de la familia.

La posición de México con respecto a otras áreas continentales (Norteamérica y Sudamérica) así como los cambios que sufrió el país durante los últimos 70 millones de años en conjunto con los cambios geológicos y climáticos ocurridos a nivel mundial durante el Cretácico y Cenozoico definen las condiciones con las que estas plantas tuvieron que enfrentarse a lo largo de su evolución. Estos son factores críticos en la definición de las estrategias que tomaron los

diferentes linajes tanto para adaptarse a un ambiente cambiante como para lograr ampliar su área de distribución a otras áreas (cuando lo hicieron). Y son también estos factores los que definen cuales linajes tienen éxito y en donde, aquellos que no logran adaptarse a las nuevas condiciones en un área dada, se extinguen en dicha área, pero ocasionalmente algunos de ellos dejan un registro fósil que puede ser utilizado para reconstruir su historia. No es posible reconstruir la historia biogeográfica de un taxón sin prestar atención a las condiciones climáticas y geológicas que rodearon e influyeron a la evolución de dicho taxón. En el caso de la familia Anacardiaceae, esto es especialmente importante ya que dentro de la familia, diferentes géneros presentan diferentes patrones de distribución pasada y presente que deben ser explicados a la luz del entendimiento de las condiciones climáticas y geológicas del momento.

## ESCENARIO GEOLÓGICO EN EL CRETÁCICO-CENOZOICO

- *Ruptura de Pangea*

La separación inicial de Pangea en Laurasia y Gondwana se da en el Jurásico tardío con la apertura del mar de Tethys, el Golfo de México y el Atlántico Central. Con esto Norteamérica queda separada del Noroeste de África y de Sudamérica (González, 1998; Scotese, 2002). Hacia el Cretácico, el Atlántico Sur se abre comenzando en la parte sur y continuando hacia el norte, separando así Sudamérica de África. En el Hemisferio Norte por otra parte, las Montañas Rocosas comienzan a elevarse cuando la actividad tectónica en la costa Oeste de Norteamérica aumenta, esta actividad también produce la unión de varios terrenos a lo largo esta costa (Tiffney, 1985b; Taylor, 1990; Scotese, 2002). Es en este tiempo que las islas de Cuba y la Española comienzan a derivar desde su sitio de origen en el Pacífico.

Ya en el Cenozoico, las dos masas continentales continúan desmembrándose; Australia y Antártica (Gondwana del Este) se separan de África y Sudamérica (Gondwana del Oeste) en el Eoceno, para posteriormente separarse una de la otra (Scotese, 2002). Australia e India que se encuentran en la misma placa tectónica, se mueven en dirección noreste; así la colisión de la India con Eurasia se da en el Eoceno medio (Raven & Axelrod, 1974) desencadenando el levantamiento del Himalaya en el Mioceno, levantamiento que continúa hasta la actualidad. Otras colisiones en Europa y Asia Menor ayudaron a cerrar la parte oeste del Mar de Tethys durante el Cenozoico.

En el Hemisferio Norte, dos brazos de mar dividían las masas continentales, Euramérica (Europa más la parte este de Norteamérica) y Asiamérica (Asia más la parte oeste de Norteamérica) estaban separadas por el mar epicontinental de Norteamérica ("Mid-Continental Seaway") que corría desde el Golfo de México hasta el Ártico y por el mar Turgai que iba del Tethys al Ártico (Briggs, 1987; Graham, 1993; Wendt, 1993; Novacek, 1999). Euramérica y Asiamérica nunca fueron masas continentales continuas sino que ambas consistían de dos continentes unidos por puentes de tierra. El estrecho de Bering daba continuidad a Norteamérica del Oeste y Asia mientras que el puente de tierra del Atlántico Norte conectaba el Este de Norteamérica con Europa, éste en realidad se formaba de dos puentes (Briggs, 1987); Península del Labrador-Isla de Baffin-Groenlandia-Islas Faeroe-Escocia (ruta Thulean) e Isla Ellesmere-Groenlandia-Spitsbergen-Escandinavia (ruta DeGeer).

- *Laurasia*

El Atlántico Norte se forma en algún punto del Eoceno, en cuanto al tiempo exacto, aún hay controversia, por ejemplo Briggs (1987), Taylor (1990) y Graham (1993) opinan que fue en el Eoceno temprano, Novacek (1999) propone que fue en el Eoceno medio mientras que Manchester (1999) lo ubica finales del Eoceno. Tiffney (1985b) postula que hubo 4 puentes de tierra que cruzaban el Atlántico Norte (Fig. 1); dos de ellos conectaban Norteamérica y Groenlandia (Groenlandia-Isla de Baffin y Groenlandia-Isla Queen Elizabeth) y los otros dos conectaban Groenlandia y Europa (norte de Escocia-Islas Faeroes-Islandia-sur de Groenlandia y norte de Fennoscandia-norte de Groenlandia). Estos puentes se encontraban, uno a una latitud de 45-50°N (Tiffney, 1985b; Graham, 1993; Wendt, 1993) y el otro, 10-15° más al norte (Graham, 1993).

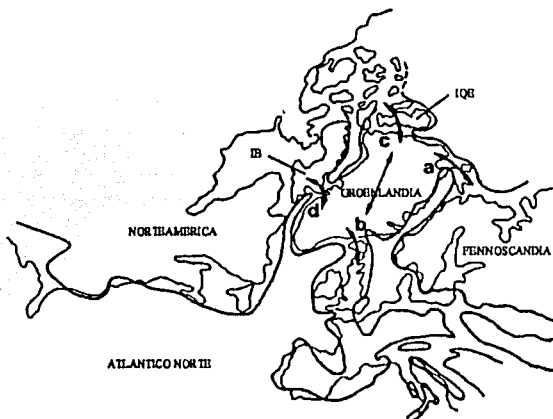


Fig. 1. Paleogeografía del Atlántico Norte en el Eoceno temprano mostrando los 4 puentes de tierra. a. Ruta DeGeer, de Escandinavia al norte de Groenlandia. b. Ruta Thulean, del suroeste de Europa al sur de Groenlandia. c. Estrecho Davis, del norte de Groenlandia a las Islas Queen Elizabeth. d. Ruta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

El Océano Pacífico es mucho más antiguo, su existencia se remonta al Precámbrico como el Océano Pantalásico (Scotese, 2002), sin embargo, no siempre ha sido continuo con el Océano Artico, especialmente después del rompimiento de Pangea, cuando Asia y Norteamérica quedan más cerca una de la otra al abrirse el Atlántico Norte y un puente de tierra se forma entre ellas; el estrecho de Bering durante el Cretácico (Briggs, 1987). Este puente se encontraba a una latitud de 75°N (Raven & Axelrod, 1974; Graham, 1993) y durante el Cenozoico actuó de forma intermitente (Taylor, 1990; Wendt, 1993; Novacek, 1999). Aunque hay controversia en cuanto a los tiempos en que estuvo disponible (Graham, 1993; Manchester, 1999), parece haber consenso en que para el Eoceno temprano estuvo disponible.

En cuanto a los dos mares epicontinentales que dividían Norteamérica y Asia, el "Mid-Continental Seaway" comienza su regresión a finales del Cretácico (Tiffney, 1985b; Briggs, 1987; Graham, 1993) para terminar en el Eoceno medio-superior (Cevallos-Ferriz & González-Torres, 2003) mientras que el Mar Turgai lo hace en el Oligoceno temprano (Tiffney, 1985b).

- *Gondwana*

Sudamérica queda aislada del resto de los continentes en el Cretácico, hace unos 125-130 m.a. cuando se separa completamente de África (Taylor, 1988; Burnham & Graham, 1999; Novacek, 1999). Hace 85 m.a. el Protoatlántico del Sur medía unos 800 km (Raven & Axelrod, 1974; Wendt, 1993; Burnham & Graham, 1999). Este aislamiento perdura hasta el Mioceno o Plioceno tardío con la formación de istmo de Panamá, que se postula, se dio en algún momento entre 3.5 y 2.5 m.a. (Burnham & Graham, 1999; Wendt, 1993; González, 1998; Novacek, 1999), al mismo tiempo que se da el levantamiento de la cordillera de los Andes (Burnham & Graham, 1999).

África mantuvo conexiones intermitentes tanto con Europa como con Asia; para el Paleoceno temprano la conexión era vía España con Europa y vía Arabia con Asia (Raven & Axelrod, 1974). Sin embargo, después, en el Paleoceno al Eoceno, África y Europa se separan para volverse a conectar hace unos 17 m.a. (Raven & Axelrod, 1974).

En cuanto a Gondwana del Este, Madagascar y la India se separan de Antártica y Australia abriendo con esto el Océano Índico del Este (Raven & Axelrod, 1974; Scotese, 2002). La India y Madagascar se separan durante el Cretácico y mientras Madagascar permanece cercana a África, la India se mueve hacia el noreste, de modo que en el Eoceno choca con Asia (Scotese, 2002).

- *Conexiones entre Norte y Sudamérica*

Durante el Cretácico y hasta el Mioceno, no hubo conexión directa entre Norteamérica y Sudamérica; sin embargo, se ha postulado la existencia de algunos puentes o arcos de islas que permitieron el intercambio entre estos dos continentes (Fig. 2a) tal como lo hacen hoy las Antillas. Hay al menos dos teorías que explican el origen de las Antillas. La primera propone que las islas excepto Cuba se formaron *in situ* en algún punto posterior al Eoceno (Briggs, 1987). La segunda teoría propone que las islas tienen su origen en otro punto geográfico y que posteriormente derivaron hasta su posición actual (Fig. 2; Taylor, 1988; Scotese, 2002).

Raven & Axelrod (1974) sugirieron que en lo que hoy es Centroamérica nuclear hubo islas continentales durante el Cretácico vinculadas con pequeñas islas volcánicas en la zona sur, además, en la zona de las Antillas tanto mayores como menores y en las Bahamas, habría habido una serie de islas volcánicas. Esta idea se relacionaba con la primera teoría ya que se hablaba de levantamientos de terrenos para formar Centroamérica, sin embargo, aunque la teoría de la formación *in situ* ha sido abandonada, la idea de arcos de islas previos a la conexión final entre los dos continentes aún prevalece.

En el marco de la segunda teoría, el movimiento de oeste a este es el factor más importante en la formación de las Antillas y de Centroamérica (Taylor, 1990; Hedges, 1996). A finales del Cretácico y principios del Terciario, un arco de islas llamado Protocaribe o Protoantillas habría existido aproximadamente en el área donde hoy se encuentra Centroamérica (Fig. 2a; Taylor, 1988), este arco tendría un movimiento al noreste empujado por el

desplazamiento de la placa Farallón (Briggs, 1987; Taylor, 1988, 1990; Wendt, 1993; Cevallos-Ferriz & Ramírez, 1998). Las islas de Cuba y la Española, ambas parte del arco de las Protoantillas y con origen en el Océano Pacífico se verían atrapadas en este movimiento culminando en el Océano Atlántico al chocar con el banco de las Bahamas (Hedges, 1996), formando lo que hoy son las Antillas mayores (Fig. 2b; Scotese, 2002).

Un segundo arco de islas formado en algún punto del Océano Pacífico también tendría un movimiento hacia el este (Fig. 2b), este segundo arco (Sur de Nicaragua, Panamá y Costa Rica) formará la parte sur de Centroamérica (Wendt, 1993; Cevallos-Ferriz & Ramírez, 1998; Ramírez, 1999; Scotese, 2002) mientras que la parte norte corresponde a un bloque continental (bloque Chortis) que se desplazaba a lo largo de la costa pacífica mexicana impulsado por el mismo movimiento de la placa Farallón (Wendt, 1993; Cevallos-Ferriz & Ramírez, 1998; Scotese, 2002).

- *México*

México, siendo la parte más austral de Norteamérica, es la zona que está en contacto más cercano con Sudamérica y también es la zona donde más actividad tectónica se produce ya que se encuentra en la convergencia de 5 placas tectónicas; Placa de Norteamérica, Placa del Caribe, Placa de Cocos, Placa del Pacífico y Placa Riviera.

La costa oeste mexicana estuvo asociada a vulcanismo desde el Cretácico hasta el Mioceno cuando existía la zona de subducción entre la placa Farallón y la placa de Norteamérica (Morán, 1994). En este punto, lo que hoy es Baja California se encontraba unos 200-300 km más hacia el sur de lo que se encuentra actualmente (Fig. 2a; Graham, 1993). Posteriormente cuando la dorsal hace contacto con la zona de subducción en el Oligoceno (Morán, 1994), la placa Farallón se divide y al seguir empujando la placa del Pacífico, los fragmentos de la placa Farallón se desplazan relativamente siguiendo el margen continental, hacia el noroeste por un lado y hacia el sureste por otro (Fig. 2b).

Durante el movimiento hacia el noroeste, el proceso disectó la península de Baja California, transfiriendo esa faja de tierra a la Placa Pacífica y abriendo con esto el Golfo de California hace unos 4 m.a. (Fig. 2b; Morán, 1994). Por otro lado el movimiento hacia el sureste empujó al bloque Chortis a lo largo de las costas de Jalisco, Guerrero, Michoacán y Oaxaca (Fig. 2b; Wendt, 1993; Cevallos-Ferriz & Ramírez, 1998). Este bloque reemplazaría en posición al arco volcánico de las Antillas (Protoantillas) para formar la parte norte de Centroamérica (Guatemala, Honduras, El Salvador y el norte de Nicaragua), el resultado en la parte continental fue la formación de la Sierra Madre del Sur (Cevallos-Ferriz & Ramírez, 1998; Ramírez, 1999; Scotese, 2002).

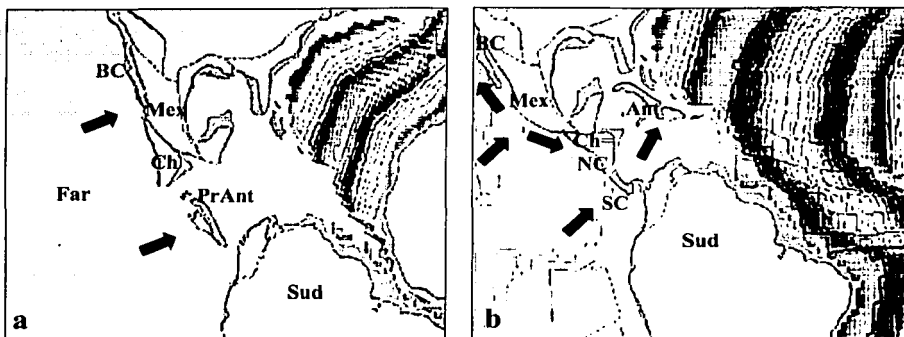


Fig. 2. Formación de Centroamérica y las Antillas. Las flechas indican la dirección del movimiento. a. Cretácico. La placa Farallón empuja hacia el noreste contra la Placa de Norteamérica (México) forzando a las Protoantillas a moverse hacia el noreste entre Norte y Sudamérica. Notar aquí que tanto el Bloque Chortis como Baja California forman parte del continente. b. Plioceno. Una vez que la dorsal ha alcanzado la zona de subducción, los restos de la placa Farallón empujan a Baja California hacia el noroeste formando así la Península de Baja California y al Bloque Chortis al sureste formando así el Norte de Centroamérica; el mismo movimiento convergente empuja las Protoantillas hasta su posición actual como Antillas mayores y a un nuevo arco volcánico formado en el Pacífico, a ocupar la zona del Sur de Centroamérica. BC=Baja California, Mex=México, Ch=Bloque Chortis, NC=Norte de Centroamérica, SC=Sur de Centroamérica, PrAnt=Protoantillas, Ant=Antillas, Far=Placa Farallón. Tomado de Scotese (2002).

### CONDICIONES CLIMÁTICAS EN EL CRETÁCICO-CENOZOICO

La tectónica de placas y en sí la distribución de los océanos y los continentes tienen influencia sobre las condiciones climáticas globales. Durante el Cretácico tardío, el clima global era más cálido que en la actualidad (Fig. 3), no existían los casquetes polares (Novacek, 1999; Scotese, 2002). En general había una gran cantidad de mares someros y los continentes se encontraban fragmentados; conforme los continentes continúan su movimiento y las corrientes oceánicas cambian, hay un enfriamiento global hacia finales del Cretácico que comienza gradualmente y termina siendo abrupto (Novacek, 1999). Se estima que el clima en Norteamérica durante el Cretácico era subtropical a templado (Graham, 1993).

El periodo más cálido en la historia reciente de la Tierra fue el Eoceno temprano (Fig. 3; Tiffney, 1985a,b; Graham, 1993; Wendt, 1993; Manchester, 1999; Novacek, 1999), para Norteamérica se estima que el clima era tropical a subtropical (Graham, 1993) aunque se habla de la posibilidad de existencia de hielo polar en la Antártica hacia el Eoceno temprano (Graham, 1999) pero más probablemente fue en el Eoceno tardío (Scotese, 2002). En el Eoceno medio comienza una caída en la temperatura que alcanza su máximo en la frontera Eoceno-Oligoceno (Tiffney, 1985a,b; Graham, 1993, 1995; González, 1998; Novacek, 1999). Hacia el Oligoceno medio comienza un periodo de recuperación en las temperaturas que continúa durante el Mioceno (Fig. 3; Tiffney, 1985a,b) sin embargo, nunca alcanza el nivel del Eoceno (Wendt, 1993; González, 1998; Novacek, 1999).

A partir del Mioceno tardío y durante la segunda mitad del Cenozoico, la Tierra ha estado en un periodo de enfriamiento global que culminó en las glaciaciones del Pleistoceno (Tiffney, 1985a,b; González, 1998; Scotese, 2002). Es en el Mioceno que el hielo polar se forma en el Artico (Graham, 1993, 1994, 1999; Burnham & Graham, 1999).

Uno de los factores más importantes en el clima global son las corrientes oceánicas; cuando Australia y Antártica se separan, la corriente circumpolar se forma permitiendo el flujo de corrientes frías hacia el ecuador (Graham, 1993). Un efecto similar lo tuvo la formación del istmo de Panamá al cerrar la conexión entre el Océano Pacífico y el Océano Atlántico; las corrientes cálidas ecuatoriales se dirigen ahora hacia el Artico formando la Corriente del Golfo en el Atlántico (Graham, 1995; Burnham & Graham, 1999).

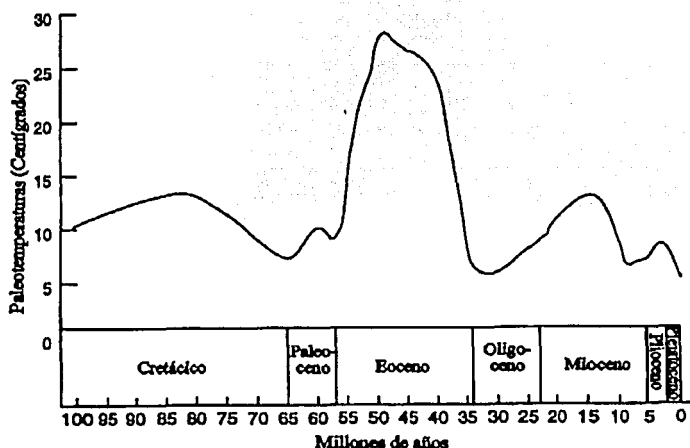


Fig. 3. Estimaciones de las temperaturas de altas latitudes del Hemisferio Norte a través del tiempo; las estimaciones se basan en isótopos de oxígeno y datos paleobotánicos. Tomado de Novacek (1999).

### LA VEGETACIÓN EN EL CRETÁCICO-CENOZOICO

Durante el Cretácico y en el Terciario temprano, las condiciones climáticas permitieron el desarrollo de un tipo de vegetación sin contraparte en la actualidad, que combinaba elementos templados, subtropicales y tropicales llamado Flora Boreotropical (Tiffney, 1985a,b; Taylor, 1990; Wendt, 1993). Debido a la existencia de conexiones entre los continentes en ese tiempo, esta flora pudo extenderse por Norteamérica, Europa, Asia e incluso Egipto (Tiffney, 1985a,b; Taylor, 1990). La regresión de los mares epicontinentales de Asia y Norteamérica permitieron el intercambio de esta flora entre todas las regiones del Hemisferio Norte (Tiffney, 1985a,b; Graham, 1993; Wendt, 1993; Manchester, 1999).

En esta flora no había división entre elementos tropicales y templados, sin embargo, a nivel individual, ciertos elementos estarían mas restringidos que otros al intercambio entre continentes. Los puentes de tierra tanto del Atlántico Norte como de Bering, se situaban en altas



latitudes y es probable que no estuvieran disponibles para todos los elementos de la flora o que solo lo estuvieran en algunos periodos. El estrecho de Bering y el puente norte del Atlántico Norte, ambos situados a unos 75°N (Raven & Axelrod, 1974; Graham, 1993) probablemente no estaban disponibles para elementos megatermales perennes pero sí para elementos templados deciduos y gimnospermas (Tiffney, 1985a,b; Taylor, 1988; Graham, 1993). Sin embargo, el puente sur del Atlántico Norte si estaba disponible para elementos megatermales (Tiffney, 1985a,b; Graham, 1993) y es probable que una faja al sur del Estrecho de Bering también lo estuviera y tal vez las islas Aleutianas (Tiffney, 1985a,b; Taylor, 1990; Wendt, 1993).

Hacia el Mioceno, con la caída de la temperatura y el aumento en la estacionalidad, los elementos tropicales se separan de los templados (Tiffney, 1985a,b) comenzando a tomar la forma actual, con los elementos templados al norte y los tropicales en las partes australes del Hemisferio Norte como México, Grecia y el Sureste de Asia (Tiffney, 1985a,b).

Por otro lado, la vegetación de Norteamérica y Sudamérica pudo intercambiarse hasta cierto punto a pesar de no haber conexión directa entre ambos continentes vía Protoantillas en el Cretácico y Terciario temprano (Raven & Axelrod, 1974; Briggs, 1987; Taylor, 1988, 1990; Wendt, 1993; Cevallos-Ferriz & Ramírez, 1998, González, 1998; Manchester, 1999) o directamente con la formación de Centroamérica en el Terciario tardío (Taylor, 1990; Cevallos-Ferriz & Ramírez, 1998; González, 1998; Burnham & Graham, 1999).

El intercambio de elementos tanto con las otras regiones del Hemisferio Norte como con Sudamérica desde el Cretácico y especialmente en el Terciario, fue importante en la configuración de la vegetación actual de México. Graham (1999) y Burnham & Graham (1999) mencionan que los distintos elementos de la vegetación mexicana podrían agruparse en 4 tipos según la ruta por la cual llegan al país; elementos de Laurasia que llegan por Bering, elementos de Gondwana que llegan por el Atlántico norte con la flora Boreotropical, elementos sudamericanos que viajan al norte cuando se cierra el estrecho de Panamá, y elementos de Sudamérica que llegan antes del cierre de Panamá por los arcos de islas. Sin embargo, en esta lista, hacen falta los elementos endémicos y los elementos laurásicos que llegan por el Atlántico Norte, además de la noción que no solamente los distintos elementos que viven en México llegaron desde otras regiones, sino que otros elementos se originaron y salieron de México hacia las demás regiones utilizando las mismas rutas; en otras palabras estos intercambios son bidireccionales.

El registro fósil del Hemisferio Norte indica la presencia de elementos tropicales en el Cretácico y Terciario temprano que se extinguen a partir del Oligoceno (Taylor, 1990); algunos de estos elementos actualmente son considerados como típicamente neotropicales, y, por tanto, basado en su distribución presente, se infiere que arribaron a México con el cierre del istmo de Panamá. Sin embargo, su presencia en el Hemisferio Norte millones de años antes de la existencia de dicho puente indica que la historia no es tan simple; neotropical no necesariamente significa gondwánico y es posible que muchos de los elementos típicamente considerados así, sean en realidad laurásicos en origen. Solo el estudio de las floras fósiles puede resolver estos casos tanto en el Hemisferio Norte como en el Sur ya que la posibilidad de que igualmente, elementos típicamente considerados laurásicos puedan ser gondwánicos en origen, existe.

TESTS CON  
FALLA DE ORIGEN

## BIOGEOGRAFIA

El concepto de centro de origen fue propuesto por Darwin en el "Origen de las especies" como "las áreas restringidas donde aparecen y desde donde se dispersan las especies nuevas" (Morrone, 2001). Siendo Darwin dispersionista, el concepto de centro de origen ha sido siempre asociado a esta escuela biogeográfica. Cuando las ideas de Croizat se asocian con la sistemática filogenética, el concepto de centro de origen queda fuera de la filosofía de la biogeografía cladística (Enghoff, 1995). Sin embargo, la idea de que un taxón se originó en algún punto geográfico en un momento dado no puede ser totalmente extirpada de un análisis biogeográfico. Por tanto, el concepto de centro de origen puede ser aplicado a la biogeografía de la vicarianza, es decir, sería simplemente el área donde un taxón se origina, o en otras palabras, el área ancestral de un taxón, o el área de distribución del ancestro de un grupo (Bremer, 1992), esta área puede ser igualmente restringida que extensa, incluso igual o mayor que el área que el taxón en cuestión ocupa actualmente. Por lo tanto, la relación área ancestral-dispersionismo no tiene fundamento.

Uno de los principales problemas en biogeografía, es el establecimiento de sus objetivos. Actualmente no hay un consenso entre los biogeógrafos en cuanto a cuál es la pregunta que la biogeografía trata de contestar (Hovenkamp, 1997). El debate en cuanto a la metodología suele carecer de fundamento porque los distintos análisis biogeográficos tienen distintas bases y objetivos. Una idea es que el análisis biogeográfico debe buscar relaciones entre áreas utilizando a los organismos como fuentes de información, como "caracteres" en un análisis donde las áreas son los "taxones" (i.e. panbiogeografía, análisis de componentes). En este contexto, las historias individuales de los grupos a estudiar no es lo más relevante, sino el hecho de que varias de ellas coincidan en una sola historia, es decir, se busca la historia de las biotas; este enfoque se ha llamado "biogeografía de áreas" (Enghoff, 1993) o "enfoque de la historia de la Tierra" (Hovenkamp, 1997). La otra idea es que el análisis biogeográfico puede ser usado precisamente para buscar la historia individual de un grupo monofilético de organismos, dado que la historia de las áreas se conoce (i.e. análisis de áreas ancestrales, análisis dispersión-vicarianza); este enfoque se ha denominado "biogeografía de taxones" (Enghoff, 1993) o "enfoque de la historia del taxón" (Hovenkamp, 1997).

Haciendo una analogía, se puede considerar a las historias individuales de los organismos y a la historia de las áreas como variables  $x$  y  $y$ , tal como en una ecuación matemática lineal. Dado que la historia de la vida y la historia de la Tierra están íntimamente relacionadas, en teoría una de ellas puede usarse para descubrir la otra. Si llamamos a las historias de los organismos  $x$ , o variable independiente, la historia de la Tierra será  $y$  o variable dependiente, dado esto, si se conoce  $x$ , se puede predecir  $y$ . Esta idea es compatible con la noción de descubrir la historia de las áreas basándose en las historias de los organismos. Pero tal como en una ecuación, si se despeja  $x$  y se conoce  $y$ , entonces  $x$  (la historia de los organismos) se convierte en la variable dependiente y  $y$ , la historia de la Tierra, será la variable independiente. Y tal como en un sistema de una sola ecuación con dos variables, no es posible conocer ambas a la vez, de modo que es necesario identificar en cada análisis biogeográfico, qué variable se quiere despejar. Las discusiones que critican los distintos métodos deben basarse primeramente en este hecho, en qué historia se quiere conocer, la de las áreas o la de los organismos.

En el primer caso, el de buscar la historia de la Tierra a partir de los organismos, es necesario contar con información sobre distintos grupos de organismos, entre más grupos, mejor,

ésta información es la distribución de los organismos en el espacio y sus relaciones filogenéticas en forma de cladogramas. En el segundo caso, se requiere conocer la distribución de los organismos que forman el grupo monofilético en cuestión, su distribución en el espacio y las relaciones de las áreas, esta última información es proporcionada no por los organismos, sino por la geología; la tectónica de placas y la paleoclimatología son dos de las herramientas más útiles para poder determinar la historia de las áreas.

Dado esto, si el objetivo es identificar la historia individual de un grupo monofilético de organismos, es necesario definir los distintos procesos que pueden suceder. Tradicionalmente se habla únicamente de vicarianza y dispersión, y dado que, últimamente, la preferencia es hacia los procesos vicariantes, todo lo que no encaja ciento por ciento en la definición de vicarianza, es tratado como dispersión. Este problema también se da debido a que hay al menos tres variables que definen a los procesos; la primera es el movimiento de los organismos, de un área a otra, la segunda es la formación de barreras y la tercera es el movimiento de áreas en sí, y aunque las últimas dos están relacionadas de alguna manera, no son equivalentes. Tomando en cuenta esto, se podrían distinguir tres procesos biogeográficos en lugar de dos; vicarianza, dispersión y expansión (Fig. 4). La relación entre las tres variables, en teoría daría 18 posibles escenarios, sin embargo, debido a que la formación de barreras y el movimiento de las áreas no son totalmente independientes, en realidad, solo 10 escenarios son posibles (Tabla 6), algunos de estos escenarios darán como resultado un proceso de vicarianza, otros de dispersión, otros de expansión y otros resultan en que no hay proceso visible; es decir, no se observa un cambio en la distribución de los organismos de un momento en el tiempo al siguiente.

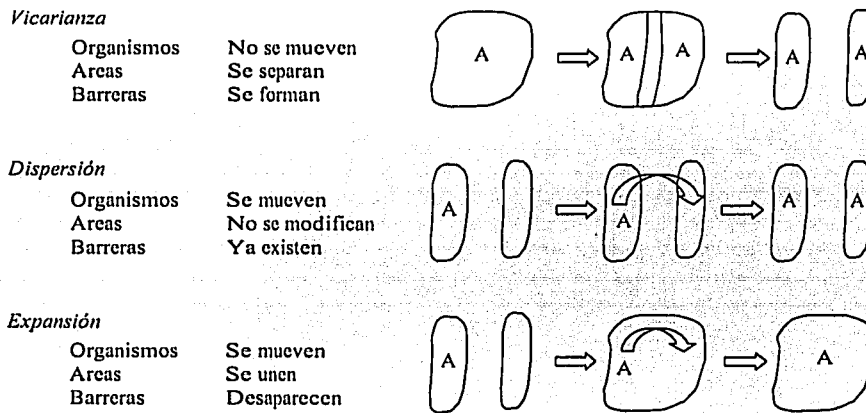


Fig. 4. Procesos biogeográficos que explican la distribución de los organismos. Siendo A una especie; en vicarianza, se forma una barrera que fragmenta la distribución original de A, resultando en dos poblaciones de A, separadas en dos áreas. En el caso de dispersión, A vive en un área separada de otra por una barrera preexistente, en algún punto, A cruza la barrera resultando en que ahora A vive en las dos áreas. En el caso de expansión, A se encuentra viviendo en una de las áreas y cuando las dos áreas se unen por la desaparición de la barrera, A puede ampliar su distribución a esta nueva área en ausencia de barreras que se lo impidan.

Tabla 6. Escenarios posibles según las interacciones que se pueden dar entre las tres variables; organismos, áreas y barreras. El resultado de estas interacciones modifica los patrones de distribución siguiendo alguno de los tres procesos; expansión, dispersión y vicarianza.

		Organismos					
		Se mueven			No se mueven		
		Áreas			Áreas		
		Se unen	Permanecen igual	Se separan	Se unen	Permanecen igual	Se separan
Barreras	Se forman	Expansión	Mismo patrón	Mismo patrón	Mismo patrón	Vicarianza	Vicarianza
	No se modifican	-----	Dispersión	-----	-----	Mismo patrón	-----
	Desaparecen	Expansión	-----	-----	Mismo patrón	-----	-----

La dificultad que la biogeografía como actualmente se estudia tiene con la expansión es que su producto final es un área en lugar de dos (o más). En otras palabras, es la unión de las áreas. Observando los diagramas de la Fig. 4, resalta el hecho de que tanto la dispersión como la vicarianza terminan con un patrón disyunto idéntico; es por ello que cuando se estudia este patrón de distribución en retrospectiva, las únicas explicaciones son dispersión y vicarianza. También es importante notar que la dispersión y la expansión empiezan con un patrón ancestral idéntico, de un área pequeña a una mayor, es por ello que comúnmente son confundidas cuando se quiere explicar la distribución de los organismos que comienzan con ese patrón, especialmente porque con las metodologías actuales, que tienen como producto final un cladograma de áreas, las relaciones reticuladas no se pueden recuperar.

El estudio de un taxón con una historia biogeográfica en la que las áreas han tenido relaciones reticuladas (fusión de áreas) necesita incluir esta información en forma de tiempos, es decir, periodos geológicos; las relaciones que las áreas guardaban en el Cretácico no es la misma que las que tenían en el Oligoceno y no son las mismas que existen en la actualidad. El estudio de la distribución del taxón a lo largo del tiempo necesita ajustarse a los diferentes tiempos en que los miembros del taxón existieron y a las relaciones que las áreas guardaron en dichos periodos.

## HIPÓTESIS

La familia Anacardiaceae, con su distribución pantropical, ha sido considerada como gondwánica, y que como tal, llegó al territorio mexicano en tiempos recientes, con la formación del istmo de Panamá; sin embargo, la presencia de fósiles en el Hemisferio Norte anteriores a la formación de Centroamérica indica que la familia ya estaba presente en Laurasia. Particularmente en México, la familia tiene una antigua e importante historia evidente por el abundante registro fósil y por la diversidad que la familia tiene en el territorio, especialmente en cuanto a géneros endémicos.

Dada la importancia evolutiva de la familia, se pretende llevar a cabo un análisis biogeográfico para explorar el papel que jugó México en la diversificación de la familia. Aquí se propone que la familia llegó a México procedente del norte, de las demás regiones de Laurasia; que tuvo una importante diversificación en el territorio mexicano y que es probable que de México haya expandido su área de distribución hacia Sudamérica.

## OBJETIVO

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

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## METODOLOGÍA

### *ACLARADO DE HOJAS*

En el presente trabajo, se utilizó la arquitectura foliar como fuente de datos para posteriormente llevar a cabo los análisis filogenético y biogeográfico, por lo tanto, las hojas son la principal fuente de información. Los ejemplares con que se trabajó, son muestras de hojas o folíolos laterales (se evitó el uso de folíolos apicales) que provienen de ejemplares de herbario identificados hasta especie y depositados en varios herbarios del mundo. Estas muestras formarán parte de la Colección de Hojas Aclaradas dentro de la Colección de Material Reciente del Museo de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM.

La mayoría de las hojas fueron donadas por la Dra. Teresa Terrazas Salgado (Colegio de Postgraduados, Montecillo, Estado de México) y por el Dr. Jack Wolfe (Department of Geosciences, University of Arizona, Tucson, Arizona). Otras fueron obtenidas personalmente del Herbario de la Facultad de Ciencias FCME (Laboratorio de Plantas Vasculares, Facultad de Ciencias, UNAM) y del Herbario Nacional MEXU (Instituto de Biología, UNAM) gracias al apoyo de la M. en C. Rosa María Fonseca Juárez (FCME) y del M. en C. Mario Souza Sánchez (MEXU).

Debido a que muchas características, especialmente las relacionadas con altos niveles de venación, son difíciles de observar en el material de herbario; se optó por utilizar la técnica del aclarado de hojas propuesta por Payne (1969). Esta técnica tiene como ventajas, el permitir la observación de características que de otra manera son oscurecidas por los propios tejidos de la hoja, como son el mesófilo, una cutícula gruesa o la presencia de esclereidas; permite, además, la observación al microscopio tanto estereoscópico como óptico, de tal manera que estructuras como los estomas, los tricomas y los cristales pueden ser observados sin necesidad de dañar permanentemente el material.

La técnica de aclarado de hojas consta de varios pasos, sin embargo, debido a que cada hoja tiene características diferentes de grosor, contenido de clorofila, alcaloides y otras sustancias, cada hoja reacciona de manera diferente a la técnica por lo que las concentraciones y los tiempos sugeridos pueden variar:

1. Se hierven 1000ml de una solución de NaOH al 20%.
2. La solución se retira del calor y se introducen en ella las hojas de modo que queden completamente sumergidas en la solución.
3. Se deja enfriar la solución con las hojas dentro.
4. Las hojas se introducen en 1000ml de Cloro comercial al 10% y se dejan ahí hasta que queden completamente blancas. Si después de 24 horas aún no están blancas, se repite el tratamiento desde el paso 1.
5. Las hojas son trasladadas a 1000ml de agua corriente (para lavar el cloro) y permanecen ahí, 24 horas.
6. Se inicia la tinción. El primer paso del tren de tinción es introducir las hojas en OH 50° por algunas horas (las hojas más grandes requieren mas tiempo).

7. El segundo paso de la tinción es introducir las hojas en una solución de Eosina o Safranina en OH 50° de 10 minutos a una hora dependiendo de la hoja.
8. El tercer paso del tren de tinción es introducir las hojas en OH 50° por varias horas.
9. Posteriormente se introducen en OH absoluto para su deshidratación, esto puede tomar de 10 minutos a varias horas.
10. El último paso del tren de tinción es la introducción de las hojas en xilol (xileno) puro, esto como preparación para el montaje. Si al introducir la hoja, el xilol se enturbia, la hoja debe ser inmediatamente retirada y devuelta al OH absoluto ya que esto indica que aún contiene agua en sus tejidos.
11. El montaje se realiza utilizando dos vidrios rectangulares de tamaño proporcional a la hoja y utilizando un medio de montaje adecuado (i.e. Permount o Coverbond), se recomienda no utilizar Bálsamo de Canadá por su tendencia a adquirir una coloración amarillenta con el paso del tiempo.
12. Una vez montada, la hoja debe permanecer horizontal y en la misma posición para secarse. El secado de las hojas es variable, puede tomar de un mes a un año para que las muestras puedan ser manipuladas.

### EJEMPLARES

Para el presente estudio, se aclaró, tiñó y montó un total de 129 muestras de hojas, dos muestras más (*Pistacia khinjuk* y *P. weinmannifolia*) fueron proporcionadas por el M. en C. José Luis Ramírez Garduño (Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Geología, UNAM), lo que da un total de 131 muestras. Debido a que algunas especies están representadas por una o más muestras, el número de especies representadas es ligeramente menor (Tabla 7). Varios géneros están representados por más de una especie mientras que otros no pudieron ser representados ya sea por la rareza del material o por la delicadeza de las hojas que no soportan la técnica. Una lista completa de las especies y géneros aclarados se presenta en la Tabla 8.

Siempre que fue posible, se representó al género con su especie tipo (Tabla 8). Este criterio para representar a los diferentes géneros fue escogido arbitrariamente como una forma de decidir que especie utilizar especialmente en aquellos géneros que cuentan con un gran número de especies y, debido a que el nombre del género descansa sobre estas especies, idealmente presentan los caracteres empleados para describir al género aunque se sabe que esto no siempre es cierto.

Tabla 7. Relación de las muestras aclaradas y los géneros y especies que representan de las dos familias utilizadas en este estudio, Anacardiaceae (grupo de estudio) y Burseraceae (grupo externo).

	Anacardiaceae	Burseraceae	Total
Muestras de hojas aclaradas	122	13	131
Especies representadas	102	10	112
Especies tipo representadas	36	0	36
Géneros representados	61	5	66
Géneros no representados	11	13	24
Géneros en la familia	72	18	90

Tabla 8. Relación de géneros y especies aclaradas utilizadas en el presente estudio. <sup>1</sup>=Especie tipo.  
<sup>2</sup>=La especie esta representada por 2 o más muestras.

**Burseraceae**

<p><i>Bursera</i> Jacq. ex L.  <i>B. occulta</i> McVaugh &amp; Rzed.<sup>2</sup>  <i>B. penicillata</i> Engl.  <i>B. simaruba</i> Sarg  <i>Canarium</i> L.  <i>C. barnesii</i> Merrill  <i>Commiphora</i> Jacq.  <i>C. harveyi</i> Engl.</p>	<p><i>Protium</i> Burm. f.  <i>P. copal</i> (Schltdl. &amp; Cham.) Engl.  <i>P. dawsonii</i> Cuatrec.  <i>P. glabrum</i> Engl.  <i>P. multiramiflorum</i> Lundell  <i>Santiria</i> Blume  <i>S. rubiginosa</i> Blume</p>
--	--

**Anacardiaceae**

<p><i>Actinocheita</i> F. A. Barkley  <i>A. potentillifolia</i> (Turcz.) Bullock  <i>Amphipterygium</i> Schiede ex Standl.  <i>A. adstringens</i> (Schltdl.) Standl.<sup>1</sup>  <i>Anacardium</i> L.  <i>A. excelsum</i> Skeels<sup>2</sup>  <i>A. occidentale</i> L.<sup>1</sup>  <i>Antrocaryon</i> Pierre  <i>A. micraster</i> A. Chevalier &amp; A. Guillaumin  <i>Astronium</i> Jacq.  <i>A. balansae</i> Engl.  <i>A. conzattii</i> S. F. Blake  <i>A. fraxinifolium</i> Schott  <i>A. graveolens</i> Jacq.<sup>1</sup>  <i>A. lecointei</i> Ducke  <i>Blepharocarya</i> F. Muell.  <i>B. depauperata</i> Specht  <i>Bonetiella</i> Rzed.  <i>B. anomala</i> (I. M. Johnston) Rzedowski<sup>1</sup>  <i>Bouea</i> Meisn.  <i>B. oppositifolia</i> (Roxb.) Meissn<sup>1</sup>  <i>Buchanania</i> Spreng.  <i>B. acuminata</i> Turcz  <i>B. acuminatissima</i> Merrill  <i>B. florida</i> Schau  <i>B. palawensis</i> Lauterb.<sup>2</sup>  <i>B. reticulata</i> Hance.  <i>Camposperma</i> Thwaites  <i>C. auriculata</i> Hook. f.  <i>C. montana</i> Lauterb.  <i>Cardenasiodendron</i> F. A. Barkley  <i>C. brachypterum</i> (Loes.) F. A. Barkley<sup>1,2</sup></p>	<p><i>Comocladia</i> P. Browne  <i>C. engleriana</i> Loes.<sup>2</sup>  <i>C. guatemalensis</i> Donn.Sm.  <i>C. illicifolia</i> Sw.  <i>C. mollissima</i> H. B. &amp; K.<sup>2</sup>  <i>C. palmeri</i> Rose  <i>C. platyphylla</i> A. Rich. ex Griseb.  <i>Cotinus</i> Mill.  <i>C. coggygia</i> Scop.<sup>1</sup>  <i>Cyrtocarpa</i> Kunth  <i>C. procera</i> H.B. &amp; K.<sup>1</sup>  <i>Choerospondias</i> B. L. Burt &amp; A. W. Hill<sup>2</sup>  <i>C. axillaris</i> (Roxb.) B. L. Burt &amp; A. W. Hill<sup>1</sup>  <i>Dracontomelon</i> Blume  <i>D. cumingianum</i> Baill.  <i>D. dao</i> Merrill &amp; Rolfe  <i>Euroschinus</i> Hook. f.  <i>E. falcatus</i> Hook. f.<sup>1</sup>  <i>Gluta</i> L.  <i>G. tavoyana</i> Hook. f.  <i>Haplorhus</i> Engl.  <i>H. peruviana</i> Engl.<sup>1</sup>  <i>Harpephyllum</i> Bernh. ex Krauss  <i>H. caffrum</i> Bernh. ex Krauss<sup>1</sup>  <i>Koordersiodendron</i> Engl.  <i>K. pinnatum</i> Merrill  <i>Lannea</i> A. Rich.  <i>L. grandis</i> Engl.  <i>Laurophyllum</i> Thunb.  <i>L. capensis</i> Thunb.<sup>1</sup>  <i>Lithraea</i> Miers ex Hook. &amp; Arn.  <i>L. caustica</i> Hook. &amp; Arn.<sup>1,2</sup>  <i>L. ternifolia</i> (Gillies ex Hook.) F. A. Barkley</p>
---	--



Tabla 8. Continuación

<i>Loxopterygium</i> Hook. f. <i>L. grisebachii</i> Hiern ex Griseb. <i>L. sagotii</i> Hook. f. <sup>1</sup>	<i>Pseudosmodingium</i> Engl. <i>P. andrieuxii</i> Engl. <i>P. barkleyi</i> Miranda <i>P. perniciosum</i> Engl.
<i>Loxostylis</i> A. Spreng. ex Rehb. <i>L. alata</i> Spreng. ex Reichb. <sup>1</sup>	<i>Pseudospondias</i> Engl. <i>P. microcarpa</i> Engl. <sup>1</sup>
<i>Malosma</i> Engl. <i>M. laurina</i> (Nutt.) Nutt. ex Abrams <sup>1</sup>	<i>Rhodospaera</i> Engl. <i>R. rhodanthema</i> Engl. <sup>1</sup>
<i>Mangifera</i> L. <i>M. indica</i> L. <sup>1</sup> <i>M. verticillata</i> C. B. Robinson <sup>2</sup>	<i>Rhus</i> L. <i>R. galeottii</i> Standl. <i>R. nelsonii</i> F. A. Barkley <i>R. taratana</i> (Baker) H. Perrier <i>R. terebinthifolia</i> Schlecht. & Cham.
<i>Mauria</i> Kunth <i>M. aurantiodora</i> Engl. <i>M. sessiliflora</i> Standley <i>M. simplicifolia</i> H. B. & K. <sup>1,2</sup>	<i>Sclerocarya</i> Hochst. <i>S. birrea</i> Hochst. <sup>1</sup>
<i>Melanochyla</i> Hook. f. <i>M. auriculata</i> Hook. f. <sup>1</sup>	<i>Schinopsis</i> Engl. <i>S. brasiliensis</i> Engl. <i>S. lorentzii</i> Engl.
<i>Metopium</i> P. Brown <i>M. browni</i> Urb. <sup>2</sup>	<i>Schinus</i> L. <i>S. dependens</i> Orteg. <sup>2</sup> <i>S. latifolius</i> Engl. <i>S. lentiscifolius</i> March. <i>S. meyeri</i> F. A. Barkley <i>S. molle</i> L. <sup>1,2</sup> <i>S. venturi</i> F. A. Barkley <i>S. weinmanniaefolius</i> Engl.
<i>Mosquitoxylum</i> Krug & Urb. <i>M. jamaicense</i> Krug & Urb. <sup>1</sup>	<i>Semecarpus</i> L. f. <i>S. curtisii</i> King <i>S. venenosa</i> Volk.
<i>Myracrodruon</i> Allemao <i>M. urundeuva</i> M. Allemao <sup>1</sup>	<i>Smodingium</i> E. Mey. ex Sond. <i>S. argutum</i> E. Mey. <sup>1</sup>
<i>Nothopegia</i> Blume <i>N. beddomei</i> Gamble	<i>Sorindeia</i> Thouars <i>S. madagascariensis</i> Baill. <sup>1</sup>
<i>Ochoterena</i> F. A. Barkley <i>O. colombiana</i> F. A. Barkley <sup>1</sup>	<i>Spondias</i> L. <i>S. lutea</i> Linn. <i>S. mombin</i> Linn. <i>S. nigrescens</i> Pittier <i>S. purpurea</i> Linn. <i>S. radlkoferi</i> Donn.Sm.
<i>Operculicarya</i> H. Perrier <i>O. decaryi</i> H. Perrier	<i>Swintonia</i> Griff. <i>S. floribunda</i> Griff. <sup>1</sup>
<i>Ozoroa</i> Delile <i>O. paniculosa</i> (Sond.) R. & A. Fernandes <sup>2</sup>	<i>Tapirira</i> Aubl. <i>T. mexicana</i> March <sup>2</sup>
<i>Pachycormus</i> Coville ex Standl. <i>Pachycormus discolor</i> (Benth.) Coville <sup>1</sup>	<i>Thyrsodium</i> Salzm. ex Benth. <i>T. paraense</i> Huber
<i>Parishia</i> Hook. f. <i>P. insignis</i> Hook. f. <sup>1</sup>	<i>Toxicodendron</i> Mill. <i>T. radicans</i> (L.) Kuntze
<i>Pegia</i> Colebr. <i>P. nitida</i> Colebr. <sup>1</sup> <i>P. philippinensis</i> Elmer	<i>Trichoscypha</i> Hook. f. <i>Trichoscypha acuminata</i> Engl.
<i>Pentaspadon</i> Hook. f. <i>P. motleyi</i> Hook. f. <sup>1</sup>	
<i>Pistacia</i> L. <i>P. khinjuk</i> Stocks <i>P. mexicana</i> H.B. & K. <i>P. weinmannifolia</i> Poiss. ex Franch.	
<i>Pleiogynium</i> Engl. <i>P. solandri</i> (Benth.) Engl. <sup>1,2</sup>	
<i>Poupartia</i> Comm. ex Juss. <i>P. pinnata</i> Blanco <sup>2</sup>	
<i>Protorhus</i> Engl. <i>P. longifolia</i> Engl. <sup>1</sup>	

Todas las muestras se observaron al microscopio estereoscópico y óptico. En el primero se registraron los caracteres que corresponden a la organización macroscópica de la hoja/foliolo (i.e. forma de la lámina, forma de la base, forma del ápice, largo, ancho y venación). Los ángulos del ápice y la base fueron medidos sobre fotografías de las muestras mientras que el largo de la lámina, el ancho de la lámina y el número de dientes por centímetro se midieron directamente sobre la muestra mediante el uso de un vernier. En el microscopio óptico se observaron los patrones de los ordenes de venación altos, las características epidérmicas (tricomas y estomas) y la presencia de cristales prismáticos o drusas en el interior de los tejidos.

Debido a que la mayoría de las muestras fueron donadas, no fue posible observar el material de herbario del que proceden así que en muchos casos no era posible determinar a partir de la muestra si se trataba de una hoja o de un foliolo, excepto en aquellos casos en que toda la hoja compuesta fue proporcionada o la muestra fue tomada personalmente. En algunas ocasiones, el peciolo se desprende de la lámina dando la impresión de que la lámina carece de éste, sin embargo, la condición sésil también se presenta en algunos géneros. Debido a esto, y a que a partir de las muestras tampoco se puede determinar la filotaxia, se realizaron visitas al Herbario Nacional MEXU con el fin de observar en otros ejemplares estas condiciones, también se buscaron estos datos en la literatura para aquellas especies que no se encuentran representadas en el Herbario Nacional MEXU (Maiden, 1904; Ding Hou, 1978; Cunningham, 1997; Petitjean & Samyn, 1999; Robertson, 2000; Archer & Reynolds, 2001; Armstrong, 2001) y adicionalmente se consultaron ejemplares en línea pertenecientes al Jardín Botánico de Nueva York, el Herbario del Jardín Tropical Fairchild en Florida, el Jardín Botánico de Missouri y la Colección para el estudio de la Vegetación y Flora de la Universidad Kagoshima, Japón y el Museo de Brunei.

En algunos casos, los ejemplares depositados en el Herbario Nacional MEXU incluían especies que no se encuentran representadas en las muestras aclaradas. En estos casos, las características macroscópicas como la filotaxia, la inserción del peciolo, la forma de la hoja/foliolo, el tipo de ápice, el tipo de base y el tipo de margen fueron registradas para documentar más ampliamente la variación dentro del género, sin embargo, estos datos no fueron extrapolados a las especies representadas en las muestras aclaradas aún cuando no fuera posible encontrar dichos datos para la especie aclarada en cuestión.

## CARACTERES

Los caracteres utilizados para describir a las hojas se basan principalmente en el sistema presentado en el Manual de Arquitectura Foliar propuesto por el Leaf Architecture Working Group (1999). Este sistema se basa a su vez en la terminología propuesta por Hickey (1973, 1979) para los tipos de hoja y venación y Dilcher (1974) para las características de la epidermis. Sin embargo, al observar la variación dentro de la familia, resultó evidente que algunos caracteres son invariantes mientras que otros requieren ser subdivididos o modificados en alguno(s) de sus estados de carácter para poder representar la variación observada, algunos más incluso tuvieron que ser agregados ya que no están definidos en el Manual de Arquitectura Foliar. Así, el número final de caracteres utilizados en este estudio es 55 (Tabla 9). Los caracteres continuos (proporción largo/ancho, ángulo de la base y ángulo del ápice) fueron divididos en estados de carácter tomando en cuenta interrupciones en el espectro de variación.

Tabla 9. Caracteres y estados de carácter utilizados. \* = Estados de carácter que algunas especies presentan pero no son característicos del género.  
<sup>1</sup> = Caracteres que no están definidos en el Manual de Arquitectura foliar, sino que fueron modificados o agregados para este estudio

Car./Edo	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1 Arreglo de las hojas <sup>1</sup>	alterno	opuesto	verticilado	espiral	---	---	---	---	---	---
2 Tipo de hoja	simple	compuesta imparipinada	compuesta paripinada	trifoliada	---	---	---	---	---	---
3 Arreglo de los folíolos <sup>1</sup>	alterno	opuesto	---	---	---	---	---	---	---	---
4 Raquis <sup>1</sup>	simple	alado	---	---	---	---	---	---	---	---
5 Tamaño de la lámina	leptófila	nanófila	micrófila	notófila	mesófila	---	---	---	---	---
6 Forma de la lámina	elíptica	ovada	obovada	oblonga	---	---	---	---	---	---
7 Simetría de la lámina <sup>1</sup>	simétrica	ligeramente asimétrica	asimétrica	asimétrica solo en la base	ligeramente asimétrica en la base	---	---	---	---	---
8 Proporción largo/ancho	1:1-1.35:1	1.45:1-2.95:1	3:1-3.55:1	3.65:1-3.85:1	4.35:1-5.35:1	6.15:1-7.05:1	17:1-17.5:1	---	---	---
9 Angulo de la base	12°-22°	24°-31°	36°-42°	45°-50°	52°-62°	63°-77.5°	78°-93°	96°-112°	122°-123° *	136° *
10 Angulo del ápice	13°-22°	24°-31°	34°-40°	42°-43°	45°-51°	52°-58.5°	60°-79.5°	80.5°-95°	99°-115°	127°-128° *
11 Forma de la base <sup>1</sup>	cuneada/cuneada	convexa/convexa	redonda/redonda	cóncavo-convexa/cóncavo-convexa	decurrente/decurrente	cordada/cordada	convexa/cuneada	convexa/cordada	convexa/cóncavo-convexa	cuneada/cóncavo-convexa
12 Inserción del peciolo/peciólulo <sup>1</sup>	marginal	sésil	---	---	---	---	---	---	---	---
13 Forma del ápice <sup>1</sup>	recto	convexo	acuminado	retuso	complejo	emarginado	retuso-acuminado	---	---	---
14 Proyección de la vena media <sup>1</sup>	ausente	presente	---	---	---	---	---	---	---	---

Tabla 9. Continuación

Car./Edo	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
15 Tipo de margen	entero	dentado	serrado	crenado	erosionado	---	---	---	---	---
16 Venación primaria	pinada	actinódroma suprabasal *	---	---	---	---	---	---	---	---
17 Venación secundaria <sup>1</sup>	broquidódroma	broquidódroma débil	eucamptódroma	cladódroma I	cladódroma II	reticulódroma	craspedódroma	semicraspedódroma	intramarginal	---
18 Venas agróficas	ausentes	simples	compuestas	---	---	---	---	---	---	---
19 Núm. de venas basales	---	---	2	3	4	5	6	7	8	9 *
20 Espaciado de las venas 2 <sup>o</sup> <sup>1</sup>	uniforme	irregular	disminuye hacia la base	aumenta hacia la base	disminuye hacia los extremos	---	---	---	---	---
21 Angulo de las venas 2 <sup>o</sup>	uniforme	aumenta hacia la base ligeramente	aumenta hacia la base abruptamente	disminuye hacia la base	un par de venas basales agudas *	---	---	---	---	---
22 Venas intersecundarias	ausentes	débiles	robustas	---	---	---	---	---	---	---
23 Venación de 3 <sup>er</sup> orden <sup>1</sup>	opuesta percurrente	alterna percurrente	mezcla de opuesta/alterna	reticulada al azar	dicótoma	reticulada poligonal regular	mezcla de opuesta/alterna/dicótoma	---	---	---
24 Curso de las venas 3 <sup>o</sup>	ramificado exmedial	ramificado admedial	sinuoso	convexo	recto	---	---	---	---	---
25 Angulo de las venas 3 <sup>o</sup> <sup>1</sup>	obtuso	agudo	obtuso/agudo	---	---	---	---	---	---	---
26 Variabilidad del ángulo	uniforme	decrece exmedial	aumenta exmedial	aumenta basalmente	inconsistente	---	---	---	---	---
27 Venación de 4 <sup>o</sup> orden <sup>1</sup>	opuesta percurrente	alterna percurrente	mezcla de opuesta/alterna	dicótoma	reticulado poligonal regular	---	---	---	---	---
28 Venación de 5 <sup>o</sup> orden	dicótoma	reticulado poligonal regular	---	---	---	---	---	---	---	---

Tabla 9. Continuación

Car./Edo	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
29 Areolas	ausentes	poco desarrolladas	moderadamente desarrolladas	bien desarrolladas	paxilado	---	---	---	---	---
30 Extremos de la última venación	ausentes	no ramificada	ramificada una vez	ramificada dos o más veces	---	---	---	---	---	---
31 Orden más alto de venación	---	---	---	---	4	5	6	7	8	---
32 Orden más alto excurrente	---	---	---	3	4	5	6	---	---	---
33 Venación marginal	arcos incompletos	arcos	vena fimbrial	---	---	---	---	---	---	---
34 Rango de la hoja	1r	2r	3r	4r	---	---	---	---	---	---
35 Núm. de ordenes de dientes	1 orden	2 ordenes	---	---	---	---	---	---	---	---
36 Ubicación de los dientes <sup>1</sup>	en todo el margen	2/5 distales	---	---	---	---	---	---	---	---
37 Núm. de dientes/cm	---	1	2	3	4	5	6	---	---	---
38 Espaciado de los dientes	regular	irregular	---	---	---	---	---	---	---	---
39 Forma de diente (lado apical)	convexo	recto	cóncavo	flexo	retroflexo	---	---	---	---	---
40 Forma de diente (lado basal)	convexo	recto	cóncavo	flexo	retroflexo	---	---	---	---	---
41 Forma del seno	angular	redondo	---	---	---	---	---	---	---	---
42 Apice del diente	simple	glandular	mucronado	esferulado	espinoso	---	---	---	---	---

Tabla 9. Continuación

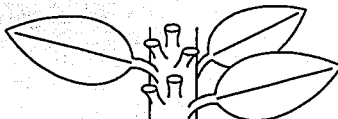
Car./Edo	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
43 Venación del diente <sup>1</sup>	no hay venas	pequeñas venas	vena primaria	vena secundaria	dicotomía distal	dicotomía proximal	dicotomía al seno	vena terciaria	vena de 4° orden	---
44 Textura de la hoja	membranácea	cartácea	coriácea	---	---	---	---	---	---	---
45 Tipo de estomas	policítico-anomocítico	policítico-ciclocítico	policítico-anfociclocítico	tetracítico-estaurocítico	policítico-actinocítico	policítico-braquiparacítico	---	---	---	---
46 Ubicación de los estomas <sup>1</sup>	en el envés	en ambas	---	---	---	---	---	---	---	---
47 Tricomas <sup>1</sup>	ausentes	escasos	moderados	abundantes	---	---	---	---	---	---
48 Distribución tricomas no glandulares <sup>1</sup>	sobre las venas	toda la superficie	en el margen	---	---	---	---	---	---	---
49 Tipo de tricoma no glandular <sup>1</sup>	unicelular	pluricelular	estelar	---	---	---	---	---	---	---
50 Domatia <sup>1</sup>	ausentes	copetes de tricomas	bolsas con tricomas	---	---	---	---	---	---	---
51 Tricomas glandulares <sup>1</sup>	ausentes	presentes	---	---	---	---	---	---	---	---
52 Cristales prismáticos <sup>1</sup>	ausentes	sólo en las venas	sólo en el mesófilo	en las venas y el mesófilo	---	---	---	---	---	---
53 Drusas <sup>1</sup>	ausentes	sólo en las venas	sólo en el mesófilo	en las venas y el mesófilo	---	---	---	---	---	---
54 Depósitos en canales resiníferos <sup>1</sup>	ausentes	en venas <sup>1</sup> -3°	en venas <sup>1</sup> -4°	en venas <sup>1</sup> -5°	---	---	---	---	---	---
55 Glándulas marginales <sup>1</sup>	ausentes	presentes	---	---	---	---	---	---	---	---

A continuación se presenta un listado de caracteres que fueron agregados o modificados de los que se encuentran definidos en el Manual de Arquitectura Foliar (Leaf Architecture Working Group, 1999). Para aquellos caracteres en los que únicamente se modificaron estados de carácter, se indica el número que se asignó al carácter en este estudio, el nombre del carácter, el número del estado de carácter agregado, el nombre con que se definió a este nuevo estado de carácter en este estudio, así como una pequeña descripción de dicho estado de carácter con un esquema. Para los caracteres que fueron agregados, se proporciona de igual manera una descripción del carácter así como de los estados que lo componen (Ver Tabla 9).

- *Caracteres con estados de carácter modificados*

1. Arreglo de las hojas

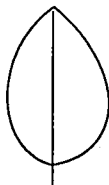
3 espiral-Se encuentra una sola hoja por nudo pero los entrenudos son muy cortos, dando la apariencia de ser verticilado, comúnmente, las hojas son terminales.



7. Simetría de la lámina

1 ligeramente asimétrica-La lámina tiene forma diferente a cada lado de la vena media aunque su tamaño es aproximadamente el mismo.

4 ligeramente asimétrica en la base-La base de la lámina tiene forma diferente a cada lado pero el punto de unión con el peciolo es el mismo en ambos lados.



ligeramente asimétrica



ligeramente asimétrica en la base

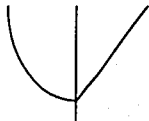
11. Forma de la base

6 convexa/cuneada-La base es convexa de un lado y cuneada del otro.

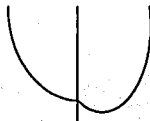
7 convexa/cordada-La base es convexa de un lado y cordada del otro.

8 convexa/cóncavo-convexa-La base es convexa de un lado y cóncavo-convexa del otro.

9 cuneada/cóncavo-convexa-La base es cuneada de un lado y cóncavo-convexa del otro.



convexa/cuneada



convexa/cordada



convexa/  
cóncavo-convexa



cuneada/  
cóncavo-convexa

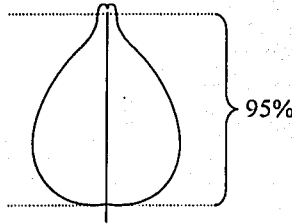
12. Inserción del peciolo/peciolo

1 sésil-La lámina carece de peciolo/peciolo.



13. Forma del ápice

6 retuso-acuminado-El ápice es acuminado pero, además, presenta una muesca que no alcanza a rebasar el 5% de la longitud de la lámina.



17. Venación secundaria

3 cladódroma I-Se refiere a la venación cladódroma típica, donde las venas secundarias se ramifican (dicotomizan) libremente hacia el margen.

4 cladódroma II-Es un tipo de cladódroma, donde las venas se dicotomizan, y las ramificaciones de dos venas adyacentes pueden llegar a tocarse dando la apariencia de formar arcos (parece broquidódroma), sin embargo, éstos "arcos" no son producto de una vena que se curva hasta tocar a su adyacente, sino de ramificaciones de venas dicótomas.



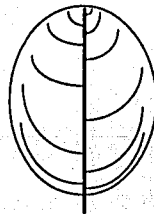
cladódroma I



cladódroma II

20. Espaciado de las venas secundarias

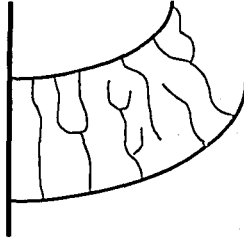
4 disminuye hacia los extremos-El espacio entre las venas es menor conforme se acerca al ápice o a la base, encontrándose el mayor espaciado en la parte media de la lámina.





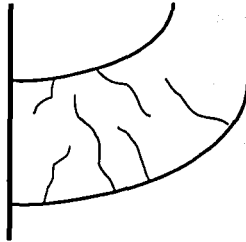
23. Venación de 3<sup>er</sup> orden

6<sup>o</sup> mezcla de opuesta/alterna/dicótoma-Se presentan venas que cruzan de una vena secundaria a la adyacente sin ramificarse (opuestas), venas que cruzan de una vena secundaria a la adyacente teniendo un cambio abrupto en su dirección (alternas) así como venas que no llegan a la vena secundaria adyacente, sino que se ramifican libremente (dicótomas).



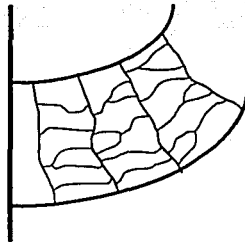
25. Angulo de las venas 3<sup>o</sup>

2 obtuso/agudo-Algunas venas presentan ángulo obtuso mientras que al mismo tiempo, otras presentan ángulo agudo con respecto a la vena primaria.



27. Venación de 4<sup>o</sup> orden

2 mezcla de opuesta/alterna-Se presentan algunas venas que cruzan de una vena terciaria a la adyacente sin ramificarse (opuestas) así como otras venas que cruzan de una vena terciaria a la adyacente mostrando un cambio de dirección abrupto en su curso (alternas).

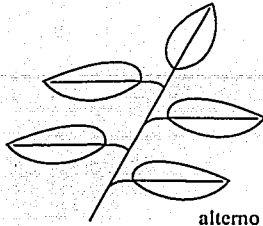


- *Caracteres nuevos*

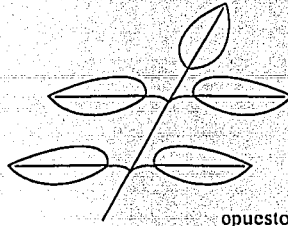
3. Arreglo de los folíolos: De manera semejante al arreglo de las hojas sobre el tallo (carácter 1), los folíolos presentan distintos arreglos sobre el raquis.

0 alterno-Nace un solo foliolo en cada punto de ramificación del raquis.

1 opuesto-Nacen dos folíolos en cada punto de ramificación del raquis, uno frente al otro.



alterno

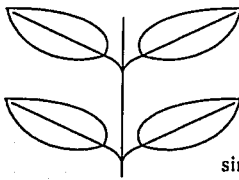


opuesto

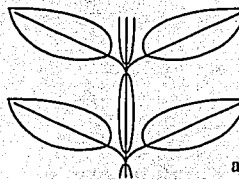
4. Raquis: En hojas compuestas, la continuación del peciolo dentro de la lámina es el raquis.

0 simple-El raquis no presenta proyecciones de lámina.

1 alado-El raquis presenta proyecciones de lámina a los lados.



simple

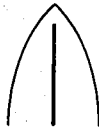


alado

14. Proyección de la vena media: La vena media de la hoja se proyecta más allá del margen de la hoja formando lo que se conoce como mucrón, en ocasiones, forma una espina.

0 ausente-No se presenta la proyección.

1 presente-La proyección se presenta.



ausente



presente

36. Ubicación de los dientes: En hojas dentadas, crenadas o serradas, los dientes pueden encontrarse sólo en una zona.

0 en todo el margen-Los dientes se encuentran a todo lo largo del margen, desde la base hasta el ápice.

1 2/5 distales-Los dientes sólo se encuentran en la parte distal de la lámina, en la parte basal, el margen carece de dientes.



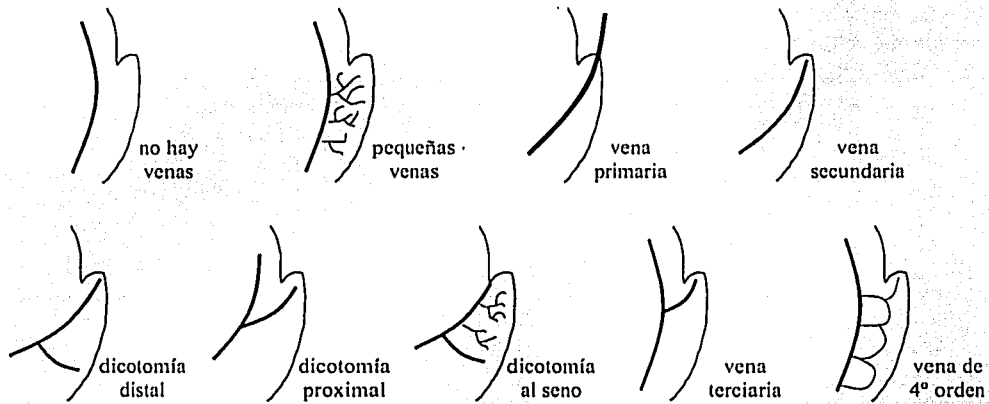
en todo el margen



2/5 distales

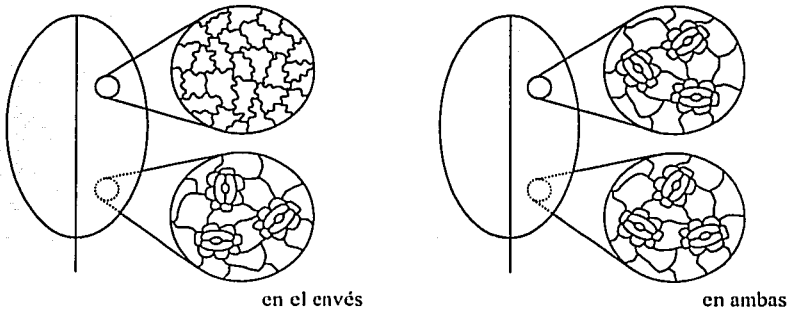
43. Venación del diente: La vena principal es la vena que entra al diente y llega al ápice de éste.

- 0 no hay venas-El diente no presenta venas, son en general, dientes muy pequeños.
- 1 pequeñas venas-No hay una vena principal, pero sí hay pequeñas venas al interior del diente.
- 2 vena primaria-La vena principal del diente es una vena primaria.
- 3 vena secundaria-La vena principal del diente es una vena secundaria que no presenta ramificaciones mayores en su curso.
- 4 dicotomía distal-La vena principal del diente corresponde con la rama distal proveniente de una dicotomía de una vena secundaria.
- 5 dicotomía proximal-La vena principal del diente corresponde con la rama proximal proveniente de una dicotomía de una vena secundaria.
- 6 dicotomía al seno-La vena secundaria forma una dicotomía, la rama distal se dirige al diente pero llega al seno, no al ápice, hay además pequeñas venas al interior del diente.
- 7 vena terciaria-La vena principal del diente es una vena de 3<sup>er</sup> orden.
- 8 vena de 4<sup>o</sup> orden-La vena principal del diente es una vena de 4<sup>o</sup> orden.



46. Ubicación de los estomas: Los estomas pueden encontrarse únicamente en una de las superficies de la hoja o en ambas.

- 0 en el envés-Los estomas sólo se encuentran en el envés, hoja hipostomática.
- 1 en ambas-Los estomas se encuentran tanto en el haz como en el envés, hoja anfistomática.



TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

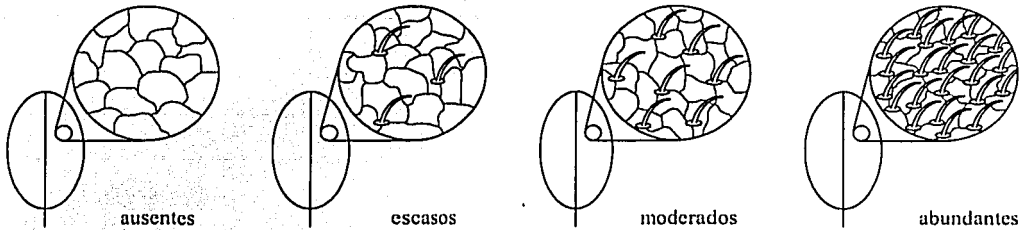
47. Tricomas: Son células epidérmicas modificadas a manera de pelos.

0 ausentes-No se presentan tricomas en la hoja.

1 escasos-Se presentan pocos tricomas, muy espaciados entre sí, a 200x se observan menos de 10 tricomas en un campo.

2 moderados-Se presentan tricomas en cantidad suficiente para ser evidentes incluso a simple vista pero al microscopio permiten la observación de las células epidérmicas.

3 abundantes-Se presentan tricomas en cantidad tan grande que al microscopio dificultan la observación de las células epidérmicas.

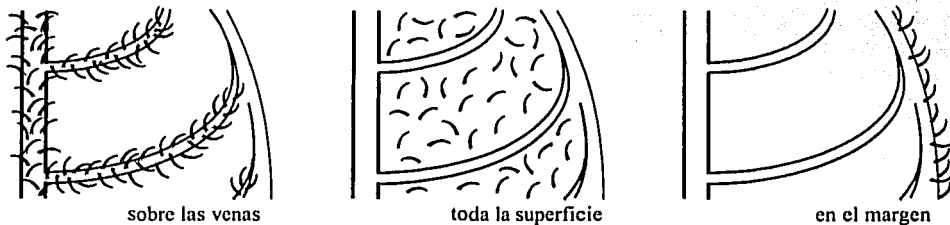


48. Distribución de los tricomas no glandulares: Los tricomas pueden encontrarse zonificados, es decir, sólo se desarrollan en algunas partes de la hoja.

0 sobre las venas-Los tricomas se asocian a las venas, creciendo únicamente sobre ellas.

1 toda la superficie-Los tricomas crecen sobre toda la lámina, en áreas intercostales.

2 en el margen-Los tricomas únicamente están en el margen de la hoja, no en su superficie.

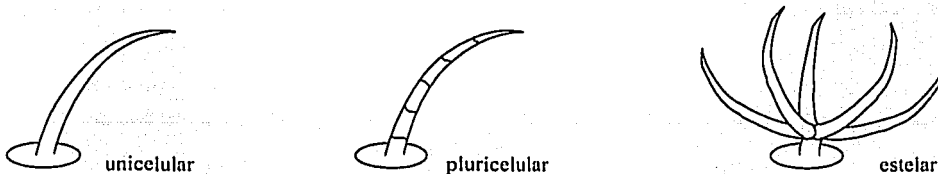


49. Tipo de tricoma no glandular: Los tricomas de revestimiento, pueden estar formados por una sola célula o por varias, y su forma puede variar.

0 unicelular-El tricoma está formado por una sola célula, en forma de pelo simple.

1 pluricelular-El tricoma está formado por varias células, formadas en línea y con forma de pelo.

2 estelar-El tricoma presenta varios brazos y un corto pedúnculo.

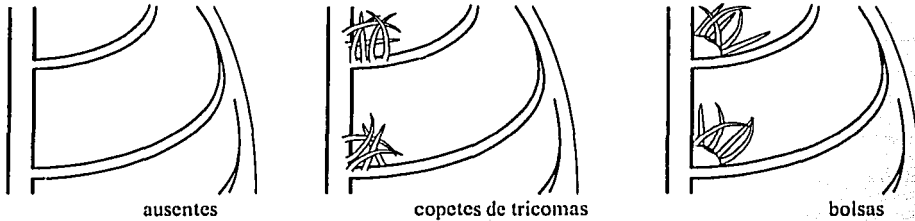


50. Domatia: Por definición son depresiones, sacos, bolsas o copetes de tricomas que se encuentran en las axilas de la vena primaria y que ocurren únicamente en la cara abaxial de la hoja, presumiblemente son lugares de habitación para huéspedes que están al servicio de la planta pero que no le causan daño (Wilkinson, 1979).

0 ausentes-No se presentan domatia.

1 copetes de tricomas-Los domatia están formados únicamente por tricomas.

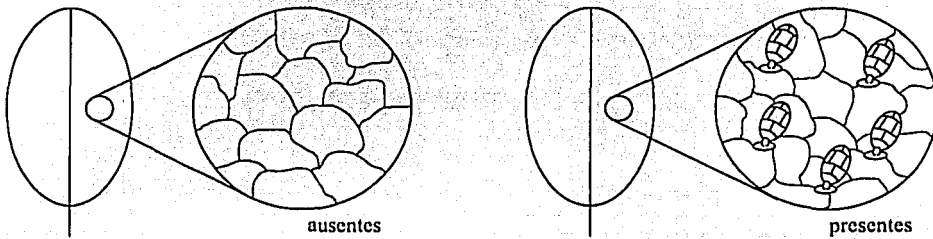
2 bolsas con tricomas-Los domatia son de tipo bolsa o bolsillo donde nacen tricomas.



51. Tricomas glandulares: Algunos tricomas son de forma globosa con un pedúnculo, éstos tricomas son de tipo glandular.

0 ausentes-No se presentan tricomas glandulares.

1 presentes-Se presentan tricomas glandulares.



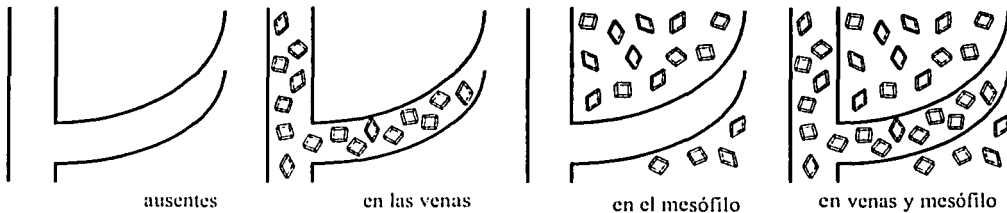
52. Cristales prismáticos: Material ergástico al interior de las células, los cristales prismáticos tienen forma romboidal y están formados por oxalato de calcio.

0 ausentes-No se presentan cristales prismáticos.

1 sólo en las venas-Los cristales se encuentran únicamente al interior de las venas.

2 sólo en el mesófilo-Los cristales se encuentran únicamente al interior de las células del mesófilo.

3 en las venas y el mesófilo-Los cristales se encuentran tanto al interior de las venas como en las células del mesófilo.



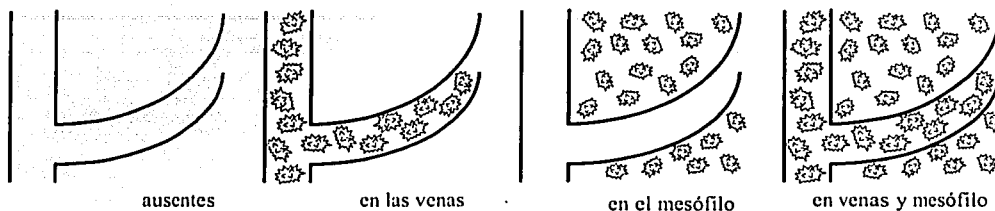
53. Drusas: Material ergástico en el interior de las células, las drusas tienen forma de estrella y están formadas generalmente por oxalato de calcio.

0 ausentes-No se presentan drusas.

1 sólo en las venas-Las drusas se encuentran únicamente al interior de las venas.

2 sólo en el mesófilo-Las drusas se encuentran únicamente al interior de las células del mesófilo.

3 en las venas y el mesófilo-Las drusas se encuentran tanto al interior de las venas como en las células del mesófilo.



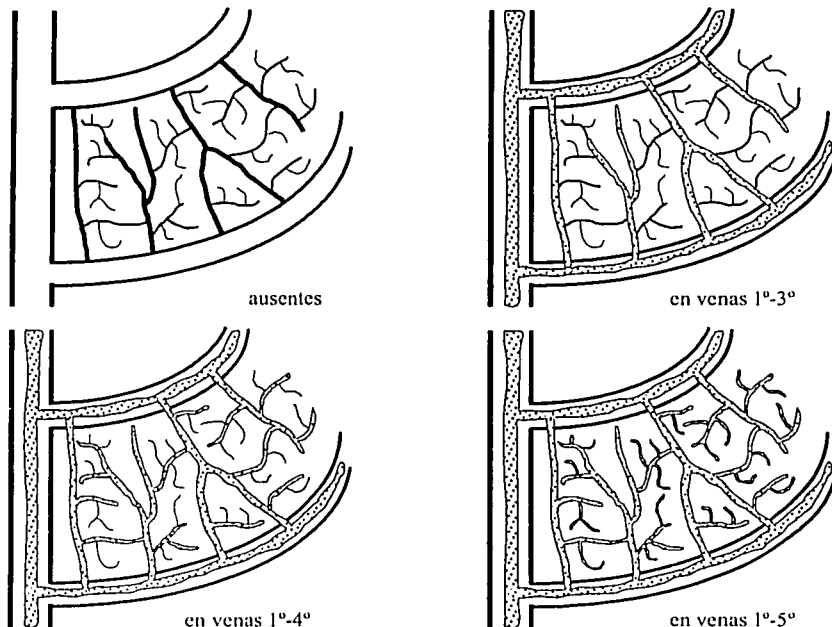
54. Depósitos en canales resiníferos: Asociados a las venas, se pueden encontrar canales productores de resina. Algunas resinas se tornan oscuras al aplicar la técnica de aclarado y hacen que el canal resinífero sea observable (debido precisamente a éstos depósitos oscuros).

0 ausente-No se encuentran depósitos oscuros (los canales no se observan).

1 en venas 1<sup>o</sup>-3<sup>o</sup>-Los depósitos de los canales se observan en las venas 1<sup>as</sup>, 2<sup>as</sup> y 3<sup>as</sup>.

2 en venas 1<sup>o</sup>-4<sup>o</sup>-Los depósitos de los canales se observan en las venas 1<sup>as</sup>, 2<sup>as</sup>, 3<sup>as</sup> y 4<sup>as</sup>.

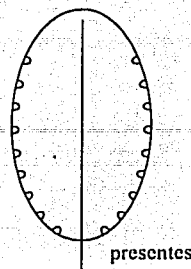
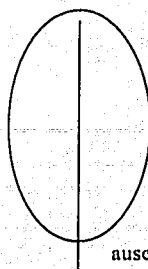
3 en venas 1<sup>o</sup>-5<sup>o</sup>-Los depósitos de los canales se observan en las venas 1<sup>as</sup>, 2<sup>as</sup>, 3<sup>as</sup>, 4<sup>as</sup> y 5<sup>as</sup>.



55. Glándulas marginales: A lo largo del margen se pueden encontrar glándulas, éstas son pluricelulares.

0 ausentes-No se presentan las glándulas.

1 presentes-Las glándulas se presentan.



### ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Para el análisis filogenético, se construyeron matrices donde el grupo de estudio o grupo interno esta representado por géneros de Anacardiaceae y el grupo externo por géneros de Burseraceae. La familia Burseraceae se escogió como grupo externo debido a que según varios autores, es el grupo hermano de Anacardiaceae (Terrazas, 1994; Gadek et al., 1996; Soltis et al., 2000) y comparte con ésta, caracteres que están ausentes en otros grupos relacionados con ambas (i.e. Rutaceae, Simaroubaceae, Meliaceae), como la presencia de canales resiníferos y la presencia de biflavonoides (Gadek et al., 1996) y por tanto la interpretación de la evolución de estos caracteres podría cambiar si se utilizara algún otro grupo externo.

La primera de las matrices trata a todos los taxones a nivel genérico. Se incluyeron 66 géneros, 61 de Anacardiaceae y 5 de Burseraceae (Tablas 7 y 8, Apéndice A) y 55 caracteres de arquitectura foliar (Tabla 9, Apéndice A). La segunda matriz considera a los taxones de Anacardiaceae a nivel de género pero los 5 géneros de Burseraceae se condensan en un solo taxón "Familia Burseraceae", de modo que la matriz consta de 62 terminales, 61 géneros de Anacardiaceae y 1 grupo externo (Tablas 7 y 8, Apéndice A) y 55 caracteres (Tabla 9, Apéndice A). Esta transformación en el tratamiento de Burseraceae obedece a dos razones, primero, hasta el momento, la monofilia de Anacardiaceae se ha mantenido en diversos análisis (Terrazas, 1994; Gadek et al., 1996; Soltis et al., 2000) y segundo, esta matriz se combinó con la matriz de caracteres anatómicos de la madera utilizada por Martínez-Millán (2000), en la cual Anacardiaceae es tratada a nivel de género (62 taxones) y Burseraceae, a nivel de familia, así, se logró hacer la matriz de arquitectura foliar compatible taxón por taxón con la matriz de anatomía de la madera, lo cual, da como resultado una tercera matriz en la que se incluyen 69 taxones, 68 géneros de Anacardiaceae más Burseraceae como grupo externo (Tabla 7, 8 y 10) y 133 caracteres, 55 de arquitectura foliar (Tabla 9, Apéndice A) y 78 de anatomía de la madera (Martínez-Millán, 2000).

Tabla 10. Representación en la matriz de datos combinada de los 72 géneros de Anacardiaceae. ●=El género está representado. Tr.=Tribu *sensu* Engler (1883, 1896); A=Anacardiaceae, D=Dobineae, R=Rhoecae, Se=Semecarpeae y Sp=Spondiaceae. H=Hoja (Ver Tabla 8), M=Madera (Martínez-Millán, 2000).

Taxón	Tr.	H	M	Taxón	Tr.	H	M	Taxón	Tr.	H	M
<i>Actinocheila</i>	R	●	●	<i>Haematastaphis</i>	Sp		●	<i>Pachycormus</i>	R	●	●
<i>Amphipterygium</i>	R	●		<i>Haplorhus</i>	R	●	●	<i>Parishia</i>	R	●	●
<i>Anacardium</i>	A	●	●	<i>Harpephyllum</i>	Sp	●	●	<i>Pegia</i>	Sp	●	●
<i>Androtium</i>	A	●		<i>Heeria</i>	R	●		<i>Pentaspadon</i>	R	●	●
<i>Antrocaryon</i>	Sp	●	●	<i>Holigarna</i>	Se			<i>Pistacia</i>	R	●	●
<i>Astronium</i>	R	●	●	<i>Koordesiodendron</i>	Sp	●	●	<i>Pleiogymium</i>	Sp	●	●
<i>Blepharocarya</i>	R	●	●	<i>Lansea</i>	Sp	●	●	<i>Poupartia</i>	Sp	●	●
<i>Bonetiella</i>	R	●		<i>Laurophyllum</i>	R	●		<i>Protorhus</i>	R	●	●
<i>Bouea</i>	A	●	●	<i>Lithraea</i>	R	●	●	<i>Pseudosmodingium</i>	R	●	●
<i>Buchanania</i>	A	●	●	<i>Loxopterygium</i>	R	●	●	<i>Pseudospondias</i>	Sp	●	●
<i>Camposperma</i>	R	●	●	<i>Loxostylis</i>	R	●	●	<i>Rhodospaera</i>	R	●	●
<i>Campylopetalum</i>	D			<i>Malosma</i>	R	●	●	<i>Rhus</i>	R	●	●
<i>Cardenasiodendron</i>	R	●		<i>Mangifera</i>	A	●	●	<i>Schinopsis</i>	R	●	●
<i>Choerospondias</i>	Sp	●	●	<i>Mauria</i>	R	●	●	<i>Schinus</i>	R	●	●
<i>Chocladia</i>	R	●	●	<i>Melanochyla</i>	Se	●	●	<i>Sclerocarya</i>	Sp	●	●
<i>Cotinus</i>	R	●	●	<i>Metopium</i>	R	●	●	<i>Semecarpus</i>	Se	●	●
<i>Cyrtocarpa</i>	Sp	●	●	<i>Micronychia</i>	R	●	●	<i>Smodingium</i>	R	●	●
<i>Dobinea</i>	D			<i>Mosquitoxylum</i>	R	●	●	<i>Sorindeia</i>	R	●	●
<i>Dracontomelon</i>	Sp	●	●	<i>Myracrodruon</i>	R	●	●	<i>Spondias</i>	Sp	●	●
<i>Drinycarpus</i>	Se			<i>Nothopegia</i>	Se	●	●	<i>Swinonia</i>	A	●	●
<i>Euroschinus</i>	R	●	●	<i>Ochoterenaea</i>	R	●	●	<i>Tapirira</i>	Sp	●	●
<i>Faguetia</i>	R	●		<i>Operculicarya</i>	Sp	●		<i>Thyrsodium</i>	R	●	●
<i>Fegimanra</i>	A			<i>Orthopterygium</i>	R			<i>Toxicodendron</i>	R	●	●
<i>Gluta</i>	A	●	●	<i>Ozoroa</i>	R	●	●	<i>Trichoscypha</i>	R	●	●

Cada matriz fue construida con el programa Winclada versión Beta 0.9.99.unam21 (Nixon, 2000) para después ser analizada utilizando los programas PAUP versión 3.1.1. (Swofford, 1993) y NONA versión 2.0 (Goloboff, 1993). Se asignó "?" a los estados de carácter ausentes (no pudieron ser determinados) y a los no aplicables, "-"; a los taxones que son polimórficos para algunos caracteres, se les asignaron todos los estados de carácter aplicables. Se corrió un total de 10 análisis para cada matriz, 9 utilizando NONA y uno utilizando PAUP. En cada análisis realizado con NONA a través de Winclada, se utilizó la búsqueda heurística con 1000 réplicas y 100 árboles de inicio, la semilla (seed) fue diferente en cada caso. En el análisis realizado con PAUP, se utilizó el algoritmo TBR y la secuencia de adición al azar con 100 réplicas.

Cuando se hubieron terminado todos los análisis para una matriz, todos los árboles obtenidos se combinaron en un solo archivo para después eliminar los subóptimos. Así, los cladogramas más parsimoniosos representan los árboles más cortos de todo el conjunto obtenido y no sólo los de un solo análisis. El consenso estricto de estos árboles fue construido con el fin de observar las diferencias entre los árboles, esto es, para encontrar los cladogramas consistentes e inconsistentes entre todos los árboles más parsimoniosos.

Los análisis cladísticos rara vez resultan en un solo árbol, por lo que muchas veces es difícil escoger uno de entre todos los árboles igualmente parsimoniosos. Para poder elegir el cladograma con el cual trabajar se siguió un método en lugar de hacerlo simplemente al azar. Este método consiste en que una vez que se han identificado los grupos inconsistentes en el consenso



estricto, se eliminan todos los taxones que no pertenecen al clado problemático y se observa el cambio en la longitud de cada uno de los árboles originales, los árboles que resultan más cortos sin ese clado forman un subgrupo de candidatos a ser el árbol elegido. Si la inconsistencia se encuentra en grupos basales y no en clados terminales, entonces se eliminan clados resueltos de los cladogramas y se observa el cambio en la longitud de los árboles originales sin ese clado. La intersección de todos los subgrupos de árboles candidatos será el árbol a utilizar. Es importante resaltar que no se vuelven a correr análisis, simplemente se cortan ramas sobre los árboles originales y por tanto el árbol que se elige al final (la intersección de los subgrupos) es uno de los árboles obtenidos durante el análisis de la matriz, ésta es simplemente un método para elegir un cladograma que sirva como hipótesis de trabajo. Para realizar este método se utilizó el programa PAUP que permite cortar las ramas del cladograma sin perder los cladogramas de la memoria. Un diagrama simplificado de este método se ilustra en la Fig. 5.

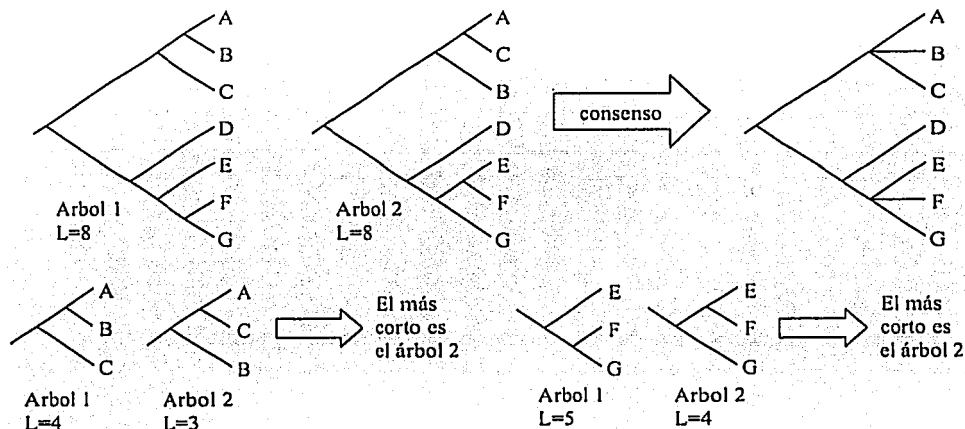


Fig. 5. Diagrama que ilustra la técnica utilizada para elegir un cladograma de entre todos los cladogramas igualmente parsimoniosos que se obtuvieron para cada matriz. Partiendo de un grupo de árboles igualmente parsimoniosos, se construye el árbol de consenso y se analiza por separado cada grupo con inconsistencias, por un lado el clado ABC y por otro el clado EFG. Posteriormente se mide la longitud del grupo que se analiza y el que tenga los grupos más cortos se conserva. En el ejemplo, se conservaría el árbol 2 ya que en ambos casos, los grupos resultaron más cortos con la topología del árbol 2. D en este caso podría representar igualmente un taxón terminal o un clado resuelto.

## ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO

En este estudio se utilizaron dos técnicas distintas, el Análisis de Parsimonia de Brooks o BPA cuyo resultado es un cladograma resuelto de áreas (Brooks & McLennan, 1991) y el Análisis de Áreas Ancestrales de Bremer (1992) para la obtención de probables áreas ancestrales. Para ambos casos es necesario contar con una filogenia del grupo de estudio y por supuesto, la distribución geográfica de los taxones. En este estudio se realizaron 3 análisis filogenéticos, sin embargo, los análisis biogeográficos se hicieron únicamente utilizando el cladograma derivado de la matriz que combina caracteres de arquitectura foliar y de anatomía de la madera, por incluir éste un mayor número de caracteres (mayor evidencia) y de géneros de la familia.

La distribución actual de los diferentes géneros se obtuvo de Kryn (1952), Ding Hou (1978), Terrazas (1994), Renner & Ricklefs (1995), Randrianasolo (1998) y Rzedowski & Calderón de Rzedowski (1999). Con base en esta distribución, en barreras climáticas, geográficas y en la historia geológica de las diferentes áreas a partir del Cretácico, se dividió al mundo en 21 grandes áreas (Fig. 6 y Tabla 11).

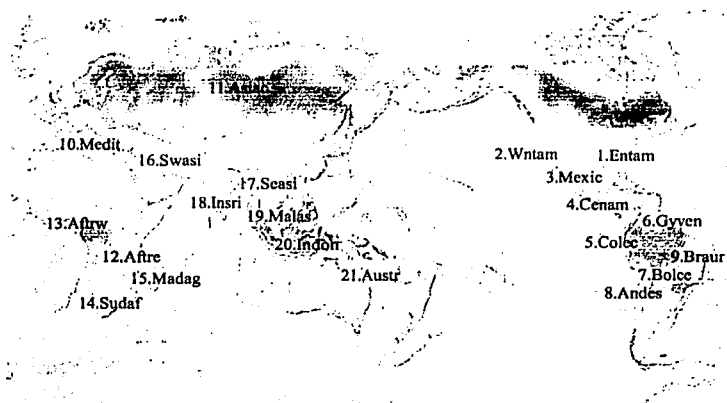


Fig. 6. Mapa mundial mostrando las 21 áreas definidas para este estudio.

Tabla 11. Relación de las 21 áreas geográficas utilizadas en este estudio, indicando la abreviatura, el significado de ésta y las regiones o países comprendidos en cada área.

No.	Abrev.	Area	Regiones / países incluidos
1	Entam	Este de Norteamérica	Planicie central de Estados Unidos hasta el Atlántico.
2	Wntam	Oeste de Norteamérica	Montañas Rocosas hasta el Pacífico y Baja California.
3	Mexic	México	México excepto Baja California, Guatemala y Belice.
4	Cenam	Centroamérica	El Salvador, Honduras, Nicaragua, Costa Rica y Panamá.
5	Colce	Colombia-Ecuador	Colombia, Ecuador y el Noreste de Perú.
6	Gyven	Guyanas-Venezuela	Venezuela, Guyana, Surinam y Guayana Francesa
7	Bolce	Bolivia-centro de Sudamérica	Bolivia, Paraguay, Norte de Argentina, Norte de Chile y Suroeste de Brasil, siempre al este de los Andes
8	Andes	Andes	Sur de Perú, Chile y Argentina en su parte Andina
9	Braur	Brasil-Uruguay	Brasil y Uruguay
10	Medit	Mediterráneo	Europa, Norte de Africa (el Mogreb), Turquía, Siria, Líbano, Israel y Jordania
11	Asiac	Asia continental	Partes templadas de Asia, al norte del Himalaya
12	Aftre	África tropical del Este	Mozambique, Malawi, Zimbabwe, Zambia, Zaire y Tanzania
13	Afrtw	África tropical del Oeste	Congo, Gabón, Guinea Ecuatorial, Camerún, Nigeria, República Centroafricana, Benin, Togo, Ghana, Burkina Faso, Costa de Marfil, Liberia, Sierra Leona, Guinea, Guinea Bissau, Gambia y Senegal
14	Sudaf	Sudáfrica	Sudáfrica y Lesotho
15	Madag	Madagascar	Madagascar
16	Swasi	Suroeste de Asia	Irán, Irak, Afganistán, Pakistán, zona del Mar Caspio y del Mar de Aral
17	Seasi	Sureste de Asia	Myanmar, Tailandia continental, Laos, Camboya, Vietnam y el Sureste de China
18	Insri	India-Sri Lanka	India, Sri Lanka y Bangladesh, al sur del Himalaya
19	Malas	Malasia	Malasia y Tailandia peninsulares y Singapur
20	Indon	Indonesia	Indonesia (Islas de la Sonda menores, Sumatra, Java, Borneo, Celebes y Molucas), Brunei y Filipinas
21	Austr	Australia	Australia, Nueva Caledonia, Nueva Guinea, Islas Salomón e Islas Fiji

- *Análisis de Parsimonia de Brooks*

Para la obtención de un cladograma resuelto de áreas, se requiere de una matriz de datos donde las áreas ocupan el lugar de los taxones (terminales) y los taxones así como las relaciones filogenéticas entre ellos ocupan el lugar de los caracteres (llamados aquí, componentes), la distribución de un taxón o clado se registra entonces como presencia/ausencia (1/0) en la celda que corresponde a cada área. La matriz resultante contiene entonces 22 áreas, 21 áreas geográficas (Fig. 6 y Tabla 11), más un área vacía como grupo externo (vector de 0) y 135 componentes, los internodos y taxones terminales del cladograma resultado del análisis filogenético (Apéndice B y Apéndice C).

La matriz biogeográfica fue analizada de dos maneras distintas. En primer lugar, se hicieron análisis heurísticos de manera similar a como se analizaron las matrices filogenéticas, con 14 análisis en NONA y uno en PAUP; los mismos parámetros con que se analizaron las matrices filogenéticas (algoritmos, réplicas y árboles de inicio), se utilizaron para analizar la matriz biogeográfica. La segunda forma de analizar la matriz fue con el programa Hennig86 (Farris, 1988), utilizando el algoritmo de enumeración implícita *>ie\** (Lipscomb, 1994). Debido a que algunas de las ramas de los cladogramas resultantes carecen de soporte, se utilizó la opción "colapsar nodos no soportados" en Winclada y los árboles duplicados fueron descartados.

- *Análisis de Areas Ancestrales de Bremer*

El análisis de áreas ancestrales de Bremer (1992) no requiere de una matriz, por lo tanto su objetivo no es obtener un cladograma de áreas, en su lugar, lo que se obtiene de este análisis es una serie de probabilidades para cada área en cuestión de haber sido parte del área ancestral de un clado definido, es decir la probabilidad de que el ancestro de un clado haya vivido en esa área. Las áreas se pueden entonces optimizar sobre el cladograma filogenético de la misma forma en que se pueden optimizar caracteres.

Este análisis se aplicó al nodo ancestral de la familia y a algunos de los nodos del cladograma resultante del análisis filogenético. Debido a la forma en que las áreas ancestrales son estimadas, es necesario que el clado bajo estudio contenga al menos 3 taxones, ya que si contiene sólo 1, el área ancestral será igual al área que ocupa el taxón terminal y si contiene 2 taxones, el área ancestral será igual a la suma de las áreas de los dos taxones terminales.

## RESULTADOS

### ARQUITECTURA FOLIAR DE ANACARDIACEAE

La arquitectura foliar de cada uno de los géneros de Anacardiaceae se describe a continuación. Los nombres de especies marcados con un \* indican aquellas especies que solo fueron observadas en material de herbario y de las cuales no hay ejemplares aclarados. Debido a esto, sólo las características mencionadas bajo el apartado "organización macroscópica" fueron observadas en dichos ejemplares. La proporción largo/ancho, el ángulo del ápice y el ángulo de la base no fueron medidos en estos ejemplares, por lo tanto las medidas reportadas se refieren únicamente a los ejemplares aclarados. Dichas medidas se reportan en el Apéndice D para cada especie; en esta sección, la notación indica el valor mínimo y el valor máximo observado para cada género, el número entre paréntesis corresponde al promedio de las observaciones, así por ejemplo el ángulo de la base de *Actinocheita*, reportado como 54°-(59.625°)-74° indica que el ángulo varía entre 54° y 74° pero el promedio de todas las observaciones realizadas es 59.625°. En el caso de los cristales, únicamente se reportan aquellos observados, de modo que si no se reporta el tipo de cristal, significa que las muestras observadas carecen de ese tipo de cristal. Los canales resiníferos se distinguieron gracias a los depósitos oscuros que algunos presentan, sin embargo es posible que en algunos casos no hayan sido detectados, esto se debe a la técnica empleada para aclarar las hojas y a que no se realizaron cortes transversales donde hubiera sido posible observarlos. Los géneros se encuentran arreglados en orden alfabético.

- 1) Género: *Actinocheita* F. A. Barkley. (Lámina 1a-d).  
Especie tipo: *A. filicina* (Moç. & Sessé ex DC.) F. A. Barkley.  
Ejemplares aclarados: *A. potentillifolia* (Turcz.) Bullock (FCME-FTSVC 449, México).  
Ejemplares complementarios: *A. filicina* (Moç. & Sessé ex DC.) F. A. Barkley (MEXU- Enrique Guizar 1074, México).  
Distribución: México.  
Descripción:

Organización macroscópica-Hojas alternas, de tipo compuesta imparipinnada con foliolos alternos sésiles de textura cartácea. Foliolos de forma ovada simétrica, con base cordada, ápice recto y margen dentado (*A. filicina*\* puede presentar en ocasiones forma oblonga y a veces ápice acuminado). El tamaño de los foliolos es micrófilo, la proporción largo/ancho es 2.26:1-(3.48:1)-4.72:1. El ángulo de la base varía entre 54°-(59.625°)-74° y el del ápice 41°-(46.22°)-57°.

Venación-La venación primaria es de tipo pinnada. La venación secundaria es craspedódroma con 3 venas basales, las venas están espaciadas uniformemente y su ángulo con respecto a la vena primaria aumenta ligeramente hacia la base. Hay venas intersecundarias aunque son débiles. La venación terciaria presenta el arreglo mixto/dicótomo (algunas venas opuestas, algunas alternas percurrentes y otras dicótomas), su curso es ramificado exmedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que decrece exmedialmente. La venación de 4° orden presenta tanto el patrón dicótomo como el opuesto percurrente. Las venas de 5° orden forman un retículo poligonal regular con arcolas moderadamente desarrolladas donde las últimas venas libres pueden ser desde no ramificadas hasta ramificadas dos o más veces. El orden más

álto de venación es el 6° y el último que presenta ramificación excurrente es el 4°. La venación marginal es libre (arcos incompletos). El grado de organización de la hoja es 2r.

Dientes-Hay dos ordenes de dientes distribuidos regularmente a todo lo largo del margen, encontrándose 2 dientes por cm. El lado apical del diente es convexo al igual que el lado basal; el ápice del diente es simple y el seno es angular. La vena principal del diente es una vena secundaria que nace directamente de la vena primaria.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico ubicados únicamente en el envés. Se presentan tricomas abundantes, los de tipo simple unicelular están en toda la superficie y los pluricelulares sobre las venas principalmente.

Cristales y canales resiníferos-Se encuentran drusas tanto en el interior de las venas como en el mesófilo. Se localizan canales resiníferos en las venas de 1°, 2°, 3<sup>er</sup> y 4° orden.

2) Género: *Amphipterygium* Schiede ex Standl. (Lámina 1e-g, j).

Especie tipo: *A. adstringens* (Schltdl.) Standl.

Ejemplares aclarados: *A. adstringens* (Schltdl.) Standl (MEXU-Mitch Provance 1567, México).

Ejemplares complementarios: *A. molle* Hemsl. & Rose (MEXU-José González 375, Costa Rica).

Distribución: México, Guatemala, Honduras, Costa Rica.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas con arreglo espiral, de tipo compuesta imparipinnada con foliolos opuestos sésiles de textura membranácea (*A. molle*\* tiene hojas trifoliadas con textura cartácea). Foliolos de forma ovada con base asimétrica, convexa en ambos lados; ápice recto (convexo en *A. molle*\*) y margen serrado. El tamaño de los foliolos es micrófilo, la proporción largo/ancho es 3.84:1. El ángulo de la base es 53° y el del ápice, 24°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es craspedódroma con 4 venas basales, el espacio entre las venas secundarias disminuye hacia la base y hacia el ápice y su ángulo con respecto a la vena primaria disminuye hacia la base. Las venas intersecundarias son débiles. La venación terciaria presenta un arreglo mixto, con venas opuestas y alternas percurrentes, su curso es sinuoso y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso pero inconsistente. La venación de 4° orden presenta el patrón reticulado poligonal regular. Las venas de 5° orden también forman un retículo poligonal regular. Las areolas están bien desarrolladas y las últimas venas libres son muy ramificadas (dos o más veces). El orden más alto de venación es el 6° y el último que presenta ramificación excurrente es el 5°. La venación marginal forma arcos. El grado de organización de la hoja es 3r.

Dientes-Hay dos ordenes de dientes distribuidos regularmente a todo lo largo del margen encontrándose unos 3 dientes por cm. El lado apical del diente puede ser recto o convexo mientras que el lado basal es convexo, recto o flexo; el ápice del diente es glandular y el seno es angular. La vena principal del diente es una vena secundaria que nace directamente de la vena primaria.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-actinocítico localizados únicamente en el envés. Se presentan tricomas en una cantidad moderada en toda la superficie del foliolo, son de tipo pluricelular y glandular.

Cristales y canales resiníferos-Se presentan cristales prismáticos únicamente al interior de las venas, las drusas se encuentran dentro de las venas y en el mesófilo. No se observan canales resiníferos.

3) Género: *Anacardium* L. (Lámina 1h-i).

Especie tipo: *A. occidentale* L.

Ejemplares aclarados: *A. excelsum* Skeels (CAS-Almeda 4216, Costa Rica), *A. occidentale* L. (Colección personal de la Dra. Terrazas, Costa Rica).

Ejemplares complementarios: *A. excelsum* Skeels (MEXU-Wm Burger, Gary Visconti y Johnnie Gentry, Costa Rica), *A. giganteum* Hancock ex Engl (MEXU-R. Vázquez & N. Jaramillo 6079, Perú), *A. humile* A. St.-Hil (MEXU-Israel G. Vargas C. 3857, Bolivia), *A. microcarpum* Ducke (MEXU-J. Elias de Paula 3.315, Brasil), *A. nanum* St. Hil (MEXU-G. Hatschbach 49618 & R. Kummrow, Brasil), *A. occidentale* L. (MEXU-Benitez Paredes Alejandro 3817, México), *A. parvifolium* Ducke (MEXU-Gary Hartshorn, Juan Quijano y C. Bauman 2977, Perú).

Distribución: México, Centroamérica, Sudamérica tropical.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas simples con arreglo espiral, textura coriácea e inserción del peciolo marginal. Las hojas son de forma elíptica u obovada (es elíptica en *A. excelsum*, *A. occidentale* y *A. parvifolium*\* y obovada en *A. excelsum*\*, *A. giganteum*\*, *A. humile*\*, *A. microcarpum*\*, *A. nanum*\* y *A. parvifolium*\*). Las hojas son simétricas con base cuneada, decurrente o convexa (cuneada en *A. excelsum*\*, *A. humile*\*, *A. occidentale* y *A. parvifolium*\*, decurrente en *A. giganteum*\* y convexa en *A. excelsum*, *A. microcarpum*\*, *A. nanum*\* y *A. occidentale*). El ápice es convexo y el margen, entero (el ápice es retuso en *A. microcarpum*\*, *A. nanum*\* y *A. parvifolium*\* y ocasionalmente retuso en *A. excelsum*). El tamaño de las hojas es principalmente mesófilo aunque puede ser notófilo en algunos ejemplares de *A. excelsum*. La proporción largo/ancho es 1.92:1 (1.93 en *A. excelsum* y 1.91:1 en *A. occidentale*). El ángulo de la base es 79.25° (81.5° *A. excelsum* y 77° en *A. occidentale*) y el del ápice 87.75° (89.5° en *A. excelsum* y 86° en *A. occidentale*).

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es eucamptódroma (*A. excelsum*) o cladódroma II (*A. occidentale*) con 4 o 5 venas basales (4 en *A. occidentale*, 5 en *A. excelsum*). Las venas secundarias están espaciadas uniformemente y su ángulo con respecto a la vena primaria aumenta ligeramente hacia la base. Hay venas intersecundarias aunque son débiles (ocasionalmente están ausentes en *A. excelsum*). La venación terciaria es principalmente alterna percurrente (*A. occidentale*), a veces se puede mezclar con la opuesta percurrente formando el patrón mixto (*A. excelsum*) o incluso también con el dicótomo formando un patrón opuesto/alternado/dicótomo (*A. excelsum*), su curso es ramificado exmedialmente (algunas son rectas en algunos ejemplares de *A. excelsum*) y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso (ocasionalmente algunas son agudas en *A. excelsum*). El ángulo puede ser uniforme (*A. excelsum*), decrecer exmedialmente (*A. excelsum*) o aumentar basalmente (*A. occidentale*). La venación de 4° orden presenta el patrón reticulado poligonal regular. Las venas de 5° orden

forman un retículo poligonal regular con areolas bien desarrolladas donde las últimas venas libres están ramificadas dos o más veces (ocasionalmente las venas son dicótomas y ocasionalmente también forman areolas moderadamente desarrolladas en *A. excelsum*). El orden más alto de venación es el 6° y el último que presenta ramificación excurrente es el 4° (5° en algunos ejemplares de *A. excelsum*). La venación marginal forma arcos. El grado de organización de la hoja es 3r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico ubicados únicamente en el envés. Los tricomas son de escasos a moderados en *A. excelsum* o completamente ausentes en *A. occidentale*. Cuando se presentan, se localizan en toda la superficie de la hoja, son de tipo simple unicelular y más raramente pluricelular.

Cristales y canales resiníferos-Ocasionalmente se presentan cristales prismáticos en las venas y drusas en el mesófilo de *A. excelsum*. No se observan canales resiníferos.

4) Género: *Antrocaryon* Pierre. (Lámina 2a-d).

Especie tipo: *A. klaineanum* Pierre.

Ejemplares aclarados: *A. micraster* A. Chevalier & A. Guillaumin (US-J. Vouis 11388, Congo).

Ejemplares complementarios: *A. amazonicum* (Ducke) B. L. Burt & A. W. Hill (MEXU-M. Silveira, D. Daly, R. Saraiva, F. Walthier, D. Silva, M. Pardo s/n, Brasil).

Distribución: Brasil, Zaire, Congo, Costa de Marfil.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas compuestas paripinnadas de arreglo espiral y foliolos opuestos (*A. amazonicum*\*). Foliolos de forma elíptica u ovada, asimétricos, de textura membranácea (*A. micraster*) o cartácea (*A. amazonicum*\*) e inserción del peciolo marginal. La forma de la base es convexa, el ápice es acuminado y el margen es entero. El tamaño de la lámina es micrófilo.

Venación-La venación primaria es de tipo pinnada. La venación secundaria es semicraspedódroma, el espaciado de las venas es irregular aunque su ángulo con respecto a la vena primaria es uniforme. Hay venas intersecundarias robustas. La venación terciaria presenta un arreglo mixto/dicótomo (algunas venas opuestas, algunas alternas y otras dicótomas), su curso es ramificado exmedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que varía de forma inconsistente en la lámina. La venación de 4° orden es dicótoma. Las venas de 5° orden también presentan un patrón dicótomo. Las areolas están moderadamente desarrolladas cuyas últimas venas libres se ramifican dos o más veces. El orden más alto de venación es el 5° y el último que presenta ramificación excurrente es el 3°. La venación marginal es libre (arcos incompletos). El grado de organización de la hoja es 3r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anficiclocítico ubicados únicamente en el envés. Se presentan tricomas escasos localizados en toda la superficie de la hoja de tipo simple pluricelular.

Cristales y canales resiníferos-Unicamente se encuentran drusas en el mesófilo. Los canales resiníferos se ubican en las venas de 1°, 2°, 3° y 4° orden.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

5) Género: *Astronium* Jacq. (Lámina 2e-k).

Especie tipo: *A. graveolens* Jacq.

Ejemplares aclarados: *A. balansae* Engl. (US-H. M. Curran 55, Argentina), *A. conzattii* S. F. Blake (DS-Morton & Makrinus 2436, México), *A. fraxinifolium* Schott (MEXU-M. Saldías 799, Bolivia), *A. graveolens* Jacq. (FCME-CGH 420, México), *A. lecontei* Ducke (US-J. Lizot 1972-17, Venezuela).

Ejemplares complementarios: *A. conzattii* S. F. Blake (MEXU-F. Miranda 4349, México), *A. fraxinifolium* Schott (MEXU-F. Miranda 4231, México), *A. graveolens* Jacq. (MEXU-J. Arturo, S. Magallanes 4065, México).

Distribución: Sur de México, Centroamérica, Colombia, Venezuela, Brasil y Paraguay.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas con arreglo alterno, de tipo compuesta imparipinnada con foliolos alternos peciolulados (son paripinnadas con foliolos alternos en *A. graveolens*). La textura es membranacea (cartacea en *A. balansae* y *A. fraxinifolium*). El raquis suele ser simple aunque en *A. conzattii* es ligeramente alado. La forma de los foliolos es ovada (oblonga en *A. fraxinifolium*). La simetría de los foliolos es muy variable; son simétricos en *A. graveolens*, ligeramente asimétricos en la base en *A. balansae* y *A. conzattii*, asimétricos sólo en la base en *A. graveolens* y asimétricos en *A. fraxinifolium* y *A. lecontei*. La base presenta diferentes combinaciones de convexa, cordada y cóncavo-convexa; es convexa en *A. conzattii* y *A. graveolens*, cóncavo-convexa en *A. balansae*, cordada en *A. fraxinifolium*, convexa/cordada en *A. lecontei* y convexa/cóncavo-convexa en *A. graveolens*. El ápice es acuminado (recto en *A. balansae*) y en *A. graveolens* presenta una proyección de la vena primaria más allá del margen del foliolo (mucrón), esta proyección esta ausente en las demás especies revisadas. El margen es serrado, crenado o entero (serrado en *A. balansae* y *A. fraxinifolium*, crenado en *A. conzattii* y *A. graveolens*, entero en *A. lecontei*). El tamaño de los foliolos es micrófilo (notófilo en *A. lecontei*), la proporción largo/ancho es 2.24:1-(2.514:1)-2.67:1. El ángulo de la base varía entre 71°-(77.1°)-88° y el del ápice, 45.5°-(50.85°)-60°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es cladódroma II con 4 venas basales (la venación es craspedódroma en *A. balansae* y eucamptódroma en *A. lecontei*; hay 5 venas basales en *A. fraxinifolium* y 9 en *A. lecontei*). Las venas pueden estar espaciadas de forma uniforme, irregular o el espaciado puede disminuir hacia la base y el ápice mientras que su ángulo con respecto a la vena primaria aumenta ligeramente hacia la base (el espaciado de las venas es uniforme en *A. balansae*, irregular en *A. conzattii* y *A. graveolens* y disminuye hacia la base y el ápice en *A. fraxinifolium* y *A. lecontei*; en *A. graveolens*, el ángulo con respecto a la vena primaria es uniforme). Las venas intersecundarias son robustas (débiles en *A. fraxinifolium* y *A. graveolens*). La venación terciaria es muy variable; en *A. conzattii* y *A. fraxinifolium* es mixta (mezcla de opuestas y alternas percurrentes), en *A. graveolens* es alterna percurrente, en *A. balansae* es dicótoma mientras que en *A. lecontei* el patrón es reticulado al azar. El curso de las venas terciarias es ramificado exmedialmente excepto en *A. conzattii* donde es ramificado admedialmente pero en todos los casos, el ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso, sin embargo, la variación del ángulo puede presentar diferentes estados; decrece exmedialmente en *A. fraxinifolium* y *A. graveolens*, es inconsistente en *A. balansae* y *A. lecontei* y aumenta exmedialmente en *A. conzattii*. La venación de 4° orden presenta tanto el patrón dicótomo (*A. balansae*, *A. conzattii* y *A. fraxinifolium*) como el reticulado poligonal regular (*A. graveolens* y *A. lecontei*) aunque ocasionalmente puede presentar también el patrón mixto (*A. fraxinifolium*). Las



venas de 5° orden son dicótomas con arcoas de poco a moderadamente desarrolladas donde las últimas venas libres están ramificadas dos o más veces (están poco desarrolladas en *A. balansae* y *A. conzattii*). El orden más alto de venación es el 6° (5° en *A. balansae* y *A. graveolens*) y el último que presenta ramificación excurrente es el 3°-5° (3° en *A. balansae* y *A. graveolens*, 4° en *A. conzattii* y *A. fraxinifolium* y 5° en *A. lecontei*). La venación marginal forma arcos. El grado de organización de la hoja es 3r (2r en *A. lecontei*).

Dientes-Hay sólo un orden de dientes distribuidos de forma regular o irregular a todo lo largo del margen encontrándose unos 2 a 4 dientes por cm. (la distribución es regular en *A. balansae* y *A. conzattii* e irregular en *A. fraxinifolium* y *A. graveolens*; se encuentran 2 dientes por cm. en *A. conzattii*, 3 en *A. balansae* y *A. fraxinifolium* y 4 en *A. graveolens*). El lado apical del diente es recto o convexo en *A. conzattii* y *A. graveolens*, convexo en *A. fraxinifolium* y cóncavo en *A. balansae* mientras que el lado basal es convexo en *A. graveolens*, convexo o recto en *A. conzattii*, convexo o retroflexo en *A. fraxinifolium*, y presenta todas éstas variantes en *A. balansae*. El ápice del diente es simple y el seno es angular excepto en *A. graveolens* donde es redondo. La vena principal que entra al diente puede ser una vena de 4° orden (*A. conzattii* y *A. fraxinifolium*) o la rama distal de una dicotomía de una vena secundaria (*A. graveolens*), en ocasiones esta rama no entra directamente al diente sino que llega al seno de modo que no hay una vena principal (*A. balansae*).

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico ubicados únicamente en el envés. Los tricomas están ausentes en 2 especies, *A. balansae* y *A. conzattii*; son moderados en *A. fraxinifolium* y *A. lecontei* y abundantes en *A. graveolens*. Se localizan en toda la superficie de la hoja y en *A. lecontei* también en el margen, son de tipo simple unicelular en *A. graveolens* y *A. lecontei* y pluricelular en *A. fraxinifolium* y *A. graveolens*.

Cristales y canales resiníferos-Se encuentran cristales prismáticos en las venas de *A. balansae*, *A. conzattii* y *A. fraxinifolium* y en el mesófilo de *A. fraxinifolium*, las otras dos especies carecen de ellos. En general no se presentan drusas, se observaron únicamente en las venas y mesófilo de *A. lecontei*. Se localizan canales resiníferos en las venas de 1°, 2° y 3° orden de *A. balansae* y hasta las venas de 4° orden en *A. lecontei*.

6) Género: *Blepharocarya* F. Muell. (Lámina 3a-c).

Especie tipo: *B. involucrigera* F. Muell.

Ejemplares aclarados: *B. depauperata* Specht (Colección personal de la Dra. Terrazas).

Distribución: Australia.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas compuestas de arreglo opuesto. Los folíolos son membranáceos, de forma obovada con base asimétrica, convexa en ambos lados, ápice retuso y margen entero. El tamaño de los folíolos es micrófilo, la proporción largo/ancho es 1.82:1. El ángulo de la base es 77° y el del ápice, 83°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es cladódroma I con 4 venas basales, el espacio entre las venas secundarias disminuye hacia la base y hacia el ápice y su ángulo con respecto a la vena primaria aumenta ligeramente hacia la base. No se presentan venas intersecundarias. La venación terciaria presenta un arreglo alterno percurrente, su curso es

ramificado exmedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que aumenta basalmente. La venación de 4° orden presenta el patrón reticulado poligonal regular. Las venas de 5° orden son dicótomas. Las areolas están bien desarrolladas y las últimas venas libres son desde ausentes hasta ramificadas una vez. El orden más alto de venación es el 5° y el último que presenta ramificación excurrente es el 4°. La venación marginal forma arcos. El grado de organización de la hoja es 3r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-ciclocítico localizados únicamente en el envés. Se presentan tricomas en cantidad moderada en toda la superficie del foliolo, son de tipo pluricelular.

Cristales y canales resiníferos-Se presentan cristales prismáticos al interior de las venas. Los canales resiníferos se encuentran en las venas de 1°, 2°, 3<sup>er</sup> y 4° orden.

- 7) Género: *Bonetiella* Rzed. (Lámina 3d-f).  
Especie tipo: *Bonetiella anomala* (M. H. Johnston) Rzed.  
Ejemplares aclarados: *Bonetiella anomala* (M. H. Johnston) Rzed. (MEXU-E. Carranza 2789, México).  
Distribución: México.  
Descripción:

Organización macroscópica-Hojas simples con arreglo espiral e inserción del peciolo marginal de textura cartácea. La forma de las hojas es oblonga simétrica con base decurrente, ápice convexo con una proyección de la vena media (mucrón) y margen entero. El tamaño de las hojas es nanófilo, la proporción largo/ancho es de 4.98:1. El ángulo de la base es 29° y el del ápice, 36.5°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es cladódroma I con 3 venas basales, las venas están espaciadas irregularmente y su ángulo con respecto a la vena primaria disminuye hacia la base. Las venas intersecundarias son débiles. La venación terciaria presenta el arreglo dicótomo, su curso es ramificado exmedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso e inconsistente. La venación de 4° orden es dicótoma, las areolas están moderadamente desarrolladas donde las últimas venas libres se ramifican una vez. El orden más alto de venación es el 4° y el último que presenta ramificación excurrente es el 3°. La venación marginal forma arcos. El grado de organización de la hoja es 2r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-actinocítico ubicados tanto en el haz como en el envés. Se presentan tricomas escasos localizados en toda la superficie de la hoja, son de tipo simple pluricelular y glandular.

Cristales y canales resiníferos-Se encuentran drusas tanto en el interior de las venas como en el mesófilo. Se localizan canales resiníferos en las venas de 1°, 2° y 3<sup>er</sup> orden.

- 8) Género: *Bouea* Meisn. (Lámina 3g-i).  
Especie tipo: *B. oppositifolia* (Roxb.) Meisn.  
Ejemplares aclarados: *B. oppositifolia* (Roxb.) Meisn (Colección personal de la Dra. Terrazas).

Ejemplares complementarios: *B. oppositifolia* (Roxb.) Meissn (K-E. Suzuki s/n, Brunci).

Distribución: Myanmar, Malasia, Sumatra, oeste de Java, Borneo, Islas Molucas.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas simples con arreglo opuesto, pecioladas de textura cartácea. Las hojas son elípticas, ligeramente asimétricas, con base convexa en un lado y cuneada en el otro, ápice acuminado y margen entero. El tamaño de las hojas es notófilo, la proporción largo/ancho es 3.06:1. El ángulo de la base es 58° y el del ápice es 43°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es cladódroma I con 5 venas basales, el espacio entre las venas secundarias disminuye hacia la base y ápice y su ángulo con respecto a la vena primaria es uniforme. No se presentan venas intersecundarias. La venación terciaria presenta el arreglo mixto (venas opuestas y alternas percurrentes), su curso es ramificado exmedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que aumenta basalmente. La venación de 4º orden es dicótoma. Las venas de 5º orden también son dicótomas. Las arcolas están moderadamente desarrolladas y las últimas venas libres son muy ramificadas (dos o más veces). El orden más alto de venación es el 6º y el último que presenta ramificación excurrente es el 4º. La venación marginal forma arcos. El grado de organización de la hoja es 3r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico localizados únicamente en el envés. No se presentan tricomas.

Cristales y canales resiníferos-Los cristales prismáticos se encuentran al interior de las venas y en el mesófilo. Los canales resiníferos se presentan en las venas de 1º, 2º y 3º orden.

9) Género: *Buchanania* Spreng. (Lámina 4a-d).

Especie tipo: *B. lanzan* Spreng.

Ejemplares aclarados: *B. acuminata* Turcz (DS-Toroos 2221, Sumatra), *B. acuminatissima* Merrill (US-M. Ramos & G. Edaña s/n, Filipinas), *B. florida* Schau (DS-Philip. For. Fl 13, Filipinas), *B. palawensis* Lauterb (DS-Herre 43, Islas Palau), *B. reticulata* Hance (Colección personal de la Dra. Terrazas).

Ejemplares complementarios: *B. arborescens* (Blume) Blume (MEXU-C. E. Ridsdale 1074, Filipinas), *B. latifolia* Roxb (MEXU-J. F. Maxwell 88-156, Tailandia), *B. reticulata* Elmer (NY-A. D. E. Elmer 12334, Filipinas, isotipo).

Distribución: India, China, Tailandia, Malasia, Java, Sumatra, Nueva Guinea, Australia, Micronesia, Melanesia, Islas Salomón, Polinesia.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas simples con arreglo alterno, inserción del peciolo marginal y textura cartácea (el arreglo es espiral en *B. arborescens*\* y *B. latifolia*\*; la textura es membranácea en *B. acuminatissima* y coriácea en *B. reticulata*). La forma de las hojas es elíptica, obovada u oblonga (elíptica en *B. acuminata*, *B. arborescens*\*, *B. florida*, *B. latifolia*\* y *B. reticulata*\*, obovada en *B. acuminatissima* y *B. palawensis* y oblonga en *B. latifolia*\*, *B. palawensis* y *B. reticulata*). Las hojas son simétricas con base decurrente y ápice acuminado, de margen entero (son asimétricas en la base en *B. reticulata*, la base es cóncavo-convexa en *B. florida* y convexa de un lado, cóncavo-convexa del otro en *B. reticulata*, el ápice es retuso en *B. palawensis* y *B. reticulata* y convexo en *B. arborescens*\* y *B. latifolia*\*). El tamaño de las hojas

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

es notófilo (mesófilo en *B. palawensis*), la proporción largo/ancho es 2.115:1-(2.563:1)-3.32:1. El ángulo de la base varía entre 49°-(60.2°)-71° y el del ápice entre 54°-(68.7°)-83.5°.

**Venación**-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es cladódroma I, II o eucamptódroma con 3-5 o 9 venas basales (es cladódroma I en *B. reticulata*, cladódroma II en *B. acuminatissima* y *B. florida* y eucamptódroma en *B. acuminata* y *B. palawensis*; se presentan 3 venas basales en *B. florida*, 4 en *B. acuminatissima*, 5 en *B. acuminata* y *B. palawensis* y 9 en *B. reticulata*). El espaciado de las venas es irregular en *B. acuminatissima* y *B. palawensis*, disminuye hacia la base en *B. acuminata* y disminuye hacia la base y hacia el ápice en *B. florida*, *B. palawensis* y *B. reticulata*. El ángulo de las venas secundarias con respecto a la vena primaria aumenta ligeramente hacia la base (abruptamente en *B. acuminatissima* y es uniforme en *B. reticulata*). No se presentan venas intersecundarias, excepto en *B. acuminata* donde son débiles y en *B. reticulata* donde son robustas. La venación terciaria presenta el arreglo alterno percurrente (mixto en *B. florida*), su curso es ramificado exmedialmente aunque en *B. acuminatissima* y *B. florida* es ramificado admedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es principalmente obtuso aunque se pueden encontrar algunas con ángulo agudo en *B. florida* y *B. reticulata* y más raramente en *B. palawensis*. El ángulo de las venas terciarias con respecto a la vena primaria puede decrecer o aumentar exmedialmente (decrece en *B. acuminata*, *B. palawensis* y *B. reticulata* y aumenta en *B. acuminatissima*, *B. florida* y *B. palawensis*). La venación de 4° orden es muy variable presentando diferentes combinaciones en cada especie; en *B. acuminata* el arreglo es opuesto/alterno/dicótomo, en *B. acuminatissima* es dicótomo, en *B. florida* es opuesto/dicótomo, en *B. palawensis* es mixto (opuesto/alterno) y en *B. reticulata* es reticulado poligonal regular. Las venas de 5° orden son dicótomas, las areolas están de poco a bien desarrolladas (poco en *B. acuminatissima*, moderadamente en *B. acuminata* y *B. florida* y están bien desarrolladas en *B. palawensis* y *B. reticulata*). Las últimas venas libres están ramificadas dos o más veces. El orden más alto de venación es el 5°-7° y el último que presenta ramificación excurrente es el 3°-6° (el orden mas alto es el 5° en *B. acuminatissima*, 6° en *B. florida* y *B. palawensis* y 7° en *B. acuminata* y *B. reticulata* y el último que presenta ramificación excurrente es el 3° en *B. acuminatissima*, 4° en *B. florida*, 5° en *B. acuminata* y *B. palawensis* y 6° en *B. reticulata*). La venación marginal forma arcos excepto en *B. reticulata* donde se presenta una vena fimbrial. El grado de organización de la hoja es 3r (2r para *B. acuminatissima* y 4r para *B. reticulata*).

**Características epidérmicas**-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico ubicados únicamente en el envés (son de tipo policítico-actinocítico en *B. florida* y se ubican en ambas superficies en *B. acuminata*). *B. acuminatissima* carece de tricomas; en las demás especies, éstos son escasos y se localizan ya sea en toda la superficie de la hoja como en *B. florida* y *B. palawensis*, únicamente en las venas como en *B. acuminata* o en las venas y el margen como en *B. reticulata*; son de tipo simple pluricelular.

**Cristales y canales resiníferos**-Se encuentran cristales prismáticos al interior de las venas de todas las especies y en el mesófilo de *B. florida*, pueden estar ausentes en *B. palawensis* que además carece de drusas, pero éstas se presentan en las venas de las demás especies y en el mesófilo de *B. acuminata*, *B. acuminatissima* y *B. reticulata*. No se observan canales resiníferos.

10) Género: *Camptosperma* Thwaites. (Lámina 4c-g).

Especie tipo: *C. zeylanicum* Thwaites.

Ejemplares aclarados: *C. auriculata* Hook. f. (US-Corner Singapore Field 26021, Singapur), *C. montana* Lauterb (US-J. Sinclair 5055, Singapur).

Ejemplares complementarios: *C. auriculata* Hook. f. (K-Suzuki s/n, Brunei; K-Suzuki & Miyamoto s/n, Brunei), *C. panamensis* Standl (MEXU-Gerrit Davidse y Gerardo Herrera 31457, Costa Rica).

Distribución: Centroamérica, Colombia, Brasil, Madagascar, Sri Lanka, Malasia, Tailandia, Sumatra, Borneo, Islas Celebes, Islas Molucas, Nueva Guinea, Islas Seychelles, Micronesia, Melanesia.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas simples con arreglo espiral y unión del peciolo marginal, de textura cartácea (*C. montana*) o coriácea (*C. auriculata*). Las hojas son de forma obovada (elíptica en *C. auriculata*). Son simétricas (*C. montana*) o ligeramente asimétricas (*C. auriculata*) con base decurrente, ápice convexo (*C. panamensis*\*) o retuso que puede llegar a emarginado en *C. auriculata* y margen entero. El tamaño de las hojas es notófilo, la proporción largo/ancho es 3.18:1 (2.91:1 en *C. auriculata* y 3.45:1 en *C. montana*). El ángulo de la base es 45.5° (52° en *C. auriculata* y 39° en *C. montana*) y el del ápice 57° (*C. montana*).

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es eucamptódroma con 4 venas basales (*C. auriculata*). El espacio entre las venas secundarias disminuye hacia la base (*C. auriculata*) o hacia la base y el ápice (*C. montana*) y su ángulo con respecto a la vena primaria aumenta hacia la base ligeramente. Las venas intersecundarias son débiles (*C. montana*) o están ausentes (*C. auriculata*). La venación terciaria es alterna percurrente (*C. auriculata*) o mixta (*C. montana*), su curso es ramificado exmedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que aumenta basal (*C. auriculata*) o exmedialmente (*C. montana*). La venación de 4° orden presenta el patrón reticulado poligonal regular. Las venas de 5° orden son dicótomas con areolas moderadamente desarrolladas donde las últimas venas libres van desde no ramificadas hasta muy ramificadas (dos o más veces) siendo ésta última la condición predominante en *C. auriculata*. El orden más alto de venación es el 6° y el último que presenta ramificación excurrente es el 5° (*C. auriculata*) o el 4° (*C. montana*). La venación marginal forma arcos. El grado de organización de la hoja es 3r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico localizados únicamente en el envés. Se presentan tricomas en cantidad de moderada (*C. auriculata*) a abundante (*C. montana*) en toda la superficie de la hoja, son de tipo pluricelular.

Cristales y canales resiníferos-Se presentan cristales prismáticos únicamente al interior de las venas, las drusas se encuentran dentro de las venas y en el mesófilo. No se observan canales resiníferos.

11) Género: *Cardenasiodendron* F. A. Barkley. (Lámina 4h-j).

Especie tipo: *C. brachypterum* (Loes. ex Herzog) F. A. Barkley.

Ejemplares aclarados: *C. brachypterum* (Loes. ex Herzog) F. A. Barkley (NY-Heimbach 3873, Bolivia).

Distribución: Bolivia.

### Descripción:

Organización macroscópica-Lámina peciolada/peciolulada de textura membranacea, de forma ovada ligeramente asimétrica con base convexa en ambos lados, ápice recto y margen serrado. El tamaño de la lámina es micrófilo, la proporción largo/ancho es 3.275:1. El ángulo de la base es 61° y el del ápice es 31°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es craspedódroma, con 2 o 3 venas basales, ocasionalmente se presentan venas agróficas compuestas. El espaciado de las venas secundarias es irregular y su ángulo con respecto a la vena primaria aumenta ligeramente hacia la base. Las venas intersecundarias son robustas. La venación terciaria presenta el arreglo mixto (venas opuestas y alternas percurrentes), su curso es sinuoso y recto y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que decrece exmedialmente. La venación de 4° orden presenta el patrón reticulado poligonal regular. Las venas de 5° orden son dicótomas. Las areolas están bien desarrolladas y las últimas venas libres son desde ausentes hasta muy ramificadas (dos o más veces). El orden más alto de venación es el 5° y el último que presenta ramificación excurrente es el 4°. La venación marginal forma arcos. El grado de organización de la hoja es 3r.

Dientes-Hay sólo un orden de dientes, éstos se distribuyen regularmente a todo lo largo del margen encontrándose unos 3 dientes por cm. El lado apical del diente es flexo y el lado basal es convexo o flexo, el ápice del diente es espinoso y el seno, angular. La vena principal del diente es una rama proveniente de una dicotomía de una vena secundaria, ésta puede ser tanto la rama distal como la proximal.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-actinocítico localizados únicamente en el envés. Se presentan tricomas en cantidad moderada en toda la superficie de la lámina, son de tipo pluricelular y glandular.

Cristales y canales resiníferos-Se presentan cristales prismáticos y drusas únicamente al interior de las venas pero pueden estar ausentes. No se observan canales resiníferos.

12) Género: *Choerospondias* B. L. Burtt & A. W. Hill. (Lámina 5a-c).

Especie tipo: *C. axillaris* (Roxb.) Burtt & A. W. Hill.

Ejemplares aclarados: *C. axillaris* (Roxb.) Burtt & A. W. Hill (Colección personal de la Dra. Terrazas, Japón).

Ejemplares complementarios: *C. axillaris* (Roxb.) Burtt & A. W. Hill (MEXU-K. L. Shi 13105, China), *C. axillaris* Roxb (MEXU-J. F. Maxwell 88-825, Tailandia).

Distribución: China subtropical, Myanmar, Tailandia, Vietnam.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas compuestas imparipinnadas con arreglo alterno y foliolos opuestos peciolulados de textura membranacea. Foliolos ovados simétricos con base cóncavo-convexa, ápice acuminado y margen entero. El tamaño de los foliolos es micrófilo, la proporción largo/ancho es 2.44:1. El ángulo de la base es 72° y el del ápice, 37°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es eucamptódroma, con 5 venas basales, el espaciado de las venas secundarias es irregular y su ángulo con respecto a

la vena primaria es uniforme. Las venas intersecundarias son robustas. La venación terciaria presenta el arreglo mixto (venas opuestas y alternas percurrentes), su curso es recto y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que decrece exmedialmente. La venación de 4° orden presenta el patrón reticulado poligonal regular. Las venas de 5° orden son dicótomas. Las areolas están bien desarrolladas y las últimas venas libres son desde ausentes hasta muy ramificadas (dos o más veces). El orden más alto de venación es el 6° y el último que presenta ramificación excurrente es el 4°. La venación marginal forma arcos. El grado de organización de la hoja es 3r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico localizados únicamente en el envés. Se presentan tricomas unicelulares escasos en toda la superficie y en el margen del foliolo, además se presentan tricomas pluricelulares y glandulares en cantidad moderada sobre la superficie. Se presentan también los llamados domatia, que consisten únicamente de tricomas.

Cristales y canales resiníferos-No se presentan ni drusas ni cristales prismáticos, sin embargo, en el mesófilo se observa la presencia de arenas. Los canales resiníferos se localizan en las venas de 1°, 2°, 3° y 4° orden.

13) Género: *Comocladia* P. Browne. (Lámina 5d-i).

Especie tipo: *C. pinnatifida* L.

Ejemplares aclarados: *C. engleriana* Loes. (FCME-LLP 1108, México; CAS-Mexia 1163, México), *C. guatemalensis* Donn. Sm. (DS-Breedlove 24473, México), *C. ilicifolia* Sw. (DS-Rickseker 374, St. Croix, Antillas, Estados Unidos), *C. mollissima* H. B. & K. (FCME-COA 148, México; DS-Lathrop & Thorne 7339, México), *C. palmeri* Rose (FCME-AH 73, México), *C. platyphylla* A. Rich. ex Griseb. (DS-Jack 8484, Cuba).

Ejemplares complementarios: *C. engleriana* Loes. (MEXU-L. Trejo 77, México), *C. guatemalensis* Donn. Sm. (MEXU-A. Reyes García 1565, México), *C. mollissima* H. B. & K. (MEXU-Noel Riaño Ramírez 132, México), *C. palmeri* Rose (MEXU-U. Ramírez Cantú s/n, México), *C. repanda* S. F. Blake (MEXU-Legit Wolfgang Boege 429, México).

Distribución: México, Antillas.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas de arreglo alterno o espiral de tipo compuesta imparipinnada con foliolos opuestos peciolulados de textura cartácea (el arreglo es alterno en *C. engleriana* y *C. palmeri* y espiral en *C. guatemalensis* y *C. mollissima*; la textura es membranácea en *C. ilicifolia* y *C. platyphylla*). Los foliolos son de forma oblonga, ovada o elíptica (oblonga en *C. engleriana*, *C. guatemalensis*, *C. mollissima*, *C. platyphylla* y *C. repanda*\*, ovada en *C. ilicifolia* y *C. mollissima* y elíptica en *C. engleriana* y *C. palmeri*). Los foliolos son simétricos, asimétricos en la base o ligeramente asimétricos en la base (son simétricos en *C. engleriana*, *C. ilicifolia*, *C. mollissima* y *C. platyphylla*, asimétricos en la base en *C. guatemalensis* y *C. palmeri* y ligeramente asimétricos en la base en *C. engleriana* y *C. mollissima*). La forma de la base es variable; es cordada en *C. engleriana*, *C. guatemalensis*, *C. ilicifolia* y *C. mollissima*, cóncavo-convexa en *C. engleriana*, convexa en *C. mollissima*, *C. platyphylla* y *C. repanda*\* y convexa de un lado y cuneada del otro en *C. palmeri*. El ápice es acuminado; en *C. ilicifolia* y *C. platyphylla*, la vena media se proyecta más allá del margen

formando una espina (el ápice es convexo en *C. guatemalensis*, *C. platyphylla* y *C. repanda*\*). El margen es dentado excepto en *C. palmeri* donde es crenado y en algunos especímenes de *C. engleriana* donde es entero. El tamaño de los foliolos es notófilo (microfilo en *C. ilicifolia* y a veces en *C. mollissima*, ocasionalmente mesófilo en *C. engleriana*), la proporción largo/ancho es 1.1:1-(1.573:1)-1.87. El ángulo de la base es 92°-(104.979°)-136° y el del ápice es 69°-(91.375°)-106.5°.

Venación-La venación primaria es pinnada excepto en *C. ilicifolia* donde es actinódroma suprabasal. La venación secundaria es craspedódroma excepto en *C. ilicifolia* donde es cladódroma I. El número de venas basales es 3 en *C. engleriana* y *C. platyphylla*, 4 en *C. ilicifolia*, *C. mollissima* y *C. palmeri*, 5 en *C. engleriana* y 7 en *C. guatemalensis* y *C. mollissima*. El espaciado de las venas secundarias disminuye tanto hacia la base como hacia el ápice excepto en *C. ilicifolia* y *C. platyphylla* donde es uniforme y en algunos ejemplares de *C. engleriana* donde puede ser irregular. El ángulo con respecto a la vena primaria aumenta hacia la base ligera, abruptamente o es uniforme (aumenta ligeramente en *C. engleriana*, *C. guatemalensis*, *C. mollissima* y *C. palmeri*, abruptamente en *C. engleriana* y *C. ilicifolia* y es uniforme en *C. platyphylla*). Las venas intersecundarias son robustas (débiles en *C. guatemalensis*, *C. ilicifolia* y algunos ejemplares de *C. engleriana* y ausentes en *C. platyphylla*). La venación terciaria presenta típicamente el arreglo dicótomo, ocasionalmente se presentan venas opuestas y alternas percurrentes dando un arreglo opuesto/alternado/dicótomo; su curso es ramificado exmedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso aunque en *C. platyphylla* se pueden presentar algunas agudas (el arreglo es opuesto/alternado/dicótomo en algunos ejemplares de *C. engleriana* y *C. mollissima*, y en *C. palmeri*). El ángulo varía sobre la lámina de diferentes formas, decrece exmedialmente en *C. mollissima* (algunos ejemplares) y *C. palmeri*, es inconsistente en *C. mollissima* (algunos ejemplares), aumenta exmedialmente en *C. guatemalensis*, *C. ilicifolia* y *C. platyphylla*, mientras que en *C. engleriana* puede ser uniforme o aumentar basalmente. La venación de 4° orden es dicótoma. Las venas de 5° orden también son dicótomas (ocasionalmente pueden formar un retículo en *C. engleriana*). Las areolas están poco desarrolladas (completamente ausentes en *C. palmeri* y moderadamente desarrolladas en algunos ejemplares de *C. engleriana*); las últimas venas libres van desde ausentes hasta muy ramificadas (dos o más veces) siendo esta condición la más común en *C. guatemalensis* y *C. ilicifolia* mientras que una sola ramificación es lo más común para *C. platyphylla*. El orden más alto de venación es el 5° (6° en *C. ilicifolia* y *C. platyphylla*) y el último que presenta ramificación excurrente es el 3° (4° en *C. platyphylla* y algunos ejemplares de *C. engleriana* y *C. mollissima*). La venación marginal forma arcos incompletos. El grado de organización de la hoja es 3r (2r en *C. ilicifolia* y algunos ejemplares de *C. engleriana* y *C. mollissima*).

Dientes-Hay sólo un orden de dientes, éstos se distribuyen regularmente a todo lo largo del margen encontrándose sólo un diente por cm. (en *C. engleriana* hay dos ordenes de dientes distribuidos irregularmente; en *C. palmeri* se encuentran 2 dientes por cm. mientras que en *C. mollissima* hay de 1 a 2). El lado apical del diente es convexo en *C. engleriana*, *C. guatemalensis* y *C. palmeri*, recto en *C. guatemalensis*, *C. mollissima* y *C. platyphylla* y cóncavo en *C. ilicifolia* y *C. platyphylla*; el lado basal es convexo en *C. engleriana*, *C. guatemalensis* y *C. palmeri*, recto en *C. engleriana*, *C. guatemalensis*, *C. mollissima* y *C. platyphylla* y cóncavo en *C. ilicifolia* y *C. platyphylla*. El ápice del diente puede ser espinoso, mucronado, glandular o simple, el seno es redondo (el ápice es espinoso en *C. ilicifolia* y *C. platyphylla*, mucronado en *C. engleriana* y *C. mollissima*, glandular en *C. palmeri* y simple en *C. guatemalensis* y *C. mollissima*). La vena



principal del diente es típicamente una vena secundaria, que no presenta dicotomías en su curso, pero en *C. ilicifolia*, las venas principales de los dientes son venas primarias.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico y se localizan únicamente en el envés (son de tipo policítico-ciclocítico en *C. platyphylla* y de ambos tipos en *C. mollissima*). Los tricomas están ausentes en *C. platyphylla* pero en las demás especies son desde moderados hasta abundantes (moderados en *C. ilicifolia*, *C. palmeri* y algunos ejemplares de *C. engleriana*, abundantes en *C. engleriana*, *C. guatemalensis* y *C. mollissima*). Su distribución es muy variable pero típicamente se localizan en toda la superficie del foliolo (en *C. palmeri* sólo están en las venas, en *C. ilicifolia* y *C. engleriana* están en las venas y la superficie y en *C. ilicifolia* además están en el margen). Son de tipo pluricelular (también hay unicelulares en *C. engleriana* y *C. palmeri*).

Cristales y canales resiníferos-En general no se presentan cristales prismáticos, sin embargo en *C. guatemalensis*, éstos se presentan en el mesófilo y en el interior de las venas mientras que en *C. platyphylla* únicamente están en las venas; en cuanto a las drusas, *C. ilicifolia* y *C. palmeri* carecen de ellas, *C. platyphylla* y algunos ejemplares de *C. mollissima* sólo las presentan en el interior de las venas mientras que *C. engleriana*, *C. guatemalensis* y *C. mollissima* las presentan en el mesófilo y en las venas. Los canales resiníferos se localizan en las venas de 1º, 2º, 3º y 4º orden, ocasionalmente pueden no observarse en *C. engleriana*.

#### 14) Género: *Cotinus* Mill. (Lámina 6a-c).

Especie tipo: *C. coggygria* Scop.

Ejemplares aclarados: *C. coggygria* Scop. (US-R. de Soó s/n, Hungría).

Ejemplares complementarios: *C. americanus* Nutt (MEXU-B. C. Tharp, C. M. Rowell & Fred A. Barkley 17-176, Estados Unidos), *C. carranzae* J. Rzedowski & G. Calderón de Rzedowski (MEXU-E. Carranza y E. Perez 5651, México), *C. coggygria* Scop. (MEXU-KEW0006931139 (loc 756), Reino Unido).

Distribución: Europa, Asia, Estados Unidos, México.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas simples con arreglo alterno y unión marginal del peciolo, de textura membranácea (cartácea en *C. carranzae*\*). Las hojas son elípticas asimétricas en la base cuya forma es convexa en ambos lados, con ápice convexo y margen entero (la forma es oblonga en *C. carranzae*\*). El tamaño de las hojas es micrófilo, la proporción largo/ancho es 1.23:1. El ángulo de la base es 110° y el del ápice, 106°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es cladódroma I, con 5 venas basales y un par de venas agróficas. El espaciado de las venas secundarias disminuye hacia la base y el ápice y su ángulo con respecto a la vena primaria aumenta hacia la base ligeramente. No se presentan venas intersecundarias. La venación terciaria presenta el arreglo alterno percurrente, su curso es ramificado exmedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que decrece exmedialmente. La venación de 4º orden presenta el patrón reticulado poligonal regular al igual que las venas de 5º orden. Las areolas están bien desarrolladas y las últimas venas libres son desde ausentes hasta muy ramificadas (dos o más veces). El orden más alto de venación es el 6º y el último que presenta ramificación excurrente es el 5º. La venación marginal forma arcos. El grado de organización de la hoja es 4r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico localizados únicamente en el envés. Se presentan tricomas en cantidad moderada de tipo glandular.

Cristales y canales resiníferos-No se presentan cristales prismáticos ni drusas. No se observan canales resiníferos.

15) Género: *Cyrtocarpa* Kunth. (Lámina 6d, g).

Especie tipo: *C. procera* H. B. & K.

Ejemplares aclarados: *C. procera* H. B. & K. (FCME-FL 3097, México).

Ejemplares complementarios: *C. caatingae* J. D. Mitchell & D. C. Daly (MEXU-André M. de Carvalho, P. Gasson, S. Sant'Ana & André Amorim 3752, Brasil), *C. edulis* Standl (MEXU-John H. Thomas 8467, México), *C. procera* H. B. & K. (MEXU-Refugio Cedillo T 1443 y Rafael Torres C, México).

Distribución: México (Baja California), Brasil.

Descripción:

Organización macrosópica-Hojas compuestas imparipinnadas con arreglo espiral y foliolos opuestos sésiles, de textura cartácea y raquis alado. Foliolos de forma ovada, ligeramente asimétricos en la base que es convexa de ambos lados, el ápice es recto y presenta una proyección de la vena media (mucrón); el margen es entero (en *C. edulis*\* el arreglo es alterno, la forma de los foliolos es elíptica, el ápice es convexo y no se presenta mucrón). El tamaño de los foliolos es micrófilo, la proporción largo/ancho es 2.84:1. El ángulo de la base es 69.25° y el del ápice, 47.875°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es eucamptódroma, con 3 venas basales; el espaciado de las venas secundarias es uniforme al igual que su ángulo con respecto a la vena primaria. Las venas intersecundarias son robustas. La venación terciaria presenta el arreglo alterno percurrente, su curso es ramificado exmedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que decrece exmedialmente. La venación de 4° orden presenta el patrón reticulado poligonal regular mientras que las venas de 5° orden son dicótomas. Las areolas están bien desarrolladas y las últimas venas libres son no ramificadas o están ausentes. El orden más alto de venación es el 5° y el último que presenta ramificación excurrente es el 4°. La venación marginal forma arcos. El grado de organización de la hoja es 3r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico localizados únicamente en el envés. Se presentan tricomas en cantidad abundante distribuidos en toda la superficie y son de tipo pluricelular y glandular.

Cristales y canales resiníferos-No se presentan cristales prismáticos ni drusas. No se observan canales resiníferos.

16) Género: *Dracontomelon* Blume. (Lámina 6d-f, h-i).

Especie tipo: no designada.

Ejemplares aclarados: *D. cumingianum* Baill. (DS-Elmer 16235, Filipinas), *D. dao* Merrill & Rolfe (US-G. J. Labitag s/n, Filipinas).

Ejemplares complementarios: *D. dao* Merrill & Rolfe (K-Suzuki & Miyamoto s/n, Brunci).

Distribución: Asia continental, India, China, Myanmar, Tailandia, Camboya, Malasia, Sumatra, Java, Filipinas, Islas Fiji, Nueva Guinea, Polinesia.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas compuestas imparipinnadas de arreglo espiral y foliolos opuestos peciolulados de textura cartácea. Los foliolos pueden ser de forma oblonga u ovada (es oblonga en *D. cumingianum* y *D. dao*\* y ovada en *D. dao*); son ligeramente asimétricos, con base convexa en ambos lados, ápice acuminado y margen entero. El tamaño de los foliolos es notófilo (*D. cumingianum*) o micrófilo (*D. dao*), la proporción largo/ancho es 3.005:1 (3.39:1 en *D. cumingianum* y 2.62:1 en *D. dao*), el ángulo de la base es 64.25° (61.5° en *D. cumingianum* y 67° en *D. dao*) y el del ápice es 48.5° (49° en *D. cumingianum* y 48° en *D. dao*).

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es eucamptódroma con 4 venas basales en *D. cumingianum* y semicraspedódroma con 6 venas basales en *D. dao*. El espaciado de las venas secundarias disminuye hacia la base mientras que su ángulo con respecto a la vena primaria aumenta ligeramente hacia la base en *D. cumingianum* y es uniforme en *D. dao*. Las venas intersecundarias de *D. cumingianum* son débiles mientras que en *D. dao*, éstas no se presentan. La venación terciaria presenta el arreglo mixto (opuesto/alterno percurrente) en *D. cumingianum* y el reticulado poligonal regular en *D. dao*, su curso es ramificado exmedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que decrece exmedialmente en *D. dao* mientras que en *D. cumingianum* es inconsistente. La venación de 4° orden presenta el patrón reticulado poligonal regular en *D. cumingianum* mientras que en *D. dao*, es dicótomo. Las venas de 5° orden tienen el patrón dicótomo en *D. cumingianum* y el patrón reticulado poligonal regular en *D. dao*. Las arcolas están bien desarrolladas y las últimas venas libres están muy ramificadas (2 o más veces). El orden más alto de venación es el 6° y el último que presenta ramificación excurrente es el 5°. La venación marginal forma arcos en *D. cumingianum* y forma una vena fimbrial en *D. dao*. El grado de organización de la hoja es 3r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico en *D. cumingianum* y paracítico-braquiparacítico en *D. dao*, se encuentran únicamente en el envés. Se presentan tricomas escasos distribuidos en toda la superficie y son de tipo unicelular (*D. dao*) o pluricelular (*D. cumingianum*), además *D. dao* presenta domatia formados por tricomas.

Cristales y canales resiníferos-Se presentan cristales prismáticos en el interior de las venas. Hay drusas en el mesófilo de *D. dao*. No se observan canales resiníferos.

17) Género: *Euroschinus* Hook. f. (Lámina 7a-c).

Especie tipo: *E. falcatus* Hook. f.

Ejemplares aclarados: *E. falcatus* Hook. f. (US-S. F. Kajewski 1340, Australia).

Distribución: Nueva Guinea, Nueva Caledonia, Australia.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas compuestas paripinnadas de arreglo espiral y foliolos alternos, con inserción del peciolulo marginal y textura membranácea. La forma de los foliolos es elíptica asimétrica con base convexa en ambos lados, ápice acuminado y margen entero. El

tamaño de los folíolos es notófilo, la proporción largo/ancho es 2.15:1. El ángulo de la base es 83° y el del ápice es 64°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es cladódroma I con 4 venas basales, el espaciado de las venas secundarias disminuye hacia la base y el ápice y su ángulo con respecto a la vena primaria aumenta hacia la base abruptamente. Las venas intersecundarias son robustas. La venación terciaria presenta el arreglo dicótomo, su curso es ramificado exmedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso pero inconsistente. La venación de 4° orden presenta el patrón reticulado poligonal regular. Las venas de 5° orden son dicótomas. Las areolas están bien desarrolladas y las últimas venas libres son muy ramificadas (dos o más veces). El orden más alto de venación es el 6° y el último que presenta ramificación excurrente es el 4°. La venación marginal forma arcos. El grado de organización de la hoja es 3r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico localizados únicamente en el envés. Se presentan tricomas en cantidad moderada distribuidos en toda la superficie de la lámina, son de tipo pluricelular y glandular, además se presentan domatia formados únicamente por tricomas.

Cristales y canales resiníferos-Se presentan drusas en el mesófilo. No se observan canales resiníferos.

18) Género: *Gluta* L. (Lámina 7d, g).

Especie tipo: *G. renghas* L.

Ejemplares aclarados: *G. tavoyana* Hook. f. (L-Teysmann s/n, Sumatra).

Ejemplares complementarios: *G. usitata* (Wall.) Ding Hou (MEXU-J. F. Maxwell 91-151, Tailandia).

Distribución: India, Myanmar, Tailandia, Vietnam, Indochina, Malasia, Java, Sumatra, Bornco, Nueva Guinea, Madagascar.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas simples con arreglo espiral y unión del peciolo marginal, de textura cartácea. Las hojas tienen forma elíptica, ligeramente asimétrica en la base que es decurrente, el ápice es convexo y el margen, entero (las hojas son oblongas con ápice acuminado y textura membranácea en *G. usitata*\*). El tamaño de las hojas es notófilo, la proporción largo/ancho es 2.54:1, el ángulo de la base es 60° y el del ápice 62°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es eucamptódroma con 3 venas basales, el espacio entre las venas secundarias disminuye hacia la base y el ápice y su ángulo con respecto a la vena primaria aumenta hacia la base ligeramente. Las venas intersecundarias son robustas. La venación terciaria es reticulada al azar, su curso es ramificado exmedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que decrece exmedialmente. La venación de 4° orden presenta el patrón dicótomo. Las venas de 5° orden también son dicótomas, las areolas están bien desarrolladas y las últimas venas libres están muy ramificadas (dos o más veces). El orden más alto de venación es el 5° y el último que presenta ramificación excurrente es el 4°. La venación marginal forma arcos. El grado de organización de la hoja es 3r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-ciclocítico localizados únicamente en el envés. Carece de tricomas.

Cristales y canales resiníferos-No se presentan cristales prismáticos ni drusas. No se observan canales resiníferos.

19) Género: *Haplorhus* Engl. (Lámina 7c-f).

Especie tipo: *H. peruviana* Engl.

Ejemplares aclarados: *H. peruviana* Engl. (Colección personal de la Dra. Terrazas).

Distribución: Perú, una localidad en Chile.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas simples pecioladas de textura cartácea. Las hojas son oblongas simétricas con base decurrente, ápice recto y margen entero. El tamaño de las hojas es notófilo, la proporción largo/ancho es 17.3:1. El ángulo de la base es 12° y el del ápice, 13.5°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es cladódroma I con 3 venas basales, el espaciado de las venas secundarias es irregular y su ángulo con respecto a la vena primaria es uniforme. Las venas intersecundarias son débiles. La venación terciaria presenta el arreglo dicótomo, su curso es ramificado exmedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso pero inconsistente. La venación de 4° orden es dicótoma al igual que las venas de 5° orden. Las arcolas están poco desarrolladas y las últimas venas libres son muy ramificadas (dos o más veces). El orden más alto de venación es el 5° y el último que presenta ramificación excurrente es el 3°. La venación marginal es libre (arcos incompletos). El grado de organización de la hoja es 1r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anfíciclocítico y se localizan tanto en el haz como en el envés. No se presentan tricomas.

Cristales y canales resiníferos-No se presentan cristales prismáticos ni drusas. No se observan canales resiníferos.

20) Género: *Harpephyllum* Bernh. ex Krauss. (Lámina 7h-j).

Especie tipo: *H. caffrum* Bernh. ex Krauss.

Ejemplares aclarados: *H. caffrum* Bernh. ex Krauss (Colección personal de la Dra. Terrazas).

Distribución: Sudáfrica.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas compuestas imparipinnadas de arreglo alterno y foliolos opuestos sésiles, de textura cartácea, con raquis alado. Foliolos de forma ovada, ligeramente asimétricos con base cóncavo-convexa en ambos lados, ápice recto y margen entero. El tamaño de los foliolos es micrófilo, la proporción largo/ancho es 3.26:1, el ángulo de la base es 60° y el del ápice, 31°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es semicraspedódroma con 3 venas basales, el espaciado de las venas secundarias es irregular y su

ángulo con respecto a la vena primaria aumenta hacia la base ligeramente. No se presentan venas intersecundarias. La venación terciaria presenta el arreglo mixto (hay venas opuestas y alternas percurrentes), su curso es ramificado exmedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que decrece exmedialmente. La venación de 4° y 5° orden es dicótoma. Las areolas están moderadamente desarrolladas donde las últimas venas libres van desde ausentes hasta muy ramificadas (dos o más veces). El orden más alto de venación es el 5° y el último que presenta ramificación excurrente es el 4°. La venación marginal forma arcos. El grado de organización de la hoja es 3r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico localizados únicamente en el envés. No se presentan tricomas.

Cristales y canales resiníferos-Se presentan drusas en el interior de las venas y en el mesófilo. No se observan canales resiníferos.

21) Género: *Koordersiodendron* Engl. (Lámina 8a-c).

Especie tipo: *K. celebicum* Engl.

Ejemplares aclarados: *K. pinnatum* Merrill (US-Castro, Borneo For Dept A-831, Borneo)

Ejemplares complementarios: *K. pinnatum* Merrill (MEXU-C. E. Ridsdale 1131, Filipinas).

Distribución: Malasia, Borneo, Filipinas, Islas Celebes, Islas Molucas, Nueva Guinea.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas compuestas imparipinnadas de arreglo espiral, con foliolos alternos peciolulados de textura cartácea. Los foliolos son ovados, ligeramente asimétricos en la base que es convexa en ambos lados, el ápice es acuminado y el margen es entero. El tamaño de los foliolos es notófilo, la proporción largo/ancho es 3.19:1. El ángulo de la base es 69° y el del ápice es 47°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es eucamptódroma, con 5 venas basales; el espaciado de las venas secundarias es irregular aunque su ángulo con respecto a la vena primaria es uniforme. Las venas intersecundarias son débiles. La venación terciaria presenta el arreglo reticulado al azar, su curso es ramificado admedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que decrece exmedialmente. La venación de 4° orden es dicótoma al igual que la de 5° orden. Las areolas están moderadamente desarrolladas y las últimas venas libres son muy ramificadas (2 o más veces). El orden más alto de venación es el 7° y el último que presenta ramificación excurrente es el 5°. La venación marginal forma una vena fimbrial. El grado de organización de la hoja es 2r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-actinocítico localizados únicamente en el envés. Se presentan tricomas escasos distribuidos sobre las venas, son de tipo pluricelular, hay tricomas glandulares en toda la superficie.

Cristales y canales resiníferos-Se presentan cristales prismáticos al interior de las venas y drusas tanto al interior de las venas como en el mesófilo. No se observan canales resiníferos.

22) Género: *Lannea* A. Rich. (Lámina 8d-f).

Especie tipo: *L. velutina* A. Rich.

Ejemplares aclarados: *L. grandis* Engl. (Colección personal de la Dra. Terrazas, China).

Ejemplares complementarios: *L. coromandelica* (Houtt.) Merrill (MEXU-J. F. Maxwell 88-449, Tailandia).

Distribución: Africa tropical del este, Asia.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas compuestas imparipinnadas de foliolos opuestos peciolulados y arreglo espiral (*L. coromandelica*\*). Los foliolos son de textura membranácea, forma ovada, asimétricos con base convexa de un lado y cordada del otro, ápice acuminado y margen entero (la forma es elíptica en *L. coromandelica*\*). El tamaño de la lámina es notófilo, la proporción largo/ancho es 2.03:1. El ángulo de la base es 87° y el del ápice, 64°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es broquidódroma débil con 6 venas basales, el espaciado de las venas secundarias es uniforme y su ángulo con respecto a la vena primaria aumenta ligeramente hacia la base. Las venas intersecundarias son débiles. La venación terciaria presenta el arreglo mixto (opuesto/alterno percurrente), su curso es ramificado exmedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que decrece exmedialmente. La venación de 4° orden es reticulada poligonal regular. Las venas de 5° orden son dicótomas, las areolas están bien desarrolladas y las últimas venas libres son muy ramificadas (2 o más veces). El orden más alto de venación es el 6° y el último que presenta ramificación excurrente es el 4°. La venación marginal es libre, forma arcos incompletos. El grado de organización de la hoja es 3r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico localizados únicamente en el envés. Los tricomas son moderados y se distribuyen por toda la superficie, son pluricelulares y estelares.

Cristales y canales resiníferos-No se presentan cristales prismáticos ni drusas. No se observan canales resiníferos.

23) Género: *Laurophyllus* Thunb. (Lámina 8g-i).

Especie tipo: *L. capensis* Thunb.

Ejemplares aclarados: *L. capensis* Thunb. (US-H-S. Gentry & A. C. Barclay, Sudáfrica).

Distribución: Sudáfrica.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas simples de arreglo alterno e inserción del peciolo marginal, de textura cartácea. La forma de las hojas es oblonga simétrica con base cuneada, ápice convexo y margen serrado. El tamaño de las hojas es micrófilo, la proporción largo/ancho es 2.74:1. El ángulo de la base es 52° y el del ápice es 68°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es craspedódroma con 5 venas basales, el espaciado de las venas secundarias es uniforme y su ángulo con respecto a la vena primaria aumenta ligeramente hacia la base. Las venas intersecundarias son débiles. La venación terciaria presenta el arreglo reticulado poligonal regular, su curso es ramificado

exmedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso e inconsistente. La venación de 4° orden es reticulada poligonal regular. Las venas de 5° orden son dicótomas, las areolas están bien desarrolladas y las últimas venas libres van desde ausentes hasta muy ramificadas (2 o más veces). El orden más alto de venación es el 5° y el último que presenta ramificación excurrente es el 4°. La venación marginal forma arcos. El grado de organización de la hoja es 4r.

Dientes-Hay dos ordenes de dientes distribuidos regularmente a todo lo largo del margen encontrándose 4 dientes por cm. El lado apical del diente es recto mientras que el lado basal es recto o cóncavo, el ápice del diente es simple y el seno es angular. No hay una vena principal ya que la rama distal proveniente de la dicotomía de la vena secundaria llega al seno.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-ciclocítico localizados únicamente en el envés. Los tricomas son moderados y se distribuyen por toda la superficie, son pluricelulares.

Cristales y canales resiníferos-Se presentan drusas al interior de las venas. No se observan canales resiníferos.

24) Género: *Lithraea* Miers ex Hook. & Arn. (Lámina 9a-e).

Especie tipo: *L. caustica* (Molina) Hook. & Arn.

Ejemplares aclarados: *L. caustica* Hook. & Arn. (DUKE-Mahu 1396-L, Chile; DS-Parsons 222, Chile), *L. ternifolia* (Gillies ex Hook.) F. A. Barkley (CAS-Vervoost 8637, Argentina).

Ejemplares complementarios: *L. brasiliensis* March (MEXU-J. M. Silva & J. Cordeiro 2011), *L. molleoides* Engl. (MEXU-A. Schinini y R. Vanni 15477, Argentina), *L. ternifolia* (Gillies ex Hook.) F. A. Barkley (MEXU-M. Nee 47703, Bolivia).

Distribución: Sur de Brasil, Paraguay, Bolivia, Uruguay, Chile y Argentina.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas compuestas imparipinnadas de arreglo alterno, con foliolos opuestos peciolulados o sésiles, de textura coriácea o cartácea y con raquis alado (*L. molleoides*\* y *L. ternifolia*). Las hojas son simples pecioladas con textura cartácea en *L. brasiliensis*\*; en *L. ternifolia* son imparipinnadas y en ocasiones trifoliadas, los foliolos son sésiles de textura coriácea; en *L. molleoides*\*, los foliolos son sésiles de textura cartácea y en *L. caustica*\* son peciolulados y con textura coriácea. Los foliolos tienen forma elíptica, obovada u ovada, son simétricos o ligeramente asimétricos con base cuneada, ápice convexo, recto o acuminado y margen entero. En *L. caustica*, los foliolos son elípticos simétricos con ápice convexo y margen erosionado; en *L. molleoides*\* la forma es elíptica y el ápice es acuminado; en *L. brasiliensis*\* la forma es obovada y el ápice es convexo mientras que en *L. ternifolia*, la forma puede ser elíptica (*L. ternifolia*\*) u ovada, son ligeramente asimétricos con ápice recto y base cuneada de un lado y cóncavo-convexa del otro. El tamaño de los foliolos es micrófilo, la proporción largo/ancho es 3.3875:1 (1.865:1 en *L. caustica* y 4.91:1 en *L. ternifolia*). El ángulo de la base es 58° (76.5° en *L. caustica* y 39.5° en *L. ternifolia*) y el del ápice, 52.75° (79.5° en *L. caustica* y 26° en *L. ternifolia*).



Venación-La venación primaria es de tipo pinnada. La venación secundaria es cladódroma I o intramarginal con 2, 3 o 4 venas basales, las venas están espaciadas uniformemente y su ángulo con respecto a la vena primaria es uniforme o aumenta hacia la base ya sea ligera o abruptamente. En *L. caustica*, la venación secundaria es cladódroma I, se encuentran 2 o 3 venas basales y las venas ocasionalmente pueden ser de espaciado irregular, su ángulo con respecto a la vena primaria aumenta hacia la base ligera o abruptamente; por otro lado, *L. ternifolia* tiene venación secundaria intramarginal con 4 venas basales y el ángulo con respecto a la vena primaria es uniforme. Las venas intersecundarias pueden estar ausentes, ser débiles (*L. caustica*) o robustas (*L. ternifolia*). La venación terciaria es dicótoma, su curso es ramificado admedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso y agudo, el ángulo decrece exmedialmente en *L. caustica* y es inconsistente en *L. ternifolia* y *L. caustica* (ocasionalmente se presentan venas opuestas percurrentes en la venación de tercer orden y ocasionalmente también éstas venas presentan únicamente ángulo obtuso en *L. caustica*). La venación de 4º orden presenta el arreglo dicótomo (en *L. caustica*, ocasionalmente se presenta el patrón reticulado poligonal regular). Las venas de 5º orden son dicótomas (*L. caustica*) con areolas poco (*L. ternifolia*) o de moderadamente a bien desarrolladas (*L. caustica*) donde las últimas venas libres pueden ser desde no ramificadas hasta ramificadas dos o más veces (en *L. ternifolia* son altamente ramificadas). El orden más alto de venación es el 4º o el 6º (4º en *L. ternifolia* y 6º en *L. caustica*) y el último que presenta ramificación excurrente es el 3º o 4º (3º en *L. ternifolia* y 4º en *L. caustica*). La venación marginal es libre (arcos incompletos) en *L. ternifolia* mientras que en *L. caustica* forma una vena fimbrial. El grado de organización de la hoja es 2r para *L. ternifolia* y 3r para *L. caustica*.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-actinocítico (*L. caustica*) o policítico-ciclocítico (*L. ternifolia*) ubicados únicamente en el envés. Se presentan tricomas escasos o abundantes únicamente en *L. caustica* (*L. ternifolia* carece de tricomas), se localizan en toda la superficie de la hoja y son de tipo simple pluricelular.

Cristales y canales resiníferos-Se encuentran cristales prismáticos al interior de las venas (en *L. caustica*, se presentan ocasionalmente también en el mesófilo), se presentan drusas en las venas y el mesófilo (*L. caustica* carece de ellas). Se localizan canales resiníferos en las venas de 1º, 2º y 3º orden de *L. ternifolia*, en *L. caustica* no se observan canales.

25) Género: *Loxopterygium* Hook. f. (Lámina 9f-j).

Especie tipo: *L. sagotii* Hook. f.

Ejemplares aclarados: *L. grisebachii* Hiern ex Griseb. (CAS-Meyer 17412, Argentina), *L. sagotii* Hook. f. (Colección personal de la Dra. Terrazas, Venezuela).

Ejemplares complementarios: *L. grisebachii* Hiern ex Griseb. (MEXU-M. Nee 48149, Bolivia), *L. huasango* Spruce ex Engl. (MEXU-Camilo Díaz & Severo Balderón 2331, Perú), *L. sagotii* Hook. f. (MEXU-Stahel 81, México).

Distribución: Norte de Argentina, Sur de Bolivia.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas compuestas imparipinnadas de arreglo alterno, con foliolos opuestos peciolulados de textura cartácea (membranácea en *L. huasango*\*). Foliolos ovados asimétricos o asimétricos solo en la base; la base es convexa en ambos lados en *L. grisebachii* y convexa de un lado y cordada del otro en *L. sagotii*, el ápice puede ser acuminado o

retuso y el margen puede ser serrado, crenado o entero (los foliolos son elípticos en *L. huasango*\*, son asimétricos en *L. sagotii* y asimétricos solo en la base en *L. grisebachii*; el ápice es acuminado en *L. huasango*\* y *L. grisebachii* y retuso en *L. sagotii*; el margen es serrado en *L. grisebachii*, crenado en *L. huasango*\* y entero en *L. sagotii*). El tamaño de los foliolos es micrófilo, la proporción largo/ancho es 1.955:1 (2.08:1 en *L. grisebachii* y 1.83:1 en *L. sagotii*). El ángulo de la base es 87.75° (85.5° en *L. grisebachii* y 90° en *L. sagotii*) y el del ápice, 65.75° (56.5° en *L. grisebachii* y 75° en *L. sagotii*).

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es craspedódroma o cladódroma I con 3 o 6 venas basales, un par de ellas son agróficas en *L. sagotii* (la venación es craspedódroma con 6 venas basales en *L. grisebachii* y cladódroma I con 3 venas basales en *L. sagotii*). El espaciado de las venas secundarias es irregular (*L. sagotii*) o uniforme (*L. grisebachii*) y su ángulo con respecto a la vena primaria puede ser uniforme (*L. grisebachii*) o aumentar ligeramente hacia la base (*L. sagotii*). Las venas intersecundarias en *L. grisebachii* son débiles y en *L. sagotii*, robustas. La venación terciaria presenta el arreglo dicótomo en *L. grisebachii* y una combinación de opuesto percurrente y reticulado al azar en *L. sagotii*. El curso de las venas terciarias es ramificado exmedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que decrece exmedialmente en *L. sagotii* mientras que en *L. grisebachii* es inconsistente. La venación de 4° orden es reticulada poligonal regular en *L. sagotii* pero en *L. grisebachii* es dicótoma. Las venas de 5° orden presentan el patrón reticulado poligonal regular en *L. grisebachii* y son dicótomas en *L. sagotii*, las areolas son de moderada (*L. sagotii*) a bien desarrolladas (*L. grisebachii*) y las últimas venas libres son muy ramificadas (2 o más veces). El orden más alto de venación es el 6° y el último que presenta ramificación excurrente es el 4°. La venación marginal es libre (arcos incompletos) en *L. grisebachii* y forma arcos en *L. sagotii*. El grado de organización de la hoja es 3r.

Dientes-En *L. grisebachii* hay sólo un orden de dientes distribuidos regularmente a todo lo largo del margen encontrándose 2 dientes por cm. Tanto el lado apical como el lado basal del diente pueden ser de tipo convexo o flexo, el ápice del diente es esferulado y el seno es angular. La vena principal del diente es la rama distal de una dicotomía de una vena secundaria.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico localizados únicamente en el envés. *L. sagotii* carece de tricomas pero en *L. grisebachii* son abundantes y se distribuyen por toda la superficie, son de tipo pluricelular y glandular.

Cristales y canales resiníferos-Se presentan cristales prismáticos y drusas al interior de las venas de *L. grisebachii*; *L. sagotii* carece de ellos. Se presentan canales resiníferos en las venas de 1°, 2°, 3<sup>er</sup> y 4° orden.

26) Género: *Loxostylis* A. Spreng. ex Rchb. (Lámina 10a-b).

Especie tipo: *L. alata* A. Spreng. ex Rchb.

Ejemplares aclarados: *L. alata* A. Spreng. ex Rchb. (US-R. D. A. Bayliss 5269, Sudáfrica).

Distribución: Sudáfrica.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas compuestas imparipinnadas de arreglo alterno y foliolos opuestos sésiles, de textura coriácea y raquis alado. Los foliolos son de forma elíptica, ligeramente asimétricos en la base que es convexa de un lado y cuneada en el otro, el ápice es acuminado con una proyección de la vena media (mucrón) y el margen es entero. El tamaño de los foliolos es micrófilo, la proporción largo/ancho es 5.08:1. El ángulo de la base es 39° y el del ápice, 30°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es cladódroma II, con 3 venas basales. El espaciado de las venas secundarias es uniforme, su ángulo con respecto a la vena primaria disminuye hacia la base. No se presentan venas intersecundarias. La venación terciaria es de tipo dicótomo cuyo curso es ramificado admedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es tanto obtuso como agudo, éste decrece exmedialmente. Tanto la venación de 4° como la de 5° orden es dicótoma. Las arcolas están poco desarrolladas, las últimas venas libres pueden ser ausentes, no ramificadas o ramificadas una vez. El orden más alto de venación es el 5° y el último que presenta ramificación excurrente es el 3°. La venación marginal forma arcos incompletos. El grado de organización de la hoja es 2r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-ciclocítico localizados únicamente en el envés. No se presentan tricomas.

Cristales y canales resiníferos-Se encuentran cristales prismáticos al interior de las venas. No se observan canales resiníferos.

27) Género: *Malosma* Engl. (Lámina 10c-e).

Especie tipo: *M. laurina* Engl.

Ejemplares aclarados: *M. laurina* Engl. (MEXU-Colecc Howard Scott Gentry 4271, México).

Distribución: Baja California, Sur de California.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas simples con arreglo alterno e inserción del peciolo marginal, de textura coriácea. Las hojas son de forma elíptica, simétricas con base convexa, ápice acuminado y margen entero. El tamaño de las hojas es micrófilo, la proporción largo/ancho es 2.68:1. El ángulo de la base es 77° y el del ápice es 43°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es cladódroma I con 6 venas basales, el espaciado de las venas secundarias disminuye hacia la base y hacia el ápice y su ángulo con respecto a la vena primaria aumenta ligeramente hacia la base. Las venas intersecundarias son débiles. La venación terciaria presenta el arreglo reticulado al azar, su curso es ramificado exmedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso y agudo e inconsistente. La venación de 4° orden es reticulada poligonal regular al igual que las venas de 5° orden. Las areolas están bien desarrolladas y las últimas venas libres van desde ausentes hasta ramificadas una vez. El orden más alto de venación es el 7° y el último que presenta ramificación excurrente es el 5°. La venación marginal forma arcos. El grado de organización de la hoja es 3r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-actinocítico localizados únicamente en el envés. No se presentan tricomas.

Cristales y canales resiníferos-Los cristales prismáticos y las drusas se encuentran al interior de las venas. No se observan canales resiníferos.

28) Género: *Mangifera* L. (Lámina 10f-j).

Especie tipo: *M. indica* L.

Ejemplares aclarados: *M. indica* L. (US-F. R. Fosberg 31542, Islas Bonin, Japón), *M. verticillata* C. B. Robinson (DS-Elmer 13258, Filipinas).

Ejemplares complementarios: *M. caloneura* Kurz (MEXU-J. F. Maxwell 88-130, Tailandia), *M. indica* L. (MEXU-Irmtraud Wagenbreth 846, México; MEXU-L. M. Ortega T. 82, México), *M. verticillata* C. B. Robinson (NY-A. D. E. Elmer 13258, Filipinas, tipo).

Distribución: India, Sri Lanka, China, Myanmar, Tailandia, Indochina, Malasia, Indonesia, Islas Salomón, Nueva Guinea, Filipinas.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas simples con arreglo espiral (*M. indica*) o verticilado (*M. verticillata*) e inserción del peciolo marginal, de textura coriácea. Las hojas pueden tener forma oblonga u obovada, son simétricas, presentan base cuneada, ápice convexo o acuminado y margen entero (la hoja es obovada en *M. verticillata*; el ápice es convexo en *M. indica* y acuminado en *M. caloneura*\* y *M. verticillata*). Las hojas son de tamaño notófilo (*M. verticillata*) o mesófilo (*M. indica*) de proporción largo/ancho 2.4275:1 (2.78:1 en *M. indica* y 2.075:1 en *M. verticillata*). El ángulo de la base es 59.25° (60° en *M. indica* y 58.5° en *M. verticillata*) mientras que el del ápice es 75.75° (71° en *M. indica* y 80.5° en *M. verticillata*).

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es cladódroma I o II con 3 o 7 venas basales (*M. verticillata* presenta venación secundaria tipo cladódroma I con 7 venas basales mientras que *M. indica* la tiene tipo cladódroma II con 3 venas basales). El espaciado de las venas secundarias es uniforme y su ángulo con respecto a la vena primaria es uniforme (*M. indica*) o disminuye hacia la base (*M. verticillata*). Las venas intersecundarias son débiles o robustas (débiles en *M. verticillata* y robustas en *M. indica*). La venación terciaria es principalmente alterna percurrente aunque en *M. verticillata* pueden encontrarse también opuestas percurrentes dando un arreglo mixto. El curso de las venas terciarias es ramificado exmedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que decrece exmedialmente (en *M. verticillata* también hay algunas agudas). La venación de 4° orden es reticulada poligonal regular. Las venas de 5° orden son dicótomas. Las areolas están poco (*M. verticillata*) o bien desarrolladas (*M. indica*) y las últimas venas libres son muy ramificadas (dos o más veces). El orden más alto de venación es el 5° o el 7° (5° para *M. verticillata* y 7° para *M. indica*) y el último que presenta ramificación excurrente es el 4° o 5° (4° para *M. verticillata* y 5° para *M. indica*). La venación marginal forma arcos en *M. indica* y arcos incompletos en *M. verticillata*. El grado de organización de la hoja es 4r (*M. indica*) o 3r (*M. verticillata*).

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-ciclocítico localizados únicamente en el envés. No se presentan tricomas.

Cristales y canales resiníferos-Se presentan cristales prismáticos al interior de las venas (en *M. indica* también se encuentran en el mesófilo). No se observan canales resiníferos.

29) Género: *Mauria* Kunth. (Lámina 11a-c).

Especie tipo: *M. simplicifolia* Kunth.

Ejemplares aclarados: *M. aurantiadora* Engl. (DS-Weberbauer 6750, Perú), *M. sessiliflora* Standley (DS-Matuda 5197, México), *M. simplicifolia* H. B. & K. (US-Cuastrecasas 19167, Colombia; CAS-Asplund 13587, Perú).

Ejemplares complementarios: *M. ferruginea* Tul (MEXU-D. N. Smith 6958, Perú), *M. glauca* Donn. Sm (MEXU-Gordon McPherson & M. Merello 8375, Panamá), *M. heterophylla* H. B. & K. (MEXU-P. M. Jorgensen, C. Ulloa, H. Vargas, G. Abendaño 611, Ecuador; MEXU-Thomas B. Croat 61574, Ecuador), *M. sessiliflora* Standley (MEXU-Cirilo Nelson & Carlos Soto 8154, Honduras; MEXU-V. Vazquez T 551, México), *M. simplicifolia* H. B. & K. (MEXU-Mary Merelló, D. Brunner, J. Mostacero, F. Mejía, E. Alvitez & E. Rodríguez 1071, Perú), *M. suaveolens* Poepp. & Endl. (MEXU-Walter Palacios 3324, Ecuador).

Distribución: Andes, Centroamérica.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas con arreglo alterno, simples o imparipinnadas con foliolos opuestos (en *M. simplicifolia*, las hojas son simples, en las demás especies son compuestas). La textura es coriácea o cartácea (coriácea en *M. aurantiadora*, *M. glauca*\* y *M. simplicifolia* y cartácea en *M. ferruginea*\*, *M. heterophylla*\*, *M. sessiliflora*, *M. simplicifolia* y *M. suaveolens*\*). La inserción del peciolo/peciólulo es marginal, la forma de las hojas/foliolos es elíptica aunque a veces puede ser oblonga u ovada, es simétrica (la forma es oblonga en algunos ejemplares de *M. sessiliflora* y *M. simplicifolia* y ovada en *M. ferruginea*\*, *M. glauca*\*, *M. heterophylla*\* y *M. suaveolens*\*; *M. aurantiadora* es asimétrica en la base). La forma de la base es variable, convexa de un lado y cóncavo-convexa del otro en *M. aurantiadora*, decurrente en *M. sessiliflora* y cuneada o convexa en *M. simplicifolia*. El ápice también es variable, es acuminado en *M. aurantiadora*, *M. glauca*\* y *M. heterophylla*\*, recto o retuso en *M. sessiliflora* y convexo o retuso en *M. simplicifolia*. El margen es entero. Las hojas/foliolos son de tamaño notófilo (a veces micrófilo en *M. sessiliflora*). La proporción largo/ancho es 2.00:1-(2.5766:1)-3.44:1, el ángulo de la base es 53.5°-(70.5°)-86° y el del ápice, 48°-(67.666°)-87°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es cladódroma I con 4, 5 o 7 venas basales (es cucamptódroma en *M. sessiliflora*; en *M. aurantiadora* hay 4 venas basales, 5 en *M. sessiliflora* y *M. simplicifolia* y 7 en *M. simplicifolia*). El espaciado de las venas secundarias es irregular, sólo en *M. simplicifolia* decrece hacia la base; su ángulo con respecto a la vena primaria es muy variable, es uniforme en *M. sessiliflora*, aumenta ligeramente hacia la base en *M. aurantiadora* y aumenta abruptamente o disminuye hacia la base en *M. simplicifolia*. Las venas intersecundarias pueden estar ausentes, ser débiles o robustas (están ausentes en *M. simplicifolia*, son débiles en *M. aurantiadora* y robustas en *M. sessiliflora*). La venación terciaria presenta principalmente el arreglo mixto (opuestas/alternas percurrentes) aunque puede ser reticulada al azar (*M. sessiliflora*). El curso de las venas terciarias es ramificado exmedialmente (admedialmente en *M. aurantiadora*) y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que puede ser inconsistente, aumentar basalmente o decrecer exmedialmente (es inconsistente en *M. aurantiadora*, aumenta basalmente en *M. sessiliflora* y *M. simplicifolia* y decrece exmedialmente en *M. simplicifolia*). La venación de 4° orden es reticulada poligonal regular. Las venas de 5° orden pueden ser dicótomas como en *M. sessiliflora* y *M. simplicifolia* o tener el arreglo reticulado poligonal regular como en *M. aurantiadora* y *M. simplicifolia*. Las areolas están bien

desarrolladas (a veces moderadamente en *M. simplicifolia*) y las últimas venas libres son desde no ramificadas hasta muy ramificadas (dos o más veces) siendo éste último estado, el más común en *M. sessiliflora*. El orden más alto de venación es el 6° (7° en *M. aurantiodora*) y el último que presenta ramificación excurrente es el 4° o 5° (4° en *M. sessiliflora* y *M. simplicifolia* y 5° en *M. aurantiodora* y *M. simplicifolia*). La venación marginal forma arcos (en *M. simplicifolia* forma una vena fimbrial). El grado de organización de la hoja es 4r (3r en *M. sessiliflora* y algunos ejemplares de *M. simplicifolia*).

**Características epidérmicas**-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico localizados únicamente en el envés (en *M. simplicifolia* también pueden encontrarse estomas de tipo policítico-actinocítico). *M. aurantiodora* y algunos ejemplares de *M. simplicifolia* carecen de tricomas, en los otros casos, éstos son escasos, son de tipo pluricelular y se distribuyen en toda la superficie.

**Cristales y canales resiníferos**-Se presentan cristales prismáticos al interior de las venas y en el mesófilo (*M. sessiliflora* y algunos ejemplares de *M. simplicifolia* carecen de ellos). No se observan canales resiníferos excepto en *M. sessiliflora* donde se presentan en las venas de 1°, 2°, 3°, 4° y 5° orden.

30) Género: *Melanochyla* Hook. f. (Lámina 11f, h).

Especie tipo: *M. auriculata* Hook. f.

Ejemplares aclarados: *M. auriculata* Hook. f. (US-SFN 29364, Malasia).

Distribución: Malasia, Tailandia peninsular, Sumatra, Java y Borneo.

Descripción:

**Organización macroscópica**-Hojas simples con arreglo espiral e inserción del peciolo marginal, de textura cartácea. Las hojas son elípticas simétricas con base cordada, ápice convexo y margen entero. El tamaño de las hojas es micrófilo, la proporción largo/ancho es 1.7:1. El ángulo de la base es 96° y el del ápice, 95°.

**Venación**-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es broquidódroma débil con 8 venas basales, el espaciado de las venas secundarias es uniforme y su ángulo aumenta abruptamente hacia la base. Las venas intersecundarias son robustas. La venación terciaria es mixta (venas opuestas y alternas percurrentes), su curso es recto y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que decrece exmedialmente. La venación de 4° orden es reticulada poligonal regular mientras que las venas de 5° orden son dicótomas. Las areolas están moderadamente desarrolladas y las últimas venas libres van desde ausentes hasta ramificadas dos o más veces. El orden más alto de venación es el 5° y el último que presenta ramificación excurrente es el 4°. La venación marginal forma arcos. El grado de organización de la hoja es 3r.

**Características epidérmicas**-Los estomas son de tipo policítico-ciclocítico localizados únicamente en el envés. No se presentan tricomas.

**Cristales y canales resiníferos**-Los cristales prismáticos se presentan únicamente al interior de las venas. No se observan canales resiníferos.

31) Género: *Metopium* P. Browne. (Lámina 11g, i).

Especie tipo: *M. linnaei* Engl.

Ejemplares aclarados: *M. brownei* Urb. (DS-Contreras 5766, Guatemala; MEXU-Patricia Moreno 597 & G. Gaos, México).

Ejemplares complementarios: *M. brownei* Urb. (MEXU-Miguel Ventura 462, México); *M. toxiferum* (L.) Krug & Urb. (MEXU-M. Fishbein 821 V. Rans, B. Greenfeld s/n, Estados Unidos).

Distribución: Antillas, Florida, México, Centroamérica.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas compuestas imparipinnadas de arreglo alterno, con foliolos opuestos peciolulados y textura cartácea o membranácea (cartácea en *M. brownei* y *M. toxiferum*\*, membranácea en *M. brownei*). Los foliolos tienen forma elíptica u ovada, son asimétricos o asimétricos en la base la cual es cóncavo-convexa o decurrente, el ápice es retuso-acuminado y el margen es entero (*M. brownei* puede presentar forma elíptica u ovada, *M. toxiferum*\* tiene forma ovada; el ápice de *M. toxiferum*\* es recto). El tamaño de los foliolos es micrófilo o notófilo, la proporción largo/ancho es 1.605:1. El ángulo de la base es 98.5° y el del ápice es 82.5°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es cladódroma II con 6 venas basales; el espaciado de las venas secundarias disminuye hacia la base o es irregular y su ángulo aumenta ligeramente hacia la base. Las venas intersecundarias son débiles o están ausentes. La venación terciaria es mixta (con venas opuestas y alternas percurrentes), su curso es ramificado admedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que decrece exmedialmente o es inconsistente. La venación de 4° orden es reticulada poligonal regular o dicótoma. Las venas de 5° orden son dicótomas. Las aréolas están de moderadamente a bien desarrolladas y las últimas venas libres están ramificadas dos o más veces. El orden más alto de venación es el 6° y el último que presenta ramificación excurrente es el 4°. La venación marginal forma arcos o una vena fimbrial. El grado de organización de la hoja es 2r o 3r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico o policítico-ciclocítico localizados únicamente en el envés. No se presentan tricomas.

Cristales y canales resiníferos-Los cristales prismáticos se presentan únicamente al interior de las venas mientras que las drusas se presentan en el mesófilo aunque ambos tipos de cristal pueden estar ausentes. Los canales resiníferos se presentan en las venas de 1°, 2°, 3<sup>er</sup>, 4° y ocasionalmente en las de 5° orden.

32) Género: *Mosquitoxylum* Krug & Urb. (Lámina 12a-c).

Especie tipo: *M. jamaicense* Krug & Urb.

Ejemplares aclarados: *M. jamaicense* Krug & Urb. (DUKE-T. B. Croat 17409, Panamá).

Ejemplares complementarios: *M. jamaicense* Krug & Urb. (MEXU-Herib Hdez G 2331, México).

Distribución: Jamaica, México, Centroamérica, noroeste de Ecuador.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas compuestas paripinnadas de arreglo alterno y foliolos opuestos de inserción del peciolulo marginal y textura cartácea. Foliolos de forma obovada ligeramente asimétrica en la base que es cuneada, el ápice es acuminado y el margen, entero. El tamaño de los foliolos es micrófilo, la proporción largo/ancho es 2.59:1. El ángulo de la base es 59° y el del ápice es 68°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es cladódroma I con 3 venas basales incluyendo venas agróficas compuestas, el espaciado de las venas secundarias es irregular y su ángulo con respecto a la vena primaria, uniforme. Las venas intersecundarias son débiles. La venación terciaria es mixta/dicótoma (con venas opuestas, alternas percurrentes y dicótomas), su curso es ramificado exmedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que se mantiene uniforme. La venación de 4° y 5° orden es dicótoma. No se presentan areolas. El orden más alto de venación es el 6° y el último que presenta ramificación excurrente es el 4°. La venación marginal forma arcos incompletos. El grado de organización de la hoja es 3r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico localizados únicamente en el envés. Se presentan tricomas en una cantidad moderada y son de tipo glandular.

Cristales y canales resiníferos-Se presentan drusas al interior de las venas. No se observan canales resiníferos.

33) Género: *Myracrodruon* Allemão. (Lámina 12d-g).

Especie tipo: *M. urundeuva* Allemão & M. Allemão.

Ejemplares aclarados: *M. urundeuva* Allemão & M. Allemão. (MEXU-Israel G. Vargas C. 5285, Bolivia).

Ejemplares complementarios: *M. urundeuva* Allemão & M. Allemão. (MEXU-G. Hatschbach 64954 A. Schinini & J. M. Silva, Brasil).

Distribución: Cuba, Chaco de Argentina, Bolivia, Paraguay, Suroeste de Brasil.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas compuestas imparipinnadas con arreglo alterno, de foliolos opuestos con inserción del peciolulo marginal y textura membranácea a cartácea. La forma de los foliolos es ovada, son asimétricos en la base que es convexa de un lado y cóncavo-convexa del otro, el ápice es complejo con una proyección de la vena media (mucrón). El margen es crenado. El tamaño de los foliolos es micrófilo, la proporción largo/ancho es 2.19:1. El ángulo de la base es 79° y el del ápice, 56°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es cladódroma I con 3 venas basales, el espaciado de las venas secundarias disminuye hacia la base y el ápice y su ángulo aumenta ligeramente hacia la base. Las venas intersecundarias son robustas. La venación terciaria es mixta (venas opuestas/alternas percurrentes), su curso es ramificado exmedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso e inconsistente. La venación de 4° es reticulada poligonal regular mientras que la de 5° orden es dicótoma. Las areolas están moderadamente desarrolladas, las últimas venas libres son muy ramificadas (2 o más veces). El orden más alto de venación es el 7° y el último que presenta ramificación excurrente es el 5°. La venación marginal forma arcos incompletos. El grado de organización de la hoja es 2r.



Dientes-Hay un orden de dientes distribuidos irregularmente a todo lo largo del margen encontrándose un solo diente por cm. El lado apical del diente puede ser convexo o recto mientras que el lado basal es convexo, el ápice del diente es simple y el seno es angular. La venación consta de pequeñas venas que entran al diente pero ninguna de ellas es una vena principal.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico localizados únicamente en el envés. Se presentan tricomas en cantidad moderada distribuidos en toda la superficie, son de tipo pluricelular y glandular.

Cristales y canales resiníferos-Se presentan cristales prismáticos y drusas al interior de las venas. No se observan canales resiníferos.

34) Género: *Nothopegia* Blume. (Lámina 12h-j).

Especie tipo: *N. colebrookiana* (Wight) Blume.

Ejemplares aclarados: *N. beddomei* Gamble. (US-G. Davidse 8838, Sri Lanka).

Ejemplares complementarios: *N. sp.* (MEXU-C. E. Ridsdale 381, India).

Distribución: India, Sri Lanka.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas simples de arreglo alterno pecioladas (*N. sp\**) de textura cartácea. Las hojas son elípticas simétricas, de base cuneada (convexa en *N. sp\**), ápice acuminado y margen entero. El tamaño de la lámina es micrófilo, la proporción largo/ancho es 6.19:1. El ángulo de la base es 41° y el del ápice es 47°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es eucamptódroma con 5 venas basales, el espaciado de las venas secundarias disminuye hacia la base y el ápice y su ángulo aumenta ligeramente hacia la base. Las venas intersecundarias son débiles. La venación terciaria es mixta (venas opuestas/alternas percurrentes), su curso es recto y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que decrece exmedialmente. La venación de 4° es reticulada poligonal regular al igual que la de 5° orden. Las arcolas presentan un arreglo paxilado donde las últimas venas libres son no ramificadas o están ausentes. El orden más alto de venación es el 6° y el último que presenta ramificación excurrente es el 5°. La venación marginal forma una vena fimbrial. El grado de organización de la hoja es 4r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico localizados únicamente en el envés. No se presentan tricomas.

Cristales y canales resiníferos-Se presentan cristales prismáticos al interior de las venas. Los canales resiníferos se presentan en las venas de 1°, 2°, 3° y 4° orden.

35) Género: *Ochoterena* F. A. Barkley. (Lámina 13a-c).

Especie tipo: *O. colombiana* F. A. Barkley.

Ejemplares aclarados: *O. colombiana* F. A. Barkley (NY-St. G. Beck 13622, Bolivia).

Ejemplares complementarios: *O. colombiana* F. A. Barkley (MEXU-Julian A.

Steyermark y Ronald Liesner 119105, Venezuela).

Distribución: Colombia.

### Descripción:

Organización macroscópica-Hojas compuestas imparipinnadas de arreglo alterno, con foliolos opuestos sésiles de textura membranácea. Foliolos de forma oblonga asimétrica; base convexa de un lado y cóncavo-convexa del otro, ápice acuminado y margen entero. El tamaño de los foliolos es micrófilo, la proporción largo/ancho es 3.05:1. El ángulo de la base es 68° y el del ápice, 57°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es broquidódroma débil con 7 venas basales; el espaciado de las venas secundarias es irregular y su ángulo aumenta ligeramente hacia la base. Las venas intersecundarias son débiles. La venación terciaria es mixta (venas opuestas/alternas percurrentes), su curso es recto y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso y uniforme. La venación de 4° es mixta (opuestas y alternas percurrentes). La venación de 5° orden forma un retículo poligonal regular. Las areolas están moderadamente desarrolladas; las últimas venas libres son desde ausentes hasta altamente ramificadas. El orden más alto de venación es el 6° y el último que presenta ramificación excurrente es el 4°. La venación marginal forma arcos. El grado de organización de la hoja es 3r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico localizados únicamente en el envés. Los tricomas son moderados, de tipo pluricelular y glandular distribuidos en toda la superficie.

Cristales y canales resiníferos-No se presentan ni cristales prismáticos ni drusas. Los canales resiníferos no se observan.

36) Género: *Operculicarya* H. Perrier. (Lámina 13d-f).

Especie tipo: no designada.

Ejemplares aclarados: *O. decaryi* H. Perrier (MO-P. B. Phillipson 2890, Madagascar).

Distribución: Madagascar.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas compuestas imparipinnadas de arreglo opuesto y foliolos opuestos sésiles de textura coriácea. Los foliolos tienen forma elíptica ligeramente asimétrica, la base es cuneada, el ápice es emarginado y el margen, entero. El tamaño de los foliolos es nanófilo, la proporción largo/ancho es 1.47:1. El ángulo de la base es 90° y el del ápice, 115°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es reticulódroma con 7 venas basales; el espaciado de las venas secundarias es irregular y su ángulo con respecto a la vena primaria, uniforme. No se presentan venas intersecundarias. La venación terciaria presenta el patrón reticulado al azar. El curso de las venas terciarias es ramificado admedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso (a veces agudo) e inconsistente. La venación de 4° tiene un patrón reticulado poligonal regular. La venación de 5° orden es dicótoma. Las areolas están poco desarrolladas y las últimas venas libres son altamente ramificadas (dos o más veces). El orden más alto de venación es el 5° y el último que presenta ramificación excurrente es el 4°. La venación marginal forma arcos. El grado de organización de la hoja es 1r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico localizados únicamente en el envés. Los tricomas son escasos, se localizan sobre las venas y son de tipo pluricelular.

Cristales y canales resiníferos-Los cristales prismáticos se encuentran en el interior de las venas y en el mesófilo. Los canales resiníferos no se observan.

37) Género: *Ozoroa* Delile. (Lámina 13g-k).

Especie tipo: *O. insignis* Delile.

Ejemplares aclarados: *O. paniculosa* (Sond.) R. & A. Fernandes (MEXU-Lotsy and Goddijn s/n, Sudáfrica; NCU-G. Peeters et. al 194, Bophuthatswana).

Distribución: Este de Africa, Zaire, Sudáfrica, Madagascar.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas simples alternas, pecioladas de textura coriácea. Las hojas son oblongas simétricas, la base y el ápice son convexos, el ápice presenta una proyección de la vena media (mucrón), el margen es entero. El tamaño de las hojas es micrófilo, la proporción largo/ancho es de 3.49:1. El ángulo de la base es 53° y el del ápice 47.5°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es intramarginal con 3 o 5 venas basales, el espaciado de las venas secundarias es uniforme al igual que su ángulo con respecto a la vena primaria. Las venas intersecundarias son débiles o robustas. La venación terciaria presenta el patrón mixto (opuestas/alternas) o el mixto/dicótomo (opuestas/alternas/dicótomas). El curso de las venas terciarias es ramificado exmedialmente y sinuoso, su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que puede decrecer exmedialmente o ser inconsistente. La venación de 4° puede ser dicótoma o tener un patrón reticulado poligonal regular. La venación de 5° orden es dicótoma. Las arcolas están moderadamente desarrolladas donde las últimas venas libres son altamente ramificadas (dos o más veces). El orden más alto de venación es el 4° o 5° y el último que presenta ramificación excurrente es el 3° o 4°. La venación marginal forma arcos incompletos. El grado de organización de la hoja es 2r o 3r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico localizados únicamente en el envés. Los tricomas son muy abundantes, se localizan en toda la superficie de la hoja y son de tipo unicelular, pluricelular y glandular.

Cristales y canales resiníferos-Se presentan cristales prismáticos sólo en el interior de las venas mientras que las drusas están tanto al interior de las venas como en el mesófilo. No se observan canales resiníferos.

38) Género: *Pachycormus* Coville ex Standl. (Lámina 14a-c).

Especie tipo: *P. discolor* (Benth.) Coville ex Standl.

Ejemplares aclarados: *P. discolor* (Benth.) Coville ex Standl. (MEXU-E. Guizar et al BC5; México).

Ejemplares complementarios: *P. discolor* (Benth.) Coville ex Standl. (MEXU-Hugo Cota 7409, México).

Distribución: Baja California.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas compuestas imparipinnadas de arreglo verticilado, con foliolos opuestos sésiles, de textura coriácea. Foliolos elípticos con base asimétrica de forma convexa al igual que el ápice y margen entero. El tamaño de los foliolos es leptófilo, la proporción largo/ancho es 1.32:1. El ángulo de la base es 99° y el del ápice es 107°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es cladódroma II con 3 venas basales; el espaciado de las venas secundarias aumenta hacia la base mientras que su ángulo disminuye hacia la base. No se presentan venas intersecundarias. La venación terciaria presenta el patrón mixto y el dicótomo (opuestas/alternas/dicótomas). El curso de las venas terciarias es ramificado admedialmente, su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso e inconsistente. La venación de 4° y 5° orden es dicótoma. Las areolas están poco desarrolladas donde las últimas venas libres son altamente ramificadas (dos o más veces). El orden más alto de venación es el 5° y el último que presenta ramificación excurrente es el 4°. La venación marginal forma arcos. El grado de organización de la hoja es 2r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico localizados únicamente en el envés. Los tricomas son abundantes, se localizan en toda la superficie de la hoja y son de tipo unicelular y glandular.

Cristales y canales resiníferos-Se presentan cristales prismáticos y drusas en el interior de las venas y en el mesófilo. No se observan canales resiníferos.

39) Género: *Parishia* Hook. f. (Lámina 14d, g).

Especie tipo: *P. insignis* Hook. f.

Ejemplares aclarados: *P. insignis* Hook. f. (BKF-Santisuk s/n; Tailandia).

Ejemplares complementarios: *P. malabog* Merrill (MEXU-C. E. Ridsdale 1332, Filipinas).

Distribución: India, Sri Lanka, Myanmar, Tailandia, Malasia, Borneo, Filipinas, Islas Andaman.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas compuestas imparipinnadas de arreglo espiral, con foliolos alternos de inserción del peciolulo marginal y textura membranácea (los foliolos son opuestos de textura coriácea en *P. malabog*\*). Foliolos de forma ovada ligeramente asimétrica, la forma de la base es convexa de un lado y cordada del otro, el ápice es recto y el margen es entero (el ápice es acuminado en *P. malabog*\*). El tamaño de los foliolos es notófilo, la proporción largo/ancho es 1.73:1. El ángulo de la base es 100° y el del ápice, 72°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es cladódroma I con 4 venas basales y un par de venas agróficas, el espaciado de las venas secundarias disminuye hacia la base mientras que su ángulo aumenta ligeramente hacia la base. Las venas intersecundarias son débiles. La venación terciaria presenta el patrón mixto (opuestas/alternas percurrentes). El curso de las venas terciarias es sinuoso, su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que aumenta basalmente. La venación de 4° forma un retículo poligonal regular. La venación de 5° orden también es reticulada poligonal regular. Las areolas están bien desarrolladas, las últimas venas libres son desde no ramificadas hasta altamente ramificadas (dos o más veces). El orden

más alto de venación es el 6° y el último que presenta ramificación excurrente es el 4°. La venación marginal forma arcos. El grado de organización de la hoja es 4r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico localizados únicamente en el envés. Los tricomas son escasos distribuidos en toda la superficie y son de tipo pluricelular y glandular.

Cristales y canales resiníferos-Se presentan cristales prismáticos al interior de las venas y drusas en el mesófilo. No se observan canales resiníferos.

40) Género: *Pegia* Colebr. (Lámina 14e-f, h-j).

Especie tipo: *P. nitida* Colebr.

Ejemplares aclarados: *Pegia nitida* Colebr. (Colección personal de la Dra. Terrazas-J. F. Rock 903; India), *P. philippinensis* Elmer (DS-Elmer 17913, Filipinas).

Ejemplares complementarios: *P. nitida* Colebr (MEXU-G. D. Tao 004881, China), *P. philippinensis* Elmer (NY-A. D. E. Elmer 13467, Filipinas, tipo).

Distribución: India, Tibet, China, Myanmar, Tailandia, Laos, Vietnam, Malasia.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas con arreglo alterno o espiral, de tipo compuesta imparipinnada con foliolos opuestos de inserción del peciolo marginal, la textura es membranácea o cartácea (en *P. nitida*, el arreglo es alterno y la textura, cartácea mientras que en *P. philippinensis*, el arreglo es espiral y la textura, membranácea; los foliolos son sésiles en *P. philippinensis*\*). Los foliolos son de forma ovada simétrica en *P. nitida* y de forma elíptica ligeramente asimétrica en la base en *P. philippinensis*. La forma de la base es convexa en *P. philippinensis* y cordada en *P. nitida*, el ápice es acuminado y el margen, serrado en *P. nitida* y entero en *P. philippinensis*. El tamaño de los foliolos es notófilo (*P. philippinensis*) o micrófilo (*P. nitida*), la proporción largo/ancho es 2.35:1 (1.92:1 en *P. nitida* y 2.78:1 en *P. philippinensis*). El ángulo de la base es 81.75° (90° en *P. nitida* y 73.5° en *P. philippinensis*) y el del ápice es 53° (58° en *P. nitida* y 48° en *P. philippinensis*).

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es eucamptódroma con 4 o 6 venas basales (4 en *P. nitida* y 6 en *P. philippinensis*). El espaciado de las venas secundarias es uniforme en *P. nitida* pero irregular en *P. philippinensis* mientras que el ángulo de las venas secundarias es uniforme en *P. nitida* y aumenta ligeramente hacia la base en *P. philippinensis*. Las venas intersecundarias son débiles (ausentes en *P. nitida*). La venación terciaria presenta el patrón mixto (opuestas/alternas percurrentes) en *P. nitida* y el patrón reticulado al azar en *P. philippinensis*. El curso de las venas terciarias es recto en *P. nitida* y ramificado admedialmente en *P. philippinensis*, su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que decrece exmedialmente. La venación de 4° forma un retículo poligonal regular en *P. nitida* y es dicótoma en *P. philippinensis*. La venación de 5° orden es dicótoma. Las areolas están poco (*P. philippinensis*) o moderadamente desarrolladas (*P. nitida*), las últimas venas libres son de ausentes a no ramificadas en *P. nitida* o muy ramificadas en *P. philippinensis*. El orden más alto de venación es el 5° o 6° y el último que presenta ramificación excurrente es el 3° o 4° (el orden más alto de venación es el 5° en *P. nitida* y el 6° en *P. philippinensis* y el último que presenta ramificación excurrente es el 3° en *P. philippinensis* y el 4° en *P. nitida*). La venación

marginal forma arcos. El grado de organización de la hoja es 3r para *P. nitida* y 2r para *P. philippinensis*.

Dientes-Hay dos ordenes de dientes distribuidos regularmente a todo lo largo del margen encontrándose 2 dientes por cm. El lado apical del diente puede ser recto o convexo mientras que el lado basal es recto o flexo, el ápice del diente es simple y el seno es angular. La vena principal del diente es una vena de 4° orden.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico localizados únicamente en el envés. Los tricomas están ausentes en *P. philippinensis* pero en *P. nitida* son abundantes, se distribuyen en toda la superficie y son de tipo pluricelular.

Cristales y canales resiníferos-Se presentan cristales prismáticos al interior de las venas, las drusas están en el mesófilo de *P. nitida*, *P. philippinensis* carece de ellas. No se observan canales resiníferos.

41) Género: *Pentaspadon* Hook. f. (Lámina 15a-c).

Especie tipo: *P. motleyi* Hook. f.

Ejemplares aclarados: *P. motleyi* Hook. f. (NY-Krukoff 4202; Sumatra).

Distribución: Tailandia, Vietnam, Malasia, Islas Salomón, Sumatra, Borneo, Nueva Guinea.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas compuestas imparipinnadas de arreglo espiral con foliolos opuestos de inserción del peciolo marginal y textura membranácea. Foliolos ovados, ligeramente asimétricos, la forma de la base es cóncavo-convexa, el ápice es acuminado y el margen es entero. El tamaño de los foliolos es notófilo, la proporción largo/ancho es 2.5:1. El ángulo de la base es 67° y el del ápice es 55°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es broquidódroma débil con 5 venas basales, el espaciado de las venas secundarias es uniforme al igual que su ángulo. Las venas intersecundarias son robustas. La venación terciaria presenta el patrón mixto (opuestas/alternas percurrentes). El curso de las venas terciarias es convexo y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que decrece exmedialmente. La venación de 4° y 5° orden forma un retículo poligonal regular. Las areolas están bien desarrolladas, las últimas venas libres son muy ramificadas (dos o más veces). El orden más alto de venación es el 7° y el último que presenta ramificación excurrente es el 5°. La venación marginal forma arcos. El grado de organización de la hoja es 4r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico localizados únicamente en el envés. Los tricomas son abundantes, distribuidos en toda la superficie y de tipo pluricelular y glandular. Además se presentan domatia formados por una estructura en forma de cavidad (bolsa) y tricomas que crecen sobre ella.

Cristales y canales resiníferos-Se presentan cristales prismáticos al interior de las venas. No se observan canales resiníferos.

42) Género: *Pistacia* L. (Lámina 15d-i).

Especie tipo: *P. vera* L.

Ejemplares aclarados: *P. khinjuk* Stocks (RSA-Wilfred Thesiger 1670), *P. mexicana* H. B. & K. (FCME-TH 46, México), *P. weinmannifolia* Poiss. ex Franch. (RSA-Qin Haining et al., China).

Ejemplares complementarios: *P. lentiscus* Linn (MEXU-José Lewalle 13931, Marruecos; MEXU-Elisabeth Motte-Florac 237, Francia), *P. mexicana* H. B. & K. (MEXU-Alvaro Campos 3626 y R. Torres C., México), *P. vera* Linn (MEXU-Thomas S. Elias 9876, Uzbekistán).

Distribución: México, Texas, Mediterráneo, Noreste de África, Grecia, Palestina, Etiopía, India, Islas Canarias, Sureste y Suroeste de Asia, Taiwan, Malasia, China, Islas Formosa, Filipinas.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas compuestas imparipinnadas de arreglo espiral, con raquis alado solo en *P. lentiscus*\* y foliolos alternos peciolulados, de textura cartácea (las hojas son trifoliadas en *P. vera*\* y paripinnadas en *P. lentiscus*\*, de arreglo alterno en ambas y foliolos sésiles en *P. lentiscus*\*; la textura es membranácea en *P. khinjuk*). Folíolos de forma elíptica ligeramente asimétricos (la forma es oblonga en *P. weinmannifolia*). La forma de la base es variable, cóncavo-convexa en *P. khinjuk*, convexa de un lado y cuneada del otro en *P. mexicana* y convexa de un lado y cóncavo-convexa del otro en *P. weinmannifolia*. El ápice también es variable, acuminado en *P. khinjuk*, recto en *P. mexicana*, convexo en *P. lentiscus*\* y retuso en *P. vera*\* y *P. weinmannifolia*; generalmente se presenta una proyección de la vena media (mucrón), pero en *P. khinjuk* está ausente. El margen es entero. El tamaño de los foliolos es nanófilo (micrófilo en *P. khinjuk*), la proporción largo/ancho es 1.7:1-(2.18:1)-2.57:1. El ángulo de la base es 64.36°-(77.286°)-91° y el del ápice, 61.44°-(73.396°)-84.5°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es cladódroma I con 3, 4 o 5 venas basales (son 3 en *P. weinmannifolia*, 4 en *P. mexicana* y 5 en *P. khinjuk*). El espaciado de las venas secundarias es uniforme y su ángulo con respecto a la vena primaria aumenta ligeramente hacia la base (el espaciado es irregular en *P. mexicana* y el ángulo es uniforme en *P. weinmannifolia*). Las venas intersecundarias son débiles (robustas en *P. weinmannifolia*). La venación terciaria es variable; reticulada poligonal regular en *P. khinjuk*, opuesta/alternada/dicótoma en *P. mexicana* y dicótoma en *P. weinmannifolia*. El curso de las venas terciarias es ramificado exmedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que puede ser inconsistente, uniforme o aumentar exmedialmente (el curso de las venas es ramificado admedialmente en *P. weinmannifolia*; el ángulo es inconsistente en *P. khinjuk*, uniforme en *P. mexicana* y aumenta exmedialmente en *P. weinmannifolia*). La venación de 4° orden es dicótoma (el arreglo es reticulado poligonal regular en *P. khinjuk*). Las venas de 5° orden son dicótomas (en *P. khinjuk*, forman un retículo poligonal regular). Las areolas pueden ser desde ausentes hasta bien desarrolladas (están ausentes en *P. weinmannifolia*, están moderadamente desarrolladas en *P. mexicana* y bien desarrolladas en *P. khinjuk*). Las últimas venas libres son de ramificadas una vez hasta muy ramificadas (dos o más veces), siendo éste, el estado más común en *P. khinjuk*. El orden más alto de venación es el 5° (6° en *P. khinjuk*) y el último que presenta ramificación excurrente es el 4° (5° en *P. khinjuk*). La venación marginal forma arcos excepto en *P. weinmannifolia* donde es libre (arcos incompletos). El grado de organización de la hoja es 4r en *P. khinjuk*, 3r en *P. mexicana* y 2r en *P. weinmannifolia*.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico localizados únicamente en el envés (en *P. weinmannifolia* son de tipo policítico-actinocítico). Los tricomas son escasos distribuidos en el margen (en toda la superficie en *P. mexicana*) y son de tipo pluricelular (además, hay tricomas glandulares en *P. mexicana*).

Cristales y canales resiníferos-Se presentan cristales prismáticos al interior de las venas y en el mesófilo (en *P. weinmannifolia* sólo están en las venas). Las drusas en general están ausentes pero se presentan en las venas y el mesófilo de *P. mexicana*. No se observan canales resiníferos.

43) Género: *Pleiogynium* Engl. (Lámina 16a-c).

Especie tipo: *P. solandri* (Benth.) Engl.

Ejemplares aclarados: *P. solandri* (Benth.) Engl. (CAS-McClintock; Estados Unidos).

Distribución: Malasia, Borneo, Islas Molucas, Islas Célcebes, Filipinas, Islas Salomón, Nueva Guinea, Australia, Fiji.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas compuestas imparipinnadas de arreglo espiral y foliolos con arreglo opuesto, la inserción del peciolulo es marginal, la textura es membranacea. Los foliolos son ovados asimétricos; la base es convexa de un lado y cuneada del otro, el ápice es recto y el margen, entero. El tamaño de los foliolos es micrófilo, la proporción largo/ancho es 2.53:1, el ángulo de la base es 67.5° y el del ápice, 57.5°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es cladódroma I con 4 venas basales, el espaciado de las venas secundarias disminuye hacia la base y el ápice, su ángulo aumenta ligeramente hacia la base. Las venas intersecundarias son débiles. La venación terciaria presenta el patrón mixto (opuestas/alternas percurrentes), su curso es ramificado exmedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso e inconsistente. La venación de 4° orden es reticulada poligonal regular. Las venas de 5° orden son dicótomas. Las arcolas están moderadamente desarrolladas, las últimas venas libres son muy ramificadas (dos o más veces). El orden más alto de venación es el 7° y el último que presenta ramificación excurrente es el 5°. La venación marginal forma arcos incompletos. El grado de organización de la hoja es 2r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico localizados únicamente en el envés. Los tricomas son escasos, distribuidos sobre las venas y en el margen, son de tipo pluricelular. Se presentan domatia formados por una estructura en forma de cavidad (bolsas) y tricomas que crecen sobre ella.

Cristales y canales resiníferos-Se presentan drusas al interior de las venas y en el mesófilo. No se observan canales resiníferos.

44) Género: *Poupartia* Comm. ex Juss. (Lámina 16d-f).

Especie tipo: *P. borbonica* J. F. Gmel.

Ejemplares aclarados: *P. pinnata* Blanco (CAS-Groff, Tailandia).

Ejemplares complementarios: *P. gummifera* Sprague (MEXU-F. R. Fosberg 49620, Asia).

Distribución: Madagascar.



### Descripción:

Organización macroscópica-Hojas compuestas imparipinnadas con arreglo alterno y foliolos alternos con inserción del peciolulo marginal (*P. gummifera*\*). Los foliolos son de textura membranácea, forma elíptica, ligeramente asimétrica; la base es convexa de un lado y cuneada o cóncavo-convexa del otro, el ápice es acuminado y el margen, entero (la textura es cartácea en *P. gummifera*\*). El tamaño de la lámina es notófilo, la proporción largo/ancho es 2.47:1, el ángulo de la base es 72.5° y el del ápice, 53.5°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es intramarginal con 3 o 4 venas basales; el espaciado de las venas secundarias es uniforme, su ángulo aumenta ligeramente hacia la base o es uniforme. Las venas intersecundarias son débiles o están ausentes. La venación terciaria presenta el patrón mixto (opuestas/alternas percurrentes) o el reticulado al azar, su curso es ramificado admedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que varía inconsistentemente (en algunos ejemplares de *P. pinnata* se presentan algunas con ángulo agudo). La venación de 4° orden es dicótoma al igual que la de 5° orden. Las areolas están de poco a moderadamente desarrolladas, las últimas venas libres son muy ramificadas (dos o más veces). El orden más alto de venación es el 6° o 7° y el último que presenta ramificación excurrente es el 4° o 5°. La venación marginal forma arcos incompletos. El grado de organización de la hoja es 3r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico localizados únicamente en el envés. No se presentan tricomas.

Cristales y canales resiníferos-Los cristales prismáticos pueden o no presentarse, si lo hacen se encuentran en el mesófilo. Hay drusas al interior de las venas y en el mesófilo. No se observan canales resiníferos.

45) Género: *Protorhus* Engl. (Lámina 16g-h).

Especie tipo: *P. longifolia* (Bernh. ex Krauss) Engl.

Ejemplares aclarados: *P. longifolia* (Bernh. ex Krauss) Engl. (Colección personal de la Dra. Terrazas-E. S. Kemp 930, Suazilandia).

Distribución: Madagascar, Sudáfrica.

Descripción:

Organización macroscópica-Lámina con inserción del peciolo/peciolulo marginal y textura coriácea. La lámina es de forma oblonga simétrica, base cuneada, ápice retuso y margen entero. El tamaño de la lámina es micrófilo, la proporción largo/ancho es 3.84:1, el ángulo de la base es 40° y el del ápice es 50°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es intramarginal con 3 venas basales, el espaciado de las venas secundarias es uniforme, su ángulo también es uniforme. Las venas intersecundarias son robustas. La venación terciaria presenta el patrón mixto (opuestas/alternas percurrentes), su curso es ramificado exmedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que aumenta basalmente. La venación de 4° orden es reticulada poligonal regular. Las venas de 5° orden son dicótomas. Las areolas están bien desarrolladas, las últimas venas libres van desde ausentes hasta muy ramificadas (dos o más veces). El orden más

alto de venación es el 6° y el último que presenta ramificación excurrente es el 4°. La venación marginal forma arcos incompletos. El grado de organización de la hoja es 4r.

**Características epidérmicas**-Los estomas son de tipo policítico-ciclocítico localizados únicamente en el envés. Se presentan tricomas escasos distribuidos en toda la superficie, son de tipo unicelular y glandular.

**Cristales y canales resiníferos**-No se presentan cristales prismáticos ni drusas. No se observan canales resiníferos.

46) Género: *Pseudosmodingium* Engl. (Lámina 17a-g).

Especie tipo: no designada.

Ejemplares aclarados: *P. andrieuxii* Engl. (FCME-JRS 140, México), *P. barkleyi* Miranda (FCME-RMF 2266, México), *P. perniciosum* Engl. (FCME-RMF 1687, México).

Ejemplares complementarios: *P. andrieuxii* Engl. (MEXU-Rzed 19688, México), *P. multifolium* Rose (MEXU-R. Torres C. 6943, M. L. Torres C. & C. Martínez R., México), *P. perniciosum* Engl. (MEXU-R. Palacios s/n, México), *P. virletti* (Baill.) Engl. (MEXU-S. Zamudio & cols. 9655, México).

Distribución: México.

Descripción:

**Organización macroscópica**-Hojas compuestas imparipinnadas con arreglo alterno, opuesto o verticilado (las hojas son paripinnadas en *P. barkleyi*; el arreglo es alterno en *P. andrieuxii* y opuesto o verticilado en *P. perniciosum*). Los folíolos son opuestos, sésiles de textura cartácea, el raquis puede ser simple o alado como en *P. andrieuxii* (los folíolos son alternos en *P. multifolium*\* y *P. virletti*\*, son peciolulados en *P. perniciosum*, de textura membranácea en *P. andrieuxii* y *P. multifolium*\*). Los folíolos pueden tener forma ovada, elíptica u obovada, pueden ser simétricos, ligeramente asimétricos o asimétricos (la forma es ovada asimétrica en *P. andrieuxii*, ovada en *P. multifolium*\*, elíptica ligeramente asimétrica en *P. barkleyi*, obovada simétrica en *P. perniciosum* y obovada en *P. virletti*\*). La base es decurrente excepto en *P. barkleyi* donde es cordada, el ápice es recto en *P. andrieuxii* y *P. multifolium*\*, emarginado en *P. barkleyi* y complejo en *P. perniciosum*. El margen es entero, serrado o crenado (es entero en *P. barkleyi* y *P. virletti*\*, serrado en *P. andrieuxii* y *P. multifolium*\* y crenado en *P. perniciosum*). El tamaño de los folíolos es micrófilo (notófilo en *P. barkleyi*), la proporción largo/ancho es 1.15:1-(3.233:1)-7.01:1, el ángulo de la base es 29°-(74.916°)-122° y el del ápice 16.6°-(82.783°)-127.5°.

**Venación**-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es cladódroma I con 5 venas basales (la venación secundaria es craspedódroma en *P. andrieuxii*, se presentan 4 venas basales en *P. perniciosum*). El espaciado de las venas secundarias es uniforme, irregular o aumenta hacia la base, su ángulo con respecto a la vena primaria es uniforme (el espaciado de las venas secundarias es uniforme en *P. andrieuxii*, irregular en *P. barkleyi* y aumenta hacia la base en *P. perniciosum*; el ángulo aumenta ligeramente hacia la base en *P. barkleyi*). Las venas intersecundarias son débiles (robustas en *P. andrieuxii*). La venación terciaria presenta el arreglo dicótomo, su curso es ramificado exmedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso, la variabilidad del ángulo puede decrecer exmedialmente, aumentar basalmente o ser

inconsistente (el curso de las venas es ramificado admedialmente en *P. andrieuxii*; en *P. perniciosum* se pueden presentar algunas venas agudas; el ángulo decrece exmedialmente en *P. andrieuxii*, aumenta basalmente en *P. barkleyi* y es inconsistente en *P. perniciosum*). La venación de 4º orden es dicótoma. Las venas de 5º orden también son dicótomas. Las areolas están en general ausentes pero en *P. andrieuxii*, se presentan algunas poco desarrolladas, las últimas venas libres van desde ausentes hasta muy ramificadas (dos o más veces). El orden más alto de venación es el 5º (4º en *P. andrieuxii*) y el último que presenta ramificación excurrente es el 3º (4º en *P. barkleyi*). La venación marginal forma arcos incompletos (forma arcos en *P. andrieuxii*). El grado de organización de la hoja es 2r.

Dientes-En *P. perniciosum* hay un orden de dientes distribuidos de forma regular en los 2/5 distales de la lámina mientras que en *P. andrieuxii* hay dos ordenes de dientes distribuidos de forma irregular a todo lo largo del margen, se encuentran unos 4 dientes por cm. El lado apical del diente es cóncavo o retroflexo en *P. andrieuxii* y recto en *P. perniciosum* mientras que el lado basal es retroflexo en *P. andrieuxii* y recto en *P. perniciosum*, el ápice del diente es simple y el seno es angular. La vena principal del diente es una vena secundaria que nace directamente de la vena primaria en *P. andrieuxii* y en *P. perniciosum* no se presenta una vena principal aunque hay pequeñas venas que entran al diente.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-actinocítico y se encuentran en el envés (son de tipo policítico-anomocítico en *P. barkleyi* y en *P. perniciosum* se presentan en ambas superficies). En general no se presentan tricomas pero en *P. barkleyi* éstos se presentan en cantidad moderada, distribuidos en toda la superficie y son de tipo unicelular.

Cristales y canales resiníferos-Se presentan cristales prismáticos y drusas en el interior de las venas y drusas en el mesófilo (excepto en *P. andrieuxii* que carece de ambos). Los canales resiníferos se encuentran en las venas de 1º, 2º y 3º orden de *P. andrieuxii* y en las de 1º, 2º, 3º y 4º orden de *P. barkleyi* y *P. perniciosum*.

47) Género: *Pseudospondias* Engl. (Lámina 17h-j).

Especie tipo: *P. microcarpa* (A. Rich.) Engl.

Ejemplares aclarados: *P. microcarpa* Engl. (Colección personal de la Dra. Terrazas-P. Gille 251, Congo).

Ejemplares complementarios: *P. microcarpa* Engl. (MEXU-Karen McDonald 61, Gabón).

Distribución: Africa tropical del oeste, Congo.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas compuestas paripinnadas con arreglo alterno y foliolos alternos, inserción del peciolulo marginal y textura coriácea. Los foliolos tienen forma oblonga asimétrica, la base es convexa de un lado y cuneada del otro, el ápice es retuso-acuminado y el margen, entero. El tamaño de los foliolos es mesófilo, la proporción largo/ancho es 3.06:1, el ángulo de la base es 61º y el del ápice, 64º.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es eucamptódroma con 4 venas basales, el espaciado de las venas secundarias disminuye hacia la base y hacia el ápice, su ángulo con respecto a la vena primaria es uniforme. No se presentan venas

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

intersecundarias. La venación terciaria presenta el patrón mixto (opuestas/alternas percurrentes), su curso es convexo y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que decrece exmedialmente. La venación de 4º orden es reticulada poligonal regular. Las venas de 5º orden son dicótomas. Las areolas están bien desarrolladas, las últimas venas libres son muy ramificadas (dos o más veces). El orden más alto de venación es el 6º y el último que presenta ramificación excurrente es el 4º. La venación marginal forma arcos. El grado de organización de la hoja es 4r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico localizados únicamente en el envés. Se presentan tricomas escasos sobre las venas que son de tipo pluricelular, también se presentan tricomas de tipo glandular. Hay domatia formados sólo por tricomas.

Cristales y canales resiníferos-No se presentan cristales prismáticos ni drusas. No se observan canales resiníferos.

48) Género: *Rhodosphaera* Engl. (Lámina 18a-c).

Especie tipo: *R. rhodanthema* (F. Muell.) Engl.

Ejemplares aclarados: *R. rhodanthema* (F. Muell.) Engl. (Colección personal de la Dra. Terrazas-M. S. Clemens s/n, Australia).

Distribución: Sureste de Queensland, Noreste de Nueva Gales del Sur (Australia).

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas compuestas imparipinnadas con arreglo alterno y foliolos opuestos peciolulados de textura membranácea. Los foliolos son de forma oblonga asimétrica, con base decurrente, ápice acuminado y margen entero. El tamaño de los foliolos es micrófilo, la proporción largo/ancho es 2.34:1, el ángulo de la base es 66º y el del ápice es 64º.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es cladódroma I con 6 venas basales, el espaciado de las venas secundarias aumenta hacia la base y su ángulo con respecto a la vena primaria es uniforme. Las venas intersecundarias son débiles. La venación terciaria presenta el patrón alterno percurrente, su curso es ramificado exmedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que decrece exmedialmente. La venación de 4º orden es reticulada poligonal regular. Las venas de 5º orden son dicótomas. Las areolas están moderadamente desarrolladas, las últimas venas libres son muy ramificadas (dos o más veces). El orden más alto de venación es el 6º y el último que presenta ramificación excurrente es el 5º. La venación marginal forma arcos. El grado de organización de la hoja es 3r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico localizados únicamente en el envés. Se presentan tricomas escasos distribuidos en toda la superficie, son de tipo pluricelular. También se presentan domatia formados sólo por tricomas.

Cristales y canales resiníferos-No se presentan cristales prismáticos ni drusas. No se observan canales resiníferos.

49) Género: *Rhus* L. (Lámina 18d-h).

Especie tipo: *R. coriaria* L.

Ejemplares aclarados: *R. galeottii* Standl. (FCME-N 642, México), *R. nelsonii* F. A. Barkley (FCME-BAG 16, México), *R. taratana* (Baker) H. Perrier (K-Cours 2649, Madagascar), *R. terebinthifolia* Schlecht. & Cham. (FCME-GE7, México).

Ejemplares complementarios: *R. galeottii* Standl (MEXU-Ismael Calzada & C. Toledo 16277, México), *R. nelsonii* F. A. Barkley (MEXU-Vilchis C. Rosalía, Fonseca J. Rosa María, México), *R. terebinthifolia* Schlecht. & Cham. (MEXU-Alejandro Ramírez Guadarrama 758, México).

Distribución: México, Centroamérica, Sudamérica tropical, China, Japón, Grecia, Irak, Norteamérica y Asia templadas, Sudáfrica, Madagascar, Malasia, Papua, Australia.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas con arreglo alterno, simples (*R. taratana*) o compuestas imparipinnadas con foliolos opuestos, inserción del peciolo/peciólulo marginal y textura cartácea. Las hojas/foliolos son de forma elíptica u ovada, ligeramente asimétrica en la base (la forma es elíptica en *R. galeottii* y *R. taratana* y ovada en *R. nelsonii* y *R. terebinthifolia*; los foliolos son simétricos en *R. terebinthifolia* y asimétricos en *R. nelsonii*). La base puede ser convexa, cordada, convexa/cóncavo-convexa o convexa/cuneada (es convexa en *R. galeottii*, *R. nelsonii* y *R. terebinthifolia*, cordada en *R. terebinthifolia*, convexa/cóncavo-convexa en *R. galeottii* y convexa/cuneada en *R. nelsonii* y *R. taratana*). El ápice puede ser recto, convexo, acuminado o retuso (es recto en *R. galeottii* y *R. nelsonii*, convexo en *R. galeottii*, acuminado en *R. nelsonii* y *R. terebinthifolia* y retuso en *R. taratana*). *R. galeottii* y *R. terebinthifolia* presentan una proyección de la vena media (mucrón) mientras que las demás especies no lo presentan. El margen es entero. El tamaño de las hojas/foliolos es micrófilo (es notófilo en *R. taratana*), la proporción largo/ancho es 1.57:1-(2.1175:1)-3.08:1, el ángulo de la base es 75°-(87.4375°)-103.25° y el del ápice es 58.5°-(78.5625°)-87°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es cladódroma I con 3 o 4 venas basales; en *R. taratana* se presentan venas agráficas compuestas (se presentan 3 venas basales en *R. galeottii* y *R. taratana* y 4 en *R. nelsonii* y *R. terebinthifolia*). El espaciado de las venas secundarias es irregular y su ángulo con respecto a la vena primaria es uniforme o aumenta ligeramente hacia la base (el espaciado de las venas es uniforme en *R. taratana*; el ángulo es uniforme en *R. nelsonii* y *R. taratana* y aumenta ligeramente hacia la base en *R. galeottii* y *R. terebinthifolia*). Las venas intersecundarias son débiles (robustas en *R. taratana* y ausentes en *R. nelsonii*). La venación terciaria presenta el patrón opuesto/alterno/dicótomo su curso es ramificado exmedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que decrece exmedialmente (el patrón es opuesto/alterno en *R. nelsonii* y alterno en *R. galeottii*; el ángulo aumenta basalmente en *R. terebinthifolia* y es inconsistente en *R. taratana*). La venación de 4° orden es reticulada poligonal regular (alterna percurrente en *R. terebinthifolia*). Las venas de 5° orden presentan el arreglo reticulado poligonal regular en *R. taratana* y *R. terebinthifolia* y el dicótomo en *R. galeottii* y *R. nelsonii*. Las areolas están bien desarrolladas (son moderadas en *R. nelsonii*). Las últimas venas libres están ausentes en *R. nelsonii*, son de ausentes a no ramificadas en *R. taratana*, de no ramificadas hasta muy ramificadas en *R. galeottii* y son muy ramificadas en *R. terebinthifolia*. El orden más alto de venación es el 5° o 6° y el último que presenta ramificación excurrente es el 4° o 5° (el orden más alto de venación es el 5° en *R. galeottii* y *R. nelsonii* y 6° en *R. taratana* y *R. terebinthifolia* mientras que el último con ramificación

excurrente es el 4° en *R. galeottii* y *R. nelsonii* y el 5° en *R. taratana* y *R. terebinthifolia*). La venación marginal forma arcos. El grado de organización de la hoja es 3r para *R. galeottii* y *R. nelsonii* y 4r para *R. taratana* y *R. terebinthifolia*.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico; se localizan únicamente en el envés (son de tipo policítico-actinocítico en *R. nelsonii* y policítico-ciclocítico en *R. taratana*). Los tricomas son de escasos a abundantes (son escasos en *R. nelsonii*, moderados en *R. taratana* y abundantes en *R. galeottii* y *R. terebinthifolia*). Se distribuyen en toda la superficie en *R. galeottii* y *R. terebinthifolia* y sobre las venas en *R. nelsonii*, son de tipo pluricelular excepto en *R. taratana* donde sólo se encuentran tricomas glandulares y en *R. terebinthifolia* donde se encuentran ambos tipos.

Cristales y canales resiníferos-Los cristales prismáticos y drusas están ausentes en *R. nelsonii* y *R. terebinthifolia* pero se encuentran al interior de las venas de *R. galeottii*. En las venas de *R. taratana* hay cristales prismáticos y drusas y en el mesófilo sólo drusas. En general no se observan canales resiníferos, únicamente se pudieron observar en las venas de 1°, 2°, 3° y 4° orden de *R. taratana*.

50) Género: *Schinopsis* Engl. (Lámina 19a-d).

Especie tipo: no designada.

Ejemplares aclarados: *S. brasiliensis* Engl. (Colección personal de la Dra. Terrazas-Krukoff 10036, Bolivia), *S. lorentzii* Engl. (CAS-Schulz 1300, Argentina).

Ejemplares complementarios: *S. brasiliensis* Engl. (MEXU-Andrade, Lima, Fevereiro et R. C. Pereira 11, Brasil), *S. cornuta* Loesener (MEXU-M. Menacho & Z. López 101, Bolivia), *S. haenkeana* Engl (MEXU-M. Nee & E. Chavez 48991, Bolivia), *S. lorentzii* Engl. (MEXU-G. E. Chaplin C. 659, Bolivia).

Distribución: Chaco de Argentina, Bolivia, Brasil, Paraguay.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas compuestas imparipinnadas, paripinnadas o simples, de arreglo alterno o espiral, con foliolos opuestos, a veces alternos, sésiles y de textura cartácea (las hojas son imparipinnadas en *S. brasiliensis* y *S. haenkeana*\*, paripinnadas en *S. lorentzii* y simples en *S. cornuta*\*; en esta misma especie, el arreglo es espiral y el peciolo, marginal; en *S. haenkeana*\*, los foliolos son alternos). El raquis es alado en *S. lorentzii*. Las hojas/foliolos son de forma oblonga, ovada o elíptica y son ligeramente asimétricos (la forma es oblonga en *S. brasiliensis*, ovada en *S. cornuta*\* y *S. lorentzii* y elíptica en *S. haenkeana*\*). La base es convexa de un lado y cóncavo-convexa del otro en *S. brasiliensis*, convexa de un lado y cuneada del otro en *S. haenkeana*\* y *S. lorentzii* y convexa en *S. cornuta*\*. El ápice es retuso, recto o convexo, se presenta una proyección de la vena media (mucrón) excepto en *S. brasiliensis*; el margen es entero (el ápice es retuso en *S. brasiliensis*, recto en *S. lorentzii* y convexo en *S. cornuta*\* y *S. haenkeana*\*). El tamaño de los foliolos es nanófilo, la proporción largo/ancho es 2.465:1 (2.00:1 en *S. brasiliensis* y 2.93:1 en *S. lorentzii*), el ángulo de la base es 68.83° (76° en *S. brasiliensis* y 61.66° en *S. lorentzii*) y el del ápice 67.015° (91.7° en *S. brasiliensis* y 42.43° en *S. lorentzii*).

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es cladódroma I con 3 venas basales, el espaciado de las venas secundarias es uniforme como en *S. brasiliensis* o disminuye hacia la base como en *S. lorentzii*, su ángulo con respecto a la vena primaria es

uniforme o aumenta ligeramente hacia la base (es uniforme en *S. brasiliensis* y aumenta ligeramente hacia la base en *S. lorentzii*). Las venas intersecundarias son débiles en *S. brasiliensis* y robustas en *S. lorentzii*. La venación terciaria presenta el patrón reticulado al azar en *S. brasiliensis* y el mixto/dicótomo en *S. lorentzii*. El curso de las venas terciarias es ramificado admedialmente en *S. brasiliensis* y exmedialmente en *S. lorentzii* y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso e inconsistente. La venación de 4º orden es dicótoma (ocasionalmente se forman venas opuestas percurrentes en *S. lorentzii*). Las venas de 5º orden son dicótomas. Las areolas están de poco a moderadamente desarrolladas (son poco desarrolladas en *S. brasiliensis* y moderadamente desarrolladas en *S. lorentzii*). Las últimas venas libres son muy ramificadas (dos o más veces). El orden más alto de venación es el 5º y el último que presenta ramificación excurrente es el 3º. La venación marginal forma arcos incompletos (libre). El grado de organización de la hoja es 2r para *S. brasiliensis* y 3r para *S. lorentzii*.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico en *S. brasiliensis* y policítico-actinocítico en *S. lorentzii*, se localizan únicamente en el envés. Los tricomas son escasos (*S. brasiliensis*) o abundantes (*S. lorentzii*) y se distribuyen en toda la superficie, son de tipo unicelular en *S. brasiliensis* y pluricelular en *S. lorentzii*, en ambos se presenta también el tipo glandular.

Cristales y canales resiníferos-Se presentan cristales prismáticos en el interior de las venas. Las drusas están ausentes en *S. brasiliensis* pero se presentan al interior de las venas y en el mesófilo de *S. lorentzii*. Los canales resiníferos están presentes en las venas de 1º, 2º y 3º orden.

51) Género: *Schinus* L. (Lámina 19c-j).

Especie tipo: *S. molle* L.

Ejemplares aclarados: *S. dependens* Orteg. (DS-MacDonald 750, Estados Unidos), *S. latifolius* Engl. (CAS-Jativa 2720, Estados Unidos), *S. lentiscifolius* March. (CAS-Broder 1344, Estados Unidos), *S. meyeri* F. A. Barkley (CAS-Schiavone et. al. 11883C, Argentina), *S. molle* L. (FCME-RPG1, México), *S. venturi* F. A. Barkley (CAS-Vervoost 7625c, Argentina), *S. weinmanniaefolius* Engl. (DS-Rambo 39605, Brasil).

Ejemplares complementarios: *S. dependens* Orteg. (NY-E. Hassler 11069, Paraguay, isotipo; NY-C. G. L. Bertero 230, Chile, sintipo; NY-G. Mandon 768, Bolivia, tipo), *S. latifolius* Engl. (NY-C. G. L. Bertero 964, Chile, isotipo), *S. lentiscifolius* March. (NY-E. Hassler 7909, Paraguay, isotipo; NY-E. Hassler 5422, Paraguay, isolectotipo; NY-E. Hassler 5959, Paraguay, isotipo), *S. molle* L. (MEXU-V. Sánchez T. 0346, México), *S. terebinthifolius* Raddi (MEXU-T. Wendt & Kathleen Collins 7071, Estados Unidos), *S. weinmanniaefolius* Engl. (MEXU-O. Ahumada, A. Schinini, S. G. Tressens 3435, Argentina).

Distribución: Sudamérica subtropical, Chile, Argentina, Brasil, Uruguay, Florida.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas de arreglo alterno, simples, compuestas imparipinnadas o paripinnadas; los foliolos tienen arreglo alterno u opuesto, la inserción del peciolo/peciólulo es marginal (las hojas son simples en *S. dependens* y *S. latifolius*, compuestas imparipinnadas con foliolos opuestos en *S. lentiscifolius*, *S. terebinthifolius*\* y *S. weinmanniaefolius* y paripinnadas con foliolos alternos en *S. molle*; la inserción es marginal en *S. dependens*, *S. latifolius*, *S. meyeri*

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

y *S. venturi* y sésil en *S. lentiscifolius*, *S. molle*, *S. terebinthifolius*\* y *S. weinmanniaefolius*). Cuando las hojas son compuestas, el raquis es alado. La textura es cartácea excepto en *S. meyeri* donde es membranácea. Las hojas/foliolos son de forma elíptica, ovada, obovada u oblonga, pueden ser simétricos, ligeramente asimétricos o ligeramente asimétricos en la base (la forma es elíptica en *S. latifolius* y *S. venturi*, ovada en *S. meyeri*, *S. molle* y *S. terebinthifolius*\*, obovada en *S. dependens* y *S. weinmanniaefolius* y oblonga en *S. lentiscifolius*; son simétricos en *S. dependens*, ligeramente asimétricos en *S. lentiscifolius*, *S. meyeri* y *S. venturi* y ligeramente asimétricos en la base en *S. latifolius*, *S. molle* y *S. weinmanniaefolius*). La base es de forma variable; convexa en *S. latifolius* y *S. molle*, decurrente en *S. dependens* y *S. venturi*, convexa de un lado y cuncada del otro en *S. lentiscifolius* y *S. weinmanniaefolius* y convexa de un lado y cóncavo-convexa del otro en *S. meyeri*. El ápice es convexo, recto o acuminado, presenta una proyección de la vena media (mucrón) únicamente en *S. lentiscifolius* y *S. molle* (el ápice es convexo en *S. dependens*, *S. latifolius*, *S. meyeri*, *S. terebinthifolius*\* y *S. weinmanniaefolius*, recto en *S. dependens*, *S. lentiscifolius* y *S. molle* y acuminado en *S. venturi*). El margen es entero en *S. dependens* y *S. venturi*, dentado en *S. latifolius*, serrado en *S. molle* y *S. weinmanniaefolius* y crenado en *S. lentiscifolius*, *S. meyeri* y *S. terebinthifolius*\*. El tamaño de las hojas/foliolos es micrófilo, la proporción largo/ancho es 1.61:1-(3.5178:1)-6.595:1, el ángulo de la base es 24.875°-(57.42°)-90.5° y el del ápice, 20.4575°-(54.51°)-88°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es cladódroma I, el número de venas basales es de 2 a 5 (la venación secundaria es craspedódroma en *S. latifolius* y *S. weinmanniaefolius* y cladódroma I/II en *S. dependens*; hay 2 venas basales en *S. molle* y *S. weinmanniaefolius*, 3 en *S. dependens*, *S. latifolius* y *S. venturi*, 4 en *S. lentiscifolius*, *S. meyeri* y *S. molle* y 5 en *S. dependens*). El espaciado de las venas secundarias es uniforme, irregular o disminuye hacia la base y su ángulo con respecto a la vena primaria es principalmente uniforme (el espaciado es uniforme en *S. dependens* y *S. molle*, irregular en *S. latifolius*, *S. lentiscifolius* y *S. venturi* y disminuye hacia la base en *S. meyeri* y *S. weinmanniaefolius*, el ángulo en *S. dependens* puede ser uniforme o disminuir hacia la base, en *S. latifolius* aumenta abruptamente hacia la base y en *S. meyeri* y *S. weinmanniaefolius* lo hace ligeramente). Las venas intersecundarias son débiles (robustas en *S. dependens* y algunos ejemplares de *S. molle*). La venación terciaria es dicótoma, su curso es ramificado admedialmente excepto en *S. molle* donde es ramificado exmedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso y agudo, su variación en la lámina es inconsistente (en algunos ejemplares de *S. dependens* se presenta únicamente ángulo agudo y éste puede ocasionalmente aumentar exmedialmente). La venación de 4° orden es dicótoma. Las venas de 5° orden también son dicótomas (forman un retículo poligonal regular en *S. meyeri* y en *S. molle* puede presentar ambos estados). Las areolas están moderadamente desarrolladas (poco desarrolladas en *S. latifolius* y algunos ejemplares de *S. dependens* y *S. molle* y están ausentes en *S. lentiscifolius* y *S. weinmanniaefolius*). Las últimas venas libres van desde ausentes hasta muy ramificadas (dos o más veces); en *S. latifolius*, éste último es el estado más común mientras que en *S. dependens*, van de ausentes a ramificadas solo una vez. El orden más alto de venación es el 6° (5° en *S. lentiscifolius* y *S. molle*) y el último que presenta ramificación excurrente es el 4° (3° en *S. weinmanniaefolius* y *S. lentiscifolius*). La venación marginal forma arcos incompletos (forma arcos en *S. meyeri* y ocasionalmente en *S. molle*). El grado de organización de la hoja es 2r excepto en *S. meyeri* y *S. venturi* donde es 3r.

Dientes-Hay un orden de dientes distribuidos de forma irregular a todo lo largo del margen encontrándose de 1 a 3 dientes por cm. (en *S. weinmanniaefolius* hay dos ordenes de



dientes distribuidos de forma regular en los 2/5 distales de la lámina; en *S. latifolius* también están distribuidos de forma regular y en *S. molle* se distribuyen en los 2/5 distales del margen; se encuentra 1 diente por cm. en *S. lentiscifolius*, *S. meyeri* y *S. molle*, 2 en *S. molle* y 3 en *S. latifolius* y *S. weinmanniaefolius*). El lado apical del diente es recto en *S. latifolius* y *S. molle*, convexo en *S. lentiscifolius*, *S. meyeri*, *S. molle* y *S. weinmanniaefolius*, cóncavo en *S. molle* y flexo en *S. weinmanniaefolius*, el lado basal es convexo en *S. lentiscifolius*, *S. meyeri*, *S. molle* y *S. weinmanniaefolius*, recto en *S. latifolius*, *S. lentiscifolius*, *S. meyeri* y *S. weinmanniaefolius* y retroflexo en *S. molle*. El ápice del diente es simple y el seno es angular (el ápice es simple o glandular en *S. latifolius*, simple o espinoso en *S. molle* y mucronado en *S. weinmanniaefolius*; el seno es redondo en *S. latifolius* y *S. lentiscifolius*). La vena principal del diente es una vena secundaria que nace directamente de la vena primaria (en *S. weinmanniaefolius* puede ser también la rama proximal de una dicotomía de la vena secundaria; en *S. meyeri*, no se presenta una vena principal sino que hay pequeñas venas que entran al diente y en *S. lentiscifolius* no hay venas en el diente).

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-ciclocítico en *S. dependens*, *S. latifolius*, *S. meyeri* y *S. molle*, policítico-actinocítico en *S. dependens*, *S. lentiscifolius* y *S. venturi* y policítico-anomocítico en *S. molle* y *S. weinmanniaefolius*. Los estomas se ubican tanto en haz como en envés en *S. dependens*, *S. lentiscifolius* y *S. molle*, y únicamente en el envés en *S. latifolius*, *S. meyeri*, *S. venturi* y *S. weinmanniaefolius*. Los tricomas son generalmente escasos pero en *S. meyeri* son moderados y en *S. weinmanniaefolius* son abundantes, se ubican principalmente en el margen aunque en *S. molle* y *S. weinmanniaefolius* están en toda la superficie. Los tricomas son de tipo unicelular, pluricelular y glandular (son unicelulares en *S. dependens*, *S. lentiscifolius*, *S. meyeri*, *S. molle* y *S. weinmanniaefolius*, pluricelulares en *S. latifolius*, *S. lentiscifolius* y *S. molle* y glandulares en *S. meyeri*, *S. venturi*, *S. weinmanniaefolius* y en algunos ejemplares de *S. molle*).

Cristales y canales resiníferos-*S. meyeri* y *S. weinmanniaefolius* carecen de cristales prismáticos y de drusas, se presentan cristales prismáticos en el interior de las venas de las demás especies y además en el mesófilo de *S. latifolius* y *S. molle*. Se presentan drusas en el mesófilo de las mismas especies y además en el interior de las venas de *S. latifolius*, *S. molle*, *S. venturi* y algunos ejemplares de *S. dependens*. No se observan canales resiníferos excepto en algunos ejemplares de *S. dependens* donde están en las venas de 1°, 2° y 3<sup>er</sup> orden y en *S. meyeri* donde están en las venas de 1°, 2°, 3<sup>er</sup> y 4° orden.

52) Género: *Sclerocarya* Hochst. (Lámina 20a-c).

Especie tipo: *S. birrea* (A. Rich.) Hochst.

Ejemplares aclarados: *S. birrea* (A. Rich.) Hochst. (Colección personal de la Dra.

Terrazas-J. Viegas da Graca s/n, Guinea).

Distribución: África, Madagascar, Sudan.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas compuestas imparipinnadas con arreglo espiral y foliolos opuestos de inserción del peciolulo marginal y textura cartácea. Foliolos de forma elíptica, ligeramente asimétricos con base cóncavo-convexa, ápice acuminado con una proyección de la vena media (mucrón) y margen entero. El tamaño de los foliolos es nanófilo, la proporción largo/ancho es 1.82:1, el ángulo de la base es 81° y el del ápice también es 81°.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es cladódroma I con 3 venas basales, el espaciado de las venas secundarias disminuye hacia la base y hacia el ápice y su ángulo con respecto a la vena primaria es uniforme. Las venas intersecundarias son débiles. La venación terciaria presenta el patrón mixto (opuesto/alterno percurrente), su curso es sinuoso y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que se mantiene uniforme. La venación de 4º orden presenta el patrón opuesto percurrente. Las venas de 5º orden son dicótomas. Las arcolas están moderadamente desarrolladas, las últimas venas libres son desde ausentes hasta ramificadas una vez. El orden más alto de venación es el 5º y el último que presenta ramificación excurrente es el 4º. La venación marginal forma arcos. El grado de organización de la hoja es 2r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico localizados únicamente en el envés. No se presentan tricomas.

Cristales y canales resiníferos-Las drusas se encuentran al interior de las venas y en el mesófilo. No se observan canales resiníferos.

53) Género: *Semecarpus* L. f. (Lámina 20d-f).

Especie tipo: *S. anacardium* L. f.

Ejemplares aclarados: *S. curtisii* King (BKF-Bunnak 769, Tailandia), *S. venenosa* Volk. (DS-Fehlmann, Islas Palau).

Ejemplares complementarios: *S. cochinchinensis* Engl (MEXU-J. F. Maxwell 91-119, Tailandia), *S. forstenii* Blume (MEXU-F. A. W. Schram BW10640, Nueva Guinea).

Distribución: India, Sri Lanka, Myanmar, Tailandia, Malasia, Filipinas, Australia, Nueva Caledonia, Islas Salomón, Micronesia, Fiji.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas simples con arreglo espiral o alterno, inserción del peciolo marginal y textura cartácea o coriácea (en *S. curtisii* el arreglo es espiral mientras que en *S. cochinchinensis*\* y *S. forstenii*\* es alterno; en estas dos especies la textura es coriácea mientras que en *S. curtisii* y *S. venenosa* es cartácea). Las hojas son de forma obovada, ligeramente asimétricas o simétricas, de base decurrente o convexa, ápice recto o acuminado y margen entero (las hojas de *S. curtisii* son ligeramente asimétricas con base convexa, ápice acuminado y margen entero; las de *S. venenosa* son simétricas con base decurrente, ápice recto y margen erosionado mientras que las de *S. cochinchinensis*\* y *S. forstenii*\* tienen base decurrente, ápice acuminado y margen entero). El tamaño de las hojas es mesófilo, la proporción largo/ancho es 4.395:1 (3.54:1 en *S. curtisii* y 5.25:1 en *S. venenosa*), el ángulo de la base es 30º (45º en *S. curtisii* y 15º en *S. venenosa*) y el del ápice es 39.5º (50º en *S. curtisii* y 29º en *S. venenosa*).

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es broquidódroma débil en *S. curtisii* y eucamptódroma en *S. venenosa*, con 3 venas basales, el espaciado de las venas secundarias disminuye hacia la base y hacia el ápice en *S. curtisii* y es uniforme en *S. venenosa*, y su ángulo con respecto a la vena primaria es uniforme. No se presentan venas intersecundarias. La venación terciaria presenta el patrón alterno percurrente aunque en *S. venenosa* también se presentan algunas opuestas dando así, el patrón mixto. El curso de las venas terciarias es ramificado exmedialmente en *S. curtisii* y recto en *S. venenosa* y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que en *S. venenosa* se mantiene uniforme mientras que en *S. curtisii* decrece exmedialmente. La venación de 4º y 5º orden presenta el patrón reticulado

poligonal regular. Las areolas están bien desarrolladas, las últimas venas libres son muy ramificadas (dos o más veces). El orden más alto de venación es el 7° y el último que presenta ramificación excurrente es el 5°. La venación marginal forma arcos en *S. venenosa* y en *S. curtisii* forma una vena fimbrial. El grado de organización de la hoja es 4r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico localizados únicamente en el envés. En *S. curtisii* no se presentan tricomas, pero en *S. venenosa*, se presentan en cantidad moderada y se distribuyen en toda la superficie de la hoja, son de tipo pluricelular.

Cristales y canales resiníferos-Se presentan cristales prismáticos al interior de las venas y además, en *S. curtisii* también están en el mesófilo. Se encuentran drusas en el mesófilo, y en *S. venenosa*, también se presentan al interior de las venas. Hay canales resiníferos en las venas de 1°, 2°, 3<sup>er</sup>, 4° y 5° orden de *S. curtisii*, pero en *S. venenosa*, éstos no se observan.

54) Género: *Smodingium* E. Mey. ex Sond. (Lámina 20g-i).

Especie tipo: *S. argutum* E. Mey. ex Sond.

Ejemplares aclarados: *S. argutum* E. Mey. ex Sond. (Colección personal de la Dra. Terrazas, Sudáfrica).

Distribución: Sudáfrica.

Descripción:

Organización macroscópica-Lámina de textura cartácea, ovada, simétrica, de base decurrente, ápice recto y margen serrado. El tamaño de la lámina es micrófilo, la proporción largo/ancho es 4.71:1, el ángulo de la base es 36° y el del ápice es 31°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es craspedódroma con 3 venas basales, el espaciado de las venas secundarias es uniforme al igual que su ángulo. Las venas intersecundarias son robustas. La venación terciaria es dicótoma, su curso es ramificado exmedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que decrece exmedialmente. La venación de 4° orden presenta el patrón reticulado poligonal regular. La venación de 5° orden es dicótoma. Las areolas están bien desarrolladas, las últimas venas libres son no ramificadas o están ausentes. El orden más alto de venación es el 5° y el último que presenta ramificación excurrente es el 4°. La venación marginal forma arcos. El grado de organización de la hoja es 3r.

Dientes-Hay dos ordenes de dientes distribuidos irregularmente a todo lo largo del margen encontrándose unos 3 dientes por cm. El lado apical del diente es flexo, el lado basal también es flexo, el ápice del diente es esferulado y el seno es angular. La vena principal del diente es la rama distal proveniente de una dicotomía de la vena secundaria.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico localizados únicamente en el envés. Los tricomas son escasos, distribuidos sobre las venas y en el margen, de tipo pluricelular.

Cristales y canales resiníferos-Se presentan cristales prismáticos y drusas al interior de las venas. Los canales resiníferos se encuentran en las venas de 1°, 2°, 3<sup>er</sup> y 4° orden.

55) Género: *Sorindeia* Thouars. (Lámina 21a-b).

Especie tipo: *S. madagascariensis* DC.

Ejemplares aclarados: *S. madagascariensis* DC. (US-R. B. Faden et. al s/n, Kenia).

Ejemplares complementarios: *S. madagascariensis* DC. (FTG-Keith Bradley 556, Estados Unidos).

Distribución: Africa tropical, Centroáfrica, Tanzania, Madagascar.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas compuestas imparipinnadas de arreglo alterno con foliolos alternos peciolulados de textura coriácea. Los foliolos tienen forma ovada, son ligeramente asimétricos con base convexa, ápice acuminado y margen entero. El tamaño de los foliolos es notófilo, la proporción largo/ancho es 1.52:1, el ángulo de la base es 104° y el del ápice es 83°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es cladódroma II con 5 venas basales, el espaciado de las venas secundarias es irregular, su ángulo aumenta ligeramente hacia la base. No hay venas intersecundarias. La venación terciaria es reticulada poligonal regular, su curso es ramificado exmedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que decrece exmedialmente. La venación de 4° orden presenta el patrón reticulado poligonal regular. La venación de 5° orden es dicótoma. Las areolas están bien desarrolladas, las últimas venas libres son desde ausentes hasta muy ramificadas (dos o más veces). El orden más alto de venación es el 6° y el último que presenta ramificación excurrente es el 4°. La venación marginal forma una vena fimbrial. El grado de organización de la hoja es 4r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-actinocítico localizados únicamente en el envés. No se presentan tricomas.

Cristales y canales resiníferos-No hay cristales prismáticos ni drusas. No se observan canales resiníferos.

56) Género: *Spondias* L. (Lámina 21c-i).

Especie tipo: *S. mombin* L.

Ejemplares aclarados: *S. lutea* Linn. (DS-Ferris 5425, México), *S. mombin* Linn. (CAS-Holmgren 3, Ecuador), *S. nigrescens* Pittier (DS-Foster 2317, Panamá), *S. purpurea* Linn. (FCME-RMFJ 1475, México; DS-Wiggins 18510, Islas Galápagos), *S. radlkoferi* Donn. Sm. (FCME-RMF 2054, México).

Ejemplares complementarios: *S. cytherea* Sonner (MEXU-C. E. Ridsdale, M. J. E. Coode & E. Reynoso s/n, Filipinas), *S. lutea* Linn. (MEXU-M. G. Zola B 00544, México), *S. mombin* Linn. (MEXU-Mario Sousa & Magdalena Peña de Sousa 50, México), *S. nigrescens* Pittier (MO-A. Tonduz 13925, Costa Rica, protólogo), *S. purpurea* Linn. (MEXU-M. Martínez s/n, México), *S. radlkoferi* Donn. Sm. (MEXU-G. Castillo C. & L. Tapia 492, México).

Distribución: México, Costa Rica, Panamá, Colombia, Surinam, Ecuador, Brasil, China, Myanmar, Sumatra, Nueva Guinea, Nueva Caledonia.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas compuestas imparipinnadas de arreglo alterno o espiral con foliolos opuestos o alternos peciolulados de textura membranácea (en *S. purpurea* y *S. radlkoferi* el arreglo es alterno mientras que en *S. lutea* y *S. mombin* es espiral; los foliolos son alternos en *S. lutea* y *S. purpurea*). Los foliolos son de forma elíptica aunque en algunas especies pueden ser oblongos, ovados u obovados; son generalmente asimétricos pero a veces pueden ser ligeramente asimétricos o ligeramente asimétricos en la base (la forma es oblonga en *S. mombin*, ovada en *S. cytherea*\* y obovada en *S. purpurea*, son ligeramente asimétricos en *S. lutea* y *S. mombin* y ligeramente asimétricos en la base en *S. purpurea*). La base es convexa en un lado y cuneada en el otro (convexa en ambos lados en *S. lutea*, ocasionalmente cuneada en *S. purpurea*). El ápice es acuminado (recto en *S. radlkoferi* y ocasionalmente convexo en *S. purpurea*). El margen es entero (crenado en *S. cytherea*\* y *S. mombin* y serrado en *S. axillaris*\* y *S. purpurea*). El tamaño de los foliolos es micrófilo (notófilo en *S. nigrescens* y *S. radlkoferi*), la proporción largo/ancho es 2.06:1-(2.416:1)-2.91:1, el ángulo de la base es 61°-(69.899°)-81° y el del ápice es 43°-(63.733°)-78.665°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es intramarginal con 3 venas basales (4 en *S. nigrescens* y 6 en *S. radlkoferi*). El espaciado de las venas secundarias es irregular y su ángulo aumenta ligeramente hacia la base (el espaciado es uniforme en *S. nigrescens* y ocasionalmente aumenta hacia la base en *S. purpurea*; el ángulo es uniforme en *S. mombin* y *S. purpurea*). Las venas intersecundarias son débiles (robustas en *S. nigrescens* y *S. radlkoferi*). La venación terciaria puede ser reticulada al azar como en *S. lutea* y *S. radlkoferi*, puede tener el arreglo opuesto/alterno como en *S. mombin*, *S. nigrescens* y algunos ejemplares de *S. purpurea* o puede tener el arreglo opuesto/alterno/dicótomo como en *S. purpurea*; su curso es ramificado exmedialmente (convexo en *S. nigrescens*) y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que decrece exmedialmente (es inconsistente en *S. lutea*). La venación de 4° orden presenta el patrón reticulado poligonal regular (ocasionalmente es dicótomo en *S. purpurea*). La venación de 5° orden también tiene el patrón reticulado poligonal regular excepto en *S. purpurea* y *S. radlkoferi* donde es dicótoma. Las arcolas están generalmente bien desarrolladas pero están moderadamente desarrolladas en *S. radlkoferi* y poco desarrolladas en algunos ejemplares de *S. purpurea*. Las últimas venas libres son muy ramificadas (dos o más veces). El orden más alto de venación es el 6° y el último que presenta ramificación excurrente es el 4° (el último orden de venación es el 7° en *S. lutea* y *S. nigrescens* y 5° en algunos especímenes de *S. purpurea* mientras que el último orden con venación excurrente es el 5° en *S. lutea* y *S. nigrescens* y 3° en algunos especímenes de *S. purpurea*). La venación marginal forma una vena fimbrial excepto en *S. purpurea* donde forma arcos. El grado de organización de la hoja es 3r (2r para algunos ejemplares de *S. purpurea*).

Dientes-Hay un solo orden de dientes distribuidos de forma irregular únicamente en los 2/5 distales del foliolo (ocasionalmente son regulares en *S. purpurea*). Se encuentran 1, 2 o 4 dientes por cm. (1 en *S. mombin* y 2 o 4 en *S. purpurea*). El lado apical del diente es convexo en *S. mombin*, mientras que en *S. purpurea*, puede ser cóncavo, flexo o retroflexo, el lado basal es convexo en *S. mombin* y en *S. purpurea* es convexo o recto. El ápice del diente es simple en *S. mombin* y esferulado o espinoso en *S. purpurea* y el seno es angular. El diente de *S. mombin* presenta pequeñas venas pero ninguna principal mientras que en *S. purpurea*, los dientes son muy pequeños y carecen de venas.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico ubicados únicamente en el envés (son de tipo policítico-actinocítico en *S. nigrescens*). Los tricomas son moderados en *S. lutea*, *S. mombin* y *S. nigrescens*, escasos en *S. purpurea* y *S. radlkoferi* y ausentes en *S. purpurea*; se distribuyen en toda la superficie en *S. mombin* y *S. nigrescens*, sobre las venas en *S. lutea*, *S. purpurea* y *S. radlkoferi* y en el margen en *S. purpurea* y *S. radlkoferi*. Los tricomas son de tipo pluricelular (ocasionalmente unicelular en *S. radlkoferi* y únicamente unicelulares en *S. mombin*).

Cristales y canales resiníferos-En general no se presentan cristales prismáticos, únicamente se observaron en las venas de *S. mombin*. Se presentan drusas en el mesófilo y además en las venas de *S. lutea* y *S. mombin*, en algunos ejemplares de *S. purpurea* están ausentes. Los canales resiníferos se encuentran en las venas de 1º, 2º y 3º orden excepto en *S. nigrescens* y en algunos ejemplares de *S. purpurea* donde no se observan.

57) Género: *Swintonia* Griff. (Lámina 22a-c).

Especie tipo: *S. floribunda* Griff.

Ejemplares aclarados: *S. floribunda* Griff. (Colección personal de la Dra. Terrazas).

Ejemplares complementarios: *S. foxworthyi* Elmer (MEXU-C. E. Ridsdale (SMHI1565), Filipinas).

Distribución: Myanmar, Tailandia, Camboya, Laos, Vietnam, Malasia, Sumatra, Borneo, Islas Andaman, Filipinas.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas simples de arreglo espiral o alterno, pecioladas de textura coriácea (el arreglo es espiral en *S. floribunda* y alterno en *S. foxworthyi*\*). Las hojas son de forma oblonga, simétrica, de base cóncavo-convexa, ápice acuminado y margen entero. El tamaño de las hojas es mesófilo, la proporción largo/ancho es 2.42:1, el ángulo de la base es 72º y el del ápice es 73º.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es eucamptódroma con 5 venas basales, el espaciado de las venas secundarias es irregular, su ángulo aumenta ligeramente hacia la base. Las venas intersecundarias son robustas. La venación terciaria es mixta (opuesto/alterno percurrente), su curso es recto y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso e inconsistente. La venación de 4º orden presenta el patrón reticulado poligonal regular. La venación de 5º orden es dicótoma. Las areolas están bien desarrolladas, las últimas venas libres son muy ramificadas (dos o más veces). El orden más alto de venación es el 6º y el último que presenta ramificación excurrente es el 5º. La venación marginal forma arcos. El grado de organización de la hoja es 3r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico localizados únicamente en el envés. No se presentan tricomas.

Cristales y canales resiníferos-Los cristales prismáticos se ubican en el interior de las venas y en el mesófilo al igual que las drusas. No se observan canales resiníferos.

58) Género: *Tapirira* Aubl. (Lámina 22d-g).

Especie tipo: *T. guianensis* Aubl.

Ejemplares aclarados: *T. mexicana* March. (DS-Miranda 7159, México).

Ejemplares complementarios: *T. chimalapana* T. Wendt & J. D. Mitchell (MEXU-T. Wendt, H. Hdez y P. Vera 5268, México), *T. mexicana* March. (MEXU-Mario Sousa 2142, México), *T. mexicana* March. (MEXU-T. Wendt, T. Terrazas, L. López, S. Sinaca 5315, México).

Distribución: México, Centroamérica, Colombia, Venezuela, Guyana, Surinam, Brasil.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas compuestas imparipinnadas de arreglo espiral o alterno con foliolos opuestos peciolulados y textura coriácea (son de tipo compuesta paripinnada en *T. chimalapana*\*; el arreglo es espiral en *T. macrophylla* y alterno en *T. chimalapana*\* y *T. mexicana*\*; la textura es cartácea en *T. chimalapana*\*). Los foliolos son de forma ovada, simétrica de base convexa, ápice acuminado y margen entero (ocasionalmente la base es cóncavo-convexa en *T. macrophylla*). El tamaño de los foliolos es notófilo o mesófilo, la proporción largo/ancho es 2.805:1, el ángulo de la base es 67° y el del ápice es 42.5°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es eucamptódroma con 5 venas basales, el espaciado de las venas secundarias es irregular, su ángulo aumenta ligeramente hacia la base o es uniforme. Las venas intersecundarias son débiles o están ausentes. La venación terciaria es alterna percurrente o mixta (opuesto/alterno percurrente), su curso es ramificado exmedialmente o sinuoso y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que decrece exmedialmente o es inconsistente. La venación de 4° orden presenta el patrón reticulado poligonal regular. La venación de 5° orden es dicótoma. Las arcolas están de moderadamente a bien desarrolladas, las últimas venas libres son muy ramificadas (dos o más veces). El orden más alto de venación es el 6° o 7° y el último que presenta ramificación excurrente es el 5°. La venación marginal forma arcos. El grado de organización de la hoja es 2r o 3r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico y policítico-actinocítico, se localizan únicamente en el envés. Los tricomas son escasos, se distribuyen en toda la superficie y en el margen y son de tipo pluricelular.

Cristales y canales resiníferos-Los cristales prismáticos se encuentran al interior de las venas y ocasionalmente en el mesófilo mientras que las drusas sólo están en el mesófilo. Los canales resiníferos se encuentran en las venas de 1°, 2°, 3<sup>er</sup> y 4° orden, ocasionalmente también en las de 5° orden.

59) Género: *Thyrsodium* Salzm. ex Benth. (Lámina 23a-c).

Especie tipo: no designada.

Ejemplares aclarados: *T. paraense* Huber (US-A. Ducke 11384, Brasil).

Ejemplares complementarios: *T. herrerense* F. Encarnación (MEXU-R. Vázquez & N. Jaramillo 6312, Perú), *T. paraense* Huber (MEXU-G. T. Prance, T. D. Penigton, M. Leppard, O. P. Monteiro, J. F. Ramos 22860, Brasil), *T. schomburgkianum* Benth (MEXU-Ronald Liesner y Angel Glez 10386, Venezuela).

Distribución: Brasil, Venezuela, Guyana, Surinam.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas compuestas paripinnadas o imparipinnadas de arreglo alterno, con foliolos alternos peciolulados y textura coriácea (las hojas son paripinnadas en *T. paraense* e imparipinnadas en *T. schomburgkianum\**). Foliolos oblongos, ligeramente asimétricos de base cuneada o convexa, ápice acuminado y margen entero (la forma de la base es cuneada en *T. paraense* y convexa en *T. herrerense\** y *T. schomburgkianum\**). El tamaño de los foliolos es notófilo, la proporción largo/ancho es 2.52:1, el ángulo de la base es 64° y el del ápice es 68°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es eucamptódroma con 5 venas basales, el espaciado de las venas secundarias disminuye hacia la base y hacia el ápice y su ángulo aumenta ligeramente hacia la base. Las venas intersecundarias son débiles. La venación terciaria es mixta (opuesto/alterno percurrente), su curso es sinuoso y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que decrece exmedialmente. La venación de 4° orden presenta el patrón reticulado poligonal regular. La venación de 5° orden es dicótoma. Las areolas están bien desarrolladas, las últimas venas libres son muy ramificadas (dos o más veces). El orden más alto de venación es el 6° y el último que presenta ramificación excurrente es el 4°. La venación marginal forma arcos. El grado de organización de la hoja es 3r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo tetracítico-estaurocítico y se localizan únicamente en el envés. Los tricomas son escasos, se distribuyen sobre las venas y son de tipo pluricelular, también hay tricomas glandulares distribuidos sobre la lámina.

Cristales y canales resiníferos-No se presentan cristales prismáticos ni drusas. Los canales resiníferos se encuentran en las venas de 1°, 2°, 3<sup>er</sup> y 4° orden.

60) Género: *Toxicodendron* Mill. (Lámina 23d-f).

Especie tipo: *T. pubescens* Mill.

Ejemplares aclarados: *T. radicans* (L.) Kuntze (FCME-RMF 462, México).

Ejemplares complementarios: *T. delavayi* (Franch.) F. A. Barkley (MEXU-B. Bartholomew & D. E. Boufford 1992, China), *T. radicans* (L.) Kuntze (MEXU-Frederick H. Utech 82-230, Estados Unidos), *T. striata* Kuntze (MEXU-Leg & Matuda 41817, México), *T. succedaneum* Kuntze (D. E. Boufford & B. Bartholomew 24643 con G. Li & G. H. Zhu, China), *T. verniciferum* (DC.) E. D. & F. A. Barkley (MEXU-D. E. Boufford & B. Bartholomew 24355 con G. Li & G. H. Zhu, China).

Distribución: Trópico y subtropico, Norteamérica y Eurasia templadas, Colombia, Venezuela, China, Japón, Tailandia.

Descripción:

Organización macroscópica-Hojas compuestas trifoliadas, imparipinnadas o paripinnadas de arreglo alterno y foliolos opuestos peciolulados de textura membranácea (son trifoliadas en *T. radicans*, imparipinnadas en *T. delavayi\**, *T. striata\** y *T. succedaneum\** y paripinnadas en *T. verniciferum\**; el arreglo es espiral en *T. succedaneum\** y *T. verniciferum\**; la textura es cartácea en *T. succedaneum\** y *T. verniciferum\**). Los foliolos son ovados asimétricos, de base redonda, ápice acuminado y margen entero con glándulas (son elípticos en *T. striata\**). El tamaño de los foliolos es micrófilo, la proporción largo/ancho es 1.87:1, el ángulo de la base es 89° y el del ápice es 62.5°.



Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es cladódroma I con 5 venas basales, el espaciado de las venas secundarias es irregular y su ángulo aumenta abruptamente hacia la base. Las venas intersecundarias son débiles. La venación terciaria es mixta (opuesto/alternó percurrente), su curso es ramificado exmedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que se mantiene uniforme. La venación de 4° orden es reticulada poligonal regular. La venación de 5° orden también es reticulada poligonal regular. Las areolas están bien desarrolladas, las últimas venas libres son desde no ramificadas hasta muy ramificadas (dos o más veces). El orden más alto de venación es el 5° y el último que presenta ramificación excurrente es el 4°. La venación marginal forma arcos. El grado de organización de la hoja es 4r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-anomocítico, se localizan únicamente en el envés. Los tricomas son moderados, se distribuyen sobre las venas y son de tipo pluricelular.

Cristales y canales resiníferos-No se presentan cristales prismáticos ni drusas. Los canales resiníferos se encuentran en las venas de 1°, 2°, 3<sup>er</sup> y 4° orden.

61) Género: *Trichoscypha* Hook. f. (Lámina 23g-i).

Especie tipo: *T. mannii* Hook. f.

Ejemplares aclarados: *T. acuminata* Engl. (NY-Dubois 741, Congo).

Distribución: Africa tropical del oeste, Uganda, Gabón.

Descripción:

Organización macroscópica-Lámina de textura coriácea. La lámina es de forma ovada, simétrica, con base cordada, ápice recto y margen entero. El tamaño de la lámina es mesófilo, la proporción largo/ancho es 3.09:1, el ángulo de la base es 66° y el del ápice es 47°.

Venación-La venación primaria es pinnada. La venación secundaria es broquidódroma débil con 5 venas basales, el espaciado de las venas secundarias disminuye hacia el ápice y la base, su ángulo aumenta ligeramente hacia la base. Las venas intersecundarias son débiles. La venación terciaria es mixta (opuesto/alternó percurrente), su curso es ramificado exmedialmente y su ángulo con respecto a la vena primaria es obtuso que decrece exmedialmente. La venación de 4° orden es reticulada poligonal regular. La venación de 5° orden también es reticulada poligonal regular. Las areolas están bien desarrolladas, las últimas venas libres son no ramificadas o ramificadas una vez. El orden más alto de venación es el 6° y el último que presenta ramificación excurrente es el 4°. La venación marginal forma arcos. El grado de organización de la hoja es 3r.

Características epidérmicas-Los estomas son de tipo policítico-ciclocítico, se localizan únicamente en el envés. Los tricomas son abundantes, distribuidos por toda la superficie y son de tipo pluricelular.

Cristales y canales resiníferos-Los cristales prismáticos se encuentran al interior de las venas mientras que las drusas están tanto al interior de las venas como en el mesófilo. No se observan canales resiníferos.

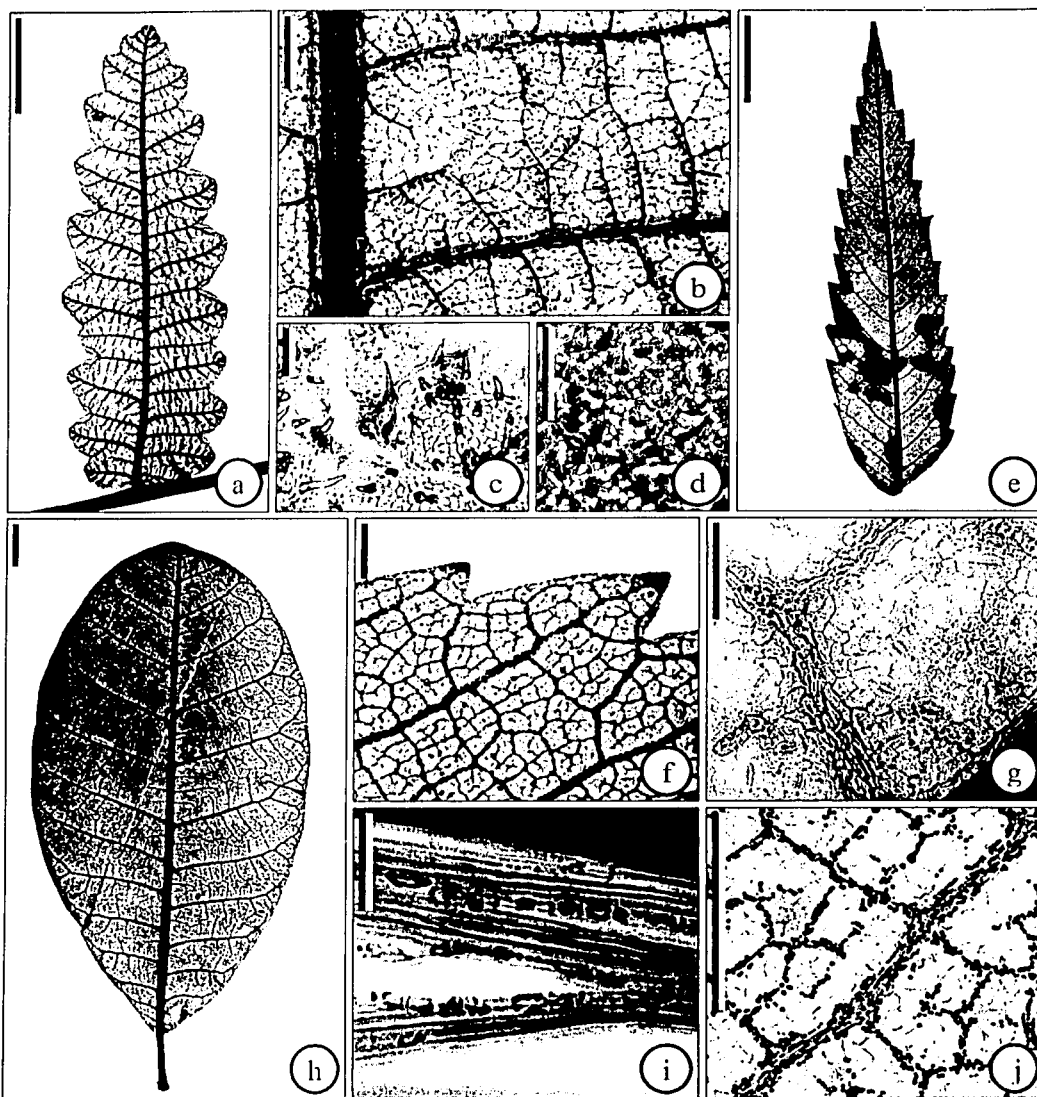


Lámina 1. *Actinocheita*, *Amphipterygium* y *Anacardium*. a-d. *Actinocheita*. a. foliolo de *A. potentillifolia* (escala=1 cm). b. venación de tercer orden de *A. potentillifolia* (escala=1 mm). c. tricomas de *A. potentillifolia* (escala=100  $\mu$ ). d. drusas en el mesófilo de *A. potentillifolia* (escala=500  $\mu$ ). e-g, j. *Amphipterygium*. e. foliolo de *A. adstringens* (escala=1 cm). f. dientes con ápice glandular de *A. adstringens* (escala=1 mm). g. estomas y tricomas glandulares de *A. adstringens* (escala=100  $\mu$ ). j. drusas en las venas de *A. adstringens* (escala=1 mm). h-i. *Anacardium*. h. hoja de *A. occidentale* (escala=1 cm). i. cristales prismáticos en las venas de *A. excelsum* (escala=100  $\mu$ ).

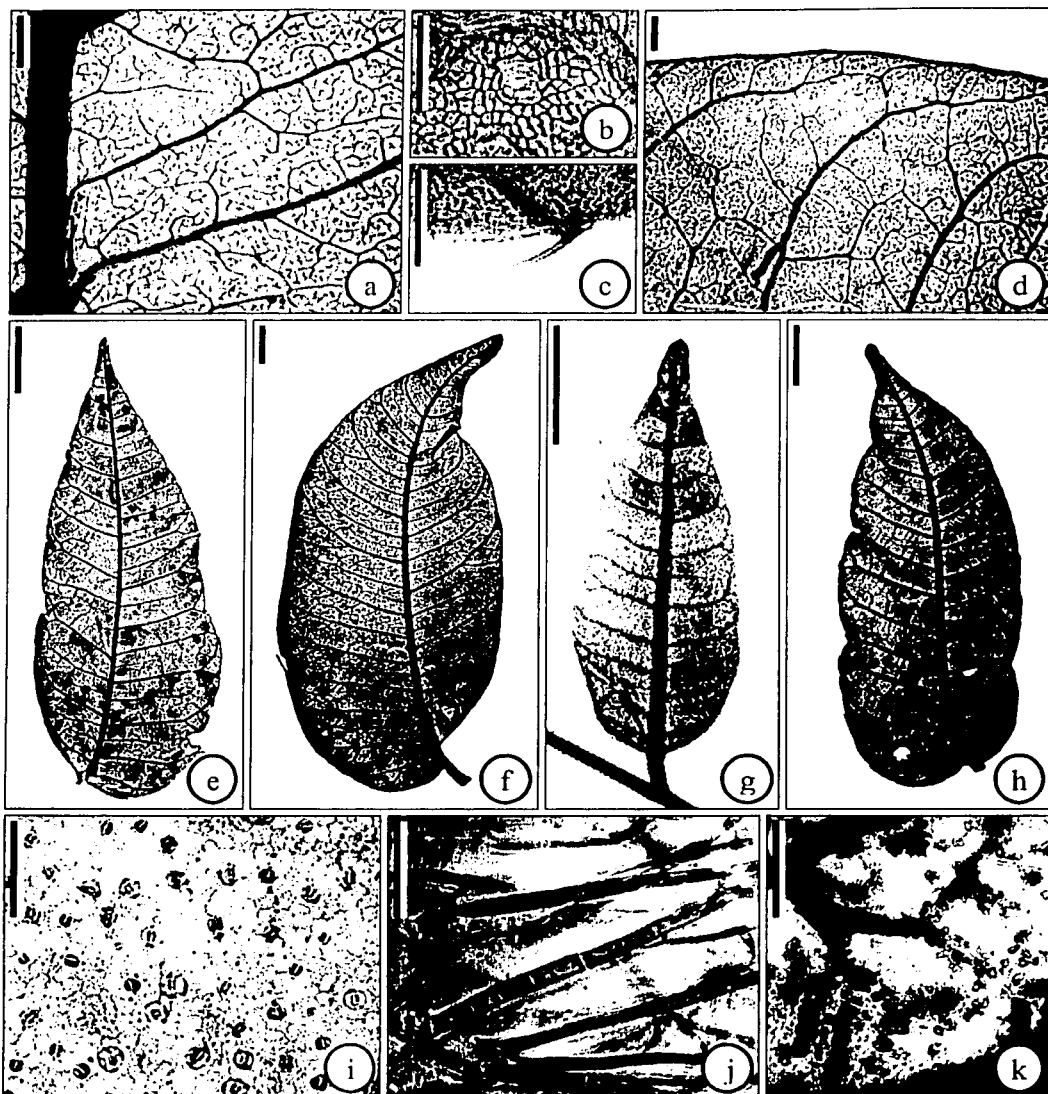


Lámina 2. *Antrocaryon* y *Astronium*. a-d. *Antrocaryon*. a. venación de tercer orden de *A. micraster* (escala=1 mm). b. estoma de *A. micraster* (escala=100  $\mu$ ). c. tricoma de *A. micraster* (escala=100  $\mu$ ). d. venación semicraspedódroma de *A. micraster* (escala=1 mm). e-k. *Astronium*. e. foliolo de *A. conzattii* (escala=1 cm). f. foliolo de *A. lecontei* (escala=1 cm). g. foliolo de *A. graveolens* (escala=1 cm). h. foliolo de *A. fraxinifolium* (escala=1 cm). i. estomas de *A. balansae* (escala=100  $\mu$ ). j. tricomas de *A. graveolens* (escala=100  $\mu$ ). k. cristales prismáticos en las venas de *A. fraxinifolium* (escala=100  $\mu$ ).

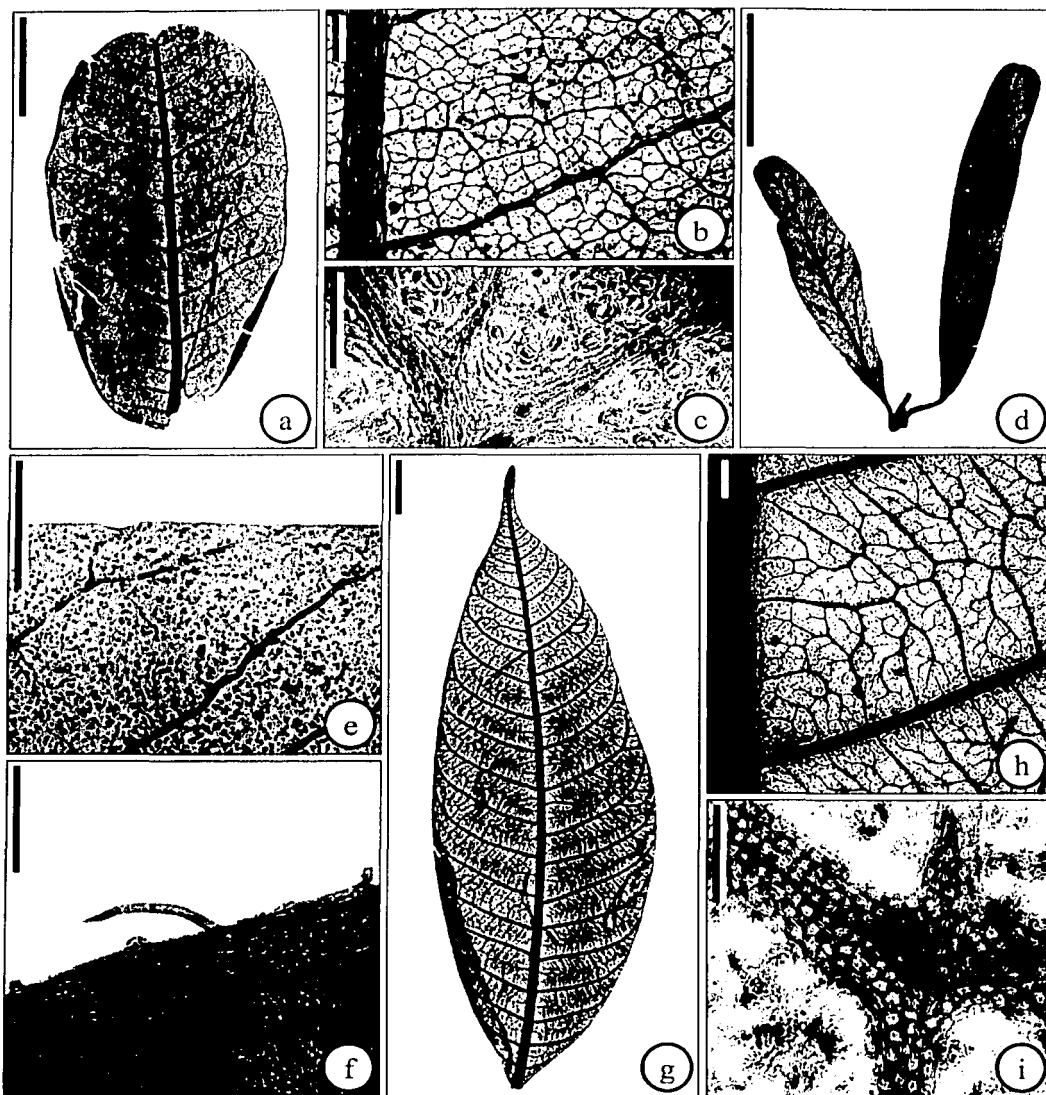


Lámina 3. *Blepharocarya*, *Bonetiella* y *Bouea*. a-c. *Blepharocarya*. a. foliolo de *B. depauperata* (escala=1 cm). b. venación de tercer orden de *B. depauperata* (escala=1 mm). c. estomas de *B. depauperata* (escala=100  $\mu$ ). d-f. *Bonetiella*. d. hojas de *B. anomala* (escala=1 cm). e. canales resiníferos de *B. anomala* (escala=1 mm). f. tricoma de *B. anomala* (escala=100  $\mu$ ). g-i. *Bouea*. g. hoja de *B. oppositifolia* (escala=1 cm). h. venación de tercer orden de *B. oppositifolia* (escala=1 mm). i. cristales prismáticos en las venas de *B. oppositifolia* (escala=100  $\mu$ ).

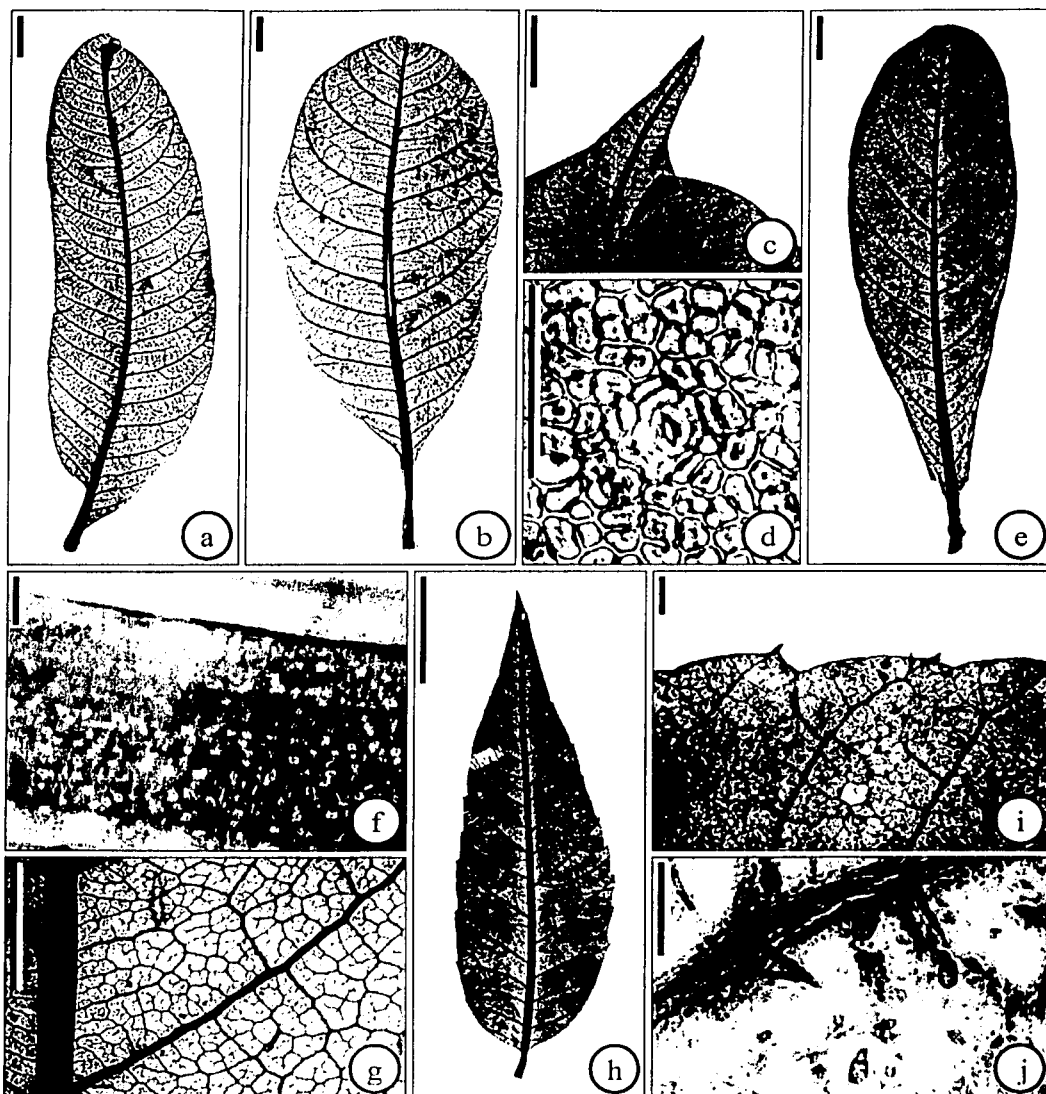


Lámina 4. *Buchanania*, *Camptosperma* y *Cardenasiodendron*. a-d. *Buchanania*. a. hoja de *B. reticulata* (escala=1 cm). b. hoja de *B. palawensis* (escala=1 cm). c. ápice de *B. acuminata* (escala=5 mm). d. estoma de *B. acuminata* (escala=100  $\mu$ ). e-g. *Camptosperma*. e. hoja de *C. montana* (escala=1 cm). f. cristales prismáticos en las venas de *C. montana* (escala=100  $\mu$ ). g. venación de tercer orden de *C. montana* (escala=5 mm). h-j. *Cardenasiodendron*. h. lámina de *C. brachypterum* (escala=1 cm). i. dientes de *C. brachypterum* (escala=1 mm). j. tricomas glandulares de *C. brachypterum* (escala=100  $\mu$ ).

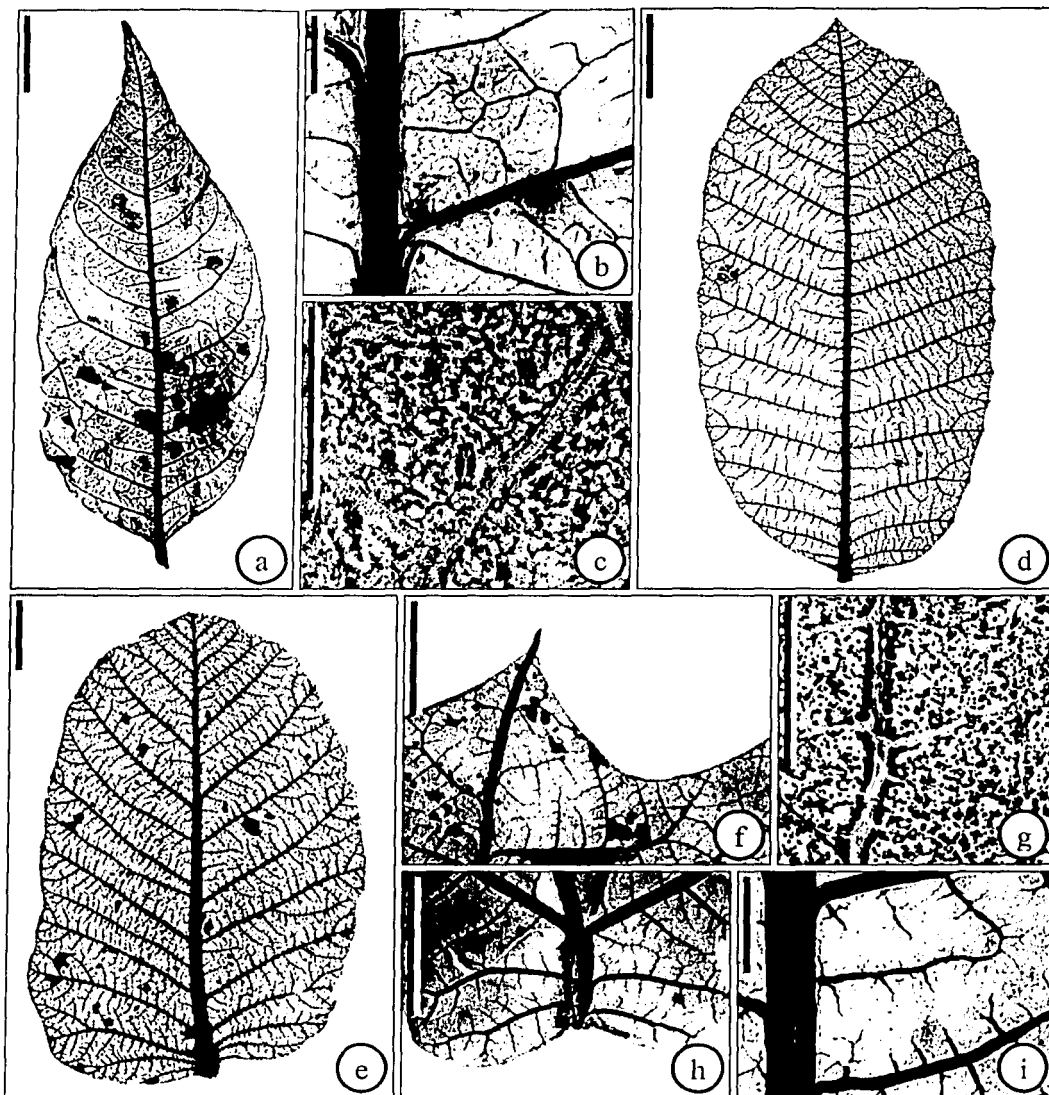


Lámina 5. *Choerospondias* y *Comocladia*. a-c *Choerospondias*. a. foliolo de *C. axillaris* (escala=1 cm). b. domatia de *C. axillaris* (escala=1 mm). c. estomas de *C. axillaris* (escala=100  $\mu$ ). d-i. *Comocladia*. d. foliolo de *C. mollissima* (escala=1 cm). e. foliolo de *C. guatemalensis* (escala=1 cm). f. dientes de *C. platyphylla* (escala=5 mm). g. drusas en el mesófilo y canales resiníferos de *C. mollissima* (escala=1 mm). h. base de *C. ilicifolia* (escala=5 mm). i. venación de tercer orden y canales resiníferos de *C. ilicifolia* (escala=1 mm).

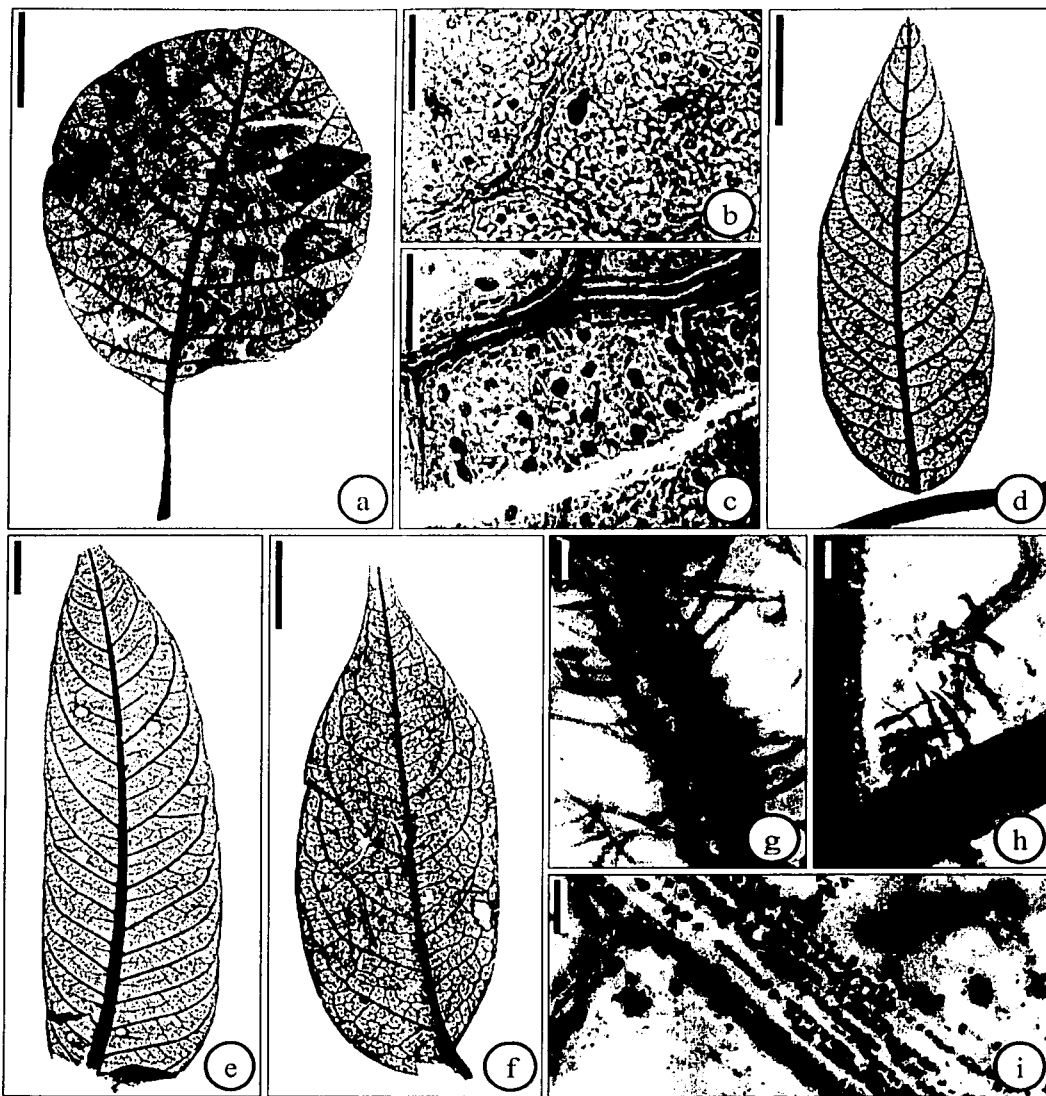


Lámina 6. *Cotinus*, *Cyrtocarpa* y *Dracontomelon*. a-c. *Cotinus*. a. hoja de *C. coggygia* (escala=1 cm). b. tricomas glandulares de *C. coggygia* (escala=100  $\mu$ ). c. estomas de *C. coggygia* (escala=100  $\mu$ ). d, g. *Cyrtocarpa*. d. foliolo de *C. procera* (escala=1 cm). g. tricomas pluricelulares y glandulares en las venas de *C. procera* (escala=100  $\mu$ ). e-f, h-i. *Dracontomelon*. e. foliolo de *D. cumingianum* (escala=1 cm). f. foliolo de *D. dao* (escala=1 cm). h. domatia de *D. dao* (escala=100  $\mu$ ). i. cristales prismáticos en las venas de *D. cumingianum* (escala=100  $\mu$ ).

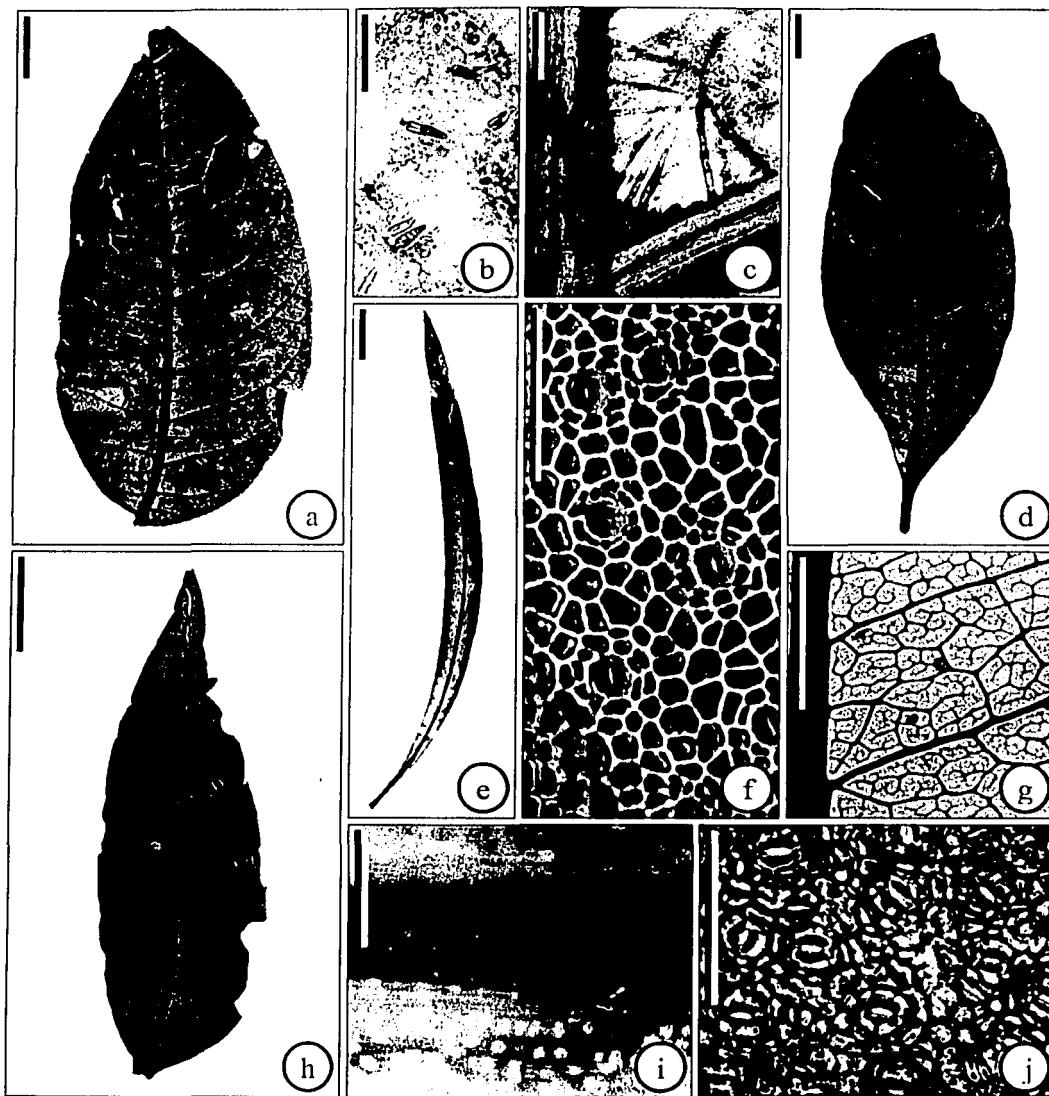


Lámina 7. *Euroschinus*, *Gluta*, *Haplorhus* y *Harpephyllum*. a-c. *Euroschinus*. a. foliolo de *E. falcatus* (escala=1 cm). b. tricomas de *E. falcatus* (escala=100  $\mu$ ). c. domatia de *E. falcatus* (escala=100  $\mu$ ). d, g. *Gluta*. d. hoja de *G. tavoyana* (escala=1 cm). g. venación de tercer orden de *G. tavoyana* (escala=5 mm). e-f. *Haplorhus*. e. hoja de *H. peruviana* (escala=1 cm). f. estomas de *H. peruviana* (escala=100  $\mu$ ). h-j. *Harpephyllum*. h. foliolo de *H. caffrum* (escala=1 cm). i. drusas en las venas de *H. caffrum* (escala=100  $\mu$ ). j. estomas de *H. caffrum* (escala=100  $\mu$ ).



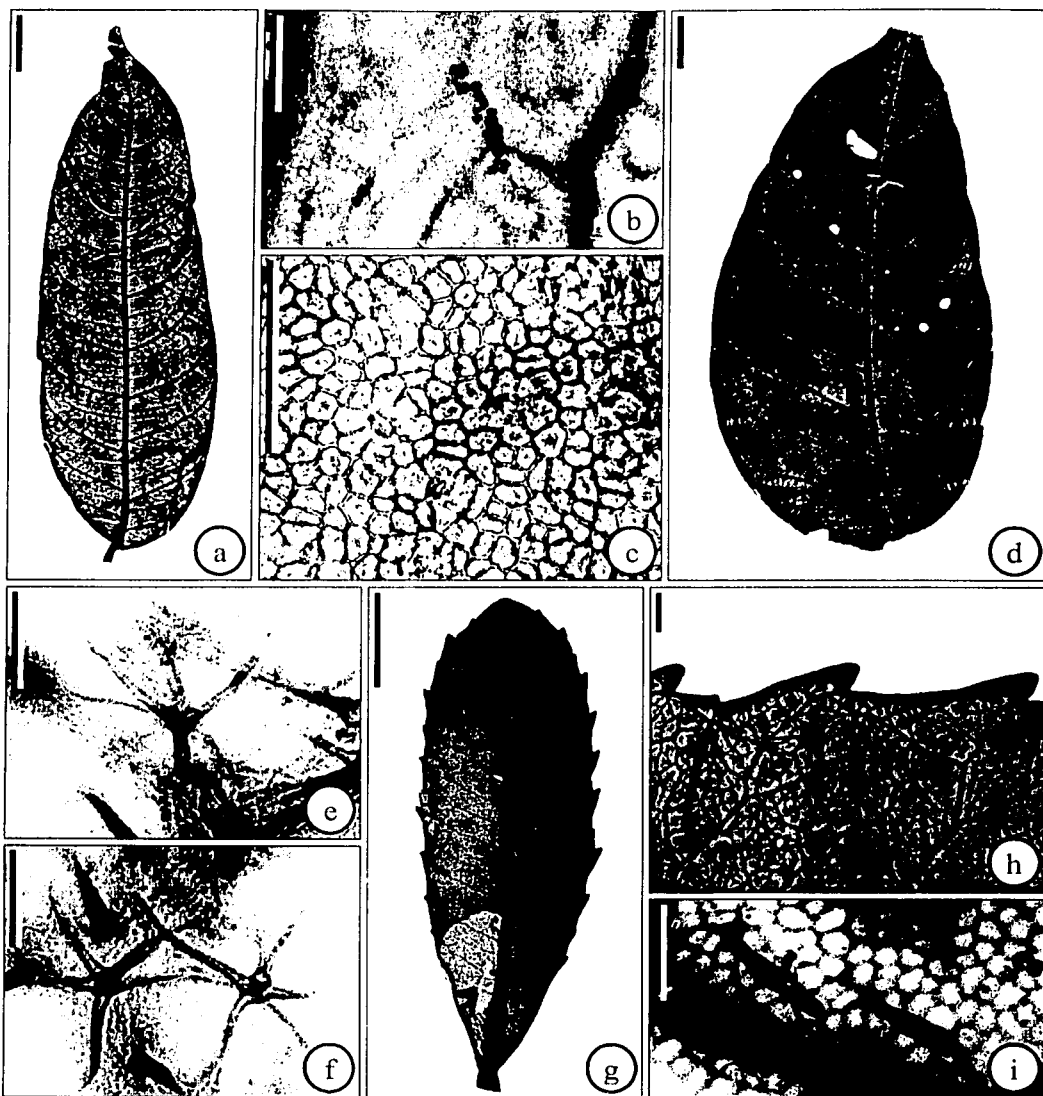


Lámina 8. *Koordersiodendron*, *Lansea* y *Laurophyllus*. a-c. *Koordersiodendron*. a. foliolo de *K. pinnatum* (escala=1 cm). b. drusas al interior de las venas de *K. pinnatum* (escala=100  $\mu$ ). c. estomas de *K. pinnatum* (escala=100  $\mu$ ). d-f. *Lansea*. d. hoja de *L. grandis* (escala=1 cm). e. tricomas de *L. grandis* (escala=100  $\mu$ ). f. tricomas estelares de *L. grandis* (escala=100  $\mu$ ). g-i. *Laurophyllus*. g. hoja de *L. capensis* (escala=1 cm). h. dientes de *L. capensis* (escala=1 mm). i. tricomas de *L. capensis* (escala=100  $\mu$ ).

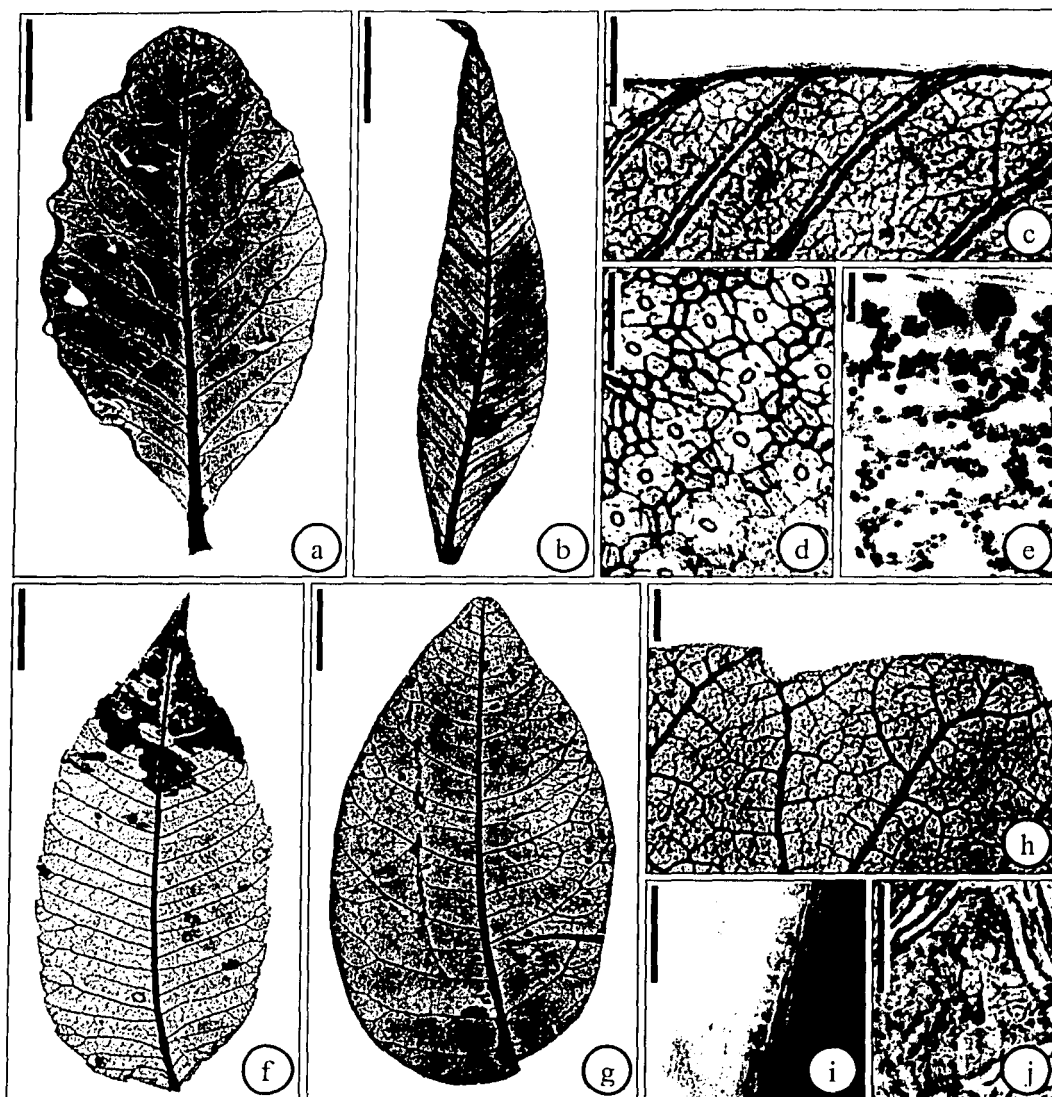


Lámina 9. *Lithraea* y *Loxopterygium*. a-c. *Lithraea*. a. foliolo de *L. caustica* (escala=1 cm). b. foliolo de *L. ternifolia* (escala=1 cm). c. venación marginal de *L. ternifolia* (escala=1 mm). d. estomas de *L. caustica* (escala=100  $\mu$ ). e. drusas al interior de las venas de *L. ternifolia* (escala=100  $\mu$ ). f-j. *Loxopterygium*. f. foliolo de *L. grisebachii* (escala=1 cm). g. foliolo de *L. sagottii* (escala=1 cm). h. dientes de *L. grisebachii* (escala=1 mm). i. cristales al interior de las venas de *L. grisebachii* (escala=100  $\mu$ ). j. tricomas glandulares de *L. grisebachii* (escala=100  $\mu$ ).

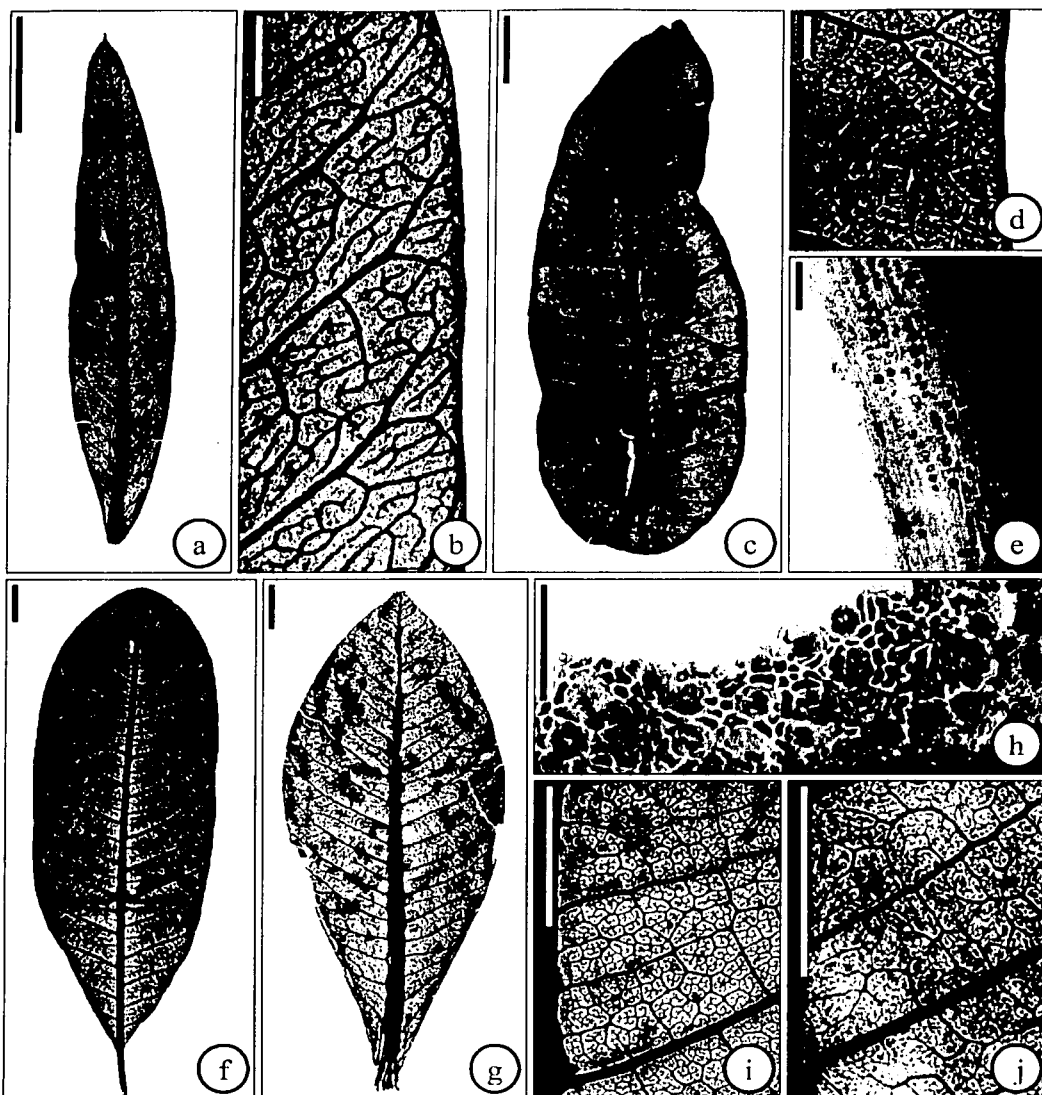


Lámina 10. *Loxostylis*, *Malosma* y *Mangifera*. a-b. *Loxostylis*. a. foliolo de *L. alata* (escala=1 cm). b. venación secundaria de *L. alata* (escala=1 mm). c-e. *Malosma*. c. hoja de *M. laurina* (escala=1 cm). d. venación secundaria de *M. laurina* (escala=1 mm). e. cristales prismáticos y drusas al interior de las venas de *M. laurina* (escala=100  $\mu$ ). f-j. *Mangifera*. f. hoja de *M. indica* (escala=1 cm). g. hoja de *M. verticillata* (escala=1 cm). h. estomas de *M. verticillata* (escala=100  $\mu$ ). i. venación de tercer orden de *M. indica* (escala=5 mm). j. venación de tercer orden de *M. verticillata* (escala=5 mm).

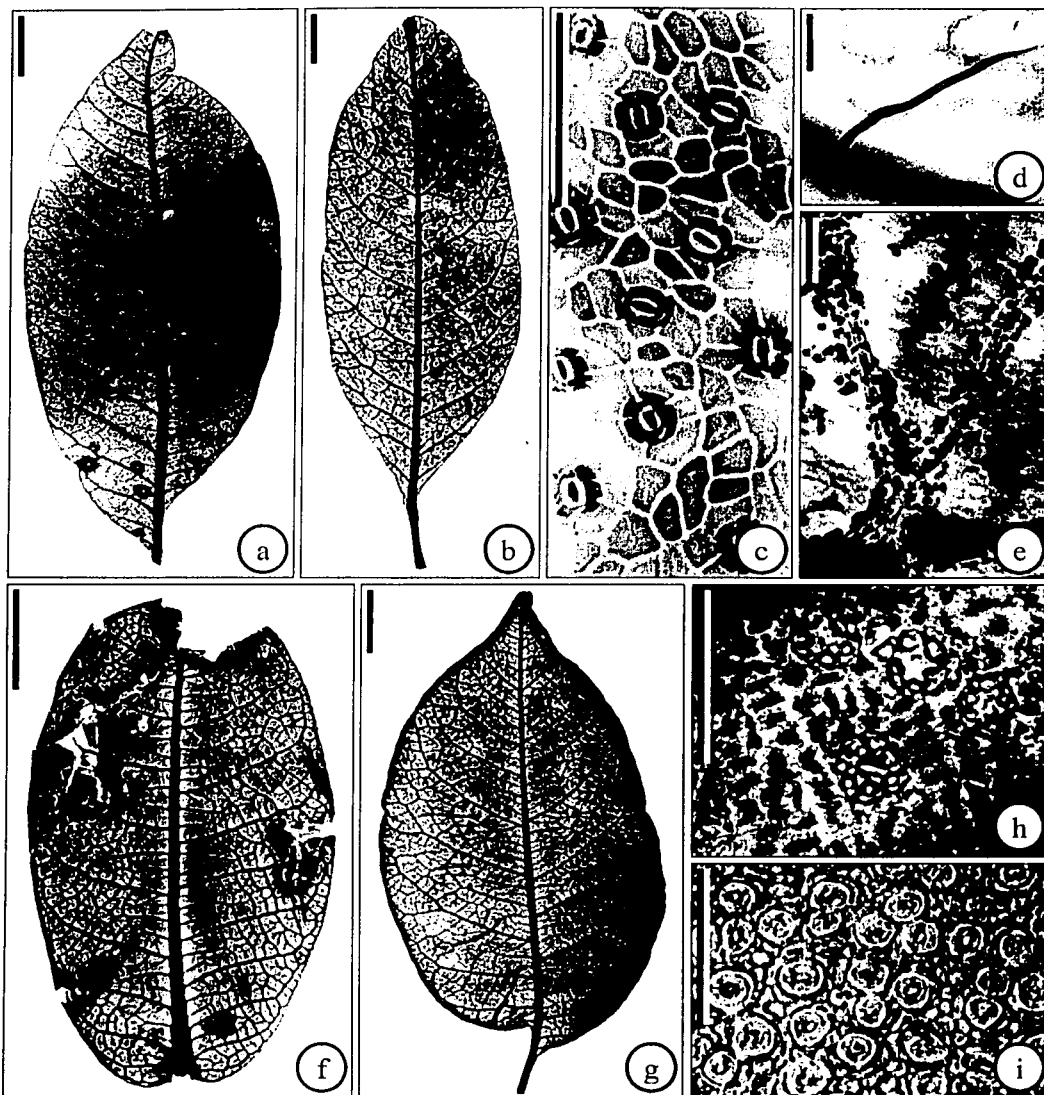


Lámina 11. *Mauria*, *Melanochyla* y *Metopium*. a-c. *Mauria*. a. lámina de *M. aurantiadora* (escala=1 cm). b. hoja de *M. simplicifolia* (escala=1 cm). c. estomas de *M. simplicifolia* (escala=100  $\mu$ ). d. tricoma de *M. sessiliflora* (escala=100  $\mu$ ). e. cristales prismáticos en las venas de *M. simplicifolia* (escala=100  $\mu$ ). f, h. *Melanochyla*. f. hoja de *M. auriculata* (escala=1 cm). h. estomas de *M. auriculata* (escala=100  $\mu$ ). g, i. *Metopium*. g. foliolo de *M. brownei* (escala=1 cm). i. estomas de *M. brownei*. (escala=100  $\mu$ ).

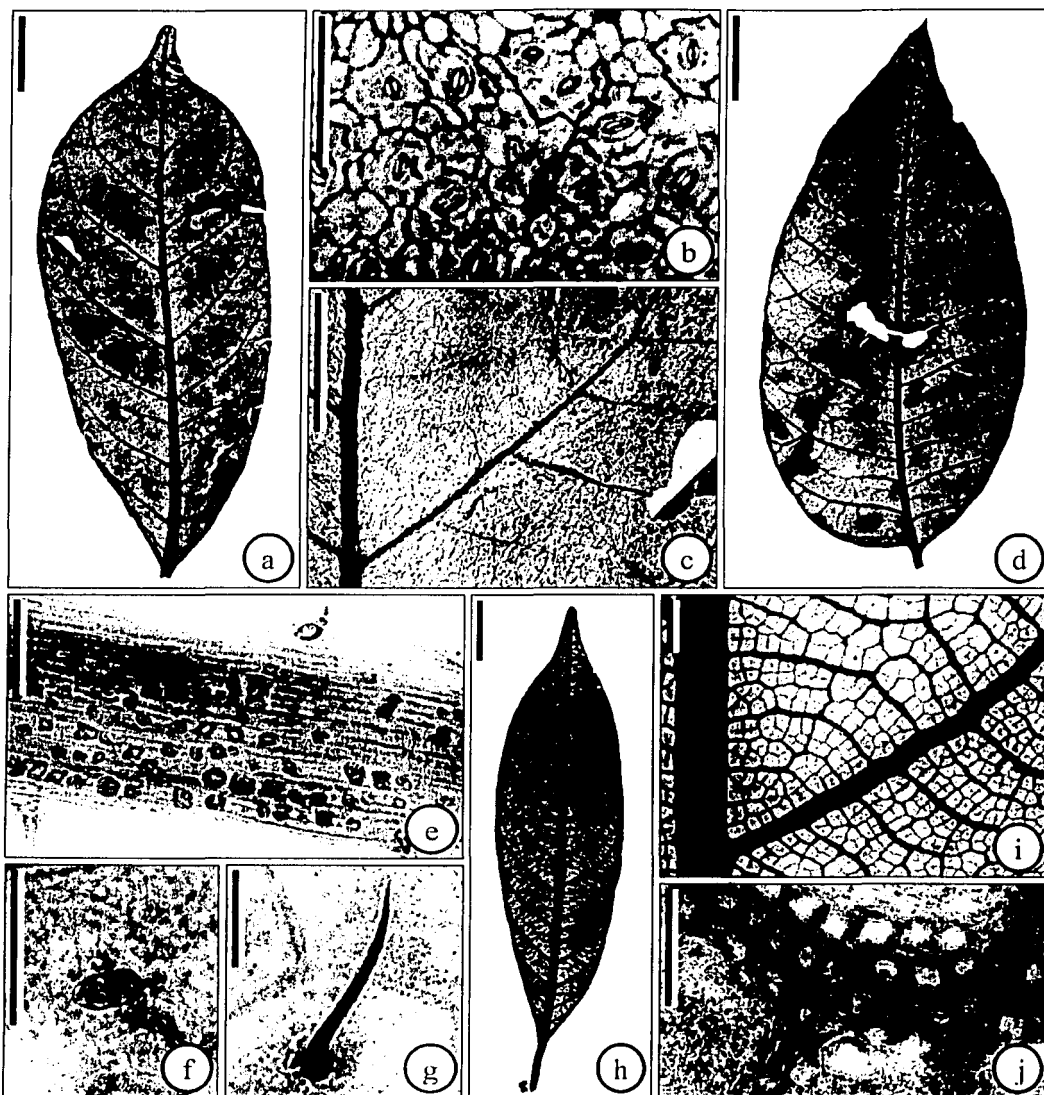


Lámina 12. *Mosquitoxylum*, *Myracrodruon* y *Nothopegia*. a-c. *Mosquitoxylum*. a. foliolo de *M. jamaicense* (escala=1 cm). b. estomas de *M. jamaicense* (escala=100  $\mu$ ). c. venación de tercer orden de *M. jamaicense* (escala=5 mm). d-g. *Myracrodruon*. d. foliolo de *M. urundeuva* (escala=1 cm). e. cristales prismáticos y drusas en las venas de *M. urundeuva* (escala=100  $\mu$ ). f. tricoma glandular de *M. urundeuva* (escala=100  $\mu$ ). g. tricoma pluricelular de *M. urundeuva* (escala=100  $\mu$ ). h-j. *Nothopegia*. h. lámina de *N. beddomei* (escala=1 cm). i. venación de tercer orden de *N. beddomei*. (escala=1 mm). j. cristales prismáticos en las venas de *N. beddomei* (escala=100  $\mu$ ).

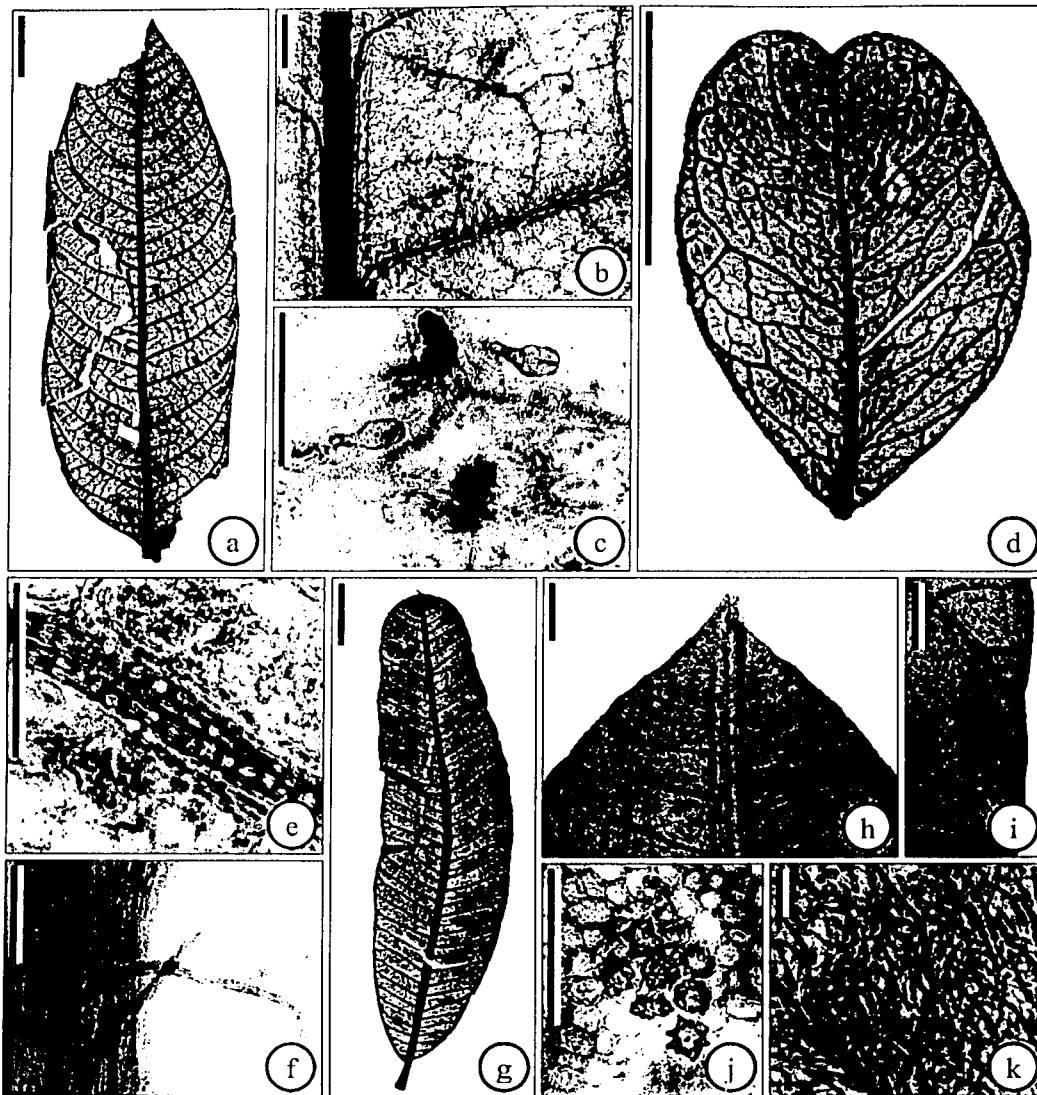


Lámina 13. *Ochoterenaea*, *Operculicarya* y *Ozoroa*. a-c. *Ochoterenaea*. a. foliolo de *O. colombiana* (escala=1 cm). b. venación de tercer orden de *O. colombiana* (escala=1 mm). c. tricomas glandulares de *O. colombiana* (escala=100  $\mu$ ). d-f. *Operculicarya*. d. foliolo de *O. decaryi* (escala=5 mm). e. cristales prismáticos en las venas de *O. decaryi* (escala=100  $\mu$ ). f. tricomas de *O. decaryi* (escala=100  $\mu$ ). g-k. *Ozoroa*. g. hoja de *O. paniculosa* (escala=1 cm). h. ápice de *O. paniculosa* (escala=1 mm). i. venación marginal de *O. paniculosa*. (escala=1 mm). j. drusas en el mesófilo de *O. paniculosa* (escala=100  $\mu$ ). k. tricomas de *O. paniculosa* (escala=100  $\mu$ ).

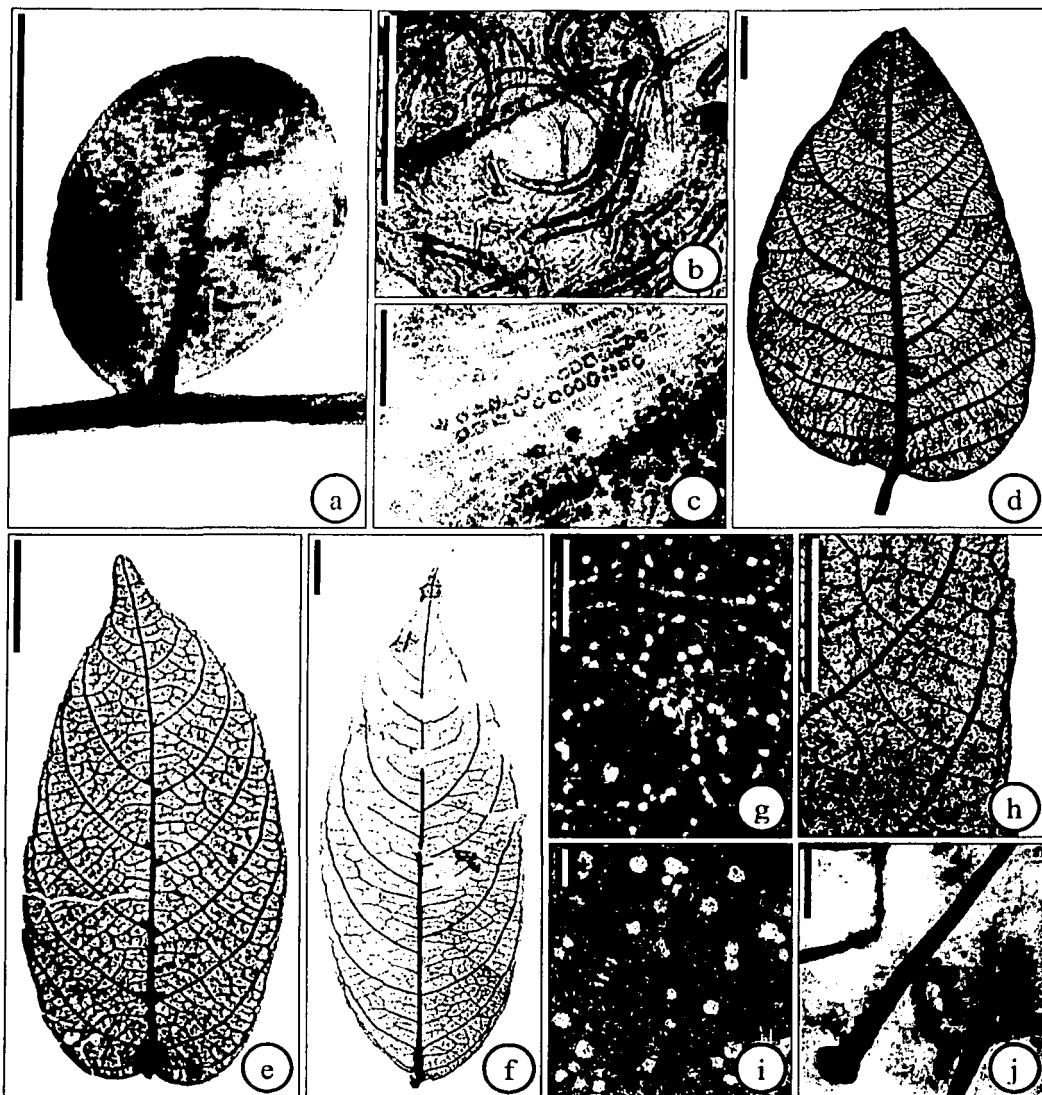


Lámina 14. *Pachycormus*, *Parishia* y *Pegia*. a-c. *Pachycormus*. a. foliolo de *P. discolor* (escala=5 mm). b. estoma y tricomas de *P. discolor* (escala=100  $\mu$ ). c. drusas al interior de las venas de *P. discolor* (escala=100  $\mu$ ). d, g. *Parishia*. d. foliolo de *P. insignis* (escala=1 cm). g. cristales prismáticos al interior de las venas y drusas en el mesófilo de *P. insignis* (escala=100  $\mu$ ). e-f, h-j. *Pegia*. e. foliolo de *P. nitida* (escala=1 cm). f. foliolo de *P. philippnensis* (escala=1 cm). h. dientes de *P. nitida* (escala=5 mm). i. drusas en el mesófilo de *P. nitida* (escala=100  $\mu$ ). j. tricoma de *P. nitida* (escala=100  $\mu$ ).

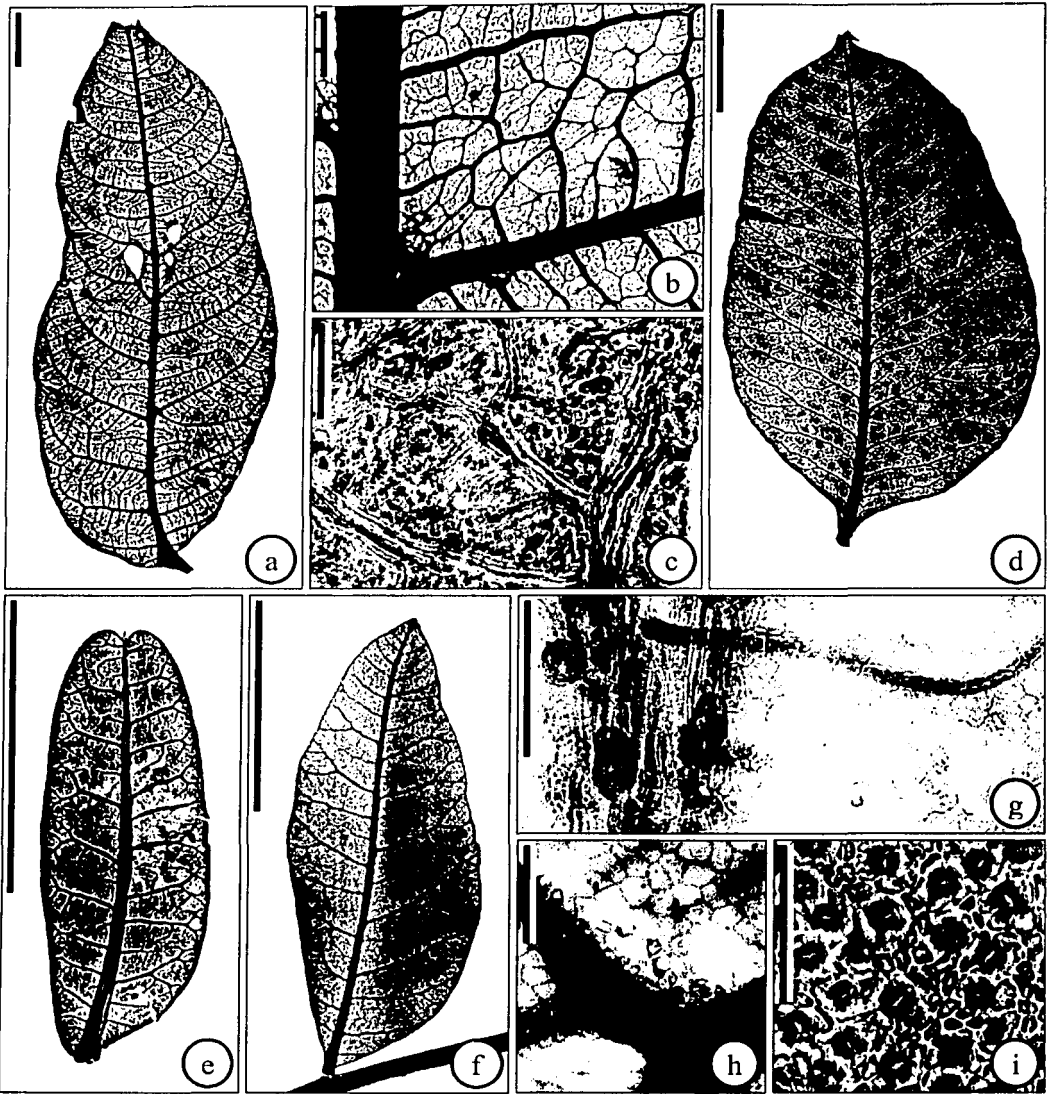


Lámina 15. *Pentaspadon* y *Pistacia*. a-c. *Pentaspadon*. a. foliolo de *P. motleyi* (escala=1 cm). b. venación de tercer orden y domatia de *P. motleyi* (escala=1 mm). c. tricomas glandulares de *P. motleyi* (escala=100  $\mu$ ). d-i. *Pistacia*. d. foliolo de *P. khinjuk* (escala=1 cm). e. foliolo de *P. weinmannifolia* (escala=1 cm). f. foliolo de *P. mexicana* (escala=1 cm). g. tricomas pluricelulares y glandulares de *P. mexicana* (escala=100  $\mu$ ). h. cristales prismáticos en las venas y mesófilo de *P. khinjuk* (escala=100  $\mu$ ). i. estomas de *P. weinmannifolia* (escala=100  $\mu$ ).



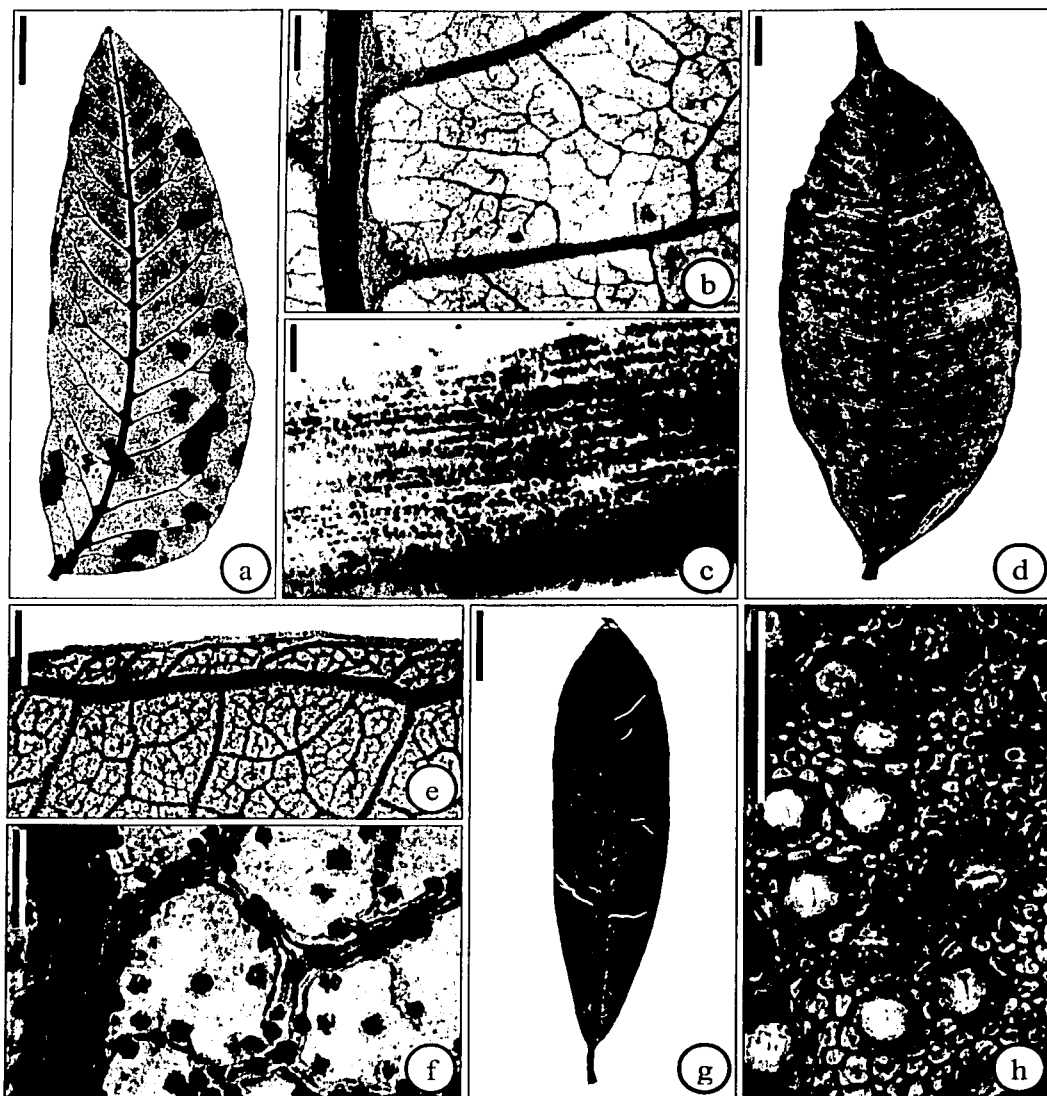


Lámina 16. *Pleio gynium*, *Poupartia* y *Protorhus*. a-c. *Pleio gynium*. a. foliolo de *P. solandri* (escala=1 cm). b. venación de tercer orden y domatia de *P. solandri* (escala=1 mm). c. drusas al interior de las venas de *P. solandri* (escala=100  $\mu$ ). d-f. *Poupartia*. d. lámina de *P. pinnata* (escala=1 cm). e. venación secundaria intramarginal de *P. pinnata* (escala=1 mm). f. drusas al interior de las venas y en el mesófilo de *P. pinnata* (escala=100  $\mu$ ). g-h. *Protorhus*. g. lámina de *P. longifolia* (escala=1 cm). h. estomas de *P. longifolia* (escala=100  $\mu$ ).

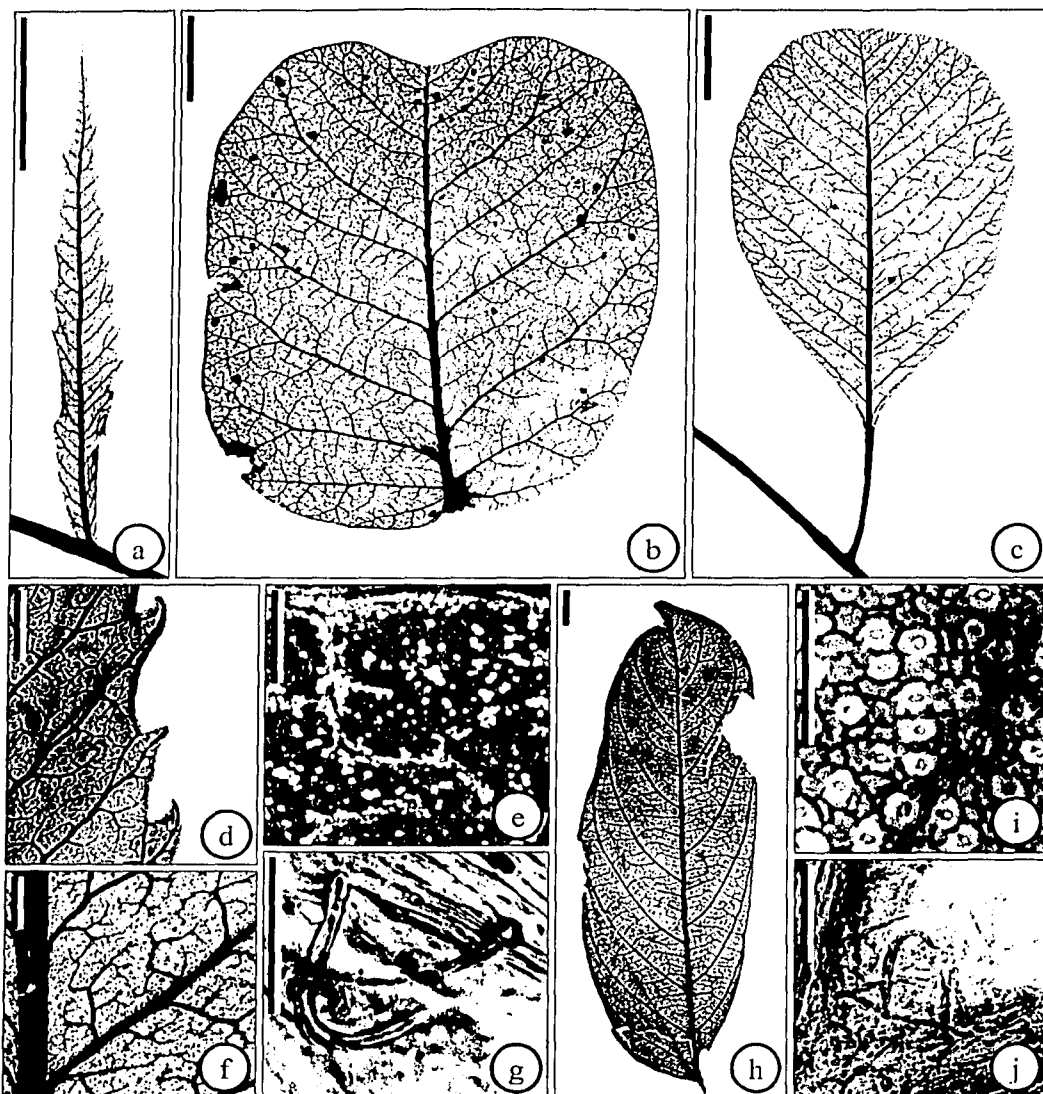


Lámina 17. *Pseudosmodium* y *Pseudospondias*. a-g, *Pseudosmodium*. a. foliolo de *P. andrieuxii* (escala=1 cm). b. foliolo de *P. barkleyi* (escala=1 cm). c. foliolo de *P. perniciosum* (escala=1 cm). d. dientes de *P. andrieuxii* (escala=1 mm). e. drusas al interior de las venas y en el mesófilo de *P. perniciosum* (escala=500  $\mu$ ). f. venación de tercer orden y canales resiníferos de *P. perniciosum* (escala=1 mm). g. tricomas de *P. barkleyi* (escala=100  $\mu$ ). h-j. *Pseudospondias*. h. foliolo de *P. microcarpa* (escala=1 cm). i. estomas de *P. microcarpa* (escala=100  $\mu$ ). j. tricomas en los domatia de *P. microcarpa* (escala=100  $\mu$ ).

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

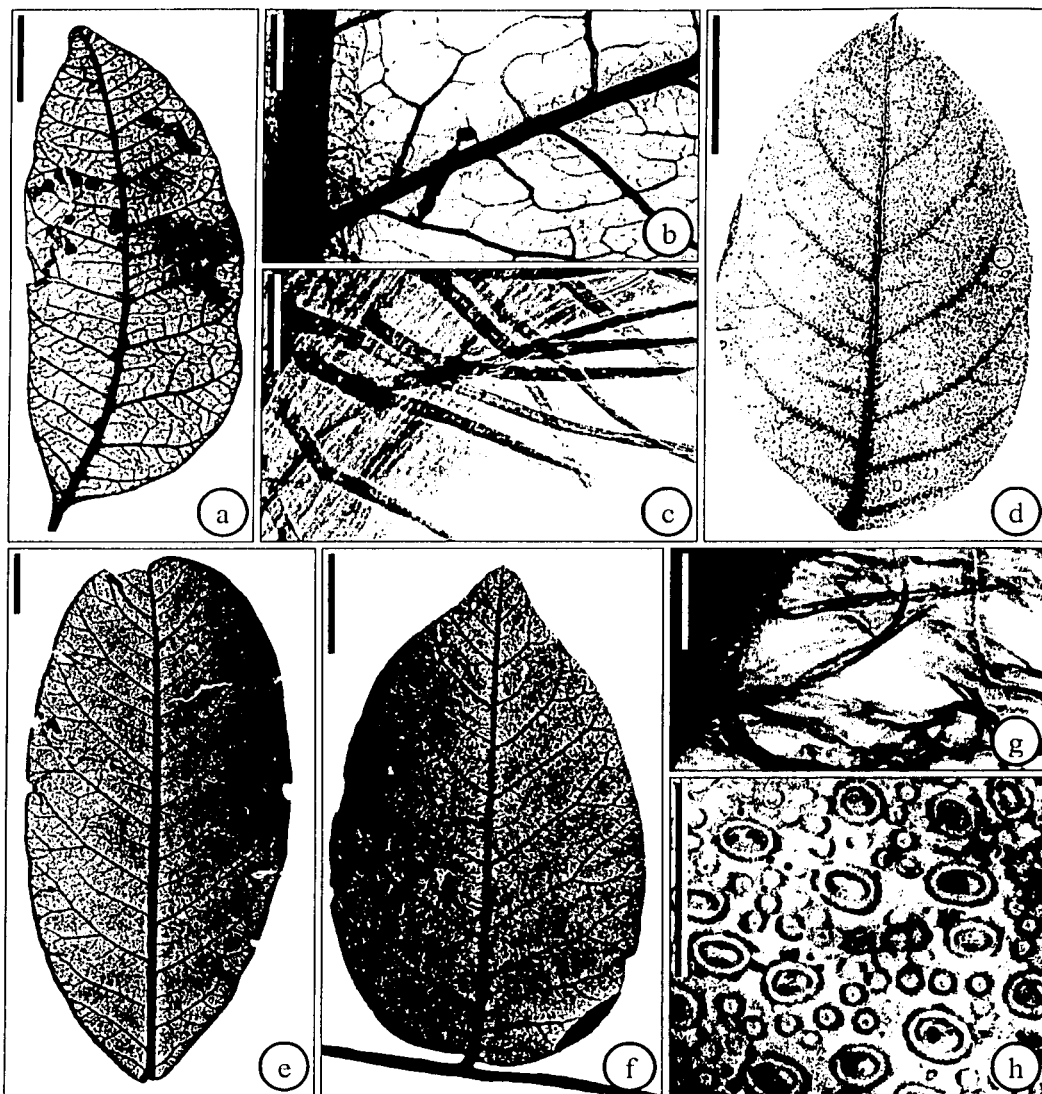


Lámina 18. *Rhodosphaera* y *Rhus*. a-c. *Rhodosphaera*. a. foliolo de *R. rhodantha* (escala=1 cm). b. venación de tercer orden y domatia de *R. rhodantha* (escala=1 mm). c. tricomas pluricelulares de *R. rhodantha* (escala=100  $\mu$ ). d-h. *Rhus*. d. foliolo de *R. galeottii* (escala=1 cm). e. hoja de *R. taratana* (escala=1 cm). f. foliolo de *R. terebinthifolia* (escala=1 cm). g. tricomas de *R. galeottii* (escala=100  $\mu$ ). h. tricomas glandulares y estomas de *R. taratana* (escala=100  $\mu$ ).

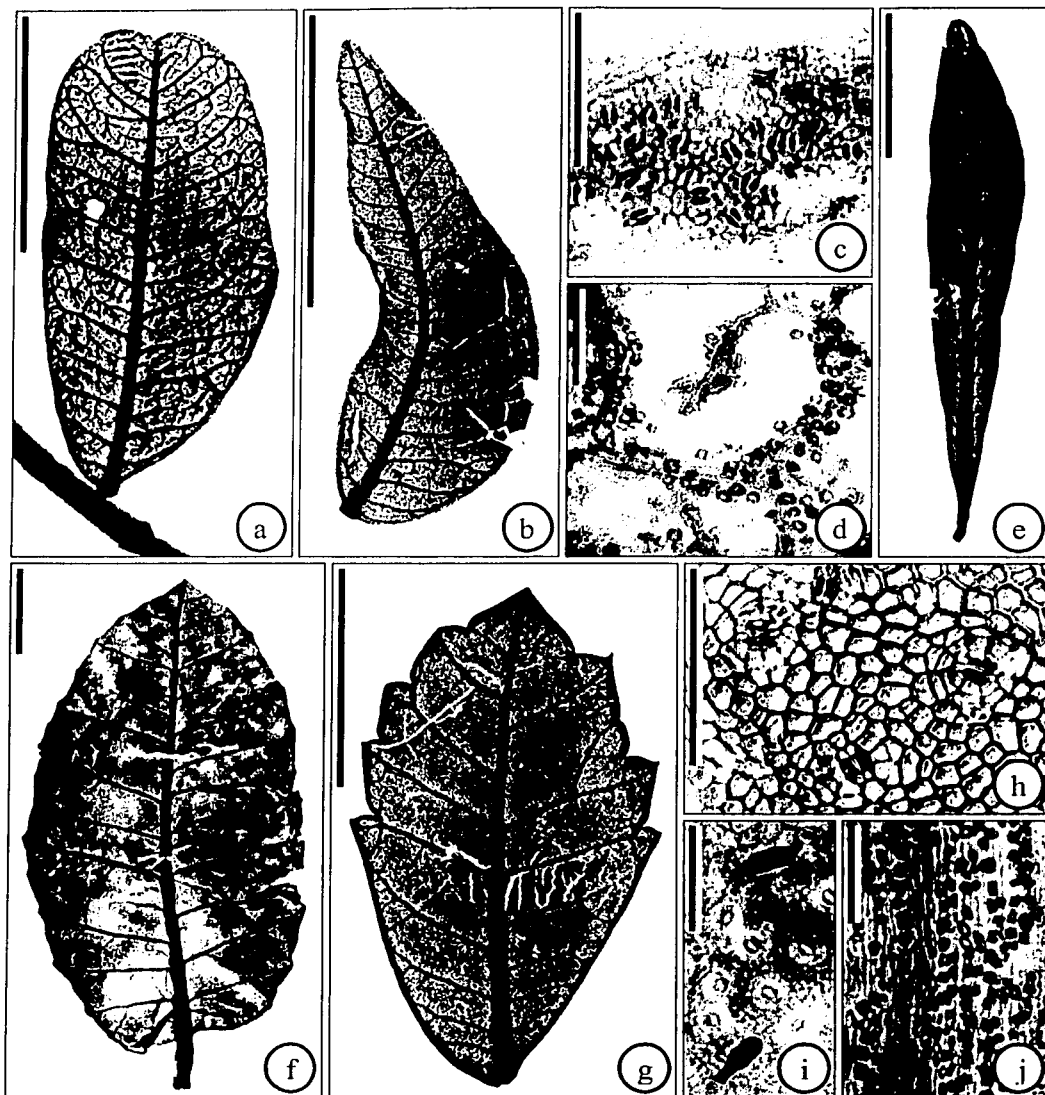


Lámina 19. *Schinopsis* y *Schinus*. a-d. *Schinopsis*. a. foliolo de *S. brasiliensis* (escala=1 cm). b. foliolo de *S. lorentzii* (escala=1 cm). c. estomas de *S. brasiliensis* (escala=100  $\mu$ ). d. drusas al interior de las venas de *S. lorentzii* (escala=100  $\mu$ ). e-j. *Schinus*. e. foliolo de *S. dependens* (escala=1 cm). f. foliolo de *S. latifolius* (escala=1 cm). g. foliolo de *S. weinmanniaefolius* (escala=1 cm). h. estomas de *S. lentiscifolius* (escala=100  $\mu$ ). i. tricomas glandulares de *S. meyeri* (escala=100  $\mu$ ). j. cristales prismáticos y drusas al interior de las venas de *S. molle* (escala=100  $\mu$ ).

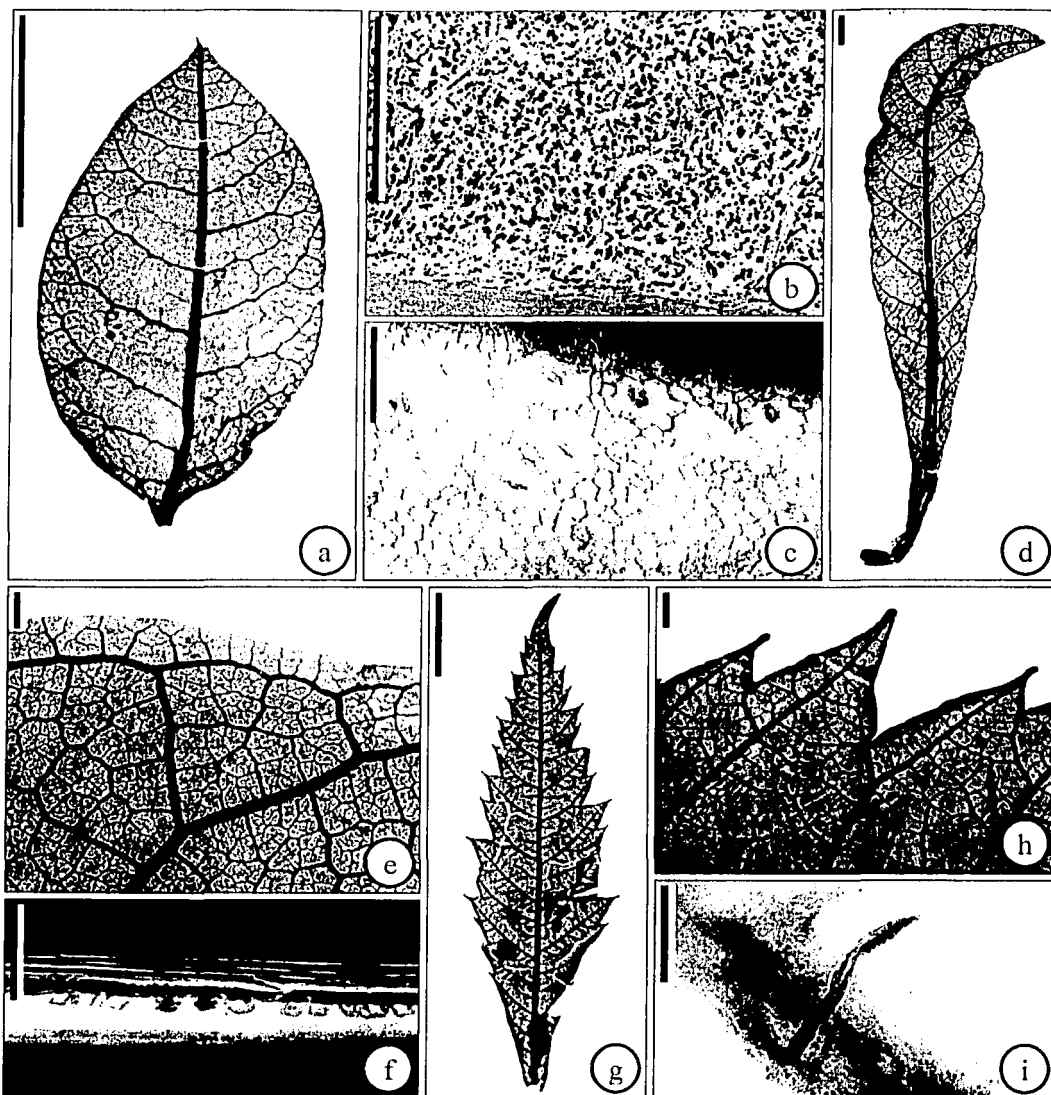


Lámina 20. *Sclerocarya*, *Semecarpus* y *Smodingium*. a-c. *Sclerocarya*. a. foliolo de *S. birrea* (escala=1 cm). b. drusas al interior de las venas y en el mesófilo de *S. birrea* (escala=1 mm). c. estomas de *S. birrea* (escala=100  $\mu$ ). d-f. *Semecarpus*. d. hoja de *S. venenosa* (escala=1 cm). e. venación broquidódroma débil de *S. curtisii* (escala=1 mm). f. cristales prismáticos al interior de las venas de *S. venenosa* (escala=100  $\mu$ ). g-i. *Smodingium*. g. lámina de *S. argutum* (escala=1 cm). h. dientes de *S. argutum* (escala=1 mm). i. tricoma de *S. argutum* (escala=100  $\mu$ ).

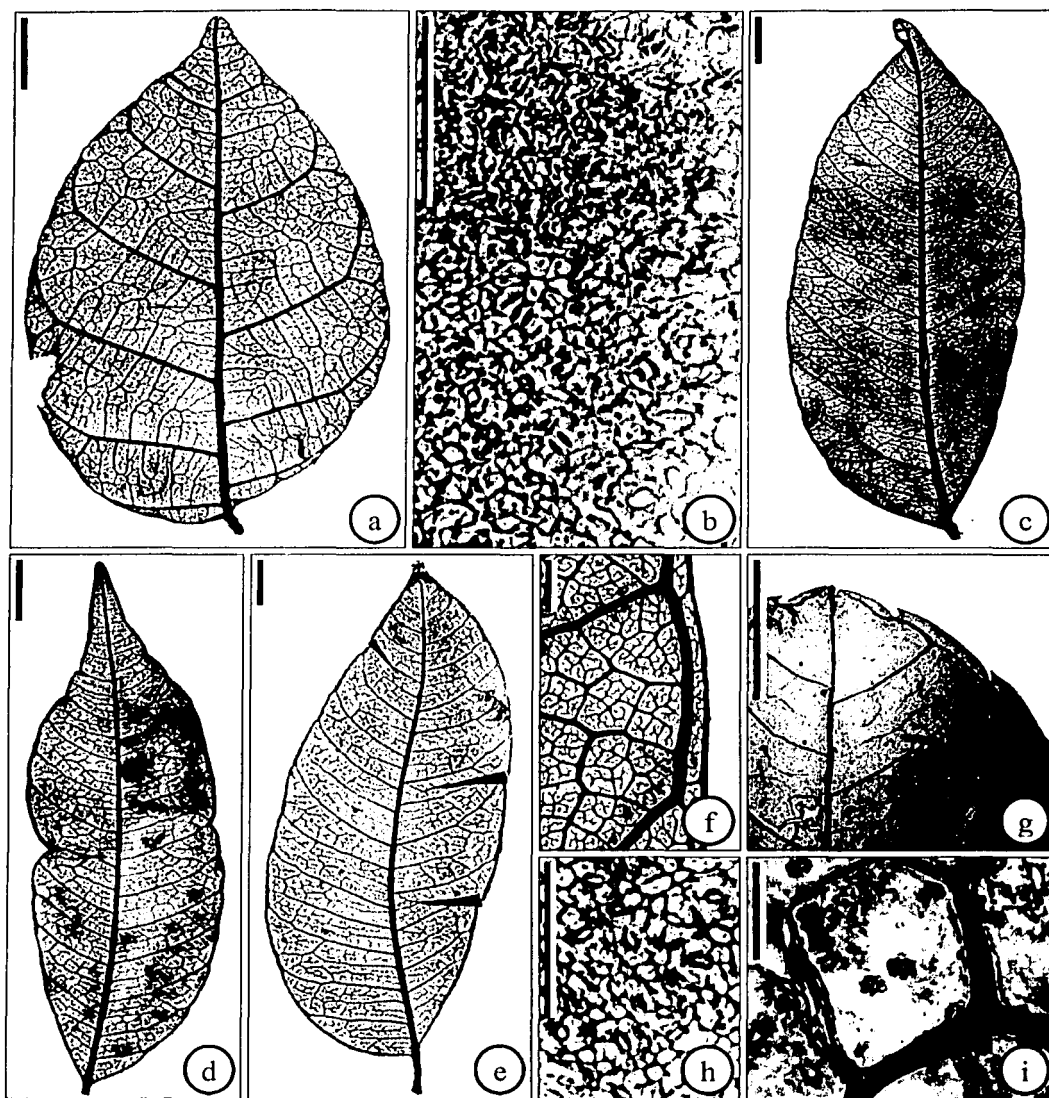


Lámina 21. *Sorindeia* y *Spondias*. a-b. *Sorindeia*. a. foliolo de *S. madagascariensis* (escala=1 cm). b. estomas de *S. madagascariensis* (escala=100  $\mu$ ). c-i. *Spondias*. c. foliolo de *S. nigrescens* (escala=1 cm). d. foliolo de *S. mombin* (escala=1 cm). e. foliolo de *S. radlkoferi* (escala=1 cm). f. venación secundaria intramarginal y vena fimbrial de *S. lutea* (escala=1 mm). g. ápice y dientes de *S. purpurea* (escala=5 mm). h. estomas de *S. mombin* (escala=100  $\mu$ ). i. drusas en el mesófilo de *S. lutea* (escala=100  $\mu$ ).

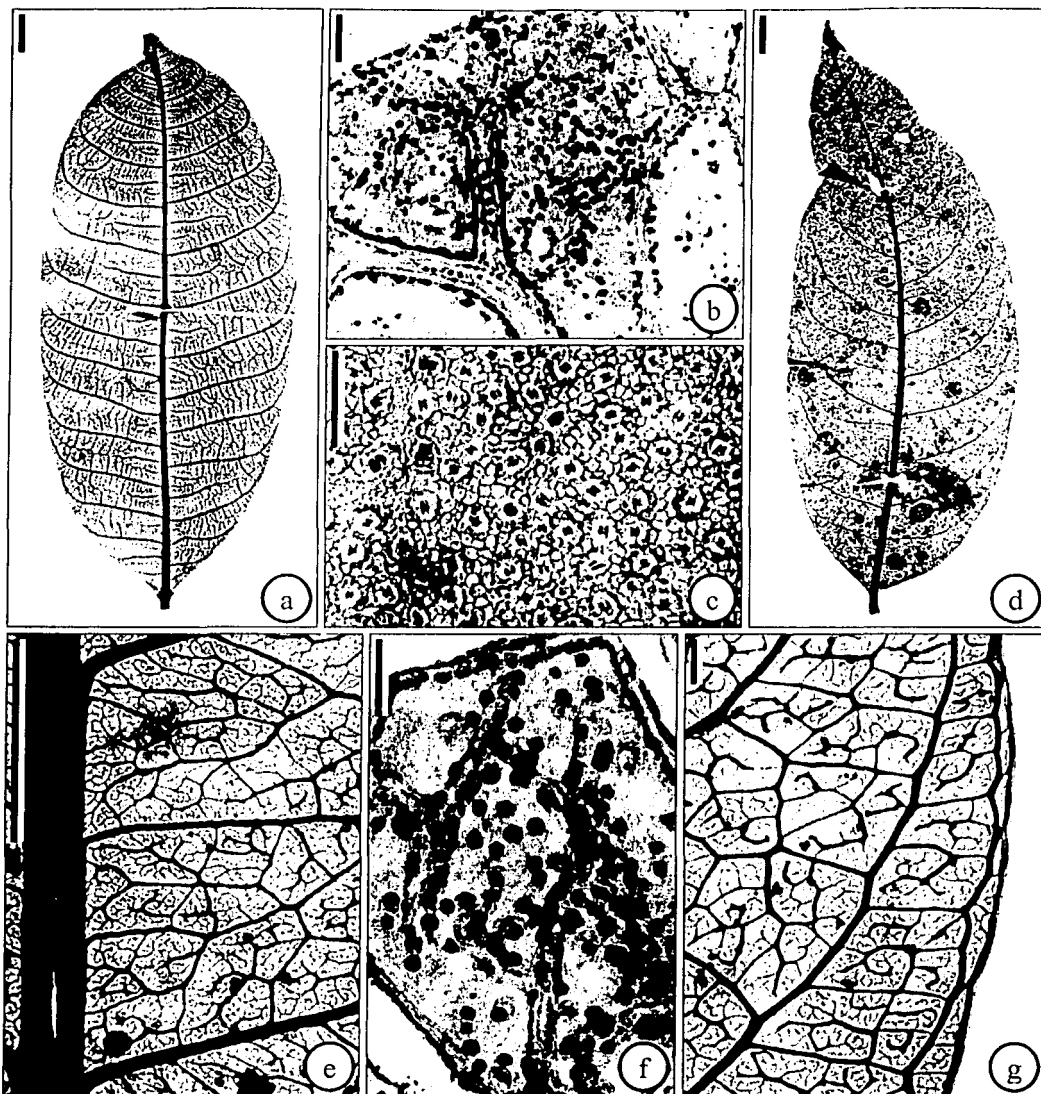


Lámina 22. *Swintonia* y *Tapirira*. a-c. *Swintonia*. a. hoja de *S. floribunda* (escala=1 cm). b. cristales prismáticos al interior de las venas y en el mesófilo de *S. floribunda* (escala=100  $\mu$ ). c. estomas de *S. floribunda* (escala=100  $\mu$ ). d-g. *Tapirira*. d. foliolo de *T. macrophylla* (escala=1 cm). e. venación de tercer orden de *T. macrophylla* (escala=5 mm). f. drusas en el mesófilo de *T. macrophylla* (escala=100  $\mu$ ). g. venación cucurbitódroma y canales resiníferos de *T. macrophylla* (escala=1 mm).

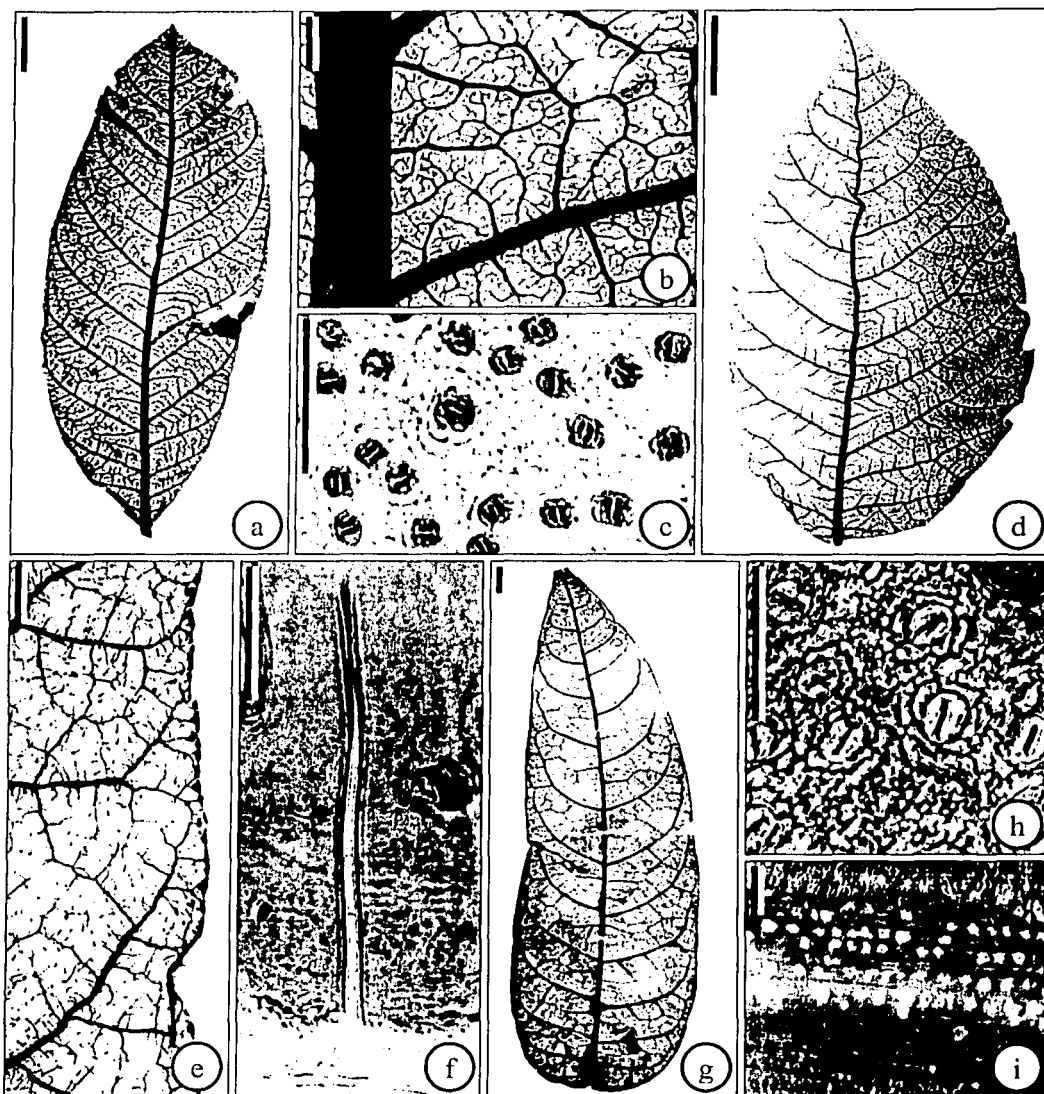


Lámina 23. *Thyrsodium*, *Toxicodendron* y *Trichoscypha*. a-c. *Thyrsodium*. a. foliolo de *T. paraense* (escala=1 cm). b. venación de tercer orden de *T. paraense* (escala=1 mm). c. estomas tetracíticos de *T. paraense* (escala=100  $\mu$ ). d-f. *Toxicodendron*. d. foliolo de *T. radicans* (escala=1 cm). e. margen y glándulas marginales de *T. radicans* (escala=1 mm). f. tricoma pluricelular de *T. radicans* (escala=100  $\mu$ ). g-i. *Trichoscypha*. g. lámina de *T. acuminata* (escala=1 cm). h. estomas de *T. acuminata* (escala=100  $\mu$ ). i. cristales prismáticos al interior de las venas de *T. acuminata* (escala=100  $\mu$ ).



## ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Se realizaron análisis filogenéticos utilizando diferentes matrices (Apéndice A). El primero de éstos análisis trata a todos los taxones a nivel genérico e incluye 5 grupos externos (los 5 géneros de Burseraceae). El análisis de esta matriz dio como resultado 48 árboles igualmente parsimoniosos ( $L=697$ ,  $IC=23$ ,  $IR=42$ ). El consenso de estos árboles (Fig. 7) muestra en primer lugar que, con base únicamente en la evidencia de arquitectura foliar, ni la familia Anacardiaceae ni la familia Burseraceae son monofiléticas, ya que los géneros de Burseraceae aparecen entremezclados con los de Anacardiaceae. Los géneros de Burseraceae, *Canarium* y *Protium* son, según estos cladogramas, grupos hermanos. Lo mismo aplica para *Bursera* y *Commiphora* mientras que *Santiria* no se asocia con ningún otro género de Burseraceae. Esto significa que hay al menos 7 formas diferentes de enraizar los cladogramas (usando a *Bursera*, *Commiphora*, *Bursera-Commiphora*, *Protium*, *Canarium*, *Protium-Canarium* o *Santiria*) y, dependiendo del grupo que se utilice, la concepción de los diferentes grupos de Anacardiaceae y la evolución de los caracteres, cambia.

Si se enraiza utilizando al grupo *Canarium-Protium* (Fig. 7), no hay una sinapomorfia que sustente a la familia Anacardiaceae, sin embargo, se pueden identificar algunos caracteres como sinapomorfias potenciales. Algunos de ellos son, la variabilidad del ángulo de las venas terciarias (carácter 26,  $ic=18$ ,  $ir=33$ ), el desarrollo de las areolas (carácter 29,  $ic=25$ ,  $ir=55$ ) y el orden más alto de venación con ramificación excurrente (carácter 32,  $ic=20$ ,  $ir=40$ ). En los dos primeros casos, si el cladograma se enraiza con ambos géneros, la optimización en la base del cladograma es ambigua, pero si el cladograma se enraiza utilizando únicamente a *Canarium* o a *Protium*, entonces, ambos caracteres se convierten en sinapomorfias para la familia Anacardiaceae. Para el primer carácter; la variabilidad del ángulo de las venas terciarias aumenta basalmente en *Canarium* y *Protium* mientras que el estado ancestral para Anacardiaceae es decrecer exmedialmente; para el segundo carácter, *Canarium* y *Protium* presentan areolas en un arreglo paxilado mientras que el nodo basal de Anacardiaceae las presenta bien desarrolladas. En el caso del orden más alto de venación con ramificación excurrente, el nodo ancestral de Anacardiaceae es optimizado con el 5° orden de venación, *Canarium* tiene el 6° pero en *Protium* se presentan los dos estados; por lo tanto, la optimización en la base del cladograma es ambigua.

Estos caracteres adquieren importancia sólo si se enraiza con *Canarium* y/o *Protium*, ya que si se utiliza a *Bursera*, *Commiphora*, *Bursera-Commiphora* o *Santiria*, la optimización cambia y los estados de carácter se vuelven simplesiomórficos o demasiado ambiguos en el nodo ancestral de la familia, pero otros caracteres cobran importancia en su lugar. Por ejemplo, si se utiliza a *Bursera-Commiphora*, el tipo de margen (carácter 15,  $ic=42$ ,  $ir=42$ ) se convierte en una sinapomorfia potencial para la familia. En ambos, *Bursera* y *Commiphora*, el margen es crenado mientras que en el nodo ancestral de Anacardiaceae es entero. Otro carácter que aparentemente podría ser considerado como una potencial sinapomorfia es el número de órdenes de dientes (carácter 35,  $ic=20$ ,  $ir=33$ ). En el cladograma de la Fig. 7, la optimización de este carácter indica una situación semejante a la del tipo de margen, donde *Bursera* y *Commiphora* presentan un estado (dos órdenes de dientes) y el nodo ancestral de Anacardiaceae presenta otro estado (un solo orden de dientes). Sin embargo, la mayoría de los géneros basales de Anacardiaceae tienen márgenes enteros y, por tanto, están codificados como no aplicables para este carácter. Un tercer y último carácter que podría considerarse como una sinapomorfia potencial cuando *Bursera* y/o *Commiphora* se usan como grupos externos, es la variación del ángulo de las venas secundarias

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

(carácter 21, ic=16, ir=40). Ya que este carácter presenta diferentes estados en cada grupo, podría ser una sinapomorfia para la familia; en *Bursera* disminuye hacia la base, en *Commiphora* es uniforme y en el nodo ancestral de Anacardiaceae aumenta ligeramente hacia la base.

En el caso de utilizar a *Santiria* para enraizar el cladograma, se tiene que cualquier sinapomorfia potencial para Anacardiaceae será optimizada como una ambigüedad ya que solo hay un grupo externo y, por tanto, la posibilidad de que quien haya presentado el cambio sea el grupo externo siempre está presente. Sin embargo, algunos caracteres pueden ser mencionados; la proporción largo/ancho (carácter 8, ic=30, ir=26) es 3.00-3.55 en *Santiria* y 1.45-2.95 en el nodo ancestral de Anacardiaceae, el ángulo de la base (carácter 9, ic=20, ir=17) es 52-62 en *Santiria* y en el nodo ancestral de Anacardiaceae es 63-77.5, la venación secundaria (carácter 17, ic=29, ir=44) es broquidódroma para *Santiria* y cladódroma I para Anacardiaceae, el espaciado de las venas secundarias (carácter 20, ic=15, ir=40) disminuye hacia la base en *Santiria* y lo hace hacia la base y el ápice en Anacardiaceae, el ángulo de las venas terciarias con respecto a la vena primaria (carácter 25, ic=25, ir=40) es obtuso y agudo en *Santiria* mientras que para el nodo ancestral de Anacardiaceae es obtuso, la venación marginal (carácter 33, ic=14, ir=40) forma arcos incompletos en *Santiria*, mientras que en Anacardiaceae forma arcos y por último, la textura de la lámina (carácter 44, ic=11, ir=50) es coriácea en *Santiria* y en el nodo ancestral de Anacardiaceae es membranácea.

El segundo análisis, resume a los 5 géneros de Burseraceae en un solo taxón que es usado para enraizar los cladogramas. El análisis resultó en 26 árboles igualmente parsimoniosos (L=655, IC=24, IR=42). El consenso de estos árboles muestra poca resolución (Fig. 8), sin embargo, algunos pequeños grupos pueden ser diagnosticados. El par *Haplorhus-Bonetiella* está soportado por la presencia de estomas en ambas superficies (carácter 46, ic=100, ir=100) y el grupo *Actinocheita-Comocladia* se sustenta en el cambio de margen entero a margen dentado (carácter 15, ic=42, ir=20).

Otros grupos están soportados por caracteres que son convergentes. El grupo *Lithraea-Schinus* esta soportado por el cambio de raquis simple a alado (carácter 4, ic=33, ir=50), el cambio en el curso de las venas terciarias, de ramificado exmedialmente a ramificado admedialmente (carácter 24, ic=21, ir=11) y el cambio en el ángulo de las venas terciarias con respecto a la primaria, que va de obtuso a obtuso/agudo (carácter 25, ic=25, ir=25). Los grupos *Bouea-Campnosperma* y *Bonetiella-Haplorhus* se sustentan cada uno, en el cambio de hojas compuestas imparipinnadas a hojas simples (carácter 2, ic=14, ir=33). El grupo *Actinocheita-Comocladia* se sustenta en la forma de la base que cambia de convexa/convexa a cordada/cordada (carácter 11, ic=22, ir=12), en la presencia de dientes a todo lo largo del margen (carácter 36, ic=15, ir=8\*), en el espaciado regular de los dientes (carácter 38, ic=15, ir=8\*) y en que la vena principal que entra al diente (carácter 43, ic=38, ir=11\*), es una vena secundaria. El grupo *Cyrtocarpa-Loxostylis-Smodingium* se sustenta también en el cambio de raquis simple a alado (carácter 4, ic=33, ir=50), en la presencia de foliolos sésiles (carácter 12, ic=12, ir=22), en el cambio de venas intersecundarias débiles a robustas (carácter 22, ic=9, ir=13) y en el cambio en el orden más alto de venación, del 6º al 5º (carácter 31, ic=15, ir=34).

\* Los índices de consistencia y de retención se obtuvieron optimizando la codificación inaplicable de los taxones que carecen de dientes como un estado más.

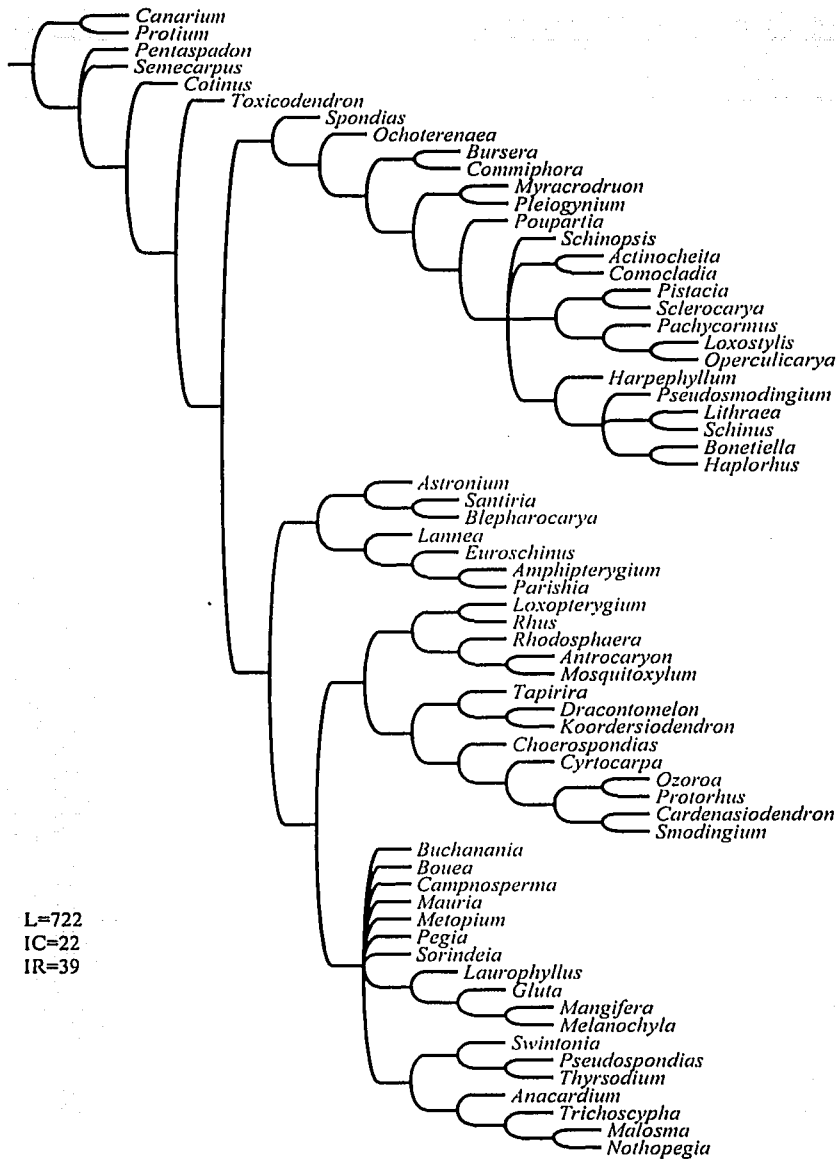


Fig. 7. Consenso estricto de 48 árboles obtenidos del análisis filogenético de 61 géneros de Anacardiaceae y 5 géneros de Burseraceae, utilizando 55 caracteres de arquitectura foliar (Tablas 8 y 9, Apéndice A). Este cladograma se enraizó utilizando a *Canarium-Protium*.

L=896  
IC=17  
IR=14

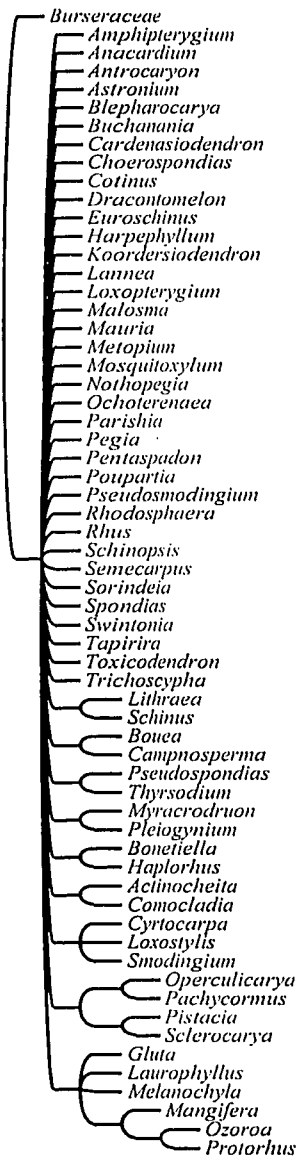


Fig. 8. Consenso estricto de 26 árboles obtenidos del análisis filogenético de 61 géneros de Anacardiaceae con la familia Burseraceae como grupo externo, utilizando 55 caracteres de arquitectura foliar (Tablas 8 y 9, Apéndice A).

El par *Operculicarya-Pachycormus* se sustenta en la presencia de foliolos sésiles (carácter 12, ic=12, ir=22) y en el curso de las venas terciarias que va de ramificado exmedial a admedialmente (carácter 24, ic=21, ir=11). Por otro lado, el par *Pistacia-Sclerocarya*, se sustenta en la presencia de mucrón (carácter 14, ic=16, ir=16). Estos dos pares forman un clado soportado por el cambio en el tamaño de la lámina, de micrófilo a nanófilo (carácter 5, ic=16, ir=12) y por el orden más alto de venación que cambia del 6° al 5° (carácter 31, ic=15, ir=34). El último grupo, *Gluta-Laurophyllus-Melanochyla-Mangifera-Ozoroa-Protorhus* se sustenta en los cambios de hojas compuestas imparipinnadas a simples (carácter 2, ic=14, ir=33), de ápice acuminado a convexo (carácter 13, ic=23, ir=16), de venas intersecundarias débiles a robustas (carácter 22, ic=9, ir=13), de orden más alto de venación, 6° a 5° (carácter 31, ic=15, ir=34) y de tipo de estomas, de policítico-anomocítico a policítico-ciclocítico (carácter 45, ic=25, ir=25). Dentro de este grupo, el par *Ozoroa-Protorhus* se sustenta en el ángulo del ápice que cambia de 60-79.5 a 45-51 (carácter 10, ic=21, ir=14), la venación secundaria que va de cladódroma I a intramarginal (carácter 17, ic=19, ir=9) y la presencia de tricomas glandulares (carácter 51, ic=5, ir=11). El grupo *Mangifera-Ozoroa-Protorhus* por otro lado, se sustenta en la textura de la hoja que va de cartácea a coriácea (carácter 44, ic=7, ir=16).

El último de los análisis utiliza a la familia Burseraceae como único taxón para enraizar los cladogramas, además combina la matriz de arquitectura foliar con la de anatomía de la madera utilizada por Martínez-Millán (2000). El análisis resultó en 128 árboles igualmente parsimoniosos (L=1608, IC=17, IR=36). El consenso de estos árboles (Fig. 9) muestra pocos grupos no resueltos, la mayoría de las inconsistencias se encuentran hacia los grupos terminales mas que en la base. En las relaciones entre *Anacardium*, *Gluta*, *Mangifera*, *Melanochyla* y *Swintonia* hay conflicto entre los diferentes árboles pero todos coinciden en que los 5 géneros forman un grupo monofilético. Así mismo, hay inconsistencia en cuanto a las relaciones de este clado con respecto a los géneros *Buchanania*, *Camptosperma* y *Holigarna* con los cuales forma una politomía. Otra inconsistencia se encuentra en el clado formado por los grupos *Cyriocarpa-Sclerocarya*, *Antrocaryon-Poupartia* y *Actinocheita-Harpephyllum* que forman un grupo monofilético cuyo grupo hermano es *Lannea*. Este clado a su vez, está en una politomía junto con el género *Loxopterygium* y un clado formado por 31 géneros. Por último, al interior de este último grupo se presenta una politomía donde se incluyen varios clados y algunos géneros; formando parte de esta politomía está por ejemplo el clado formado por *Pachycormus*, *Operculicarya*, *Schinus*, *Lithraea*, *Loxostylis*, *Bonetiella*, *Pistacia*, *Schinopsis*, *Haplorthus*, *Comocladia* y *Pseudosmodingium*, el clado *Mauria-Bouea-Faguetia*, los pares *Heeria-Ozoroa* y *Rhus-Toxicodendron*, y los géneros *Cotinus*, *Dobinea*, *Laurophyllum*, *Malosma*, *Micronychia*, *Mosquitoxylum*, *Nothopegia* y *Protorhus*.

Debido a que este análisis es el que incluye el mayor número de caracteres y de taxones, en otras palabras, el que incluye mayor evidencia sobre las relaciones filogenéticas de los géneros; se decidió tomar el resultado de este análisis como hipótesis de trabajo y como punto de partida para el análisis biogeográfico. Ya que un árbol de consenso estricto no es en sí una hipótesis de relaciones filogenéticas (debido a que es más largo que cualquiera de los árboles obtenidos durante el análisis y el preferirlo sobre cualquiera de ellos, violaría el principio de parsimonia), se decidió elegir uno de los 128 cladogramas igualmente parsimoniosos resultantes del análisis como hipótesis de trabajo, utilizando la metodología descrita en la Fig. 5. El cladograma elegido se ilustra en la Fig. 10.

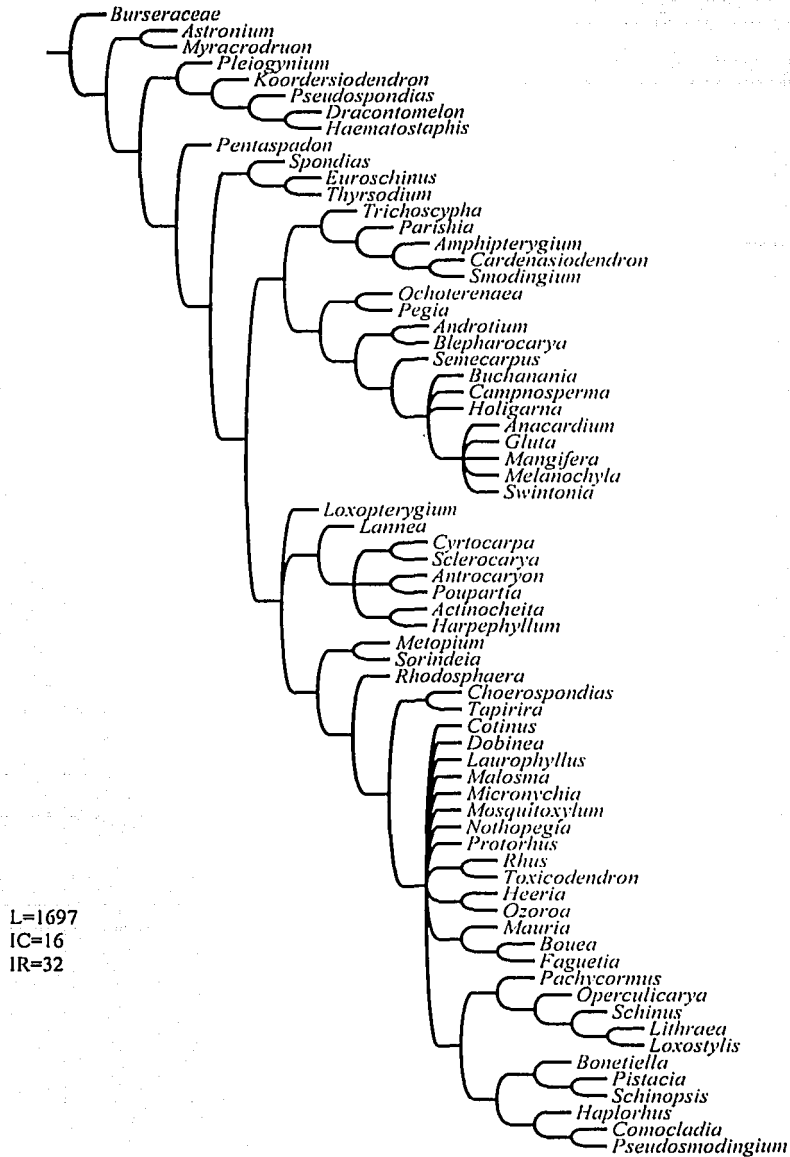


Fig. 9. Consenso estricto de 128 árboles obtenidos del análisis filogenético de 68 géneros de Anacardiaceae con la familia Burseraceae como grupo externo, utilizando 133 caracteres; 55 de arquitectura foliar y 78 de anatomía de la madera (Tablas 8, 9 y 10, Apéndice A, Martínez-Millán, 2000).

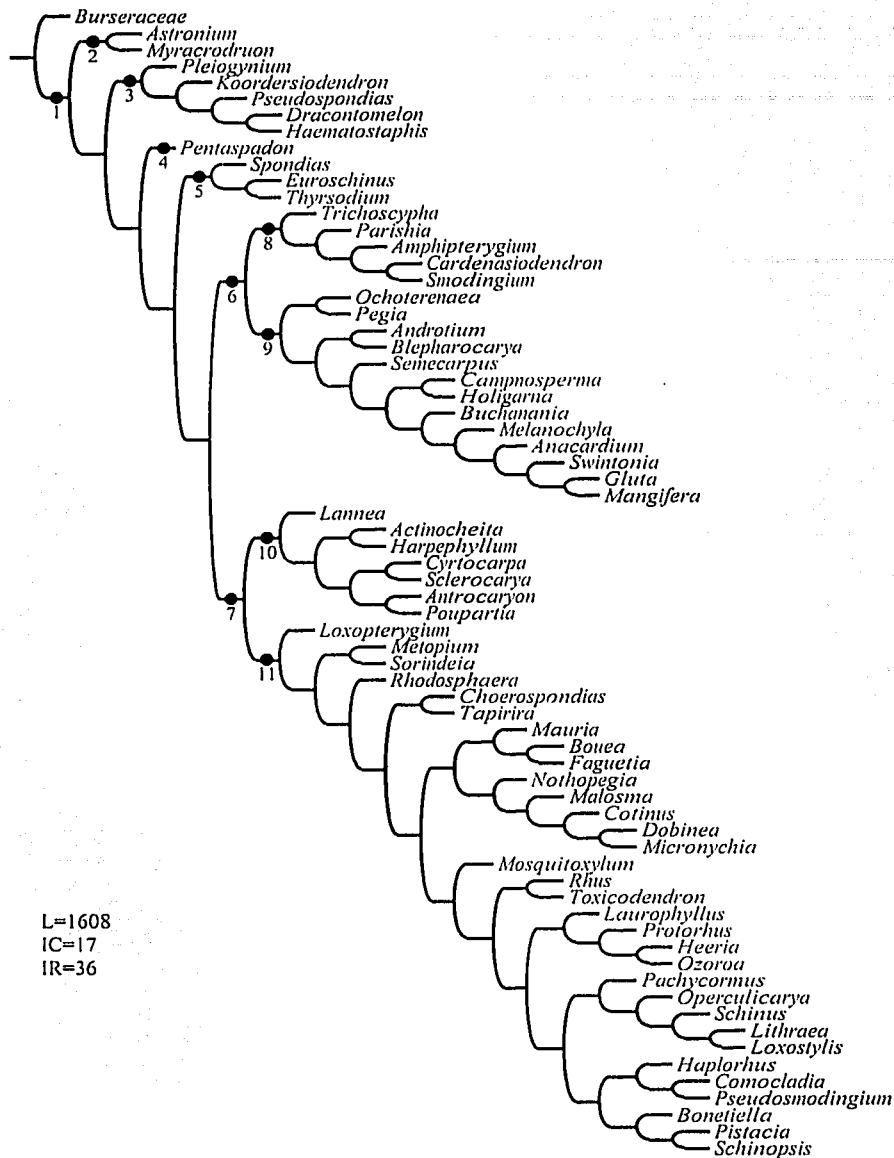


Fig. 10. Uno de los 128 árboles obtenidos del análisis filogenético de 68 géneros de Anacardiaceae con la familia Burseraceae como grupo externo, utilizando 133 caracteres; 55 de arquitectura foliar y 78 de anatomía de la madera (Tablas 8, 9 y 10, Apéndice A, Martínez-Millán, 2000). 1. Nodo ancestral de Anacardiaceae. 2. 1<sup>er</sup> grupo basal. 3. 2<sup>o</sup> grupo basal. 4. 3<sup>er</sup> grupo basal. 5. 4<sup>o</sup> grupo basal. 6. Clado 1. 7. Clado 2. 8. Clado 1-1. 9. Clado 1-2. 10. Clado 2-1. 11. Clado 2-2.

De acuerdo con el cladograma elegido (Fig. 10), hay dos clados principales dentro de Anacardiaceae, uno de ellos incluye 39 géneros y el otro, 18; éstos dos clados son grupos hermanos y por fuera de ellos, se encuentran 4 pequeños clados basales. El primero y más basal de estos clados es el par *Astronium-Myracrodruon* (Fig. 10-2), ambos géneros, miembros de la tribu Rhoeae; el siguiente grupo incluye a *Pleiogynium*, *Koordersiodendron*, *Pseudospondias*, *Dracontomelon* y *Haematostaphis* (Fig. 10-3), todos ellos miembros de la tribu Spondiadeae; el tercer grupo consiste únicamente del género *Pentaspadon* (Fig. 10-4) que pertenece a Rhoeae y el último grupo está formado por *Spondias*, *Euroschinus* y *Thyrsodium* (Fig. 10-5), de los cuales, *Spondias* pertenece a Spondiadeae y *Euroschinus* y *Thyrsodium*, a Rhoeae.

El primero de los dos clados principales dentro de la familia (clado 1; Fig. 10-6) está formado por 18 géneros, éstos se arreglan en dos grupos hermanos. El primero de ellos (Fig. 10-8), incluye a los géneros *Trichosecypha*, *Parishia*, *Amphipterygium*, *Cardenasiodendron* y *Smodingium*, todos ellos miembros de la tribu Rhoeae aunque *Amphipterygium* ocasionalmente es colocado en la familia Julianiaceae. El segundo grupo está formado por una combinación de géneros que pertenecen a las tribus Rhoeae, Spondiadeae, Anacardiaceae y Semecarpeae, frecuentemente mostrando relaciones de grupos hermanos entre miembros de diferentes tribus (Fig. 10-9). Un grupo dentro de este clado, está formado solo por miembros de la tribu Anacardiaceae, sin embargo, no todos los miembros de la tribu están incluidos en este grupo, si no únicamente *Mangifera*, *Gluta*, *Swintonia* y *Anacardium*.

El segundo gran clado (clado 2; Fig. 10-7) está formado por 39 géneros. Al interior de este grupo, los taxones se arreglan en dos grupos que divergen muy temprano. Uno de estos grupos se encuentra formado por los géneros *Lannea*, *Actinocheita*, *Harpephyllum*, *Cyrtocarpa*, *Sclerocarya*, *Antrocaryon* y *Poupartia* (Fig. 10-10), todos éstos, a excepción de *Actinocheita* que pertenece a la tribu Rhoeae, pertenecen a la tribu Spondiadeae. El segundo gran grupo incluye géneros que en su gran mayoría forman parte de Rhoeae (Fig. 10-11); solo unos cuantos géneros no pertenecen a esta tribu (*Choerospondias*, *Tapirira* y *Operculicarya* pertenecen a Spondiadeae, *Bouea* a Anacardiaceae, *Nothopegia* a Semecarpeae y *Dobinea* a Dobineae) y estos pocos géneros se encuentran mas bien distribuidos entre las ramas.

Entre los caracteres que ayudan a separar Anacardiaceae de Burseraceae se encuentran el tipo de venación secundaria (carácter 17, ic=25, ir=34), el orden más alto de venación con ramificación excurrente (carácter 32, ic=20, ir=33) y la presencia de almidón en los radios (carácter 123, ic=21, ir=15). En el caso de la venación secundaria, Burseraceae presenta típicamente venación broquidódroma o broquidódroma débil mientras que el estado ancestral para Anacardiaceae es la venación cladódroma I. El orden más alto de venación con ramificación excurrente para la familia Burseraceae es el 6° y para el nodo ancestral de Anacardiaceae es el 5°. Por último, en Burseraceae se encuentra almidón en el interior de las células procumbentes de los radios mientras que en Anacardiaceae, el estado ancestral es la ausencia de almidón en los radios. En los tres caracteres, el estado de carácter correspondiente a Burseraceae es exclusivo para esta familia por lo cual puede ser útil para caracterizar a los miembros de ésta y diferenciarlos de Anacardiaceae (con excepción de la venación secundaria de tipo broquidódroma débil que ocasionalmente se presenta en algunos miembros de Anacardiaceae como *Lannea*, *Melanochyla*, *Ochoterena*, *Pentaspadon*, *Semecarpus* y *Trichosecypha*).



Hay, además, otros caracteres que muestran cambios en el internodo que conecta Burseraceae y Anacardiaceae, sin embargo, éstos presentan posteriormente "paralelismos" y/o "reversiones". Estos caracteres son la textura de la hoja (carácter 44, ic=9, ir=38), cartácea para Burseraceae, membranácea para el nodo ancestral de Anacardiaceae; las agrupaciones o "clusters" de vasos (carácter 61, ic=6, ir=33) y los poros de forma angular (carácter 62, ic=33, ir=0) presentes en Burseraceae pero ausentes en el nodo ancestral de Anacardiaceae; las aperturas ovoides de las puntaduras intervasculares (carácter 71, ic=6, ir=33), pequeñas en el caso de Burseraceae y ausentes para el nodo ancestral de Anacardiaceae; la forma de la puntadura vaso-radio (carácter 75, ic=11, ir=11), horizontal-vertical en Burseraceae y redonda-angular en el nodo ancestral de Anacardiaceae; la presencia de almidón en los vasos (carácter 78, ic=33, ir=0) en Burseraceae y su ausencia en el origen de Anacardiaceae; la ausencia de depósitos oscuros al interior de los vasos en Burseraceae y su presencia en el nodo ancestral de Anacardiaceae (carácter 80, ic=5, ir=20); la presencia de fibras libriformes (carácter 84, ic=33, ir=0) en Burseraceae y su ausencia en Anacardiaceae; el número de septos en las fibras (carácter 85, ic=33, ir=0) de 1 a 3 en el origen de Anacardiaceae y más de tres en Burseraceae; la presencia de aperturas "slit-like" en las puntaduras de las fibras en Burseraceae y su ausencia en Anacardiaceae (carácter 91, ic=12, ir=58); el diámetro del lumen de la fibra (carácter 95, ic=12, ir=36)  $>20\mu$  en Burseraceae y  $11-15\mu$  en Anacardiaceae; la presencia de cristales prismáticos (carácter 97, ic=50, ir=0) y de almidón en el parénquima axial (carácter 106, ic=11, ir=42) en Burseraceae y su ausencia en el nodo ancestral de Anacardiaceae; el ancho del radio multiseriado (carácter 115, ic=14, ir=40),  $>51\mu$  en Burseraceae y  $21-30\mu$  en el origen de Anacardiaceae; la altura del radio multiseriado (carácter 116, ic=12, ir=34),  $>501\mu$  en Burseraceae y en el nodo ancestral de Anacardiaceae,  $301-400\mu$ ; el número de líneas de células marginales en el radio multiseriado (carácter 117, ic=23, ir=23), sólo 1 línea en Burseraceae, de 1 a 4 en el nodo ancestral de Anacardiaceae; la presencia de sílice en los radios (carácter 124, ic=12, ir=30) en Burseraceae y su ausencia en el nodo ancestral de Anacardiaceae; el diámetro del canal radial (carácter 126, ic=22, ir=30),  $>61\mu$  en Burseraceae y  $31-60\mu$  en el nodo ancestral de Anacardiaceae y el número de células en la vaina del canal radial (carácter 131, ic=20, ir=46), completamente ausentes en Burseraceae y en más de una capa en el nodo ancestral de Anacardiaceae.

El primer clado en separarse de la familia es el par *Astronium-Myracrodruon*; su grupo hermano, el clado formado por todos los demás géneros de Anacardiaceae se soporta por cambios en varios caracteres, por ejemplo, el arreglo de las hojas cambia de alterno a espiral (carácter 1, ic=21, ir=42), el tipo de margen es crenado, ocasionalmente entero o serrado en Burseraceae, *Astronium* y *Myracrodruon*, y cambia a entero (carácter 15, ic=60, ir=60), los cristales prismáticos en los vasos (carácter 73, ic=10, ir=30) y las aperturas de tipo coalescente en las puntaduras intervasculares (carácter 79, ic=33, ir=50), se pierden en este clado y, el grosor de la pared de la fibra se reduce de  $>3\mu$  a  $2.1-3.0\mu$  (carácter 94, ic=10, ir=40).

La relación de grupos hermanos entre los dos clados principales de Anacardiaceae se sostiene principalmente en dos caracteres; el diámetro de la puntadura vaso-radio (carácter 76, ic=12, ir=40) que muestra un cambio de  $>17\mu$  a  $13-16\mu$  y la pérdida de almidón al interior de las fibras (carácter 99, ic=8, ir=45). El primero de los dos clados, se sostiene por el cambio en la simetría de la lámina (carácter 7, ic=14, ir=29), de asimétrica a simétrica; por el número máximo de células en los cordones de parénquima axial (carácter 102, ic=9, ir=13) que cambia de 5-8

células a 1-4 células y por la pérdida de los cristales prismáticos en los radios, tanto en las células marginales como en las procumbentes (carácter 120, ic=13, ir=40). El segundo clado por otro lado se sostiene por el cambio en el número de venas basales (carácter 19, ic=21, ir=41) de 4 a 6 y por el cambio en el anillo de crecimiento (carácter 56, ic=10, ir=47), de indistinguible/ausente a definido.

## ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO

- *Análisis de Parsimonia de Brooks*

El análisis biogeográfico se realizó utilizando una matriz de ausencias y presencias (Apéndice B) utilizando 21 áreas geográficas (Fig. 6 y Tabla 11) con un vector de 0 como grupo externo y 135 componentes derivados del cladograma de la Fig. 10 (Apéndice C). El análisis con NONA dio como resultado 18 árboles mas parsimoniosos (L=299, IC=45, IR=63), mientras que el análisis con Hennig86 resultó en 10 árboles, que se encuentran entre los 18 que NONA encontró previamente. Debido a que algunos de los cladogramas no están resueltos y, aún así, tienen la misma longitud que los que si están resueltos, se decidió colapsar los nodos no soportados (en Winclada) y descartar los árboles duplicados. Esto resultó en 2 cladogramas cuyo consenso (Fig. 11) muestra únicamente dos politomías. Una de ellas involucra a tres de las cuatro áreas templadas del Hemisferio Norte y la otra se encuentra hacia la base del cladograma e involucra cuatro clados. La diferencia entre los dos cladogramas originales se encuentra precisamente en esta politomía (Fig. 12).

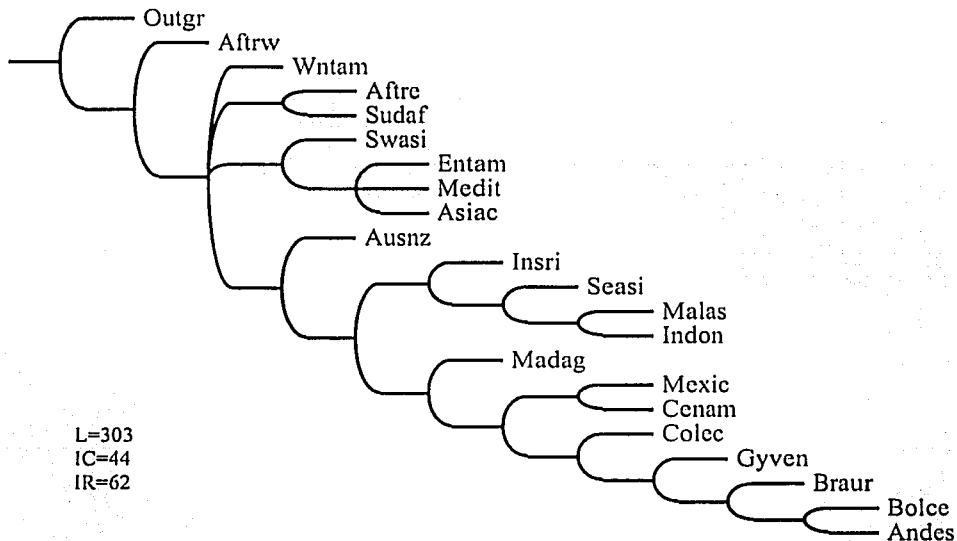


Fig. 11. Consenso estricto de 2 árboles obtenidos del análisis de Parsimonia de Brooks (Brooks & McLennan, 1991) utilizando 21 áreas geográficas y un vector de 0 como grupo externo, y 135 componentes obtenidos del cladograma de la Fig. 10 (Fig. 6, Tabla 11, Apéndice B, Apéndice C).

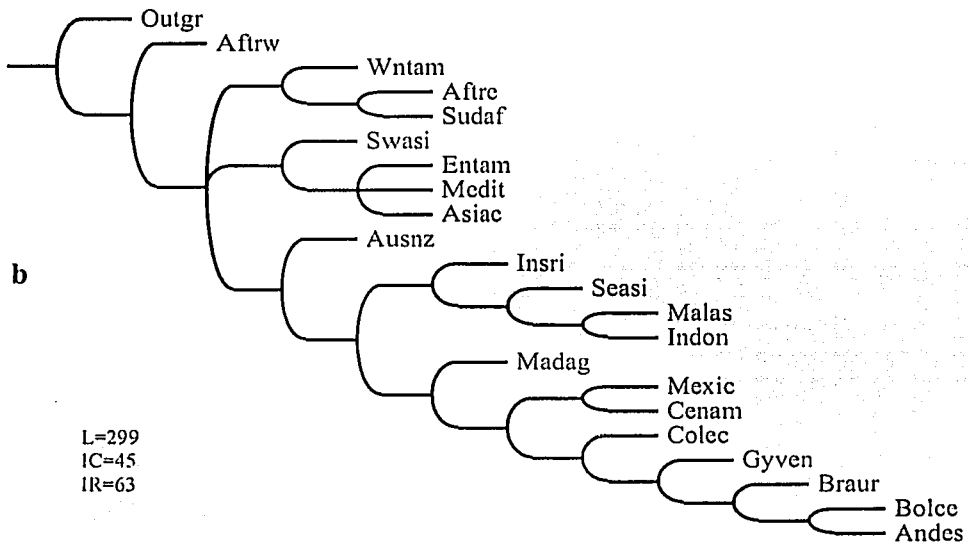
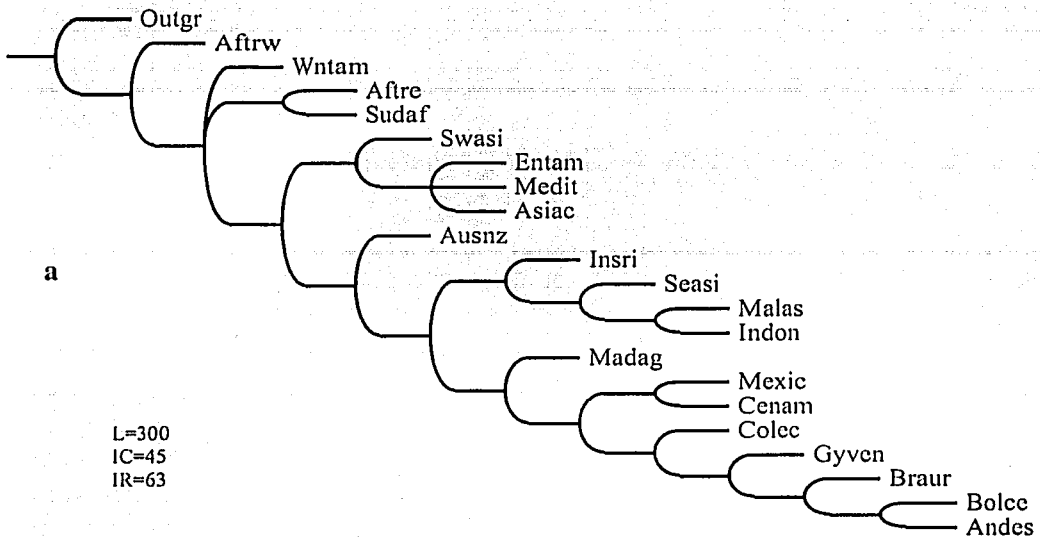


Fig. 12. Los 2 cladogramas obtenidos del análisis de Parsimonia de Brooks (Brooks & McLennan, 1991) con los nodos sin soporte colapsados. El análisis consta de 21 áreas geográficas y un vector de 0 como grupo externo, y 135 componentes derivados del cladograma de la Fig. 10 (Fig. 6, Tabla 11, Apéndice B, Apéndice C). a. Las relaciones del área Wntam no están definidas mientras que el clado Swasi-Entam-Medit-Asiac es el grupo hermano del clado que incluye al Neotrópico y las partes tropicales de Asia. b. El área Wntam es el grupo hermano de Aftre-Sudaf mientras que las relaciones de Swasi-Entam-Medit-Asiac no están definidas.

En el análisis de parsimonia de Brooks, los caracteres (componentes) corresponden a la distribución de los géneros y de los grupos monofiléticos encontrados en el cladograma que sirve de base al análisis. Esto significa que, en este caso, los primeros 68 componentes de la matriz corresponden a la distribución de cada uno de los 68 géneros de Anacardiaceae y los siguientes 67 corresponden a la información contenida en las relaciones filogenéticas de estos géneros, es decir, si dos géneros ocupan la misma área o áreas hermanas y los géneros resultan ser grupos hermanos, entonces hay más información ahí en cuanto a las relaciones de las áreas que cuando los géneros no están muy relacionados entre sí.

En los cladogramas de áreas (Figs. 11 y 12) se puede observar que todas las áreas que pertenecen al Neotrópico se encuentran formando un clado. Este clado se forma a su vez de dos grupos, uno que corresponde a la parte norte del Neotrópico, es decir, México y Centroamérica y el segundo que comprende a toda Sudamérica. Dentro de éste, la parte central de Sudamérica forma un grupo monofilético que incluye a Bolivia-centro de Sudamérica, los Andes y Brasil-Uruguay; este grupo se sustenta en la presencia de *Myracrodruon*, *Lithraea* y *Schinopsis*. Por otro lado, la monofilia de Sudamérica se soporta por la presencia de *Loxopterygium* y *Antrocaryon* (éste último, presente también en algunas regiones de África), mientras que la relación entre México y Centroamérica se sostiene gracias a la presencia de *Amphipterygium* y *Metopium* (este último, presente también en el Este de Norteamérica). *Anacardium* y *Tapirira* junto con *Spondias*, *Toxicodendron* y *Schinus* soportan la monofilia de todo el Neotrópico, sin embargo, los últimos tres géneros también se presentan en otras áreas.

Otro de los clados que se encuentran en estos cladogramas es el formado por las regiones tropicales de Asia cuyas relaciones están bien soportadas por varios géneros. Por ejemplo, la relación entre Malasia e Indonesia se sustenta en la presencia de *Koordersiodendron*, *Androtium* y *Melanochyla* además de *Pletogygium* (también presente en Australia). La relación entre este grupo y su grupo hermano, el Sureste de Asia se basa en la presencia de *Pentaspadon*, *Swintonia*, *Bouea* y *Dracontomelon*, éste último compartido con otras partes de Asia. Y por último, la relación de este grupo con India-Sri Lanka se basa en la presencia de *Holigarna*, *Mangifera*, *Pegia* y *Parishia*. Este grupo, las zonas tropicales de Asia, es hermano del clado que incluye al Neotrópico y a Madagascar; la relación entre estos dos clados se debe a la presencia de *Campnosperma*. Por último el área hermana de este grupo es Australia; de este modo, las zonas tropicales alrededor del Océano Pacífico más Madagascar forman un grupo monofilético.

Por otro lado, el grupo formado por las zonas templadas del Hemisferio Norte excepto el Oeste de Norteamérica, esto es, Asia continental, el Este de Norteamérica y el Mediterráneo; se sustenta en la presencia de *Cotinus* y *Toxicodendron*, sin embargo, ninguno de estos géneros es exclusivo a este clado. Ambos géneros habitan el Oeste de Norteamérica y México y *Toxicodendron*, se encuentra además, en el Sureste de Asia y en el resto del Neotrópico. Las relaciones al interior de este clado no están resueltas pero su posición como grupo hermano del Suroeste de Asia se basa en la presencia de *Pistacia*, sin embargo, una vez más, el género no es exclusivo al clado, pues también se presenta en África tropical del Este, en India-Sri Lanka, en el Sureste de Asia y en México.

Un pequeño clado formado sólo por dos áreas, África tropical del Este y Sudáfrica se sustenta en la presencia de *Sclerocarya*, *Antrocaryon* y *Ozoroa*, sin embargo, los 3 géneros muestran distribuciones más amplias. *Sclerocarya* se encuentra también en otras regiones de

Africa, como Madagascar y Africa tropical del Oeste; *Antrocaryon* se encuentra en Africa tropical de Oeste y Sudamérica y *Ozoroa* habita en Madagascar. Sin embargo, este pequeño grupo no se relaciona con ninguna de las otras áreas de Africa. Africa tropical del Oeste se encuentra por fuera del grupo formado por todas las demás áreas debido a que no comparte la presencia de *Rhus*; sin embargo, dentro del clado, *Rhus* también está ausente de Africa tropical del Este, de India-Sri Lanka y del Sureste de Asia.

Las relaciones entre los 4 clados principales (Fig. 13); las zonas tropicales alrededor del Océano Pacífico, las zonas templadas del Hemisferio Norte, Africa tropical del Sureste y el Oeste de Norteamérica, no están muy bien definidas (Fig. 11), la diferencia entre los dos cladogramas de áreas radica precisamente en esta politomía. Una de las soluciones es colocar a las zonas templadas del Hemisferio Norte como el grupo hermano de las zonas tropicales alrededor del Océano Pacífico (Fig. 12a), lo cual resulta en una politomía entre este nuevo clado, Africa tropical del Sureste y el Oeste de Norteamérica. La segunda opción es unir el Oeste de Norteamérica con Africa tropical del Sureste dejando en la politomía este clado junto con las zonas tropicales alrededor del Océano Pacífico y las zonas templadas del Hemisferio Norte (Fig. 12b). Esto se debe a que los mismos caracteres que soportan una opción, soportan la otra bajo diferente optimización y aunque las dos resoluciones no se contradicen, el mantener ambos grupos en el cladograma resultaría en clados sin soporte.

Además de los géneros que apoyan los distintos grupos, 25 de los 68 géneros sólo se encuentran en una de las áreas (son autapomorfias), son endémicos. El área con mayor cantidad de géneros endémicos es Sudáfrica, con 5 géneros, después Madagascar y México con 4 géneros cada uno y posteriormente Africa tropical del Oeste y Australia con 3 géneros cada uno.

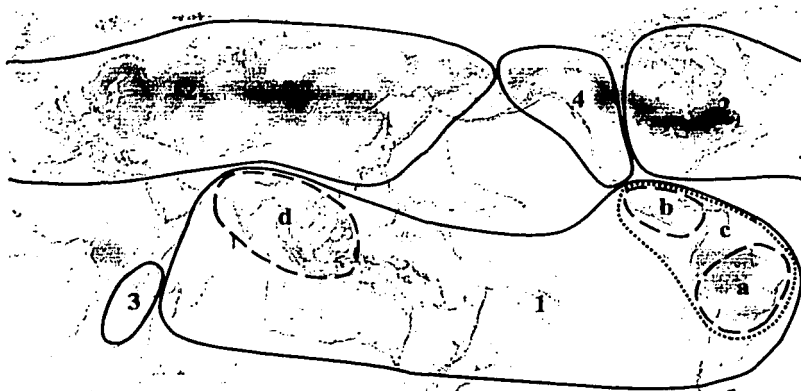


Fig. 13. Representación de los grupos monofiléticos encontrados mediante el Análisis de Parsimonia de Brooks (Figs. 11 y 12). 1. Zonas tropicales alrededor del Océano Pacífico; a. Parte central de Sudamérica, b. Norte del Neotrópico, c. Neotrópico, d. Partes tropicales de Asia. 2. Zonas templadas del Hemisferio Norte. 3. Africa tropical del Sureste. 4. Oeste de Norteamérica.

• *Análisis de Áreas Ancestrales de Bremer*

El análisis de áreas ancestrales de Bremer (1992) estima la probabilidad relativa de que un área haya pertenecido al área ancestral de un grupo; es decir, la probabilidad de que el área haya sido habitada por el ancestro de un clado en particular. El área con mayor probabilidad siempre recibe un valor de 1 y las demás áreas reciben valores entre 0 y 1, de modo que las probabilidades relativas se pueden comparar entre sí. Este análisis se aplicó a algunos de los nodos del cladograma de la Fig. 10; en primer lugar, al nodo ancestral de la familia Anacardiaceae (Fig. 10-1). Posteriormente se aplicó el análisis a los grupos basales dentro de la familia, sin embargo, ya que es necesario que el clado contenga al menos 3 taxones, el primer grupo basal, *Astronium-Myracrodruon* (Fig. 10-2) y el 3<sup>er</sup> grupo basal, *Pentaspadon* (Fig. 10-4), no fueron sometidos a la técnica. El análisis fue también aplicado al nodo ancestral de cada uno de los dos cladogramas principales dentro de la familia (clados 1 y 2, Fig. 10-6, 7) y a los dos cladogramas que forman cada uno de estos cladogramas principales (clados 1-1, 1-2, 2-1 y 2-2, Fig. 10-8, 9, 10, 11). Por último, se aplicó la técnica a un clado formado por los géneros *Haplorhus*, *Comocladia*, *Pseudosmodingium*, *Bonetiella*, *Pistacia* y *Schinopsis*.

En cuanto al nodo ancestral de la familia Anacardiaceae, el análisis indica que el área con mayor probabilidad de haber sido parte del área ancestral de la familia es Malasia, seguida por Indonesia y el Sureste de Asia (Tabla 12).

Tabla 12. Probabilidades relativas (AA) de las distintas áreas geográficas de haber pertenecido al área ancestral de la familia Anacardiaceae (Fig. 10-1) según el análisis de áreas ancestrales de Bremer (Fig. 6 y Tabla 11).

Arca	AA	Arca	AA	Arca	AA
Malas	1.000	Aftrw	0.560	Madag	0.440
Indon	0.866	Andes	0.550	Sudaf	0.392
Seasi	0.653	Austr	0.544	Aftre	0.381
Colec	0.646	Gyven	0.538	Wntam	0.350
Mexic	0.612	Bolce	0.513	Entam	0.318
Braur	0.600	Asiac	0.486	Medit	0.210
Cenam	0.592	Insri	0.448	Swasi	0.155

El análisis de los grupos basales indica que para el primer grupo basal, el área ancestral debe ser la suma de las áreas de los dos géneros que forman dicho grupo, *Astronium* y *Myracrodruon* (Fig. 10-2). Las áreas son Centroamérica, Colombia-Ecuador, Guayanas-Venezuela, Bolivia-centro de Sudamérica, Andes y Brasil-Uruguay (Fig. 6 y Tabla 11) que corresponden a la distribución de *Astronium*, ya que *Myracrodruon* es simpátrico con su género hermano en Bolivia-centro de Sudamérica, Andes y Brasil-Uruguay. El segundo grupo basal, se encuentra formado por *Pleiogygium*, *Koordersiodendron*, *Pseudospondias*, *Dracontomelon* y *Haematostaphis* (Fig. 10-3) y tiene como área con mayor probabilidad de haber pertenecido al área ancestral del clado a Malasia e Indonesia, seguidas por Australia (Tabla 13). El tercer grupo basal, se compone únicamente de *Pentaspadon* (Fig. 10-4), por lo tanto, el área ancestral corresponde con el área que el género ocupa actualmente; Malasia, Indonesia y el Sureste de Asia. El cuarto y último grupo basal, se forma de tres géneros, *Spondias*, *Euroschinus* y *Thyrsodium* (Fig. 10-5); para este clado, el área con mayor probabilidad de haber pertenecido al área ancestral es Guayanas-Venezuela y Brasil-Uruguay (Tabla 13).

Tabla 13. Probabilidades relativas (AA) de las distintas áreas geográficas de haber pertenecido al área ancestral de dos de los cuatro clados basales en la evolución de la familia Anacardiaceae (Fig. 10-3, 5) según el análisis de áreas ancestrales de Bremer (Fig. 6 y Tabla 11).

Clado basal 2		Clado basal 4	
Area	AA	Area	AA
Malas	1.000	Gyven	1.000
Indon		Braur	
Austr	0.666	Mexic	0.500
Aftrw	0.444	Cenam	
Asiac	0.166	Colec	
Seasi		Indon	0.250
		Austr	

El análisis del primero de los dos clados principales dentro de la familia (clado 1, Fig. 10-6) indica que el área con mayor probabilidad de haber sido habitada por el ancestro del clado es Malasia, seguida por Indonesia y el Sureste de Asia y después por India-Sri Lanka (Tabla 14). Este clado, diverge rápidamente en dos grupos, el primero de ellos (clado 1-1, Fig. 10-8), formado por *Trichoscypha*, *Parishia*, *Amphipterygium*, *Smodingium* y *Cardenasiodendron* tiene como área ancestral más probable a África tropical del Oeste (Tabla 14), mientras que el segundo clado (clado 1-2, Fig. 10-9), formado por *Ochoterena*, *Pegia*, *Androtium*, *Blepharocarya*, *Semecarpus*, *Camposperma*, *Holigarna*, *Buchanania*, *Melanochyla*, *Anacardium*, *Swintonia*, *Gluta* y *Mangifera*, tiene como área más probable de haber sido parte del área ancestral del clado a Malasia, seguida de Indonesia y el Sureste de Asia (Tabla 14). Las áreas ancestrales calculadas para este último nodo, corresponden con la distribución calculada para el nodo ancestral inmediato.

Tabla 14. Probabilidades relativas (AA) de las distintas áreas geográficas de haber pertenecido al área ancestral de los miembros de los clados 1, 1-1 y 1-2 (Fig. 10-6, 8, 9) según el análisis de áreas ancestrales de Bremer (Fig. 6 y Tabla 11).

Clado 1		Clado 1-1		Clado 1-2	
Area	AA	Area	AA	Area	AA
Malas	1.000	Aftrw	1.000	Malas	1.000
Seasi	0.750			Indon	0.714
Indon		Seasi		Seasi	0.571
Insri	0.642	Insri	0.500	Insri	0.428
Austr	0.450	Malas		Austr	0.244
Aftrw	0.375	Indon		Colec	
Colec	0.281			Cenam	
Cenam	0.225			Gyven	
Bolce	0.204			Bolce	0.163
Gyven		Mexic	0.333	Andes	
Braur	0.187	Cenam		Braur	
Andes				Madag	0.126
Mexic				Mexic	0.081
Sudaf	0.150	Bolce	0.250		
Madag		Sudaf			

El análisis del segundo de los cladogramas principales dentro de la familia, el clado 2 (Fig. 10-7), indica que el área con mayor probabilidad de haber sido parte del área ancestral de este clado es México, seguida de Centroamérica y Colombia-Ecuador (Tabla 15). Muy temprano este clado se separa en dos grupos, el primero de ellos, el clado 2-1 (Fig. 10-10), formado por *Lansea*, *Actinocheita*, *Harpephyllum*, *Cyrtocarpa*, *Sclerocarya*, *Antrocaryon* y *Poupartia*, tiene por igual, a Asia continental y a África tropical del Oeste como las áreas con mayor probabilidad de haber sido parte del área ancestral del clado (Tabla 15). El segundo de los grupos, el clado 2-2 (Fig. 10-11) se encuentra formado por 32 taxones, lo cual representa el 47% de los géneros de la familia. Este clado tiene como área ancestral más probable a México seguida de Colombia-Ecuador y de Centroamérica (Tabla 15). De igual manera que en el grupo anterior, una de las ramas que divergen tempranamente en la historia del clado (clado 2-2), tiene como área ancestral estimada, la misma que el nodo que le precede (clado 2), mientras que la otra rama tiene como área ancestral una zona geográfica diferente (clado 2-1).

Tabla 15. Probabilidades relativas (AA) de las distintas áreas geográficas de haber pertenecido al área ancestral de los miembros de los cladogramas 2, 2-1 y 2-2 (Fig. 10-7, 10, 11) según el análisis de áreas ancestrales de Bremer (Fig. 6 y Tabla 11).

Clado 2		Clado 2-1		Clado 2-2	
Area	AA	Area	AA	Area	AA
Mexic	1.000	Asiac	1.000	Mexic	1.000
Cenam	0.818	Aftre		Colec	0.933
Colec		Andes	0.837		
Andes	0.770	Sudaf	0.750	Bolce	0.777
Bolce	0.715		Madag	0.640	
Aflrv	0.701		Gyven	0.622	
Madag			Braur	0.598	
Braur	0.673	Mexic	0.500	Wntam	0.565
Asiac	0.654			Asiac	0.555
Sudaf	0.613			Aflrv	0.518
Gyven	0.584			Entam	0.486
Aftre	0.577	Madag	Malas	0.466	
Wntam	0.545	Wntam	0.250	Seasi	0.457
Entam	0.481			Austr	0.444
Seasi	0.454			Sudaf	0.388
Malas	0.446			Medit	0.333
Austr	0.409	Colec	Aftre		
Medit	0.327	Gyven	Indon	0.311	
Indon	0.297	Bolce	Swasi	0.259	
Swasi	0.251	Andes	Insri	0.239	
Insri	0.233				

Por último, el análisis del clado formado por *Bonetiella*, *Pistacia*, *Schinopsis*, *Haplorthus*, *Comocladia* y *Pseudosmodium*, dio como resultado a México como el área con mayor probabilidad de haber sido parte del área ancestral del clado (Tabla 16). El análisis de los dos cladogramas que forman este grupo indican también que México es el área con mayor probabilidad de haber sido parte del área ancestral de cada uno de los grupos.



Tabla 16. Probabilidades relativas (AA) de las distintas áreas geográficas de haber pertenecido al área ancestral de los miembros del clado *Haplorhus-Comocladia-Pseudosmodingium-Bonetiella-Pistacia-Schinopsis* (Fig. 10) según el análisis de áreas ancestrales de Bremer (Fig. 6 y Tabla 11).

<i>Haplorhus---Schinopsis</i>		<i>Haplorhus-Comocladia-Pseudosmodingium</i>		<i>Bonetiella-Pistacia-Schinopsis</i>	
Area	AA	Area	AA	Area	AA
Mexic	1.000			Mexic	1.000
Andes	0.444			Entam	
Entam				Bolce	
Bolce				Andes	
Braur		Mexic	1.000	Braur	
Medit		Andes		Medit	
Asiac	0.222			Asiac	0.250
Afre				Afre	
Seasi				Seasi	
Swasi				Swasi	
Insri				Insri	

## DISCUSIÓN

### LA FAMILIA ANACARDIACEAE

- *Anacardiaceae* y *Burseraceae*

En este estudio, el primer análisis realizado (Fig. 7) incluyó 5 géneros de *Burseraceae* como grupos externos. *Burseraceae* es, de acuerdo a varios estudios, el grupo hermano de *Anacardiaceae* (Gadek et al., 1996; Soltis et al., 2000; Savolainen et al., 2000). Sin embargo, este análisis colocó a los géneros de *Anacardiaceae* y *Burseraceae* entremezclados, sugiriendo que ninguna de las dos familias es monofilética y que hay cierto traslape entre ellas. Este resultado se puede deber al hecho que sólo se están utilizando hojas para el análisis, un órgano que tiende a presentar plasticidad de acuerdo al ambiente. El factor número de taxones (66) vs. número de caracteres (55) puede también tener influencia en este resultado ya que en este caso, se tienen pocos caracteres con relación al número de taxones. Por último, los caracteres que generalmente se han utilizado para separar *Anacardiaceae* y *Burseraceae*, que podrían ser sinapomorfias para cada familia, son principalmente caracteres florales y no fueron incluidos en este estudio.

El hecho de que la monofilia de cada una, *Anacardiaceae* y *Burseraceae*, está sustentada en otros análisis cladísticos con caracteres moleculares (Terrazas, 1994; Gadek et al., 1996; Soltis et al., 2000; Savolainen et al., 2000; Pell & Urbatsch, 2001), se utilizó como base para unir los 5 géneros de *Burseraceae* en un solo taxón. Además de estos análisis, varios estudios previos sugieren que hay suficientes diferencias morfológicas entre las dos familias que indican que los dos grupos están bien diferenciados. Ding Hou (1978) menciona varios caracteres que distinguen a *Anacardiaceae*; hojas exestipuladas, canales resiníferos con savia que se vuelve negra al contacto con el aire, presencia de un "disco distintivo", ovario con una cámara y un solo óvulo apótropro, fruto drupáceo y semilla exalbuminosa. De estos, tal vez los más importantes que separan *Anacardiaceae* de *Burseraceae* son la presencia de un solo óvulo apótropro en *Anacardiaceae* y de dos óvulos epitropos en *Burseraceae* (Cronquist, 1981). Con base en todos estos datos, se analizó la segunda matriz considerando a *Burseraceae* como un solo taxón. Aunque el consenso de los cladogramas obtenidos esta pobremente resuelto (Fig. 8) algunos grupos de géneros se mantienen con relación al análisis anterior; *Lithraea-Schinus*, *Pseudospondias-Thyrsodium*, *Myracrodruon-Pleiogynium*, *Bonetiella-Haplorhus*, *Actinocheita-Comocladia*, *Pistacia-Sclerocarya* y *Ozoroa-Protorhus*. Aún así, el análisis de esta matriz sufre del mismo problema que el anterior; hay pocos caracteres con relación al número de taxones, por ello, se amplió la matriz agregando los caracteres de anatomía de la madera utilizados en el análisis de Martínez-Millán (2000).

El tercer análisis realizado, resuelve el problema del número de taxones vs. el número de caracteres y, además, incluye mayor información, mayor evidencia de relaciones filogenéticas, debido a que precisamente incluye mayor número de caracteres. De este análisis, se derivan algunos caracteres que pueden agregarse a la lista propuesta por Ding Hou (1978) para separar *Anacardiaceae* y *Burseraceae*, como la venación secundaria, broquidódroma en *Burseraceae*, cladódroma en *Anacardiaceae*; el orden más alto de venación con ramificación excurrente, 6° en *Burseraceae* y 5° en *Anacardiaceae* y la presencia de almidón en los radios del xilema secundario de *Burseraceae*. Estos caracteres, al igual que los mencionados por Ding Hou (1978), deben verse

únicamente como prácticos para separar las familias y no necesariamente como sinapomorfias, ya que debido a que solo hay un grupo externo en el análisis, no se puede determinar la dirección del cambio, es decir, no se puede determinar en este punto cual es el estado plesiomórfico y cual el apomórfico.

- *Las tribus dentro de la familia*

Los diferentes análisis filogenéticos llevados a cabo hasta ahora con la familia Anacardiaceae, no han podido resolver las relaciones entre los diferentes géneros, aun cuando se han utilizado diferentes tipos de caracteres o combinaciones de ellos (i.e. Terrazas, 1994; Martínez-Millán, 2000; Pell & Urbatsch, 2000, 2001). Sin embargo, todos estos estudios coinciden en que la concepción de Anacardiaceae a nivel tribal que se ha mantenido hasta ahora es errónea. Actualmente, se divide a la familia siguiendo el esquema que propuso Engler en 1883 y 1896; esto es, en 5 tribus donde la mayor, Rhoecae, contiene unos 41 géneros y la menor, Dobineae, solo 2. Desde que Engler (1883, 1896) propuso esta clasificación, ningún autor ha propuesto un esquema alternativo para subdividir a la familia que no sea más que una modificación de este mismo, a pesar de que varios estudios lo han encontrado artificial (Heimsch, 1942; Kryn, 1952; Terrazas, 1994 por ejemplo). Wannan & Quinn (1990, 1991) proponen diferentes grupos dentro de la familia, pero no los nombran formalmente y siguen basándolos en las tribus de Engler (1883, 1896), además de que reconocen que al menos uno de sus grupos está basado en caracteres que ellos mismos determinan como plesiomórficos. Este es el Grupo B, que corresponde con la tribu Spondiadeae de Engler (1883, 1896; Spondiadeae de Airy Shaw, 1973).

Los análisis filogenéticos basados en caracteres moleculares (Terrazas & Chase, 1996; Pell & Urbatsch, 2001) y morfológicos (Terrazas, 1994; Martínez-Millán, 2000) más recientes indican que dentro de la familia hay dos grandes clados en lugar de 5 linajes como habría de esperarse si la clasificación en 5 tribus fuese natural. En el presente estudio, se encontraron dos linajes principales dentro de la familia y algunos géneros por fuera de ellos hacia la base del cladograma, lo que refuerza la idea de que en la familia hay dos grupos en lugar de cinco. El estudio llevado a cabo por Pell & Urbatsch (2001) concluye que hay dos grupos en la familia, uno de ellos formado por géneros pertenecientes a la tribu Spondiadeae más unos cuantos miembros de Rhoecae y el otro formado por géneros de las otras 4 tribus, sin embargo, no se hace mención de cuales géneros exactamente fueron incluidos en el análisis y en cada uno de los grupos. El análisis de Wannan & Quinn (1991) y el de Terrazas (1994), ambos basados en caracteres morfológicos (en Terrazas (1994) se utilizaron además caracteres moleculares) coinciden también en que hay dos grupos, uno formado principalmente por miembros de la tribu Spondiadeae de Engler (1883, 1896) y el segundo grupo formado de géneros de las otras cuatro tribus. Sin embargo, en cuanto a los géneros que cada autor reconoce en cada grupo, hay diferencias. Además, en ambos estudios hay algunos géneros que no fueron asignados a alguno de los dos grupos (Tabla 17).

En este estudio, la familia esta formada por dos linajes (clado 1 y 2, Fig. 10-6, 7), sin embargo, algunos géneros quedan por fuera de los dos, en una posición basal. Concretamente, hay 4 grupos basales (Figs. 10-2 a 5 y 14). Tres de estos cuatro grupos están formados principalmente por miembros de la tribu Rhoecae, pero el grupo basal 2 incluye únicamente miembros de Spondiadeae.

Tabla 17. Comparación entre los diferentes grupos dentro de Anacardiaceae encontrados en distintos trabajos

Taxón	Engler 1883, 1896	Wannan & Quinn 1991	Terrazas 1994	Este estudio Fig. 10	Taxón	Engler 1883, 1896	Wannan & Quinn 1991	Terrazas 1994	Este estudio Fig. 10
<i>Actinocheita</i>	Rhoeae	Subgr A2	Anacardioideae	Clado 2-1	<i>Mangifera</i>	Anacardiaceae	Subgr A1	Anacardioideae	Clado 1-2
<i>Amphipterygium</i>	Rhoeae	Subgr A2	----	Clado 1-1	<i>Mauria</i>	Rhoeae	Subgr A2	Anacardioideae	Clado 2-2
<i>Anacardium</i>	Anacardiaceae	Subgr A2	Anacardioideae	Clado 1-2	<i>Melanochyla</i>	Semecarpeae	"Subgr A1"	Anacardioideae	Clado 1-2
<i>Androtium</i>	Anacardiaceae	Subgr B2	no asignado	Clado 1-2	<i>Metopium</i>	Rhoeae	Subgr A2	Anacardioideae	Clado 2-2
<i>Antrocaryon</i>	Spondiadeae	Subgr B1	Spondioideae	Clado 2-1	<i>Micronychia</i>	Rhoeae	Subgr A2	Anacardioideae	Clado 2-2
<i>Astronium</i>	Rhoeae	Subgr A2	Anacardioideae	Grupo basal 1	<i>Mosquitoxylum</i>	Rhoeae	Subgr A2	Anacardioideae	Clado 2-2
<i>Blepharocarya</i>	Rhoeae	"Subgr A2"	Anacardioideae	Clado 1-2	<i>Myracrodruon</i>	Rhoeae	----	Anacardioideae	Grupo basal 1
<i>Bonetiella</i>	Rhoeae	Subgr A2	----	Clado 2-2	<i>Nathopegia</i>	Semecarpeae	"Subgr A1"	Anacardioideae	Clado 2-2
<i>Bouea</i>	Anacardiaceae	Subgr A1	Anacardioideae	Clado 2-2	<i>Ochotereneae</i>	Rhoeae	Subgr A2	Anacardioideae	Clado 1-2
<i>Buchanania</i>	Anacardiaceae	Subgr B2	no asignado	Clado 1-2	<i>Operculicarya</i>	Spondiadeae	Grupo B	----	Clado 2-2
<i>Campnosperma</i>	Rhoeae	Subgr B2	no asignado	Clado 1-2	<i>Orthopterygium</i>	Rhoeae	Subgr A2	----	----
<i>Campylopetalum</i>	Dobineae	----	----	----	<i>Ozoroa</i>	Rhoeae	Subgr A2	Anacardioideae	Clado 2-2
<i>Cardenasiodendron</i>	Rhoeae	Subgr A2	----	Clado 1-1	<i>Pachycormus</i>	Rhoeae	Subgr A2	Anacardioideae	Clado 2-2
<i>Choerospondias</i>	Spondiadeae	Subgr B1	Spondioideae	Clado 2-2	<i>Parishia</i>	Rhoeae	Subgr A2	Anacardioideae	Clado 1-1
<i>Comocladia</i>	Rhoeae	Subgr A2	Anacardioideae	Clado 2-2	<i>Pegia</i>	Spondiadeae	Grupo B	----	Clado 1-2
<i>Cotinus</i>	Rhoeae	Subgr A2	Anacardioideae	Clado 2-2	<i>Pentaspadon</i>	Rhoeae	Subgr B2	Spondioideae	Grupo basal 3
<i>Cyrtocarpa</i>	Spondiadeae	Grupo B	Spondioideae	Clado 2-1	<i>Pistacia</i>	Rhoeae	Subgr A2	Anacardioideae	Clado 2-2
<i>Dobinea</i>	Dobineae	----	Anacardioideae	Clado 2-2	<i>Pleiogynium</i>	Spondiadeae	Subgr B1	Spondioideae	Grupo basal 2
<i>Dracontomelon</i>	Spondiadeae	Subgr B2	Spondioideae	Grupo basal 2	<i>Poupertia</i>	Spondiadeae	Subgr B1	Spondioideae	Clado 2-1
<i>Drimycarpus</i>	Semecarpeae	"Subgr A1"	Anacardioideae	----	<i>Protorhus</i>	Rhoeae	Subgr A2	Anacardioideae	Clado 2-2
<i>Euroschinus</i>	Rhoeae	Subgr A2	Anacardioideae	Grupo basal 4	<i>Pseudosmodingium</i>	Rhoeae	Subgr A2	Anacardioideae	Clado 2-2
<i>Faguetia</i>	Rhoeae	no asignado	Anacardioideae	Clado 2-2	<i>Pseudospondias</i>	Spondiadeae	Subgr B1	Spondioideae	Grupo basal 2
<i>Fegimanra</i>	Anacardiaceae	Subgr A2	----	----	<i>Rhodospaera</i>	Rhoeae	Subgr A2	Anacardioideae	Clado 2-2
<i>Gluta</i>	Anacardiaceae	Subgr A1	Anacardioideae	Clado 1-2	<i>Rhus</i>	Rhoeae	Subgr A2	Anacardioideae	Clado 2-2
<i>Haematostaphis</i>	Spondiadeae	Grupo B	Spondioideae	Grupo basal 2	<i>Schinopsis</i>	Rhoeae	Subgr A2	Anacardioideae	Clado 2-2
<i>Haplorhus</i>	Rhoeae	Subgr A2	Anacardioideae	Clado 2-2	<i>Schinus</i>	Rhoeae	Subgr A2	Anacardioideae	Clado 2-2
<i>Harpephyllum</i>	Spondiadeae	Subgr B1	Spondioideae	Clado 2-1	<i>Sclerocarya</i>	Spondiadeae	Subgr B1	Spondioideae	Clado 2-1
<i>Heeria</i>	Rhoeae	Subgr A2	Anacardioideae	Clado 2-2	<i>Semecarpus</i>	Semecarpeae	"Subgr A1"	Anacardioideae	Clado 1-2
<i>Holigarna</i>	Semecarpeae	"Subgr A1"	Anacardioideae	Clado 1-2	<i>Smodingium</i>	Rhoeae	Subgr A2	----	Clado 1-1
<i>Koordersiodendron</i>	Spondiadeae	Grupo B	Spondioideae	Grupo basal 2	<i>Sorindeia</i>	Rhoeae	Subgr A2	Anacardioideae	Clado 2-2
<i>Lansea</i>	Spondiadeae	Subgr A1 y B1	Spondioideae	Clado 2-1	<i>Spondias</i>	Spondiadeae	Subgr B2	Spondioideae	Grupo basal 4
<i>Laurophyllum</i>	Rhoeae	Subgr A2	----	Clado 2-2	<i>Swintonia</i>	Anacardiaceae	Subgr A1	Anacardioideae	Clado 1-2
<i>Litlraea</i>	Rhoeae	Subgr A2	Anacardioideae	Clado 2-2	<i>Tapirira</i>	Spondiadeae	Subgr B1	Spondioideae	Clado 2-2
<i>Loxopterygium</i>	Rhoeae	Subgr A2	Anacardioideae	Clado 2-2	<i>Thyrsodium</i>	Rhoeae	Subgr A2	Anacardioideae	Grupo basal 4
<i>Loxostylis</i>	Rhoeae	Subgr A2	Anacardioideae	Clado 2-2	<i>Toxicodendron</i>	Rhoeae	----	Anacardioideae	Clado 2-2
<i>Malosma</i>	Rhoeae	----	Anacardioideae	Clado 2-2	<i>Trichoscypha</i>	Rhoeae	Subgr A2	Anacardioideae	Clado 1-1

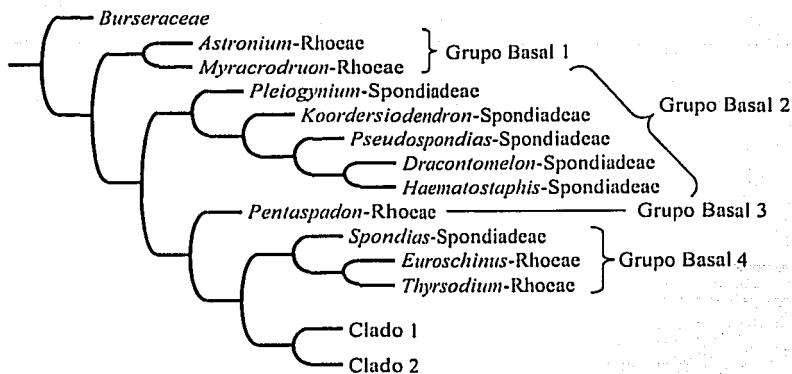


Fig. 14. Los cuatro grupos basales dentro de la familia (Fig. 10-2 a 5). Entre los grupos basales se encuentran miembros de Rhocae y de Spondiadeae. Notar que el grupo basal 2 se forma únicamente de géneros de Spondiadeae.

La posición del grupo basal 2, cerca de la base, podría explicar parcialmente el porque en estudios previos (i.e. Wannan & Quinn, 1990, 1991), donde no se implementan técnicas de sistemática filogenética, se considera a la tribu Spondiadeae como la que tiene los caracteres más primitivos dentro de la familia. Algunos de los géneros de la tribu Spondiadeae de Engler (1883, 1896) parecen haber divergido temprano en la historia de la familia, sin embargo, esto no necesariamente significa que estos géneros retengan el estado ancestral o siquiera que los caracteres que presentan estos géneros, hayan estado presentes en los nodos ancestrales, ya que el grupo que estos géneros forman es monofilético y no parafilético. Una comparación con el cladograma obtenido por Terrazas (1994; p. 261) indica que los géneros que están en la base del clado, *Pleio gynium* y *Koordersiodendron*, también se encuentran en la politomía basal del Grupo A2 (Spondioideae) de Terrazas (1994), mientras que los otros tres géneros, *Pseudospondias*, *Dracontomelon* y *Haematostaphis*, se encuentran en un grupo monofilético que forma parte de esta politomía. Los géneros *Dracontomelon* y *Haematostaphis* en ambos análisis, aparecen como taxones hermanos; en este análisis, su relación se sostiene por la pérdida de depósitos oscuros en los radios, la presencia de cristales prismáticos tanto en las células marginales como en las células procumbentes de los radios, por los radios tipo heterogéneo IIB y por fibras de mediano tamaño (901-1200  $\mu$ ) en el xilema secundario. En el análisis de Terrazas (1994) estos dos géneros se unen por la pérdida de los canales resiníferos en el xilema secundario, sin embargo, en este análisis este mismo carácter agrupa estos dos géneros con *Pseudospondias*.

El tercer grupo basal (Fig. 14) esta formado únicamente por *Pentaspadon*. Este género aunque descrito como perteneciente a la tribu Rhocae, ha mostrado tener afinidades con miembros de la tribu Spondiadeae. El análisis de Terrazas (1994) lo coloca en el Grupo A2 (Spondioideae) formando una politomía con algunos de los géneros que en este estudio forman el Grupo Basal 2, como *Pleio gynium* y *Koordersiodendron*. Wannan & Quinn (1990) mencionan que el tipo de fruto de *Pentaspadon* es más similar al de Spondiadeae (endocarpo tipo *Spondias*) que al del resto de la tribu Rhocae, incluso, proponen un "Grupo C dentro de la tribu Rhocae" donde incluyen a *Pentaspadon* y a *Campnosperma* con base en las diferencias que sus frutos presentan con respecto al "fruto típico de las Rhocae". Posteriormente, Wannan & Quinn (1991)

deciden incorporar a *Pentaspadon* en su Subgrupo B2 junto con todos los miembros de la tribu Spondiadeae (Tabla 17). Si *Pentaspadon* fuese considerado un miembro de Spondiadeae en lugar de uno de Rhoeae, entonces la mayoría de la tribu estaría formando un grupo parafilético muy cercano a la base de la familia Anacardiaceae y conectando incluso, al Grupo Basal 2 con algunos miembros del clado 2-2 (Fig. 10-11), lo cual justificaría la interpretación que se ha dado de la tribu en cuanto a que presenta los caracteres más primitivos dentro de la familia.

El cuarto grupo basal (Fig. 14) está formado por tres géneros, *Spondias* de la tribu Spondiadeae y *Euroschinus* y *Thyrsodium*, ambos miembros de la tribu Rhoeae. En este grupo, *Spondias* se encuentra en una posición más basal que los otros dos géneros, sin embargo, todo el grupo sigue siendo basal con respecto al resto de la familia Anacardiaceae. El hecho de que tanto en este grupo como en el primer grupo basal, formado por *Astronium* y *Myracrodruon*, se presenten géneros típicamente clasificados como pertenecientes a la tribu Rhoeae; indica que Rhoeae está formada por una mezcla de géneros con caracteres avanzados y de géneros con caracteres ancestrales. En este grupo, *Euroschinus* y *Thyrsodium* forman un grupo monofilético que también se encuentra en el análisis de Terrazas (1994). En el presente análisis, el grupo se sostiene por el arreglo alterno de los folíolos, hojas notófilas, la presencia de tricomas glandulares, placas de perforación simples y reticuladas, diámetro de la punteadura intervacular pequeño ( $<9\mu$ ) y cristales prismáticos sólo en las células marginales de los radios. En el análisis de Terrazas (1994), el grupo se sostiene por la presencia de múltiples placas de perforación.

El siguiente grupo que se diferencia es aquel formado por los dos principales linajes dentro de la familia, los cladros 1 y 2 (Fig. 10-6, 7). A diferencia del análisis de Terrazas (1994) y de Pell & Urbatsch (2001), la separación de los dos cladros no se da en el origen de la familia, sino después de que algunos grupos ya se han diferenciado. El clado 1 (Fig. 10-6) está formado por dos cladros, uno de ellos integrado completamente por miembros de la tribu Rhoeae (clado 1-1, Fig. 10-8) y el segundo donde se presentan miembros de Rhoeae, Semecarpeae y Anacardiaceae (clado 1-2, Fig. 10-9). Es interesante notar que *Amphipterygium* se encuentra formando parte del clado 1-1. Este género ha sido en ocasiones segregado junto con el género *Orthopterygium* en su propia familia, Julianiaceae (Cronquist, 1981, 1988), sin embargo, varios estudios han demostrado que ambos géneros son parte de Anacardiaceae (Kryn, 1952; Young, 1976) y el reconocimiento de Julianiaceae implica la parafilia de Anacardiaceae.

El clado 1-2 (Figs. 10-9 y 15) incluye géneros pertenecientes a tres tribus, sin embargo, aunque éstos no se encuentran en grupos monofiléticos, se puede observar una "tendencia". Los géneros de Rhoeae; *Ochoterena* y *Blepharocarya*, se encuentran hacia la base del clado, los de Semecarpeae; *Semecarpus*, *Holigarna* y *Melanochyla*, están en las partes medias del clado y los géneros de Anacardiaceae; *Anacardium*, *Swintonia*, *Gluta* y *Mangifera* forman un grupo monofilético, el más derivado dentro del clado. *Buchanania* aunque pertenece a Anacardiaceae, no se agrupa con los otros cuatro géneros ya que *Melanochyla* se encuentra en una posición intermedia. *Androtium* se encuentra también en el clado 1-2 pero se agrupa con *Blepharocarya* en un grupo que diverge hacia la base del clado. Únicamente un género de cada una de estas dos tribus se encuentra ausente del clado 1-2; *Nothopegia* en el caso de Semecarpeae y *Bouea* en el caso de Anacardiaceae. Este resultado sugiere que la delimitación de Semecarpeae se basa en una combinación de caracteres intermedios entre Rhoeae y Anacardiaceae y que Anacardiaceae, a excepción de tres géneros se basa en caracteres apomórficos, y excluyendo esos tres géneros podría considerarse un grupo natural.

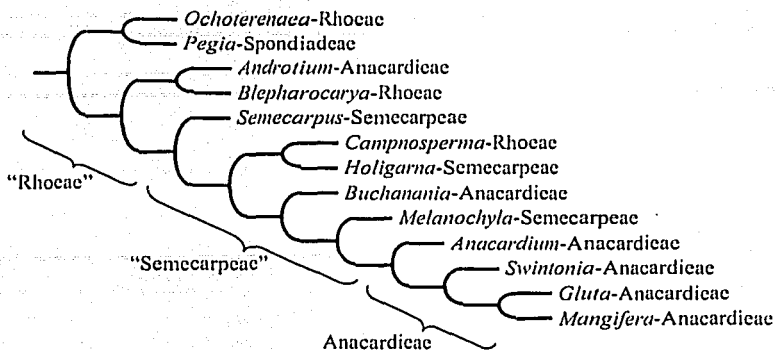


Fig. 15. Clado 1-2 (Fig. 10-9). El clado está formado principalmente por miembros de Anacardieae, Semecarpeae y Rhoecae. Anacardieae, incluyendo sólo 4 géneros forma un grupo monofilético; los géneros de Semecarpeae tienden a localizarse en la parte media del cladograma ("Semecarpeae") y los de Rhoecae tienden a ubicarse en la parte basal del cladograma ("Rhoecae").

En este estudio, Anacardieae (formado por *Anacardium*, *Swintonia*, *Gluta* y *Mangifera* y excluyendo a *Bouea*, *Androtium* y *Buchanania*) se basa en la textura coriácea de las hojas, el diámetro de la punteadura vaso-radio que va de 13 a 16 $\mu$  y radios uniseriados con células cuadradas, erectas y procumbentes. El estudio de Terrazas (1994), coincide en que los géneros de Anacardieae son derivados; *Bouea*, *Gluta*, *Swintonia* y *Mangifera* forman un grupo monofilético en dicho análisis, sin embargo, *Anacardium* se encuentra en una posición muy alejada de este grupo. Aunque los caracteres parénquima apotraqueal y parénquima aliforme-confluyente son mencionados como importantes para este grupo, no está completamente claro cómo se distribuyen en el cladograma ya que hay inconsistencias entre dicho cladograma y la discusión de la evolución de estos caracteres. El gineceo de tipo unicarpelar es otro carácter que se presenta en estos cuatro géneros (Wannan & Quinn, 1991; Terrazas, 1994) y al menos en *Anacardium*, *Bouea*, *Mangifera* y *Swintonia* se presenta el endocarpo tipo *Anacardium* (Wannan & Quinn, 1990). La única diferencia sustancial entre el presente estudio y los estudios de Terrazas (1994) y de Wannan & Quinn (1990, 1991) es la posición de *Bouea*, que en el presente análisis se encuentra en un grupo no relacionado al resto de los géneros. Un estudio más refinado podría ayudar en la delimitación de la tribu Anacardieae que al parecer esta basada en caracteres derivados aunque probablemente con cierta homoplasia.

Los géneros *Buchanania* y *Androtium*, aunque ambos pertenecen a Anacardieae, no se encuentran formando un grupo monofilético con el resto de la tribu (Fig. 15). Estos dos géneros, en este análisis se encuentran por fuera del clado de Anacardieae, pero ambos están dentro del clado 1-2. En el análisis de Terrazas (1994), estos dos géneros se encuentran junto con *Campnosperma* (Rhoecae) formando un grupo monofilético con afinidades inciertas, que no pudo ser asignado a una subfamilia (Tabla 17), *Campnosperma* se encuentra formando parte también del clado 1-2 en este estudio (Fig. 15). Por otro lado, Wannan & Quinn (1990) mencionan que *Buchanania* presenta endocarpo tipo *Spondias*, en lugar de tipo *Anacardium* como el resto de la tribu, desafortunadamente el fruto de *Androtium* no fue descrito en ese estudio. Wannan & Quinn (1991) incluyen a *Androtium* y *Buchanania* en su Subgrupo B2 mientras que el resto de la tribu

Anacardiaceae se encuentra en el Grupo A (Tabla 17); *Camposperma* también se encuentra en este grupo, aún cuando el resto de las Rhoeae se encuentran en el Grupo A (Tabla 17). Estos resultados sugieren que estos dos géneros probablemente no pertenecen a Anacardiaceae ya que no presentan algunos de los caracteres típicos de la tribu y aunque en este estudio, tampoco están incluidos en el clado de la tribu, los caracteres de hoja y madera indican que si comparten otros. Algunos de estos caracteres también son compartidos con la tribu Semecarpeae, que, como ya se mencionó parece ser intermedia entre Rhoeae y Anacardiaceae.

La tribu Semecarpeae *sensu* Engler (1883, 1896) en este estudio resultó ser polifilética pero los géneros tienden a localizarse en la parte media del clado. El análisis de los caracteres indica que estos taxones comparten algunas sinapomorfias con Anacardiaceae, pero también retienen algunas plesiomorfias de Rhoeae. Uno de los caracteres que se presentan en Anacardiaceae, *Androtium*, *Buchanania* y Semecarpeae es la presencia de hojas simples; este carácter es mencionado por Ding Hou (1978) como característico para las dos tribus mientras que Rhoeae típicamente tiene hojas compuestas imparipinnadas. Otros caracteres que son compartidos entre las dos tribus son; la forma de la punteadura intervacular poligonal (en Rhoeae tiende a ser circular-oval), depósitos oscuros en los vasos (ausentes en Rhoeae, *Androtium* y *Semecarpus*), la presencia de aperturas "slit-like" en las punteaduras de las fibras (ausentes en Rhoeae) y la presencia de sílice en los radios (también ausente en Rhoeae).

En cuanto a los caracteres que comparten Rhoeae y Semecarpeae se encuentran la ausencia de agrupaciones o "clusters" de vasos en el xilema secundario (éstos se encuentran en Anacardiaceae, *Buchanania* y *Melanochyla*, éste último, miembro de Semecarpeae); el diámetro de la punteadura vaso-radio, 9-12 $\mu$  en miembros de Semecarpeae, *Ochoterena* y *Androtium*, 13-16 $\mu$  en Anacardiaceae; el grosor de la pared de la fibra, <2 $\mu$  (2.1-3 $\mu$  en Anacardiaceae más *Melanochyla*); cordones de parénquima axial con 1-4 células máximo para Rhoeae y Semecarpeae y de 5-8 células para Anacardiaceae; la ausencia de almidón en parénquima axial (en Anacardiaceae se presenta); radios con células cuadradas y erectas (en Anacardiaceae también se encuentran células procumbentes) y la altura máxima del radio uniseriado <10 células para Rhoeae y Semecarpeae y 10-15 en Anacardiaceae. Todos estos caracteres son plesiomórficos y se mencionan aquí con el fin de demostrar que la tribu Semecarpeae no es un grupo natural, y que por el contrario, los géneros que la componen, presentan un mosaico de caracteres intermedios entre Rhoeae y Anacardiaceae *sensu* Engler (1883, 1896).

Otro grupo de caracteres, que a primera vista podrían distinguir a Semecarpeae de las otras dos tribus probaron ser simplemente pasos en una serie de transformación y no sinapomorfias de los miembros de la tribu como podría sospecharse en principio. Por ejemplo, la textura de la hoja muestra una tendencia en el clado, de membranácea en la base del clado, en Rhoeae (*Ochoterena*, *Pegia* y *Blepharocarya*) a cartácea en *Camposperma*, *Buchanania* y Semecarpeae (*Semecarpus* y *Melanochyla*, desconocido para *Holigarna*), y finalmente a coriácea en Anacardiaceae (con una reversión a cartácea en *Gluta*). El radio F/V por otro lado, muestra una tendencia a aumentar en la zona media del clado cambiando de 1.6-2 a 2.1-2.5 en la zona donde se encuentran los miembros de Semecarpeae para luego disminuir nuevamente a 1.6-2 dentro de Anacardiaceae. Por último, la altura del radio multiseriado va de 301-400 $\mu$  en Rhoeae, a >501 $\mu$  en Semecarpeae y a 401-500 $\mu$  en Anacardiaceae.



El segundo clado dentro de la familia es el que incluye el mayor número de géneros. En este grupo también se da una separación temprana en dos cladogramas hermanos (Fig. 10-10, 11). Uno de los cladogramas está formado principalmente por miembros de la tribu Spondiadeae *sensu* Engler (1883, 1896) mientras que el otro incluye principalmente miembros de la tribu Rhoeae. El primero de los grupos, el clado 2-1 (Fig. 10-10) se sustenta en la presencia de punteaduras hacia el lumen del canal radial y en la lignificación de las células epiteliales del canal radial. Estos caracteres se presentan en todos los miembros del grupo excepto *Actinocheita* que carece de canales radiales en el xilema secundario. *Actinocheita* es también el único género en este grupo que no pertenece a Spondiadeae.

La distribución de los géneros de Spondiadeae indica que la tribu es polifilética y que está formada por dos grupos no relacionados entre sí. La conclusión inmediata sería que la delimitación de la tribu se basa en caracteres convergentes, sin embargo, no se encontró ningún carácter que tenga esa distribución en el cladograma, es decir, que haya aparecido en la base de cada uno de los grupos de géneros de Spondiadeae. En lo que respecta a la arquitectura foliar y a la anatomía de la madera, los dos grupos de "Spondiadeae" son diferentes e independientes. Una comparación con el cladograma de Terrazas (1994) da un escenario diferente; los géneros del grupo 2-1 se encuentran incluidos en un grupo monofilético donde también están incluidos los taxones del grupo basal que típicamente se han considerado Spondiadeae. En otras palabras, en el análisis de Terrazas (1994), Spondiadeae es un grupo natural. Dentro de ese grupo, hay algunos taxones basales que coinciden con el clado basal 2 de este estudio, y otros que forman un grupo monofilético aunque las relaciones al interior de éste, están poco resueltas. Los géneros del clado 2-1 de este estudio corresponden con la mayoría de los taxones que forman parte de ese grupo monofilético, a excepción de *Actinocheita*, que en el estudio de Terrazas (1994) se ubica en una posición muy derivada dentro del clado que corresponde a Anacardioidae o Grupo A1.

El grupo de Terrazas (1994) que incluye a los géneros del clado 2-1, se basa únicamente en la posesión de radios multiseriados anchos; este carácter también apoya en este estudio al clado 2-1, sin embargo presenta un estado diferente en el caso del grupo basal 2. Por otro lado, Wannan & Quinn (1991) incluyen a todos los géneros del clado 2-1 en su Grupo B a excepción de *Actinocheita* que se encuentra en el Subgrupo A2 (Tabla 17). Dentro de este grupo, la mayoría de los géneros coinciden en el Subgrupo B1 (Tabla 17) donde se encuentran además algunos géneros del grupo basal 2 (Wannan & Quinn, 1991). El otro grupo de Spondiadeae, el Subgrupo B2 está formado por géneros que en su mayoría, se encuentran por fuera de los dos principales cladogramas de "Spondiadeae" (i.e. *Androtium*, *Buchananina*, *Spondias*, *Pentaspadon*).

Es interesante notar que *Actinocheita* está incluida en este grupo siendo que típicamente se considera un miembro de Rhoeae, incluso algunos autores han incluido este género dentro del género *Rhus* (Miller et al., 2001). También es interesante notar que las sinapomorfias que sostienen a todo el clado 2-1, no se presentan en *Actinocheita* y que este género no está incluido en el Subgrupo B1 de Wannan & Quinn (1991) ni en el clado Spondioidae de Terrazas (1994). Un análisis de los caracteres que relacionan a *Actinocheita* con el clado 1-2 indica que varios de ellos son sinapomorfias únicamente para *Actinocheita* y *Harpephyllum* y la mayoría son caracteres de hojas; el arreglo alterno de las hojas, la proporción largo/ancho de los folíolos que va de 3.00 a 3.55, el ángulo de la base del folíolo que es 42-52, folíolos sésiles, ápice recto y diámetro tangencial del poro de 71 a 100  $\mu$ . Además de éstos, el número de venas basales (3), areolas moderadamente desarrolladas, drusas en el xilema y el mesófilo de la hoja, la presencia

de almidón en las fibras y radios heterogéneos tipo IIA, relacionan a *Actinocheita* y *Harpephyllum* con otros miembros del clado (*Antrocaryon*, *Poupartia*, *Cyrtocarpa* y *Sclerocarya*). Mientras que con *Lannea*, además de éstos, comparten la presencia de sólo células cuadradas y erectas en los radios uniseriados, el ancho del radio multiseriado de 41-50 $\mu$  y el alto del radio multiseriado de 401-500 $\mu$ . Un estudio más detallado, donde toda la evidencia sea puesta a prueba simultáneamente, ayudaría a determinar la posición de *Actinocheita* en la filogenia de la familia.

El último grupo, el clado 2-2 (Figs. 10-11 y 16) es el que incluye el mayor número de géneros, la gran mayoría, pertenecientes a la tribu Rhoeae, pero al menos un taxón de cada una de las otras 4 tribus está presente en este clado; *Bouea* de Anacardiaceae, *Dobinea* de Dobineaceae, *Nothopegia* de Semecarpeae y *Operculicarya* más el grupo *Choerospondias-Tapirira* de Spondiaceae. Todos estos géneros, a excepción de *Choerospondias* y *Tapirira* que forman un grupo monofilético, se encuentran más bien distribuidos en el clado; es decir, no están relacionados uno con otro. El clado 2-2 se basa en el arreglo de las hojas, que cambia de espiral a alterno, aunque al interior del clado se presentan todos los demás estados de carácter en al menos un terminal. Los géneros que pertenecen a este clado se encuentran en el Subgrupo A2 de Wannan & Quinn (1991) con excepción de *Choerospondias* que está en el Subgrupo B1, *Bouea* y *Nothopegia* que están en el Subgrupo A1 y *Operculicarya* que se encuentra en el Grupo B; cabe mencionar que ninguno de estos géneros pertenece a la tribu Rhoeae. El análisis de Terrazas (1994) coincide en colocar a la mayoría de los géneros del grupo 2-2 en su Grupo A1 (Anacardiaceae), únicamente faltan *Choerospondias* y *Tapirira* que se encuentran fuera del grupo y, *Laurophyllum*, *Bonetiella* y *Operculicarya* que no fueron incluidos en su análisis.

Al interior del clado 2-2 (Fig. 16) se encuentran varios grupos que muestran diferentes "tendencias" dentro de la familia y que pueden ser definidos por una serie de caracteres. Un análisis de los caracteres que soportan los grupos dentro del clado indica que la mayoría de ellos son caracteres de arquitectura foliar más que de anatomía de la madera, aún cuando en la matriz hay un mayor número de caracteres de anatomía de la madera que de arquitectura foliar. Esto sugiere, al menos en primera instancia, que las hojas poseen más información que la madera, en otras palabras, la madera parece ser más propensa a homoplasia que las hojas.

En cuanto a la evolución de los caracteres y los grupos, se puede observar que las hojas simples derivan de las hojas compuestas imparipinnadas en dos grupos, el primero formado por *Mauria*, *Bouea*, *Faguetia*, *Nothopegia*, *Malosma*, *Cotinus*, *Dobinea* y *Micronychia* (grupo c; Fig. 16) y el segundo por *Laurophyllum*, *Protorhus*, *Heeria* y *Ozoroa* (grupo g; Fig. 16); además, las hojas simples aparecen dos veces más de manera independiente en dos géneros, *Bonetiella* y *Haplorhus*. La presencia de mucrón define al grupo formado por *Bonetiella*, *Pistacia* y *Schinopsis* (grupo l; Fig. 16) y es convergente en *Loxostylis* y *Ozoroa*.

En el caso de los géneros con hojas compuestas, los folíolos sésiles caracterizan al grupo *Pachycormus-Operculicarya-Schinus-Lithraea-Loxostylis* (grupo i; Fig. 16), aunque en *Schinus* y *Lithraea*, ocasionalmente se pueden presentar folíolos con inserción del peciolulo marginal, además dentro del grupo i, el raquis alado define al grupo *Schinus-Lithraea-Loxostylis*; por lo que al parecer, los folíolos sésiles de *Schinopsis* y *Pseudosmodium* parecen haber derivado de forma independiente del primer grupo y entre sí.

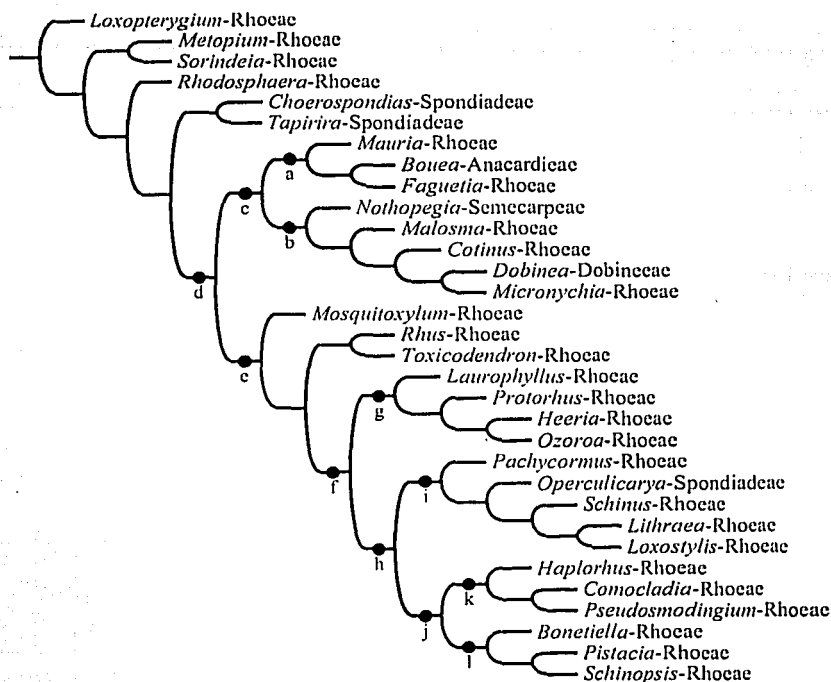


Fig. 16. Clado 2-2 (Fig. 10-11). El clado está formado principalmente por miembros de Rhoacae, aunque las 5 tribus están representadas en éste. a-j. Distintos clados dentro del clado 2-2. Ver texto.

En cuanto a los patrones de venación; la venación secundaria tiene como estado plesiomórfico la condición cladódroma I, pero en *Pachycormus*, *Loxostylis* y *Metopium-Sorindeia* hay un cambio hacia cladódroma II y en *Choerospondias-Tapirira* y *Nothopegia* el cambio es hacia eucamptódroma; es interesante notar que éstos tres últimos géneros no pertenecen a la tribu Rhoacae. El espaciado de las venas secundarias es en general, irregular pero hay un cambio hacia el estado uniforme al menos tres veces, esto es en los grupos *Lithraea-Loxostylis* (grupo i; Fig. 16), *Schinopsis-Pistacia* (grupo l; Fig. 16) y *Laurophyllus-Protorhus-Heeria-Ozoroa* (grupo g; Fig. 16). Por otro lado en los géneros *Bouea* y *Comocladia* y en el grupo formado por *Nothopegia*, *Malosma*, *Cotinus*, *Dobinea* y *Micronychia* (grupo b; Fig. 16), el cambio es hacia disminuir hacia la base y hacia el ápice, en este último clado también hay un cambio en el ángulo de las venas secundarias con respecto a la vena primaria que va, de ser uniforme a aumentar ligeramente hacia la base, lo mismo ocurre en los géneros *Laurophyllus*, *Pistacia* y *Comocladia*; este cambio se puede interpretar como una reversión ya que muy cerca de la base del clado hubo un cambio de aumentar ligeramente hacia la base a ser uniforme. Las venas intersecundarias son comunes en la mayoría de los géneros del clado 2-1, sin embargo, en el grupo formado por *Pachycormus*, *Operculicarya*, *Schinus*, *Lithraea* y *Loxostylis* (grupo i; Fig. 16), éstas se pierden, así como en los géneros *Sorindeia*, *Bouea* y *Cotinus*.

La venación de tercer orden también es informativa en cuanto a que algunos patrones definen algunos grupos; por ejemplo el grupo f (Fig. 16) se caracteriza por que la variabilidad del ángulo de las venas terciarias con respecto a la vena primaria es inconsistente; este estado presenta una convergencia en *Malosma*. Aún en niveles más inclusivos, la venación terciaria continua siendo informativa, por ejemplo el arreglo dicótomo aparece en el grupo h (Fig. 16), aunque dentro del grupo hay cambios hacia otros estados de carácter (en *Pachycormus* y *Operculicarya*). Dentro de este clado, el grupo i (Fig. 16) se basa en el curso de las venas terciarias que es ramificado admedialmente, éste carácter es convergente en *Meltopium*. Al interior del grupo i (Fig. 16), *Operculicarya*, *Schinus*, *Lithraea* y *Loxostylis* forman un grupo monofilético basado en el ángulo de las venas terciarias con respecto a la vena primaria, que es tanto agudo como obtuso, este estado de carácter aparece de manera convergente en *Malosma*.

Los siguientes niveles de venación también son importantes para delimitar ciertos grupos; por ejemplo, el grupo h (Fig. 16) presenta las venas de 4° orden en un arreglo dicótomo, el cual deriva del arreglo reticulado regular poligonal; *Mosquitoxylum* y *Bouea* presentan el mismo cambio. El siguiente orden de venación, muestra una tendencia diferente siendo el estado plesiomórfico el arreglo dicótomo y mostrando un cambio hacia el arreglo reticulado regular poligonal en el grupo formado por *Nothopegia*, *Malosma*, *Cotinus*, *Dobinea* y *Micronychia* (grupo b; Fig. 16); este cambio también se observa en *Toxicodendron*. En este mismo clado, el grupo b, el orden de venación más alto con ramificación excurrente es el 5°, derivado del estado ancestral que es el 4°, este mismo cambio se observa en los géneros *Tapirira* y *Rhodospaera*, mientras que en el grupo j (formado por *Haplorhus*, *Comocladia*, *Pseudosmodingium*, *Bonetiella*, *Pistacia* y *Schinopsis*; Fig. 16), el cambio es a la inversa; el orden más alto con ramificación excurrente es el 3° al igual que en *Loxostylis*.

La textura de la hoja es originalmente membranácea, pero de forma semejante como ocurre en el grupo 1-2, hay una tendencia a que se vuelva cartácea y por último coriácea; el cambio de membranácea a cartácea se da justo antes de que los grupos c y e (grupo d; Fig. 16) se separen y posteriormente, la textura coriácea apareció al menos en dos cladros; *Protorhus-Heeria-Ozoroa* (grupo g; Fig. 16) y *Pachycormus-Operculicarya-Schinus-Lithraea-Loxostylis* (grupo i; Fig. 16).

La presencia de cristales prismáticos en el xilema y el mesófilo aparece en la base del grupo i (Fig. 16), pero posteriormente se pierden en el mesófilo y sólo se presentan en el xilema de *Schinus*, *Lithraea* y *Loxostylis*. Por otro lado, la presencia de drusas en el xilema y el mesófilo apoya el grupo *Comocladia-Pseudosmodingium* (grupo k; Fig. 16) aunque también se presentan en otros géneros como *Ozoroa*, *Pachycormus*, *Schinus* y *Bonetiella*. Los canales resiníferos en las venas también apoyan la relación entre *Comocladia* y *Pseudosmodingium* (grupo k; Fig. 16), aunque de igual forma, se presentan en otros géneros como *Loxopterygium*, *Cherospondias*, *Nothopegia* y *Toxicodendron*.

Los caracteres de la madera, aunque al parecer son menos informativos en cuanto a relaciones filogenéticas, también apoyan algunos grupos; por ejemplo, los anillos de crecimiento desaparecen en al menos 5 linajes; *Mauria-Bouea-Faguaetia* (grupo a; Fig. 16), *Protorhus-Heeria-Ozoroa* (grupo g; Fig. 16), *Haplorhus-Comocladia-Pseudosmodingium* (grupo k; Fig. 16), *Dobinea* y *Loxostylis*.

Aunque el tamaño y grosor de los elementos de vaso se han asociado a variables ambientales (Wiemann et al., 1998), algunas características de ellos parecen contener información filogenética aún cuando se trata de caracteres cuantitativos. Por ejemplo, el diámetro tangencial del poro muestra una tendencia a la reducción en tamaño; el estado ancestral es 101-150 $\mu$ ; éste se reduce a 71-100 $\mu$  en el origen del grupo f (Fig. 16) y posteriormente se reduce a <70 $\mu$  en el grupo *Schinus-Lithraea-Loxostylis* (grupo i; Fig. 16), esta misma reducción se puede observar en los géneros *Pistacia* y *Haplorhus*. La reducción es aún más drástica en el grupo b (Fig. 16) donde de 101-151 $\mu$  se reduce a <70 $\mu$  en un solo paso. El grosor de la pared del vaso, >3 $\mu$ , une a los géneros *Pistacia* y *Schinopsis* (grupo l; Fig. 16) y el diámetro de la punteadura intervascular <9 $\mu$  define al grupo formado por los grupos c y e (grupo d; Fig. 16).

La presencia de traqueidas vasculares es un carácter interesante; en este análisis une a los géneros *Rhus* y *Toxicodendron*, y aparece independientemente en *Cotinus*, *Schinus*, *Pistacia* y *Haplorhus*. Este mismo carácter fue mencionado por Terrazas (1994) como una sinapomorfia para un grupo formado precisamente por *Cotinus*, *Schinus*, *Haplorhus* y *Pistacia*. Es interesante notar que si los caracteres de hoja no son incluidos; y el análisis se lleva a cabo solo con caracteres de madera (Martínez-Millán, 2000), este carácter apoya un grupo formado por estos cuatro géneros.

En cuanto a las fibras del tejido matriz, a pesar de que el análisis de Terrazas (1994) encontró ciertas "tendencias" dentro de los dos grupos que delimita, en este estudio, resultaron tener relativamente poca información filogenética. Sin embargo, también contribuyen en el soporte de unos cuantos grupos; por ejemplo, el diámetro de la punteadura de la fibra es <1 $\mu$  en la parte basal del clado 2-2, pero en el grupo b (Fig. 16) tiene un cambio a 1-2 $\mu$ , este cambio también se da en *Pachycormus* y *Tapirira*. La apertura "slit-like" en las punteaduras de las fibras sostiene por un lado a *Rhus-Toxicodendron* y por otro a *Heeria-Ozoroa*, además se presenta en *Rhodospaera* y *Bouea*.

El parénquima axial al igual que las fibras del tejido matriz es relativamente poco informativo, el único carácter relativo a éste con suficiente información para caracterizar grupos es el número mínimo de células en los cordones de parénquima axial; el cambio es de 1-2 células a 3-4 células en *Choerospondias-Tapirira*, *Cotinus-Dobinea-Micronychia* (grupo b; Fig. 16), *Heeria-Ozoroa*, *Mosquitoxylum* y *Pseudosmodingium*. Un par de géneros, *Rhus-Toxicodendron* se apoyan en la presencia de drusas en el parénquima axial, este carácter también fue mencionado por Martínez-Millán (2000) para estos dos géneros. Sin embargo, ningún otro tipo de inclusión (cristales prismáticos, almidón o depósitos oscuros) resultó tener valor filogenético.

El tipo de radio cambia de heterogéneo IIB a IIA en al menos 3 grupos, *Choerospondias-Tapirira*, *Mauria-Bouea-Faguetia* (grupo a; Fig. 16) y *Cotinus-Dobinea-Micronychia* (grupo b; Fig. 16) además de presentarse en *Pseudosmodingium*. El tipo de células que forman los radios también varía entre grupos, por ejemplo; en el caso de los radios uniseriados, el radio se forma de células cuadradas, erectas y procumbentes, pero en *Mauria-Bouea-Faguetia* (grupo a; Fig. 16), *Cotinus-Dobinea-Micronychia* (grupo b; Fig. 16), *Protorhus-Heeria-Ozoroa* (grupo g; Fig. 16) y *Sorindeia*, *Choerospondias*, *Lithraea* y *Pseudosmodingium*, las células procumbentes se pierden y el radio se forma únicamente de células cuadradas y erectas.

Los radios multiseriados contienen poca información por sí mismos, el único carácter que apoya un grupo es la altura del radio multiseriado que sostiene a *Pistacia-Schinopsis*, gracias a que se da una reducción de 301-400 $\mu$  a <300 $\mu$ . Las inclusiones dentro de las células de los radios parecen tener más información que la estructura del radio en sí; por ejemplo, la pérdida de depósitos oscuros en el radio une a *Rhus* y a *Toxicodendron*, aunque también se presenta en *Rhodospaera* y *Micronychia*. Los cristales prismáticos se encuentran en general en las células marginales y en las procumbentes, pero en el grupo *Malosma-Cotinus-Dobinea-Micronychia* (grupo b; Fig. 16) y en *Mauria* y *Ozoroa* se pierden por completo aunque posteriormente, en *Cotinus*, éstos vuelven a aparecer en las células marginales, mientras que en *Lithraea-Loxostylis* se pierden en las células procumbentes y solo se presentan en las marginales, esto ocurre también en *Choerospondias*, *Faguetia* y *Heeria*.

El número de caracteres de arquitectura foliar y de anatomía de la madera presentes en la matriz con relación al número de caracteres de cada tipo que son informativos o útiles para apoyar grupos indica en términos generales que la madera es más propensa a homoplasia que las hojas. Sin embargo, esto no significa que los caracteres de anatomía de la madera no contengan información filogenética. La exclusión de este tipo de caracteres de futuros análisis filogenéticos no está justificada ya que aún cuando el nivel de homoplasia es alto, algunos caracteres son útiles para soportar varios grupos incluso cuando algunos de estos caracteres son cuantitativos.

Los caracteres vegetativos raramente son utilizados para reconstruir la filogenia de un grupo cuando el análisis se basa en caracteres morfológicos. Sin embargo, el no utilizar este tipo de caracteres no está justificado en un tiempo donde el objetivo es utilizar toda la evidencia posible y donde el concepto biológico de especie ya no predomina en sistemática.

## BIOGEOGRAFÍA DE ANACARDIACEAE

- *Area ancestral de la familia*

A pesar de que la familia Anacardiaceae es hoy en día principalmente tropical, está bien representada en el registro fósil del Hemisferio Norte (Ramírez, 1996), incluso, el registro fósil más antiguo conocido hasta la fecha data del Maastrichtiano de Coahuila (Fm. Olmos; Wolfe com. pers., 1998). Esto es una evidencia de que la familia tiene una historia relativamente larga, de unos 65-78.3 m.a. al menos. Sin embargo, el registro fósil más antiguo de un grupo no es necesariamente indicativo del lugar donde dicho grupo se originó como antiguamente se proponía (Manchester & Tiffney, 2001). Tampoco lo es el considerar el área con mayor diversidad como el área de origen (Manchester & Tiffney, 2001), como también se practicaba antiguamente. En el caso particular de Anacardiaceae, el tomar alguno de los dos criterios como cierto, llevaría a concluir que la familia se originó en Norteamérica si se considera el registro fósil más antiguo, o en Gondwana si se considera el área con mayor diversidad (i.e. Raven & Axelrod, 1974).

Ya que ninguno de los dos criterios es confiable, es necesario aplicar otros métodos para estimar la distribución del ancestro de un grupo. Con este fin se aplicó el análisis de Áreas Ancestrales de Bremer (1992), que proporciona una metodología explícita para estimar el área ancestral tomando en consideración la historia del grupo (filogenia).

El análisis de áreas ancestrales llevado a cabo en este estudio señala a Malasia seguida de Indonesia como las áreas con mayor probabilidad de haber sido parte del área ancestral de la familia (Tabla 12 y Fig. 17). Estas áreas no coinciden ni con el registro fósil más antiguo conocido ni con las áreas con mayor diversidad de la familia. Es interesante notar que a pesar de que el área ancestral de la familia se estima en la región tropical de Asia, el primer grupo en divergir, el clado *Astronium-Myracrodruon* (grupo basal 1), es neotropical.

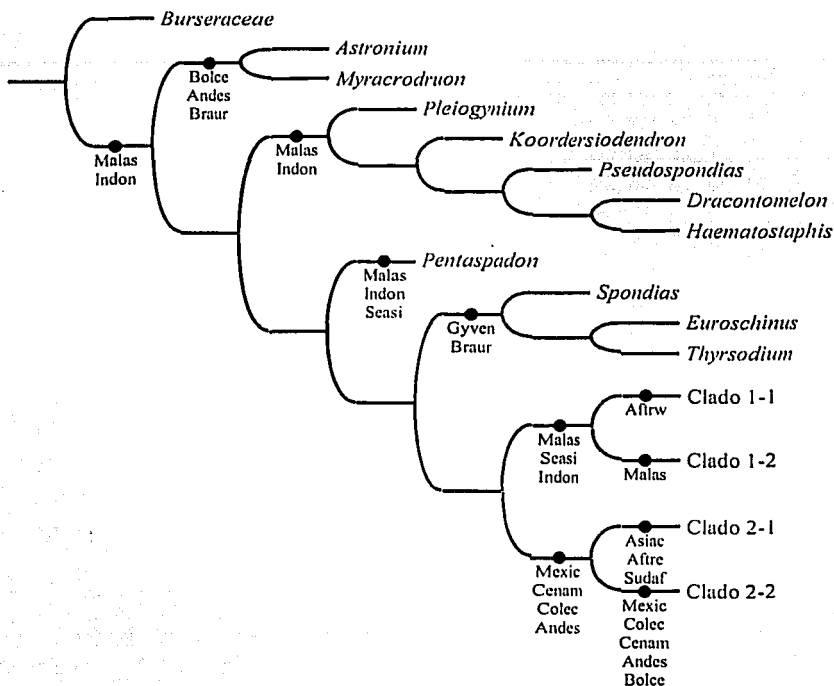


Fig. 17. Areas con mayor probabilidad (>0.750) de haber pertenecido al área ancestral de cada clado del árbol filogenético (Figs. 10 y 14) según el análisis de áreas ancestrales de Bremer.

- *Grupos basales*

Antiguamente se proponía que la familia Anacardiaceae tenía un origen gondwánico muy antiguo, tal vez en el Turoniano, hace unos 93.5-89 millones de años (Raven & Axelrod, 1974; Graham, 1995) y que se había extendido vía Sudamérica y/o Africa (Taylor, 1990). Un origen laurásico en el Cretácico tardío o anterior permite explicar la distribución de los fósiles y de los géneros actuales de una manera más sencilla.

En cuanto a las áreas ancestrales de los diferentes clados basales, se puede observar que dos de ellos (grupo basal 2 y 4) tienen sus áreas ancestrales en la misma área que el ancestro de la familia, principalmente Malasia e Indonesia (Fig. 17), mientras que los otros dos grupos basales

(grupo basal 1 y 3) la tienen en zonas neotropicales, principalmente Sudamérica (Fig. 17). Para explicar este patrón se pueden considerar varias opciones. Si se aceptase la idea de una dispersión Gondwánica, ésta tendría que ser una dispersión a larga distancia, atravesando el Atlántico Sur ya que, tomando en consideración que la edad sugerida para el origen de la familia es 90 m.a., y que la separación entre Sudamérica y Africa se dio hace 125-130 m.a. (Taylor, 1988; Burnham & Graham, 1999; Novacek, 1999), una migración o expansión a través de Gondwana es imposible. Para el momento en que la familia aparece por primera vez, ya no había continuidad entre las dos masas continentales (Fig. 18)

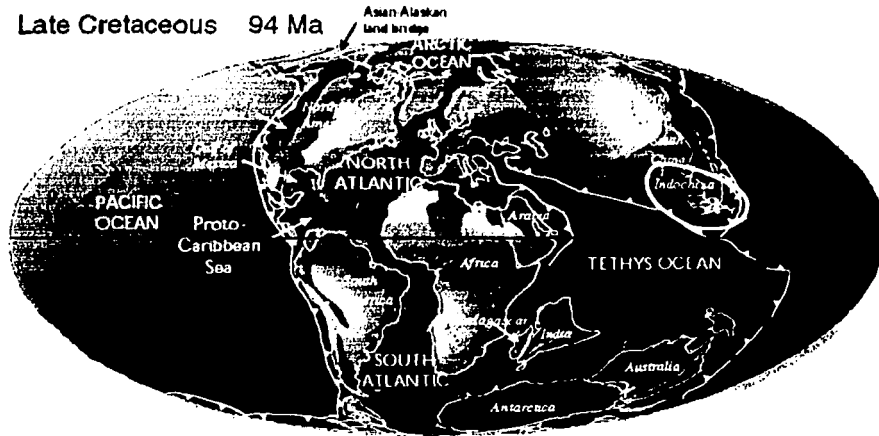


Fig. 18. Paleomapa que muestra la disposición de los continentes durante el Cretácico tardío, aproximadamente en el tiempo en que la Familia Anacardiaceae se originó. a. Area ancestral de la familia (Tomado de Scotese, 2001).

Para que los organismos originalmente habitantes de las zonas tropicales de Asia lleguen a Sudamérica, es necesario, encontrar explicación alternativa. Durante el Cretácico las condiciones climáticas eran más cálidas que en la actualidad; hace unos 100 m.a. se alcanzó un máximo de temperaturas (Novacek, 1999) que permitió la diversificación de una flora que combina elementos templados, subtropicales y tropicales; la llamada flora Boreotropical (Wolfe, 1975; Tiffney, 1985a,b). Los miembros basales de la familia pudieron distribuirse por el Hemisferio Norte durante el Cretácico tardío como un elemento tropical más de esta flora. La vía que utilizaron no es clara ya que aunque se acepta la existencia de los dos puentes de tierra en el Hemisferio Norte (Estrecho de Bering y el Puente de Tierra del Atlántico Norte), los tiempos en que estuvieron disponibles están aún en controversia. El Estrecho de Bering se establece por primera vez en el Cretácico (Briggs, 1987) y estuvo disponible para el paso de elementos megatermales probablemente en el Paleógeno temprano (Manchester, 1999; Tiffney & Manchester, 2001); aunque Graham (1993) opina que no estuvo disponible en el Paleoceno. Por otro lado, el Puente de Tierra del Atlántico Norte está bien establecido en el Terciario temprano (Tiffney & Manchester, 2001), pero en el Cretácico, se encontraba interrumpido por pequeños brazos de mar (Wendt, 1993); aún así, el paso de las plantas por este puente pudo aún haberse dado.



Independientemente de la ruta que hayan tomado, los miembros de Anacardiaceae podrían haber alcanzado Norteamérica para el Cretácico tardío. La presencia de la familia en este continente a finales del Cretácico está evidenciada por el registro fósil de una hoja asignada al género *Rhus* perteneciente al Maastrichtiano de la Formación Olmos en Coahuila, México (Wolfe, com. pers, 1998). Si esta hoja realmente pertenece al género *Rhus*, entonces, el arribo de la familia debió darse muy temprano ya que *Rhus* es un género relativamente derivado dentro de la familia (clado 2-2, Figs. 10 y 16).

El paso hacia Sudamérica tendría que haberse dado por medio de puentes de tierra discontinuos o "stepping stones". Wendt (1993) menciona que hay evidencia de intercambio entre Sudamérica y Norteamérica en el Cretácico, probablemente por el arco volcánico de las Protoantillas. Si varios miembros de la familia alcanzaron Sudamérica en el Cretácico, no hay ningún problema en explicar la presencia de varios grupos basales en ese continente sin necesidad de recurrir a una dispersión atravesando el Atlántico Sur que para ese momento (95-85 m.a.) tendría unos 800 km de ancho (Wendt, 1993; Burnham & Graham, 1999) y ninguna tierra emergida en el camino; además de que en dado caso, habría que explicar la presencia de la familia en Africa, la cual se encontraba aún mas aislada que Sudamérica. El registro fósil sudamericano indica la presencia de *Astronium*, un miembro del primer grupo basal durante el Eoceno inferior de Perú (Romero, 1986; Wendt, 1993).

- *Los dos grandes clados*

El análisis de áreas ancestrales aplicado al nodo ancestral de cada uno de los dos grandes clados de la familia muestra un patrón semejante al observado para el caso de los clados basales, las áreas preferidas como áreas ancestrales corresponden a lo que hoy son las partes tropicales de Asia y el Neotrópico. El ancestro del clado 1 (Fig. 17) permanece en Asia tropical, siendo las áreas con mayor probabilidad de pertenecer al área ancestral, Malasia, el Sureste de Asia e Indonesia. El área más probable para el ancestro del clado 1-1 continúa siendo la parte tropical de Asia, específicamente Malasia, sin embargo en el caso del clado 1-2, el área ancestral es Africa tropical del Oeste. Esto indica que la familia alcanzó Africa muy temprano en su evolución, sin embargo, este clado "africano" no está relacionado de ninguna manera con los grupos Sudamericanos como habría de esperarse en el caso de una relación gondwánica. Por el contrario, el grupo hermano de este clado es un grupo laurásico.

Africa se separó de Norteamérica en el Jurásico (González, 1998) y de Sudamérica en el Cretácico (Burnham & Graham, 1999; Novacek, 1999), de modo que para el momento en que la familia Anacardiaceae apareció, Africa ya se encontraba separada de estas dos masas continentales. Sin embargo, mantuvo algunas conexiones con Europa vía España y con Asia vía Arabia (Raven & Axelrod, 1974). Estas conexiones pudieron ser usadas por los miembros de la familia para expandir su área de distribución desde el Hemisferio Norte hasta Africa donde se diversificaría el clado 1-1.

En cuanto al clado 2, el análisis de áreas ancestrales apunta hacia el Neotrópico como el área ancestral más probable, más específicamente México, Centroamérica, Colombia-Ecuador y los Andes. El clado se forma de dos grupos, clado 2-1 y 2-2 (Fig. 17); este clado muestra un patrón similar al que se presenta en el clado 1; con uno de los grupos (clado 2-1) conservando

como área ancestral, la misma área estimada para el ancestro de todo el clado 2, mientras que el otro grupo tiene un área ancestral diferente. En este caso, el clado 2-2 conserva el área de distribución del ancestro, México, Colombia-Ecuador, Centroamérica, Andes y Bolivia-Centro de Sudamérica mientras que el clado 2-1 tiene su área ancestral en Asia continental, África tropical del Este y Sudáfrica.

Siguiendo la secuencia de áreas ancestrales de los diferentes clados (Fig. 17), la historia temprana de la familia se puede reconstruir tomando en consideración el escenario geológico del Cretácico que es cuando la familia aparece por primera vez. Con una distribución ancestral en las partes tropicales de Asia (Fig. 18), los miembros de la familia se expanden hacia otras regiones del Hemisferio Norte alcanzando Europa y Norteamérica utilizando alguno de los dos puentes de tierra, el Atlántico Norte o Bering (Fig. 19). De Norteamérica, algunos grupos pasan a Sudamérica presumiblemente por las Protoantillas (Fig. 19), una vez ahí, se diferencian dos de los grupos basales mientras que en el área original, Asia tropical también se lleva a cabo la diferenciación de otros grupos basales.

#### K/T Boundary 66 Ma



Fig. 19. Paleomapa que muestra la disposición de los continentes a finales del Cretácico, aproximadamente en el tiempo en que la Familia Anacardiaceae se diseminó por los diferentes continentes. Flecha amarilla-Puente de Tierra del Atlántico Norte. Flecha rosa-Estrecho de Bering. Flecha roja-Arco de las Protoantillas. Flecha azul-Estrecho de Gibraltar. Flecha verde-Arabia (Tomado de Scotese, 2001).

Además de los dos grupos basales que se diferencian en Asia tropical, un tercer grupo tiene su área ancestral ahí, el clado 1. Por otro lado, dos grupos basales se diferencian en Sudamérica, pero de aquellos miembros que permanecían tanto en el Sur de Norteamérica como en Sudamérica, se diferencia el clado 2. Ya que el clado 1 y el clado 2 son grupos hermanos, se debe suponer que el ancestro de ambos fue un taxón ampliamente distribuido que vivía prácticamente en todas estas regiones tropicales (Asia tropical, Norteamérica, probablemente Europa, y Sudamérica) y que tal vez, posteriormente se extinguió en Norteamérica y Europa.

Una vez que se tienen establecidos los dos cladogramas principales de la familia, el clado 1 y el clado 2, las historias que siguen son más o menos paralelas. En el caso del clado 2, es necesario que algunos de los miembros "regresen" al continente asiático y de ahí, miembros de ambos cladogramas podrían expandirse hacia África. Esto es, algún miembro de la familia, el ancestro del clado 2-1, tendría igualmente una distribución amplia incluyendo al menos Norteamérica y Asia. De ahí, se daría una expansión hacia el continente africano (Fig. 19); esta expansión, de manera semejante a lo que sucede entre Norteamérica y Sudamérica, se daría ya sea entre Europa y África del Oeste vía lo que hoy es el Estrecho de Gibraltar (clado 1) o entre Asia y África vía lo que hoy es la Península Arábiga (clado 2). Cada uno de los grupos de Anacardiaceae que llegó a África pudo hacerlo por diferente ruta ya que la distribución de ambos grupos no se traslapa, aunque también es posible que solo una de estas rutas haya sido utilizada y que una vez en este continente, los géneros se hayan ubicado en diferentes áreas geográficas. Al final, el ancestro del clado 1-1 se distribuiría en África tropical del Oeste mientras que el ancestro del clado 2-1 lo haría en África tropical del Este y Sudáfrica.

Así en ambas regiones de África se ubicarían dos grupos de Anacardiaceae, no relacionados entre sí. Los grupos hermanos de estos dos grupos se encontrarían en las dos áreas ocupadas por los grupos basales; Asia tropical y el Neotrópico. El análisis de áreas ancestrales indica que estas dos regiones del mundo, jugaron un papel importante en la diversificación de la familia. Esto podría explicar, el porqué en el cladograma resuelto de áreas, resultado del análisis de Parsimonia de Brooks (Fig. 12), éstas dos regiones del mundo están cercanamente relacionadas aunque cada región es cohesiva en cuanto a las diferentes áreas que la forman. Es decir, las dos regiones, son monofiléticas y están cercanamente relacionadas aunque no son grupos (regiones) hermanos.

- *Las relaciones del cladograma de áreas*

En el cladograma resuelto de áreas (Fig. 12), las áreas correspondientes al Centro de Sudamérica (Fig. 13-a), forman un grupo monofilético que se soporta por la presencia de tres géneros (*Myracrodruon*, *Lithraea* y *Schinopsis*); relacionado a éste, se encuentran las dos áreas correspondientes al norte de Sudamérica dando como resultado una región monofilética (Sudamérica) sustentada por la presencia de *Loxopterygium* y *Antrocaryon* (Figs. 12 y 13-c). La monofilia de Sudamérica en el cladograma indica que esta región está bien diferenciada en cuanto a la biota de Anacardiaceae que alberga, es decir, es un área con "identidad propia" y, a juzgar por el análisis de áreas ancestrales, esta identidad podría deberse a la antigüedad que tiene la familia en el continente. Raven & Axelrod (1974) mencionan que hay algunos reportes de Anacardiáceas en el Cretácico de Argentina, sin embargo, no hacen mención de más datos.

Por otro lado, México y Centroamérica forman un pequeño grupo monofilético (Figs. 12 y 13-b) que se sustenta por la presencia de *Amphipterygium* y *Metopium*. Estas dos áreas, aunque actualmente están conectadas con Sudamérica, y climáticamente permiten la existencia de una vegetación semejante a la encontrada en la parte norte de Sudamérica, tienen una historia geológica diferente y por mucho tiempo, no compartida con Sudamérica sino con Norteamérica. Centroamérica, de hecho, podría considerarse como un área compuesta. El territorio de Guatemala hasta la parte norte de Nicaragua, también conocido como Centroamérica nuclear, formaba parte de Laurasia; es un bloque que estaba unido a la costa Pacífica de México conocido

como bloque Chortis (Fig. 20). Durante el Cretácico tardío, este bloque se encontraba a la altura de Zihuatanejo, Jalisco (Schaaf et al., 1995) y por tanto, albergaba el mismo tipo de vegetación que el continente adyacente.

Además de la evidencia geológica, que indica la existencia de este bloque continental, hay evidencia biológica que puede ser observada aún en la actualidad. Varias especies de las selvas mexicanas tienen su límite de distribución en el norte de Nicaragua (Wendt, 1993); y por ejemplo Gómez (1982), trabajando con pteridofitas, propuso una división entre una flora Yucatán-Petén que iría de México al norte de Nicaragua central y otra flora Amazónica que va del sur de Nicaragua central hasta Sudamérica. Rzedowski (1991) en su trabajo sobre orígenes de la flora fanerogámica de México menciona que para efectos de apegarse a una división más natural, habría que ir más allá de las fronteras políticas del país; sus Megaméxico 2 y 3 se extienden así hasta el Norte de Nicaragua.

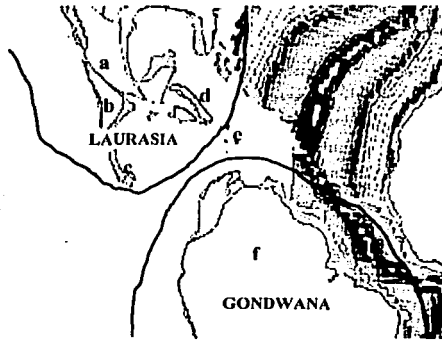


Fig. 20. Paleomapa que indica las relaciones entre las áreas que actualmente forman el Neotrópico durante el Cretácico-Terciario temprano. a. México. b. Bloque Chortis (Centroamérica nuclear, de Guatemala al norte de Nicaragua). c. Sur de Centroamérica (sur de Nicaragua, Costa Rica y Panamá). d. Antillas mayores (Cuba y la Española). e. Antillas menores. f. Sudamérica. (Tomado de Scotese, 2001)

El sur de Centroamérica por otro lado, tiene su origen en un arco volcánico que migró del Oeste al Este cuando la placa Farallón empujaba la placa del Caribe hacia el noreste llenando el espacio entre Norte y Sudamérica (Wendt, 1993; Scotese, 2002). Este mismo movimiento llevaría a las Antillas mayores a su actual posición desde el Pacífico (Wendt, 1993; Scotese, 2002). Centroamérica y México forman entonces una unidad diferente a Sudamérica pero aún así relacionada con ésta. Esta diferencia se debe a la historia de las diferentes áreas, mientras que Sudamérica es Gondwana, México-Centroamérica es Laurasia, pero a la vez, ambas son Neotrópico.

En el cladograma general de áreas, el siguiente grupo que se relaciona al clado del Neotrópico es Madagascar (Fig. 12). Un análisis de los "caracteres" (componentes o grupos monofiléticos del árbol filogenético) indica que no hay ningún género *per se* que sustente esta relación, sino que son más bien, internodos del cladograma, específicamente, dos grupos, uno de ellos incluye al género *Operculicarya* que se encuentra anidado en un clado que incluye géneros

neotropicales (internodos 76 y 77, Apéndice C) y el otro, es el clado que incluye a los géneros *Sclerocarya* y *Poupartia* (internodos 102, 104 y 105, Apéndice C) que también se encuentran relacionados a géneros neotropicales.

El siguiente clado que se relaciona al grupo es el que incluye las zonas tropicales de Asia; (Figs. 12 y 13-d); Malasia, Indonesia, Sureste de Asia e India-Sri Lanka, este grupo monofilético se sustenta por la presencia de *Holigarna*, *Mangifera*, *Pegia* y *Parishia*, sin embargo, a pesar de la proximidad actual, la región se forma de áreas con diferentes historias. India y Sri Lanka formaron parte de Gondwana y durante el rompimiento de Pangea, se separan completamente de Africa junto con Madagascar que en ese momento es parte del bloque continental (Scotese, 2002). Durante el Cretácico, el bloque continental de la India se separa de Madagascar y dicho bloque comienza su movimiento al noreste, movimiento que lo llevaría a chocar con Asia en el Eoceno (Scotese, 2002; Raven & Axelrod, 1974) formando en el Mioceno, la Cordillera del Himalaya.

Siendo la India un fragmento de Gondwana y el resto de las áreas, parte de Laurasia; se podría esperar cierto grado de conflicto entre las historias de los diferentes grupos, sin embargo, este conflicto no existe. La explicación más plausible es una expansión desde el Sureste de Asia hacia la India, cuando este bloque colisiona con Asia, al menos en el Eoceno. Al parecer, para el momento en que la India se separa de Africa, la familia aún no había alcanzado dicho bloque. Esto podría explicar la ausencia del patrón de distribución India-Africa que de otro modo podría esperarse si parte de la familia hubiese vivido en Gondwana durante el Cretácico superior temprano o medio.

En el cladograma resuelto de áreas (Fig. 12) se puede distinguir también un clado que incluye las zonas templadas del Hemisferio Norte (Fig. 13-2); el Este de Norteamérica, el Mediterráneo, Asia continental y el Suroeste de Asia. Este clado se basa en la presencia de *Pistacia* y los internodos por debajo de éste (internodos 69, 70 y 73, Apéndice C), sin embargo, el género también se encuentra en otras zonas. En general, estas zonas templadas del Hemisferio Norte carecen de géneros de Anacardiaceae distintivos. Sin embargo, cabe notar que *Cotinus* por ejemplo, se encuentra en las tres áreas que forman un clado, pero también se encuentra en el Oeste de Norteamérica y en México. Estas áreas aunque no forman parte del mismo grupo en el cladograma, se encuentran hoy conectadas al Este de Norteamérica. Una expansión desde el Este de Norteamérica hacia estas áreas cuando el mar epicontinental de Norteamérica se retrajo en el Cretácico-Paleoceno (Tiffney, 1985b; Briggs, 1987; Graham, 1993) explicaría la distribución actual. Esto indicaría que diferentes grupos dentro de la familia tienen historias diferentes que involucran las mismas áreas. El problema es metodológico; ya que una misma área no puede estar representada dos veces en el cladograma, solo es posible observar una de las historias a la vez. En el caso de *Toxicodendron* se observa una situación similar; donde las relaciones actuales de los continentes permiten la interpretación de su distribución como una expansión en tiempos más recientes, el cladograma falla en mostrar las áreas involucradas como un grupo monofilético. *Toxicodendron* vive actualmente en todas las regiones templadas del Hemisferio Norte, además del Neotrópico y el Sureste de Asia, todas estas áreas pudieron ser alcanzadas en diferentes periodos por medio de expansiones y no de dispersiones a larga distancia. Al parecer, al menos para esta parte de la familia, basado en el cladograma resuelto de áreas (Fig. 12), la expansión a través del Puente de Tierra del Atlántico Norte es más factible que por el Estrecho de Bering (Fig. 19).

Al observar el cladograma resuelto de áreas (Fig. 12) resulta evidente que la familia tiene un fuerte componente típico de una distribución anfipacífica (Fig. 13-1). Esta distribución se encuentra en varias familias de angiospermas y tradicionalmente se utilizaba la ruptura de Gondwana para explicarla, sin embargo, los análisis hechos con diferentes familias muestran que en la mayoría de los casos, el tiempo de origen de las familias es posterior a esta ruptura (Davis et al., 2002). Las migraciones a través de Laurasia en tiempos en que había conexiones mas o menos continuas y condiciones climáticas adecuadas para la existencia de una vegetación tropical en altas latitudes del Hemisferio Norte (Cretácico a Eoceno aproximadamente), con posterior extinción en algunas de éstas regiones debido al deterioro climático del Terciario tardío parece ser una explicación que está más de acuerdo con las filogenias, con el registro geológico y paleontológico de las angiospermas. Por ejemplo, un análisis con la familia Malpighiaceae (Davis et al., 2002) concluye que la familia es tuvo un origen sudamericano y de ahí llegó al Viejo Mundo a través de Laurasia, otras familias que muestran el mismo patrón en algunos de sus grupos son Melastomataceae (Renner et al., 2001) y Moraceae (Martínez-Millán & Cevallos-Ferriz, 2001; Martínez-Cabrera, 2002), mientras que Lauraceae (Chanderbali et al., 2001), Annonaceae (Doyle & Le Thomas, 1997) y el género *Bursera* (Rzedowski, 1991) lo harían en la dirección opuesta, del Viejo al Nuevo Mundo. Otras rutas que resultarían en patrones similares, por ejemplo con origen en alguna región tropical del Hemisferio Norte con posterior invasión a los continentes del Sur, se encuentran en algunos grupos de Leguminosae (Lavin & Luckow, 1993; Lavin et al., 2000) y dos secciones del género *Ficus* (Berg, 1983).

- *El clado mexicano*

Uno de los clados mas derivados dentro de la familia, involucra géneros de importancia para México. Este clado se forma de los géneros *Haplorhus*, *Comocladia*, *Pseudosmodingium*, *Bonetiella*, *Pistacia* y *Schinopsis* (Figs. 10 y 21). El Análisis de Areas Ancestrales de Bremer indica un origen mexicano para todo el clado y para uno de los dos clados hermanos que forman al grupo, para el otro grupo, el análisis indica una probabilidad igual para México y para los Andes. Este pequeño clado dentro de la familia consta de 6 géneros, de éstos, 2 son endémicos de México (*Pseudosmodingium* y *Bonetiella*), uno vive en México y las Antillas (*Comocladia*) pero en este estudio, las Antillas forman parte del área denominada México, de modo que para efectos de esta discusión, se considera endémico de México. *Haplorhus* es endémico de Perú, *Schinopsis* es típicamente sudamericano y el género restante, *Pistacia* está distribuido ampliamente.

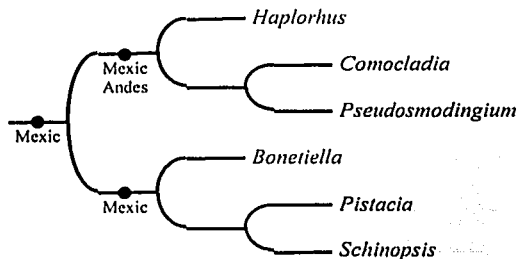


Fig. 21. Areas con mayor probabilidad (>0.750) de haber pertenecido al área ancestral de cada clado del grupo "mexicano" (Fig. 10) según el análisis de áreas ancestrales de Bremer.

Cuando se observa el registro fósil de la familia, se puede notar que 3 de los géneros (*Haplorhus*, *Comocladia* y *Pseudosmodingium*) que de hecho forman uno de los subgrupos se conocen como fósiles únicamente en México. Los tres géneros ocurren en los mismos sedimentos, en la Formación Coatzingo (antiguamente considerados como pertenecientes a la Formación Pie de Vaca) del Oligoceno inferior de Puebla, México (Ramírez & Cevallos-Ferriz, 2002). Esto no solo indica que el clado tiene una antigüedad que se remonta al menos al Oligoceno sino que los elementos endémicos no son producto de una historia reciente sino que han sido parte de la vegetación mexicana durante al menos 30 ma. Los dos géneros, *Comocladia* y *Pseudosmodingium*, parecen haberse originado en México y a excepción de la dispersión de *Comocladia* hacia las Antillas, no parecen haber ampliado su área de distribución a pesar de haber tenido 30 ma. para hacerlo.

*Haplorhus* en cambio, actualmente endémico de los Andes peruanos tiene un registro fósil en México. Esto amplía el área de distribución del género y da una edad mínima para el taxón de al menos el Oligoceno inferior. El hecho de encontrarse en el Oligoceno en México, indica que este taxón estuvo más ampliamente distribuido en el pasado pero se extinguió en la parte norte de su área original de distribución (Cevallos-Ferriz & Ramírez, 1998). La explicación más sencilla es que el taxón se origina en México y de aquí migra hacia Sudamérica (Fig. 23). Esta migración bien podría ser resultado de una expansión hacia el Sur cuando el istmo de Panamá se establece entre los dos continentes, hace al menos 3 ma. (Burnham & Graham, 1999) y presumiblemente la extinción se daría durante el deterioro climático del Terciario tardío.

Por otro lado, el segundo clado del grupo, también se originaría en México, el primero de los géneros permanecería en el territorio mientras que el segundo daría origen a dos géneros donde ambos ampliarían su área de distribución pero en formas diferentes. *Pistacia* se distribuiría principalmente en el Hemisferio Norte (Fig. 22) mientras que *Schinopsis* lo haría hacia Sudamérica (Fig. 23). Es importante notar que *Pistacia* se conoce como fósil solo en el Hemisferio Norte, incluyendo la Formación Coatzingo de Puebla, México (Ramírez & Cevallos-Ferriz, 2002). De *Schinopsis* no hay fósiles reportados.

Este clado destaca la importancia de México como área secundaria de diversificación de la familia, resalta el hecho de que la vegetación de México no solo se forma de elementos boreales que arriban de Norteamérica, elementos australes que arriban desde Sudamérica y elementos endémicos, como antiguamente se ha manejado (Raven & Axelrod, 1974; Rzedowski, 1991; Burnham & Graham, 1999; Graham, 1999), sino que México también contribuyó a la flora de otras regiones del mundo ya que ahí también se daba el origen de grupos que se expandirían a otras áreas. En cuanto a los endemismos, este clado muestra que no son de origen reciente sino que algunos elementos endémicos han sido endémicos por millones de años ya que la presencia de *Comocladia*, *Pseudosmodingium*, *Pistacia* y *Haplorhus* en los mismos sedimentos dan a este clado una edad mínima del Oligoceno. La importancia de México como centro de diversificación no solo se restringe a este pequeño grupo, el clado 2-2 tiene como probable área ancestral a México entre otras y este clado incluye poco más de la mitad de los géneros de la familia. Si esto ocurre con Anacardiaceae, es probable que ocurra también con muchas otras familias de plantas. La idea de que México solo actúa como refugio o reservorio de grupos de plantas que arriban desde otros lugares del mundo debe cambiar para incluir aquellos elementos que se originan *in situ* y no solo en tiempos recientes, sino que lo han hecho por millones de años.

Middle Eocene 50.2 Ma

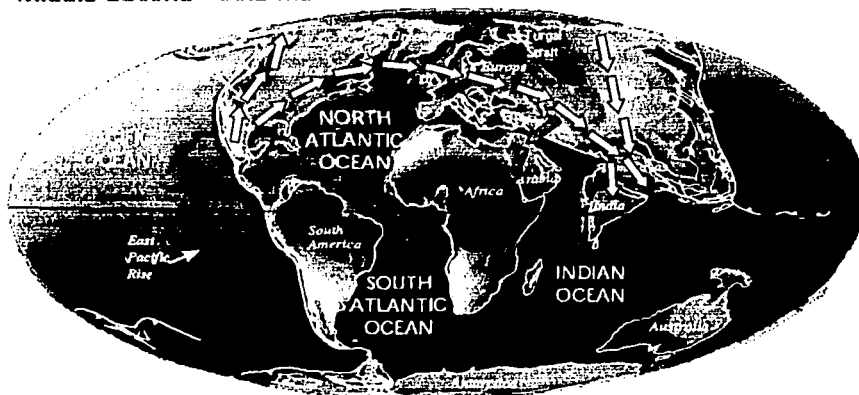


Fig. 22. Paleomapa que muestra la disposición de los continentes en el Terciario temprano, aproximadamente en el tiempo en que el género *Pistacia* debió diseminarse por los diferentes continentes a partir de su origen en México. Flecha rosa-Estrecho de Bering. Flecha verde-Arabia (Tomado de Scotese, 2001).

Middle Miocene 14 Ma

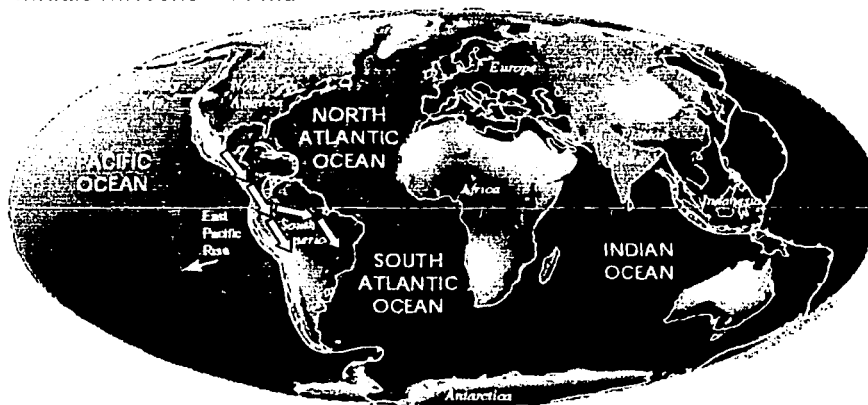


Fig. 23. Paleomapa que muestra la disposición de los continentes en el Terciario tardío, aproximadamente en el tiempo en que los géneros *Haplorhys* y *Schinopsis* debieron cruzar el Istmo de Panamá hacia Sudamérica a partir de su origen en México. (Tomado de Scotese, 2001).



## CONCLUSIÓN

El estudio de la biogeografía histórica de cualquier grupo debe siempre incluir toda la información que se conozca sobre ese grupo, especialmente el registro fósil, ya que a través de él se pueden descubrir patrones que los taxones actuales no revelan. Después de todo, el resultado del análisis biogeográfico depende de la información con que se alimenta, e información sesgada puede llevar a resultados sesgados.

En el caso de Anacardiaceae, se concluye a partir de este análisis biogeográfico, que la familia llegó a México procedente de otras áreas del Hemisferio Norte poco después de haberse originado, en algún punto del Cretácico. Una vez en las latitudes bajas de Norteamérica, la familia tuvo una diversificación muy importante y específicamente en México, durante el Terciario temprano, varios grupos surgieron. Algunos de estos grupos se expandirían hacia otras zonas tropicales del Hemisferio Norte, otros lo harían hacia Sudamérica y otros permanecerían como endémicos desde su inicial aparición.

## LITERATURA CITADA

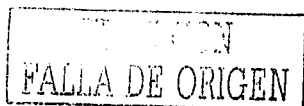
- Airy Shaw, H. K. (rev.). 1973. *J. C. Willis's A dictionary of the flowering plants and ferns*, 8<sup>th</sup> ed. Cambridge University Press: Cambridge.
- APG (Angiosperm Phylogeny Group). 1998. An ordinal classification of the families of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 85(4): 531-553.
- Archer, R. & Y. Reynolds. 2001. Plants of South Africa: *Loxostylis alata* A. Spreng. National Botanical Institute SA. <<http://www.plantzafrica.com/frames/plantsfram.htm>>. Mayo 22, 2002.
- Armstrong, W. P. 2001. Economic Plant Photographs #9: Durian, Papaya, Mango, Cashew, Hog Plum, Kaffir Plum & Burdekin Plum. Palomar College. <<http://waynesword.palomar.edu/ecoph9.htm>>. Septiembre 23, 2002.
- Berry, E. W. 1923. Miocene plants from Southeastern Mexico. *Proceedings of the United States National Museum*. 62(19): 1-27.
- Berg, C. C. 1983. Dispersal and distribution in the Urticales-an outline. In: Kubitzki, K. (ed.). *Dispersal and distribution. An international symposium*. Sonderb. Naturwiss. Ver. Vol. 7. Hamburg: Verlag Paul Parey. Pp 219-229.
- Bremer, K. 1992. Ancestral areas: a cladistic reinterpretation of the center of origin concept. *Systematic Biology*. 41(4): 436-445.
- Briggs, J. C. 1987. *Biogeography and plate tectonics*. Elsevier Science Publishing Company. New York.
- Brooks, D. R. & D. A. McLennan. 1991. *Phylogeny, ecology and behavior; a research program in comparative biology*. The University Chicago Press. Chicago.
- Brummitt, R. K. 1992. Vascular plants families and genera. The Royal Botanic Gardens, Kew. <<http://www.rbgekew.org.uk/cgi-bin/web.dbs/genlist.pl?ANACARDIACEAE>>. Enero 17, 2001.
- Burnham, R. J. & A. Graham. 1999. The history of Neotropical vegetation: new developments and status. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 86(2): 540-589.
- Cevallos-Ferriz, S. R. S. & E. A. González-Torres. 2003. Escenario geológico y fitodiversidad en México y Centroamérica. SEP & Instituto de Geografía, UNAM. México. (aceptado).
- Cevallos-Ferriz, S. R. S. & J. L. Ramírez G. 1998. Las plantas con flores en el registro fósil. *Ciencias*. 52: 46-57.
- Chanderbali, A. S., van der Werff, H. & S. S. Renner. 2001. Phylogeny and historical biogeography of Lauraceae: Evidence from the chloroplast and nuclear genomes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 88(1): 104-134.
- Cronquist, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press. New York.
- Cronquist, A. 1988. *The evolution and classification of flowering plants*, 2<sup>nd</sup> ed. New York Botanical Garden. New York.

- Cunningham, A. B. 1997. Review of ethnobotanical literature from eastern and southern Africa. People and Plants Online. The Royal Botanic Gardens, Kew. <<http://www.rbgekew.org.uk/peopleplants/regions/africa/aen1/review.htm>>. Septiembre 23, 2002.
- Davis, C. C., Bell, C. D., Mathews, S. & M. J. Donoghue. 2002. Laurasian migration explains Gondwanan disjunctions: Evidence from Malpighiaceae. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 99(10): 6833-6837.
- Dilcher, D. 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. *The Botanical Review*. 40(1): 1-157.
- Ding Hou. 1978. Anacardiaceae. In: van Steenis, C. G. G. J. (ed.), *Flora malesiana, ser. 1, vol. 8(3)*. Sijthoff & Noordhoff, Alphen aan den Rijn. Pp. 395-548.
- Doyle, J. A. & A. Le Thomas. 1997. Phylogeny and geographic history of Annonaceae. *Géographie Physique et Quaternaire*. 51: 353-361.
- Engelhoff, H. 1993. Phylogenetic biogeography of a Holarctic group: The Julidan millipeds. Cladistic subordinateness as an indicator of dispersal. *Journal of Biogeography*. 20(5): 525-536.
- Engelhoff, H. 1995. Historical biogeography of the Holarctic: area relationships, ancestral areas and dispersal of non-marine animals. *Cladistics*. 11(3): 223-263.
- Engler, A. 1883. Anacardiaceae. In: DeCandolle, A. et C. (ed.). *Monographiae Phanerogamarum*, 4. G. Masson, Paris. Pp. 170-500.
- Engler, A. 1896. Anacardiaceae. In: Engler, A. & K. Prantl (eds.). *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, III (5). Leipzig: Engelmann. Pp. 138-178.
- Farris, J. S. 1988. *Hennig86 version 1.5*. Programa distribuido por el autor. Port Jefferson Station, N. Y.
- Gadek, P. A., Fernando, E. S., Quinn, C. J., Hoot, S. B., Terrazas, T., Sheahan, M. C. & M. W. Chase. 1996. Sapindales: Molecular delimitation and infraordinal groups. *American Journal of Botany*. 83(6): 802-811.
- Goloboff, P. A. 1993. *NONA version 2.0*. Programa distribuido por el autor. Tucumán, Argentina.
- Gómez P., L. D. 1982. The origin of the pteridophyte flora of Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 69(2): 548-556.
- González M., F. 1998. La vegetación de México y su historia. *Ciencias*. 52: 58-65.
- Graham, A. 1993. History of the vegetation: Cretaceous (Maastrichtian)-Tertiary. In: Flora of North America Editorial Comitee. *Flora of North America vol. 1 Introduction*. Oxford University Press. New York. Pp 57-70.
- Graham, A. 1994. Neotropical Eocene costal floras and  $^{18}\text{O}$  /  $^{16}\text{O}$  estimated warmer vs. cooler equatorial waters. *American Journal of Botany*. 81(3): 301-306.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

- Graham, A. 1995. Development of affinities between Mexican/Central American and northern South American lowland and lower montane vegetation during the Tertiary. In: Churchill, S. P., Balslev, H., Forero, E. y J. L. Luteyn. (eds.). *Biodiversity and conservation of neotropical montane forests*. New York Botanical Garden. New York. Pp. 11-22.
- Graham, A. 1998. Factores históricos de la diversidad biológica de México. In: Lot, A., Ramamoorthy, P., Fa, J. & R. Bye (eds.). *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM, Mexico. Pp. 581-664.
- Graham, A. 1999. The Tertiary history of the northern temperate element in the northern Latin American biota. *American Journal of Botany*. 86(1): 32-38.
- Heimsch, C. Jr. 1942. Comparative anatomy of the secondary xylem in the Gruinales and Terebinthales. *Lilloa*. 8: 82-198.
- Hedges, S. B. 1996. Historical biogeography of west indian vertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 27: 163-196.
- Hickey, L. J. 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany*. 60(1): 17-33.
- Hickey, L. J. 1979. A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. In: Metcalfe, C. R. & L. Chalk. *Anatomy of the Dicotyledons 2<sup>nd</sup> ed. Vol. 1. Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject*. Clarendon Press. Oxford. Pp. 25-39.
- Hovenkamp, P. 1997. Vicariance events, not areas, should be used in biogeographical analysis. *Cladistics*. 13(1-2): 67-79.
- Judd, W. S., Campbell, C. S., Kellogg, E. A. & P. F. Stevens. 1999. *Plant Systematics, A phylogenetic approach*. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts.
- Judd, W. S., Campbell, C. S., Kellogg, E. A., Stevens, P. F. & M. J. Donoghue. 2002. *Plant Systematics, A phylogenetic approach 2<sup>nd</sup> ed*. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts.
- Kryn, J. M. 1952. *The anatomy of the wood of the Anacardiaceae and its bearing on the phylogeny and relationships of the family*. PhD diss. University of Michigan. Ann. Arbor.
- Lavin, M. & M. Luckow. 1993. Origins and relationships of tropical North America in the context of the boreotropics hypothesis. *American Journal of Botany*. 80(1): 1-14.
- Lavin, M., Thulin, M., Labat, J. N. & R. T. Pennington. 2000. Africa: the odd man out: molecular biogeography of dalbergioid legumes (Fabaceae) suggests otherwise. *Systematic Botany*. 25(3): 449-467.
- Lipscomb, D. 1994. *Cladistic analysis using Hennig86*. Department of Biological Sciences. George Washington University. Washington, D.C.
- Leaf Architecture Working Group. 1999. *Manual of Leaf Architecture – morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms*. Smithsonian Institution. Washington, D. C.

- Maiden, J. H. 1904. *The forest flora of New South Wales. Vol. 1. Part VIII.* Forest Department of New South Wales. Sydney.
- Manchester, S. R. 1977. Wood of *Tapirira* (Anacardiaceae) from the Paleogene Clarno Formation of Oregon. *Review of Palaeobotany and Palynology.* 23: 119-127.
- Manchester, S. R. 1999. Biogeographical relationships of North American Tertiary Floras. *Annals of the Missouri Botanical Garden.* 86(2): 472-522.
- Manchester, S. R. & B. H. Tiffney. 2001. Integration of paleobotanical and neobotanical data in the assessment of phytogeographic history of Holarctic angiosperm clades. *International Journal of Plant Sciences.* 162(6 suppl): S19-S27.
- Martínez-Cabrera, H. I. 2002. *Maderas de la Formación El Cien (Oligoceno-Mioceno) Baja California Sur, México. Determinación Taxonómica (Anacardiaceae y Moraceae) y biogeografía histórica de Moraceae.* Tesis de licenciatura. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Martínez-Hernández, E & E. Ramírez-Arriaga. 1999. Palinoestratigrafía de la región de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México - implicaciones cronoestratigráficas. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas.* 16(2): 187-207.
- Martínez Millán, M., 2000. *Biogeografía histórica (Terciario y Cuaternario) de Anacardiaceae con base en caracteres anatómicos de la madera.* Tesis de licenciatura. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Martínez-Millán, M. & S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2001. Biogeography of Cornaceae, comparison with Anacardiaceae and Moraceae. NAPC2001. Berkeley, California, USA <<http://www.ucmp.berkeley.edu/napc/abs16.html#MartinezM>>. Septiembre 3, 2002.
- McKeown, J., Leon de la Luz, J. L. & J. H. Jones. 1991. Fossil wood from the Miocene Comondú Formation of Baja California Sur. *PaleoBios.* 13(50): 7 (supplement).
- Miller, A. J., Young, D. A. & J. Wen. 2001. Phylogeny and biogeography of *Rhus* (Anacardiaceae) based on ITS sequence data. *International Journal of Plant Sciences.* 162(6): 1401-1407.
- Miranda, F. 1963. Two fossil plants from the amber of Simojovel, Chiapas, Mexico. *Journal of Paleontology.* 36(3): 611-614.
- Morán Z., D. 1994. *Geology of the Mexican Republic, AAPG Studies in Geology #39.* The American Association of Petroleum Geologists. Tulsa, OK.
- Morrone, J. J. 2001. *Sistemática, Biogeografía y Evolución, los patrones de la biodiversidad en el tiempo-espacio.* Las prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Nixon, K. C. 2000. *Winclada (BETA) ver. 0.9.99.unam21.* Publicado por el autor, Ithaca, NY.
- Novacek, M. J. 1999. 100 Million years of land vertebrate evolution: The Cretaceous-Early Tertiary transition. *Annals of the Missouri Botanical Garden.* 86(2): 230-258.



- Pantoja-Alor, J. 1990 (1992). Geología y paleoambientes de la Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla. *Revista del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México*. 9(2): 156-169.
- Payne, W. W. 1969. A quick method for clearing leaves. *Ward's Bulletin*. 8: 4-5.
- Pell, K. S. & L. Urbatsch. 2000. Evaluation of evolutionary relationships in Anacardiaceae using *matK* sequence data. *American Journal of Botany*. 87(6): 149 (supplement).
- Pell, K. S. & L. Urbatsch. 2001. Tribal relationships and character evolution in the cashew family (Anacardiaceae): inferences from three regions in the chloroplast genome. *Botany 2001 Abstracts*. Published by Botanical Society of America.
- Petitjean, A. & J. Samyn. 1999. Flore et plantes médicinales de l'Océan Indien: *Operculicarya decaryi*. l'IMRA (Institut Malgache de Recherches Appliquées). <<http://hala.refer.mg/imra/plantu/ope.html>>. Mayo 22, 2002.
- Ramírez G., J. L. 1996. *Análisis foliar de plantas del Terciario, Tepexi de Rodríguez, Puebla: Pseudosmodingium (Anacardiaceae)*. Tesis de Licenciatura. FES Zaragoza, UNAM. México.
- Ramírez G., J. L. 1999. *Análisis foliar de Anacardiaceae, Berberidaceae y Salicaceae en Los Ahuehuetes (Oligoceno), Tepexi de Rodríguez, Puebla*. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Ramírez, J. L. & S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2002. A diverse assemblage of Anacardiaceae from Oligocene sediments, Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. *American Journal of Botany*. 89(3): 535-545.
- Ramírez, J. L., Cevallos-Ferriz, S. R. S. & A. Silva-Pineda. 2000. Reconstruction of leaves of two new species of *Pseudosmodingium* (Anacardiaceae) from Oligocene strata of Puebla, Mexico. *International Journal of Plant Sciences*. 161(3): 509-519.
- Randrianasolo, A. & J. S. Miller. 1998. A revision of *Camposperma* (Anacardiaceae) in Madagascar. *Adansonia sér.* 3. 20(2): 285-293.
- Raven, P. H. & D. I. Axelrod. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 61(3): 539-673.
- Renner, S. S. & R. E. Ricklefs. 1995. Dioecy and its correlates in the flowering plants. *American Journal of Botany*. 82(5): 596-606.
- Renner, S. S., Clausing, G. & K. Meyer. 2001. Historical biogeography of Melastomataceae: The roles of Tertiary migration and long distance dispersal. *American Journal of Botany*. 88(7): 1290-1300.
- Reveal, J. L. 1998. Indices Nominum Supragenericum Plantarum Project. University of Maryland. <<http://www.inform.umd.edu/PBIO/crofamsyn/Anacardiaceae.html>> o <<http://www.life.umd.edu/emeritus/reveal/PBIO/crofamsyn/Anacardiaceae.html>>. Mayo 20, 2002.
- Robertson, H. G. 2000. Biodiversity Explorer: Anacardiaceae (Mango, Pepper Tree, Pistachio, Cashew family). South African Museum, part of Iziko Museums of Cape Town. <<http://www.plantzafrica.com/frames/plantsfram.htm>>. Mayo 20, 2002.

- Romero, E. J. 1986. Paleogene phytogeography and climatology of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 73(2): 449-461.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana*. 14(3): 3-21.
- Rzedowski, J. & G. Calderón de Rzedowski. 1999. Hallazgo de plantas mexicanas del género *Cotinus* (Anacardiaceae) con características de reliquias del Terciario. *Acta Botánica Mexicana*. 47(jul): 23-30.
- Savolainen, V., Chase, M. W., Hoot, S. B., Morton, M. C., Soltis, D. E., Bayer, C., Fay, M. F., De Bruijn, A. Y., Sullivan, S. & Y. Qiu. 2000. Phylogenetics of flowering plants based on combined analysis of plastid *atpB* and *rbcL* gene sequences. *Systematic Biology*. 49(2): 306-362.
- Schaaf, P., Morán-Zenteno, D., Hernández-Bernal, M. S., Solís-Pichardo, G., Tolson, G. & H. Kohler. 1995. Paleogene continental margin truncation in southwestern Mexico: Geochronological evidence. *Tectonics*. 14(6): 339-350.
- Scotese, C. R. 2001. *Atlas of Earth History, Vol. 1, Paleogeography*. PALEOMAP Project. Arlington, Texas.
- Scotese, C. R. 2002. Paleomap website. <<http://www.scotese.com>>. PALEOMAP Project. Arlington, Texas. Mayo 15, 2002.
- Silva-Romo, G. 1998. Evolución tectonosedimentaria de la Cuenca Cenozoica Izúcar de Matamoros-Tepexi de Rodríguez. *Coloquio: La Investigación en la Facultad de Ingeniería, UNAM*. México.
- Soltis, D. E., Soltis, P. E., Chase, M. W., Mort, M. E., Albach, D. C., Zanis, M., Savolainen, V., Hahn, W. H., Hoot, S. B., Fay, M. F., Axtell, M., Swensen, S. M., Prince, L. M., Kress, W. J., Nixon, K. C. & J. S. Farris. 2000. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, *rbcL*, and *atpB* sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 133(4): 381-461.
- Swofford, D. L. 1993. *PAUP Phylogenetic analysis using parsimony, version 3.1.1*. Illinois Natural History Survey. Champaign, IL.
- Taylor, D. W. 1988. Paleobiogeographic relationships of the Paleogene flora from the Southeastern USA: implications for West Gondwanaland affinities. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*. 66: 265-275.
- Taylor, D. W. 1990. Paleobiogeographic relationships of angiosperms from the Cretaceous and Early Tertiary of the North American area. *The Botanical Review*. 56(4): 279-417.
- Terrazas S., T. 1994. *Wood anatomy of the Anacardiaceae: ecological and phylogenetic interpretation*. PhD diss. Department of Biology, University of North Carolina. Chapel Hill, NC.
- Terrazas, T. 1999. Anatomía de la madera de Anacardiaceae con énfasis en los géneros americanos. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 64: 103-109.
- Terrazas, T. & M. W. Chase. 1996. A phylogenetic analysis of Anacardiaceae based on morphology, anatomy and *rbcL* sequence data. *American Journal of Botany*. 83(6): 197-198 (supplement).

- Tiffney, B. H. 1985a. Perspectives on the origin of the floristic similarity between eastern Asia and eastern North America. *Journal of the Arnold Arboretum*. 66(jan): 73-94.
- Tiffney, B. H. 1985b. The Eocene North Atlantic land bridge; its importance in Tertiary and modern phytogeography of the northern hemisphere. *Journal of the Arnold Arboretum*. 66(apr): 243-273.
- Thorne, R. F. 1992. Classification and Geography of Flowering Plants. *The Botanical Review*. 58(3): 225-348.
- Wannan, B. S. & C. J. Quinn. 1990. Pericarp structure and generic affinities in the Anacardiaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 102: 225-252.
- Wannan, B. S. & C. J. Quinn. 1991. Floral structure and evolution in the Anacardiaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 107: 349-385.
- Wendt, T. 1993. Composition, floristic affinities and origins of the canopy tree flora of the Mexican Atlantic slope rain forests. In: Ramamoorthy, T. P., Bye, R., Lot, A. y Fa, J. (eds.). *Biological diversity of Mexico, origins and distribution*. Oxford University Press. New York. Pp 595-680.
- Wiemann, M. C., Wheeler, E. A., Manchester, S. R. and K. M. Portier. 1998. Dicotyledonous wood anatomical characters as predictors of climate. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*. 139: 83-100.
- Wilkinson, H. P. 1979. The plant surface (mainly leaf). Part IV Domatia. In: Metcalfe, C. R. & L. Chalk. *Anatomy of the Dicotyledons 2<sup>nd</sup> ed. Vol. 1. Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject*. Clarendon Press. Oxford. Pp. 132-140.
- Wolfe, J. A. 1975. Some aspects of plant geography of the Northern Hemisphere during the late Cretaceous and Tertiary. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 62(2): 264-279.
- Young, D. A. 1976. Flavonoid chemistry and the phylogenetic relationships of the Julianiaceae. *Systematic Botany*. 1(2): 149-162.



Matriz de datos utilizada en los análisis filogenéticos. <sup>1</sup>Grupo externo del primer análisis (5 géneros de Burseraceae). <sup>2</sup>Grupo externo del segundo y tercer análisis. Ver Tablas 8 y 9.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
Bursera <sup>1</sup>	0	1	1	0	2	1	024	1	5	5	6	0	0	0	3	0	036	0	345	01	3	1	2	0	0	1	234
Canarium <sup>1</sup>	0	1	1	0	3	0	4	1	5	6	1	0	2	0	0	0	1	0	5	4	1	0	2	4	0	3	4
Conmiphora <sup>1</sup>	0	12	?	?	2	3	4	1	5	5	1	0	0	0	3	0	1	0	3	1	0	1	2	0	0	1	0
Protium <sup>1</sup>	0	1	1	0	3	1	4	1	6	6	18	0	2	0	03	0	01	0	45	4	1	1	2	0	0	3	4
Santiria <sup>1</sup>	0	1	1	0	2	3	3	2	4	4	1	0	2	0	0	0	0	0	4	2	1	2	1	0	2	4	4
Burseraceae <sup>2</sup>	0	1	1	0	2	13	4	1	5	5	1	0	2	0	03	0	01	0	45	4	1	1	2	0	0	3	4
Actinocheita	0	1	0	0	2	1	0	2	4	4	5	1	0	0	1	0	6	0	3	0	1	1	6	0	0	1	03
Amphipterygium	3	1	1	0	2	1	3	3	4	1	1	1	0	0	2	0	6	0	4	4	3	1	2	2	0	4	4
Anacardium	3	0	-	-	4	0	0	1	6	7	01	0	1	0	0	0	24	0	45	0	1	1	126	0	0	013	4
Antrocaryon	3	2	1	0	2	01	2	?	?	?	1	0	2	0	0	0	7	?	?	1	0	2	6	0	0	4	3
Astronium	0	1	0	0	2	1	24	1	5	4	13578	0	2	0	23	0	4	0	4	14	1	2	2	0	0	14	34
Blepharocarya	1	12	?	?	2	2	3	1	5	7	1	?	3	0	0	0	3	0	4	4	1	0	1	0	0	3	4
Bonetiella	3	0	-	-	1	3	0	4	1	2	4	0	1	1	0	0	3	0	3	1	3	1	4	0	0	4	3
Bouea	1	0	-	-	3	0	1	2	4	3	6	0	2	0	0	0	3	0	5	4	0	0	2	0	0	3	3
Buchanania	0	0	-	-	3	023	0	1	4	6	4	0	2	0	0	0	24	0	5	4	1	0	1	0	02	12	3
Camposperma	3	0	-	-	3	02	01	2	3	5	4	0	3	0	0	0	2	0	4	24	1	01	12	0	0	23	4
Cardenasiodendron	?	?	?	?	2	1	1	2	4	1	1	0	0	0	2	0	6	02	23	1	1	2	2	24	0	1	4
Choerospondias	0	1	1	0	2	1	0	1	5	2	3	0	2	0	0	0	2	0	5	1	0	2	2	4	0	1	4
Comocladia	03	1	1	0	3	3	034	1	7	7	5	0	2	0	1	0	6	0	4	4	1	12	4	0	0	2	3
Cotinus	0	0	-	-	2	0	3	0	7	8	1	0	1	0	0	0	3	1	5	4	1	0	1	0	0	1	4
Cyrtocarpa	3	1	1	1	2	1	4	1	5	4	1	1	0	1	0	0	2	0	3	0	0	2	1	0	0	1	4
Dracontomelon	3	1	1	0	23	13	1	2	5	4	1	0	2	0	0	0	27	0	46	2	01	01	25	0	0	14	34
Euroschinus	3	2	0	0	3	0	2	1	6	6	1	0	2	0	0	0	3	0	4	4	2	2	4	0	0	4	4
Gluta	3	0	-	-	3	0	4	1	4	6	4	0	1	0	0	0	2	0	3	4	1	2	3	0	0	1	3
Haplorhus	?	0	-	-	3	3	0	6	0	0	4	0	0	0	0	0	3	0	3	1	0	1	4	0	0	4	3
Harpephyllum	0	1	1	1	2	1	1	2	4	1	3	1	0	0	0	0	7	0	3	1	1	0	2	0	0	1	3
Koordersiodendron	3	1	0	0	3	1	4	2	5	4	1	0	2	0	0	0	2	0	5	1	0	1	3	1	0	1	3
Lansea	3	1	1	0	3	1	2	1	6	6	7	0	2	0	0	0	1	0	6	0	1	1	2	0	0	1	4
Laurophyllum	0	0	-	-	2	3	0	1	4	6	0	0	1	0	2	0	6	0	5	0	1	1	5	0	0	4	4
Lithraea	0	13	1	1	2	01	01	2	4	5	09	01	01	0	04	0	38	0	234	0	012	012	4	1	2	4	3
Loxopterygium	0	1	1	0	2	1	23	1	6	6	17	0	23	0	02	0	36	01	36	01	01	12	034	0	0	14	34
Loxostylis	0	1	1	1	2	0	4	4	2	1	6	1	2	1	0	0	4	0	3	0	3	0	4	1	2	1	3
Malosma	0	0	-	-	2	0	0	1	5	3	1	0	2	0	0	0	3	0	6	4	1	1	3	0	2	4	4

Matriz de datos utilizada en los análisis filogenéticos. Continuación.

	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55
Bursera	0	2	3	7	6	1	1	1	0	256	1	01	01	0	0	36	1	0	0	0	-	-	0	0	1	1	0	0
Canarium	1	4	3	8	6	1	3	-	-	-	-	-	-	-	-	1	4	0	2	0	1	0	0	1	0	0	0	
Commiphora	0	2	3	7	4	1	1	1	0	4	1	01	01	0	0	7	0	0	1	0	-	-	0	0	0	3	0	0
Protium	1	4	012	7	56	2	3	0	0	2	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	3	0	0	0
Santiria	0	3	123	5	4	0	2	-	-	-	-	-	-	-	-	1	4	0	2	1	1	0	0	3	0	0	0	
Burseraceae	0	24	3	7	6	1	13	1	0	2	1	01	01	0	0	1367	1	0	0	02	1	1	0	0	13	0	0	0
Actinocheita	1	2	123	6	4	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0	3	1	0	0	3	01	01	0	0	0	3	2	0
Amphipterygium	1	3	3	6	5	1	2	1	0	3	0	01	013	0	1	3	0	4	0	2	1	1	0	1	1	3	0	0
Anacardium	1	3	3	6	4	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	2	0	0	012	1	01	0	0	0	0	0	0	
Antrocaryon	0	2	3	5	3	0	2	-	-	-	-	-	-	-	-	0	2	0	1	1	1	0	0	0	0	2	2	0
Astronium	0	2	3	6	34	1	2	0	0	3	01	012	014	0	0	8	0	0	0	02	1	01	0	0	01	0	0	0
Blepharocarya	0	3	012	5	4	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	0	1	0	2	1	1	0	0	1	0	2	0	
Bonetiella	-	2	2	4	3	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	4	1	1	1	1	0	1	0	3	1	0	
Bouea	0	2	3	6	4	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0	0	0	-	-	0	0	3	0	1	0	
Buchanania	0	23	3	67	5	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0	0	1	01	1	0	0	1	3	0	0	
Camposperma	0	2	123	6	45	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	12	0	0	23	1	1	0	0	1	3	0	0	
Cardenasiodendron	0	3	0123	5	4	1	2	0	0	3	0	3	03	0	4	45	0	4	0	2	1	1	0	1	01	01	0	0
Choerospondias	0	3	0123	6	4	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	1	12	01	1	1	0	0	2	0	
Comocladia	0	1	3	5	34	0	12	0	0	1	0	012	012	1	024	3	1	0	0	23	01	1	0	0	0	3	2	0
Cotinus	1	3	0123	6	5	1	3	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	2	-	-	0	1	0	0	0	0	
Cyrocarpa	0	3	01	5	4	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0	0	3	1	1	0	1	0	0	0	0	
Dracontomelon	01	3	3	6	5	12	2	-	-	-	-	-	-	-	-	1	05	0	1	1	01	01	0	1	02	0	0	
Euroschinus	0	3	3	6	4	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	2	1	1	1	1	0	2	0	0	
Gluta	0	3	3	5	4	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	0	0	-	-	0	0	0	0	0	0	
Haplorhus	0	1	3	5	3	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	1	0	-	-	0	0	0	0	0	0	
Harpephyllum	0	2	0123	5	4	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0	0	0	-	-	0	0	0	3	0	0	
Koordersiodendron	0	2	3	7	5	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	4	0	1	0	1	0	1	1	2	0	0	
Lancea	0	3	3	6	4	0	2	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	2	1	12	0	0	0	0	0	0	
Laurophyllum	0	3	0123	5	4	1	3	1	0	4	0	1	12	0	0	6	1	1	0	2	1	1	0	0	0	1	0	0
Lithraea	0	123	3	46	34	02	12	-	-	-	-	-	-	-	-	2	14	0	013	1	1	0	0	1	03	01	0	
Loxopterygium	01	23	3	6	4	01	2	0	0	2	0	03	03	0	3	4	1	0	0	03	1	1	0	01	01	01	2	0
Loxostylis	0	1	012	5	3	0	1	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1	0	0	-	-	0	0	1	0	0	0	0
Malosma	1	3	012	7	5	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	2	4	0	0	-	-	0	0	1	1	0	0	

Matriz de datos utilizada en los análisis filogenéticos. Continuación.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
Mangifera	23	0	-	-	34	23	0	1	4	6	0	0	12	0	0	0	34	0	37	0	03	12	12	0	02	1	4
Mauria	0	01	1	0	3	0	0	1	5	6	0148	0	3	0	0	0	3	0	5	1	0123	012	2	0	0	3	4
Melanochyla	3	0	-	-	2	0	0	1	7	7	5	0	1	0	0	0	1	0	8	0	2	2	2	4	0	1	4
Metopium	0	1	1	0	23	01	23	1	7	7	34	0	6	0	0	0	4	0	6	12	1	01	2	1	0	14	34
Mosquitoxylum	0	2	1	0	2	2	4	1	4	6	0	0	2	0	0	0	3	2	3	1	0	1	6	0	0	0	3
Myracrodruon	0	1	1	0	2	1	3	1	6	5	8	0	4	1	3	0	3	0	3	4	1	2	2	0	0	4	4
Nothopegia	0	0	-	-	2	0	0	5	2	4	0	0	2	0	0	0	2	0	5	4	1	1	2	4	0	1	4
Ochoterenaeca	0	1	1	0	2	3	2	2	5	5	8	1	2	0	0	0	1	0	7	1	1	1	2	4	0	0	2
Operculicarya	1	1	1	0	1	0	1	1	6	8	0	1	5	0	0	0	5	0	7	1	0	0	3	1	2	4	4
Ozoroa	0	0	-	-	2	3	0	2	4	4	1	0	1	1	0	0	8	0	35	0	0	12	26	02	0	14	34
Pachycornus	2	1	1	0	0	3	0	3	0	7	8	1	1	1	0	0	4	0	3	3	3	0	6	1	0	4	3
Parishia	3	1	0	0	3	1	1	1	7	6	7	0	0	0	0	0	3	1	4	2	1	1	2	2	0	3	4
Pegia	03	1	1	0	23	01	04	1	6	5	15	0	2	0	02	0	2	0	46	01	01	01	23	14	0	1	34
Pentaspadon	3	1	1	0	3	1	1	1	5	5	3	0	2	0	0	0	1	0	5	0	0	2	2	3	0	1	4
Pistacia	3	1	0	0	1	0	1	1	5	6	368	0	023	1	0	0	3	0	345	0	1	1	456	0	0	024	3
Pleiogynium	3	1	1	0	2	1	2	1	5	5	6	0	0	0	0	0	3	0	4	4	1	1	2	0	0	4	4
Poupartia	0	1	0	0	3	0	1	1	5	5	68	0	2	0	0	0	8	0	34	0	01	01	23	1	02	4	3
Protorhus	?	?	?	?	2	3	0	3	2	4	0	0	3	0	0	0	8	0	3	0	0	2	2	0	0	3	4
Pseudosmodingium	012	1	1	01	2	012	012	2	5	7	4	1	045	0	023	0	3	0	5	013	0	1	4	0	0	134	3
Pseudospondias	0	2	0	0	4	3	2	2	4	6	6	0	6	0	0	0	2	0	4	4	0	0	2	3	0	1	4
Rhodospaera	0	1	1	0	2	3	2	1	5	6	4	0	2	0	0	0	3	0	6	3	0	1	1	0	0	1	4
Rhus	0	1	1	0	2	01	4	1	6	6	16	0	02	01	0	0	3	0	34	1	01	1	6	0	0	1	4
Schinopsis	0	12	1	01	1	13	1	1	5	6	68	1	03	01	0	0	3	0	3	02	01	12	36	01	0	4	3
Schinus	0	01	1	1	2	012	14	2	4	5	146	01	01	0	023	0	3	0	34	1	0	1	4	1	2	4	3
Sclerocarya	3	1	1	0	1	0	1	1	6	7	3	0	2	1	0	0	3	0	3	4	0	1	2	2	0	0	0
Semecarpus	03	0	-	-	4	2	01	4	1	2	14	0	02	0	04	0	12	0	3	04	0	0	12	04	0	01	4
Smodingium	?	?	?	?	2	1	0	4	2	1	4	?	0	0	2	0	6	0	3	0	0	2	4	0	0	1	4
Sorindeia	0	1	0	0	3	1	1	1	7	7	1	0	2	0	0	0	4	0	5	1	1	0	5	0	0	1	4
Spondias	03	1	1	0	2	0	2	1	5	6	6	0	2	0	023	0	8	0	3	1	1	1	2	0	0	1	4
Swintonia	03	0	-	-	4	3	0	1	5	6	3	0	2	0	0	0	2	0	5	1	1	2	2	4	0	4	4
Tapirira	03	1	1	0	34	1	0	1	5	3	13	0	2	0	0	0	2	0	5	1	01	01	12	02	0	14	4
Thyrsodium	0	12	0	0	3	3	1	1	5	6	0	0	2	0	0	0	2	0	5	4	1	1	2	2	0	1	4
Toxicodendron	0	1	1	0	2	1	2	1	6	6	2	0	2	0	0	0	3	0	5	1	2	1	2	0	0	0	4
Trichoscypha	?	?	?	?	4	1	0	2	5	4	5	?	0	?	0	0	1	0	5	4	1	1	2	0	0	1	4

Matriz de datos utilizada en los análisis filogenéticos. Continuación.

	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55
Mangifera	0	13	3	57	45	01	23	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1	0	0	-	-	0	0	13	0	0	0
Mauria	01	3	3	6	45	1	23	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12	0	0	01	1	1	0	0	03	0	0	0
Melanochyla	0	2	0123	5	4	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	0	0	-	-	0	0	1	0	0	0
Metopium	0	23	3	6	4	12	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	01	01	0	0	-	-	0	0	01	02	23	0
Mosquitoxylum	0	0	-	6	4	0	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0	0	2	-	-	0	1	0	1	0	0
Myracrodruon	0	2	3	7	5	0	1	0	0	1	1	01	0	0	0	1	0	0	0	2	1	1	0	1	1	1	0	0
Nothopegia	1	4	01	6	5	2	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0	0	0	-	-	0	0	1	0	2	0
Ochoterena	1	2	0123	6	4	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	2	1	1	0	1	0	0	0	0
Operculicarya	0	1	3	5	4	1	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	0	0	1	0	1	0	0	3	0	0	0
Ozoroa	0	2	3	45	34	0	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	0	0	3	1	01	0	1	1	3	0	0
Pachycormus	0	1	3	5	4	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	0	0	3	1	0	0	1	3	3	0	0
Parishia	1	3	123	6	4	1	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	1	1	1	0	1	1	2	0	0
Pegia	0	12	013	56	34	1	12	1	0	2	0	01	13	0	0	8	01	0	0	03	1	1	0	0	1	02	0	0
Pentaspadon	1	3	3	7	5	1	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	3	1	1	2	1	1	0	0	0
Pistacia	0	023	3	5	4	1	123	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0	0	1	2	1	0	01	3	0	0	0
Pleingynium	0	2	3	7	5	0	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	1	02	1	2	0	0	3	0	0
Poupartia	0	12	3	67	45	0	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	0	-	-	0	0	02	3	0	0
Protorhus	0	3	0123	6	4	0	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0
Pseudosmodingium	0	0	-	5	3	0	1	01	01	4	01	124	14	0	0	13	1	4	0	02	1	0	0	0	1	3	2	0
Pseudospondias	0	3	3	6	4	1	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0
Rhodospaera	0	2	3	6	5	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0
Rhus	01	3	0123	56	45	1	23	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0	0	3	1	1	0	01	0	0	0	0
Schinopsis	0	12	3	5	3	0	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	04	0	13	1	01	0	1	1	03	1	0
Schinus	0	2	0123	6	4	0	1	0	01	1	1	0123	014	0	0	3	1	14	01	1	2	01	0	01	1	3	0	0
Sclerocarya	0	2	012	5	4	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0	0	0	-	-	0	0	0	3	0	0
Semecarpus	1	3	3	7	5	12	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0	0	02	1	1	0	0	13	23	03	0
Smodingium	0	3	01	5	4	1	2	1	0	3	1	3	3	0	3	4	1	0	0	1	02	1	0	0	1	1	2	0
Sorindeia	0	3	0123	6	4	2	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	4	0	0	-	-	0	0	0	0	0	0
Spondias	1	3	3	6	4	2	2	0	1	124	1	0234	01	0	034	01	0	0	0	2	012	01	0	0	0	2	1	0
Swintonia	0	3	3	6	5	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	0	0	0	-	-	0	0	3	3	0	0
Tapirira	0	23	3	67	5	1	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	04	0	1	12	1	0	0	13	2	23	0
Thrsodium	0	3	3	6	4	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	3	0	1	0	1	0	1	0	0	2	0
Toxicodendron	1	3	123	5	4	1	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	2	1
Trichoscypha	1	3	12	6	4	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1	0	3	1	1	0	0	1	3	0	0



Matriz de datos utilizada en el análisis biogeográfico. Continuación.

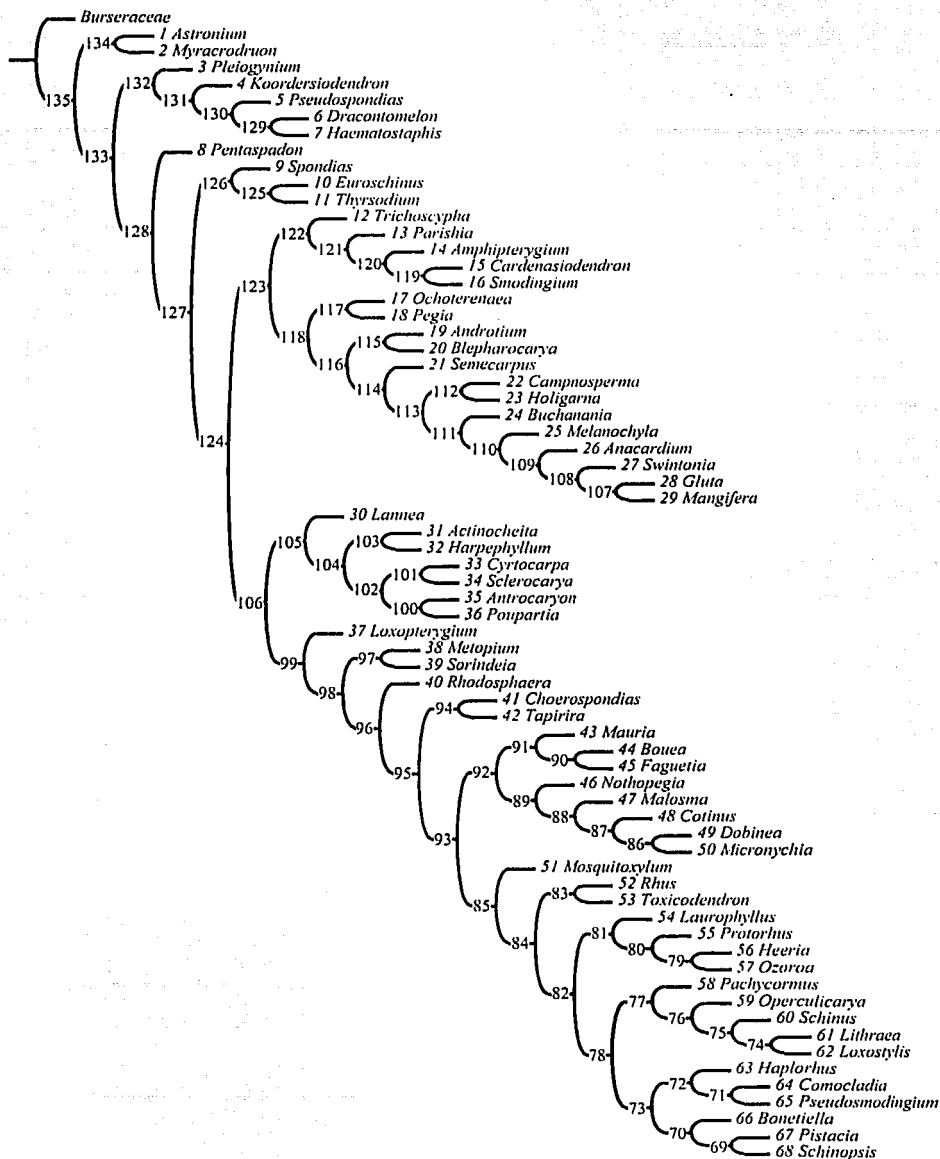
	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95			
Outgr	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
Entam	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1		
Wntam	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1		
Mexic	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1		
Cenam	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1		
Colce	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1			
Gyven	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1		
Bolce	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1		
Andes	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	
Braur	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1		
Medit	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1		
Asiac	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1		
Afire	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	
Afirv	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Sudaf	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1
Madag	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	
Swasi	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1		
Seasi	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
Insri	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	
Malas	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1		
Indon	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1			
Austr	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1			

Matriz de datos utilizada en el análisis biogeográfico. Continuación.

	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120	121	122	123	124	125	126	127	128	129	130	131	132	133	134	135			
Outgr	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Entam	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1		
Wntam	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1		
Mexic	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1		
Genam	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1		
Colec	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1		
Gyven	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1		
Bolee	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1		
Andes	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1		
Braur	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1		
Medit	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1		
Asiac	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1		
Aftre	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	
Aftrw	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	
Sudaf	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1
Madag	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	
Swasi	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	
Seasi	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
Insri	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
Malas	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
Indon	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
Austr	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	

## APÉNDICE C

Cladograma de la Fig. 10 con los internodos numerados indicando los componentes que se utilizaron en el análisis biogeográfico. Ver Apéndice B.





## APÉNDICE D

Relación de medidas de la lámina de las diferentes especies de Anacardiaceae revisadas en este estudio. La medida se reporta como mínimo-máximo cuando más de una muestra fue revisada o como una sola medida si solo se revisó una muestra de la especie. Las medidas se refieren a hojas en aquellas especies con hojas simples y a folíolos laterales en las especies con hojas compuestas. En las hojas imparipinnadas, el número entre paréntesis indica la medida del foliolo apical.

Especie	Largo (cm)	Ancho (cm)	Angulo del ápice	Angulo de la base
<i>Actinocheita potentillifolia</i>	3.58-5.57	1.15-1.63	41-57	49-74
<i>Amphipterygium adstringens</i>	5.35	1.39	24	53
<i>Anacardium excelsum</i>	9.91-13.06	5.55-6.25	77-102	77-86
<i>Anacardium occidentale</i>	11.55	6.02	86	77
<i>Antrocaryon micraster</i>	?	?	?	?
<i>Astronium balansae</i>	4.46	1.85	55	73
<i>Astronium conzattii</i>	5.21-6.75	1.96-2.54	41-49	70-74
<i>Astronium fraxinifolium</i>	7.17	2.73	48	81
<i>Astronium graveolens</i>	2.29-3.31	0.79-1.32	38-55	63-84
<i>Astronium lecointei</i>	11.55	5.15	60	88
<i>Blepharocarya depauperata</i>	4.15	2.28	83	77
<i>Bonetella anomala</i>	2.03-2.62	0.45-0.49	34-39	28-30
<i>Bouea oppositifolia</i>	11.28	3.68	43	58
<i>Buchanania acuminata</i>	10.72	4.68	70	63
<i>Buchanania acuminatissima</i>	10.17	3.64	64	49
<i>Buchanania florida</i>	8.90	3.86	72	63
<i>Buchanania palawensis</i>	12.23-12.83	5.86-5.96	83-84	70-72
<i>Buchanania reticulata</i>	12.19	3.67	54	55
<i>Campnosperma auriculata</i>	11.80	4.05	?	52
<i>Campnosperma montana</i>	11.24	3.25	57	39
<i>Cardenasiodendron brachypterum</i>	4.39-5.43	1.37-1.62	28-34	59-63
<i>Comocladia engleriana</i>	6.55-11.42 (9.39)	4.26-6.73 (5.15)	87-99	87-112
<i>Comocladia guatemalensis</i>	6.23-6.71	4.27-4.54	98-101	103-108
<i>Comocladia ilicifolia</i>	1.64-1.67	1.45-1.56	105-108	134-138
<i>Comocladia mollissima</i>	4.96-7.19 (6.05)	2.93-4.88 (3.54)	75-102	83-123
<i>Comocladia palmeri</i>	6.16-6.93 (10.03)	3.24-3.81 (5.85)	85-95	89-95
<i>Comocladia platyphylla</i>	9.63	5.23-5.72	69	89-95
<i>Cotinus coggvria</i>	4.05	3.27	106	110
<i>Cyrtocarpa procera</i>	3.00-4.67 (4.17)	1.34-1.53 (1.45)	41-61	58-89
<i>Choerospondias axillaris</i>	7.04	2.88	37	72
<i>Dracontomelon cumingianum</i>	10.41-10.93	3.10-3.17	48-50	56-67
<i>Dracontomelon dao</i>	5.94	2.26	48	67
<i>Euroschinus falcatus</i>	8.13	3.78	64	83
<i>Gluta tavoyana</i>	10.09	3.96	62	60
<i>Haplorhus peruviana</i>	9.08-9.67	0.46-0.63	12-15	11-13
<i>Harpephyllum caffrum</i>	5.35	1.64	31	60
<i>Koordersiodendron pinnatum</i>	9.37	2.93	47	69
<i>Lannea grandis</i>	9.87	4.85	64	87
<i>Laurophyllum capensis</i>	5.08	1.85	68	52
<i>Lithraea caustica</i>	3.48-4.73	1.86-2.54	76-83	75-78
<i>Lithraea ternifolia</i>	3.76-5.05 (5.62)	0.73-1.08 (0.87)	21-31	36-43
<i>Loxopterygium grisebachii</i>	5.91-6.18	2.64-3.18	50-63	80-91
<i>Loxopterygium sagotii</i>	6.01	3.28	75	90
<i>Loxostylis alata</i>	4.32	0.85	30	39
<i>Malosma laurina</i>	7.94	2.96	43	77
<i>Mangifera indica</i>	12.66	4.55	71	60
<i>Mangifera verticillata</i>	10.17-10.97	4.65-5.65	72-89	52-65
<i>Mauria aurantiiflora</i>	8.82	3.84	68	72
<i>Mauria sessiliflora</i>	7.22-10.54	2.38-2.92	36-60	46-61

Relación de medidas de la lámina de las diferentes especies de Anacardiaceae revisadas en este estudio.  
Continuación.

Especie	Largo	Ancho	Angulo del ápice	Angulo de la base
<i>Mauria simplicifolia</i>	6.75-9.94	3.68-5.17	65-109	64-108
<i>Melanochyla auriculata</i>	5.01	2.93	95	96
<i>Metopium brownei</i>	5.12-7.65	3.88-4.08	74-91	90-107
<i>Mosquitoxylum jamaicense</i>	7.33	2.82	68	59
<i>Myraerodruon urundeuva</i>	6.29	2.87	56	79
<i>Nothopegia beddomei</i>	7.37	1.90	47	41
<i>Ochoterena colombiana</i>	9.02	2.95	57	68
<i>Operculicarya decaryi</i>	0.96	0.65	115	90
<i>Ozoroa paniculosa</i>	4.64-7.38	1.41-2.00	45-50	50-56
<i>Pachycormus discolor</i>	0.44-0.65 (0.58)	0.28-0.47 (0.57)	94-116	81-118
<i>Parishia insignis</i>	7.20	4.14	72	100
<i>Pegia nitida</i>	4.34	2.26	58	90
<i>Pegia philippensis</i>	9.93	3.57-4.94	48	70-77
<i>Pentapadon motleyi</i>	10.14	4.05	55	67
<i>Pistacia khinjuk</i>	4.68-4.76	2.75-2.77	82-87	89-93
<i>Pistacia mexicana</i>	1.83-2.26 (2.13)	0.64-0.93 (0.83)	55-71	54-80
<i>Pistacia weinmannifolia</i>	1.20-1.53	0.57-0.62	67-80	62-92
<i>Pletogyonium solandri</i>	6.16-7.96	2.78-2.80	50-65	59-76
<i>Poupartia pinnata</i>	9.89-11.02	4.03-4.41	52-55	72-73
<i>Protorhus longifolia</i>	6.00	1.56	50	40
<i>Pseudosmodingium andriensii</i>	2.19-3.30 (2.77)	0.28-0.53 (0.34)	15-19	22-37
<i>Pseudosmodingium barkleyi</i>	5.32-6.71	4.37-5.87	115-133	114-126
<i>Pseudosmodingium perniciosum</i>	4.41-5.03 (4.99)	2.66-3.54 (3.06)	95-112	61-84
<i>Pseudospondias microcarpa</i>	13.76	4.49	64	61
<i>Rhodospaera rhodanthema</i>	5.44	2.32	64	66
<i>Rhus galeotti</i>	3.44-4.37 (5.13)	2.06-2.57 (3.15)	82-95	90-95
<i>Rhus nelsonii</i>	3.55-4.96 (5.57)	1.14-2.19 (2.37)	47-71	67-91
<i>Rhus taratana</i>	8.77	4.08	87	75
<i>Rhus terebinthifolia</i>	4.68-4.96 (6.55)	2.91-3.33 (3.65)	75-94	97-113
<i>Sclerocarya birrea</i>	2.37	1.30	81	81
<i>Schinopsis brasiliensis</i>	1.57-2.07	0.72-1.05	87-97	70-83
<i>Schinopsis lorentzii</i>	1.73-2.16	0.63-0.71	40-44	58-69
<i>Schinus dependens</i>	2.94-3.37	0.55-0.64	23-39	20-28
<i>Schinus latifolius</i>	3.41-5.43	2.41-3.00	82-94	83-98
<i>Schinus lentiscifolius</i>	2.32-2.76	0.46-0.65	35-45	33-43
<i>Schinus meyeri</i>	6.80	3.26	63	83
<i>Schinus molle</i>	1.08-4.28	0.27-0.64	15-30	22-39
<i>Schinus venturi</i>	5.37	1.99	52	60
<i>Schinus weinmanniaefolius</i>	2.06-2.86 (3.25)	1.19-1.69 (1.94)	79-94	67-85
<i>Semecarpus curtisii</i>	17.58	4.96	50	45
<i>Semecarpus venenosa</i>	20.06	3.82	29	15
<i>Smodingium argutum</i>	5.85	1.24	31	36
<i>Sorindeia madagascariensis</i>	7.09	4.65	83	104
<i>Spondias lutea</i>	5.47-6.75	2.91-3.02	65-76	75-87
<i>Spondias mombin</i>	8.37	2.87	43	61
<i>Spondias nigrescens</i>	10.88	4.56-5.63	66	67-82
<i>Spondias purpurea</i>	3.73-5.74 (3.97-5.33)	1.64-2.49 (2.10-2.34)	62-89	48-75
<i>Spondias radlkoferi</i>	11.07-11.38	4.17-4.58	57-64	66-71
<i>Swintonia floribunda</i>	14.89	6.15	73	72
<i>Tapirira macrophylla</i>	8.74-14.98	3.04-5.46	42-43	66-68
<i>Thyrsodium paraense</i>	9.15	3.62	68	64
<i>Toxicodendron radicans</i>	5.55-6.45 (6.02)	3.00-3.38 (4.11)	60-65	88-90
<i>Trichoscypha acuminata</i>	19.83	6.41	47	66