



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Biología

Análisis filogenético del complejo
Cascabela-Thevetia (Plumerieae;
Apocynaceae) basado en
morfología

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(SISTEMÁTICA)

P R E S E N T A

Leonardo Osvaldo Alvarado Cárdenas

DIRECTOR(A) DE TESIS: **Dra. Helga Ochoterena Booth**

MÉXICO, D.F.

2006, ENERO



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

DEDICATORIA

A TOOOOODAAAAA MI **FAMILIA** QUE SIEMPRE HA ESTADO APOYÁNDOME DESDE QUE ME INICIE EN ESTA TEMERARIA SECTA DE LA BIOLOGÍA, QUE ES LA BOTÁNICA, Y AUN CUANDO NO SIEMPRE ENTENDÍAN DE QUE LES HABLABA SUS SONRISAS SIEMPRE ME ANIMABAN.

ESTE TRABAJO NO HUBIERA SIDO POSIBLE SIN TODA EL CONOCIMIENTO Y LA PACIENCIA DE MUCHAS PERSONAS, PERO QUISIERA AGRADECER Y DEDICAR ESTE MANUSCRITO A

CÁRDENAS RODRÍGUEZ TOMASA

MEDINA LEMOS ROSALINDA

OCHOTERENA BOOTH HELGA

MONTES RECINAS SARAÍ

QUIENES HAN INFLUIDO DE MANERA IMPORTANTE, TANTO EN MI FORMACIÓN PERSONAL COMO ACADÉMICA.

TAMBIÉN QUIERO DEDICARLE ESTE TRABAJO A:

REYNA MARÍA PACHECO OLVERA

POR SU TIEMPO, COMPRENSIÓN Y APOYO, PERO PRINCIPALMENTE POR SU CARIÑO Y ALEGRÍA.

DEDICATORIA

AGRADECIMIENTOS

A la **Universidad Nacional Autónoma de México** por todo lo que me ha brindado.

A la **Dra. Helga Ochoterena** por todo el apoyo incondicional que ha mostrado desde que inicie mis estudios de licenciatura hasta este momento.

To **Mary Endress** by her time, guide, and patients, before and later to my travel to Zurich. Thank you so much.

A los miembros del comité y jurado integrado por: **Dra. Hilda Flores, Dr. Juan José Morrone, Dra. Teresa Terrazas Salgado y Dr. Alfonso Delgado Salinas**, quienes hicieron acertados comentarios en mejora del manuscrito final.

Al **Dr. Alfonso Delgado Salinas** por su rápida y exhaustiva revisión del manuscrito.

Al **Dr. Enrique Martínez** y al técnico **Carlos** quienes me proporcionaron el conocimiento y ayuda para desarrollar el trabajo palinológico.

A los Curadores y técnicos asociados de los Herbarios **G, MEXU, MO, XAL y Z**, quienes me permitieron acceder sin problemas al material necesario para este trabajo .

Al **Dr. Fred Staffler** por todas las atenciones brindadas en mi estancia en Ginebra.

A la **M. en C. Berenit Mendoza-Garfias** por toda su ayuda en el manejo del microscopio electrónico de barrido y por su amistad.

A la **Biól. Rosalinda Medina Lemos** por toda su ayuda, gratos comentarios y por su amistad.

A la **Biól. Maru García Peña** por su ayuda en la solicitud de los préstamos de material de herbario y de ejemplares tipo a los diferentes herbarios nacionales y extranjeros.

To **Dr. Peter Endress** by his comments and his kindness.

A **Mark Olson** por su apoyo, comentarios y principalmente por su amistad.

A **Víctor Steinman** por su ayuda en el la búsqueda de las Apocináceas pérdidas del bello estado de Michoacán.

Al **Dr. Justin Williams** por sus comentarios acerca de la familia Apocynaceae y sobre el complejo *Cascabela-Thevetia*.

A todo el personal de las siguientes instituciones: **Instituto de Biología de la UNAM, Instituto de Ecología de Jalapa, Instituto de Ecología del Bajío, Universidad de Zurich, Jardín Botánico de Ginebra**. Quienes me prestaron todas las facilidades para desarrollar mi trabajo.

A todos mis amigos y compañeros que de manera directa e indirecta han contribuido en el des arrollo de mi trabajo y que me han permitido mejorarlo:

Juan M. Beltrán, Angélica Cervantes 1 y 2, Maru Correa, Allan Chavarría, Ed. Domínguez, Sara Fuentes, Alberto Gómez, Paty Hernández, Erika Melina, J.C. Montero, Eva Piedra, M. Tere Pulido, Alberto Reyes, Julieta Rosell, Juan Sandoval, Andrés Sandoval, Mara Sandoval, Pedro Tenorio y a todos mis compañeros del básquetbol (Manuel, Felipe, Ricardo, Alejandro y compañía).

Nota: No por que estén hasta el último son menos importantes, pero ya saben que esto es cosa de protocolo.

“Ese mundo vegetal que vemos tan tranquilo, tan resignado, en que todo parece aceptación, obediencia, recogimiento, es por el contrario aquel en que la rebelión contra el destino es más

vehemente y más obstinada” .

MAURICE MAETERLINCK
LA INTELIGENCIA DE LAS FLORES

RESUMEN

Se realizó un análisis cladístico basado en parsimonia para poner a prueba la monofilia de los géneros y del complejo *Cascabela-Thevetia*. Se incluyeron 55 caracteres marco y micromorfológicos y 22 terminales que abarcan todas las especies del complejo y por lo menos una especie de cada uno de los géneros de la tribu Plumerieae (*sensu* Endress & Bruys). Este es el primer análisis filogenético que incluye a representantes de todos los géneros de la tribu. Los principales clados en el árbol de consenso calculado a partir de los 12 árboles más parsimoniosos (AMPs: L = 164, CI = 0.50, RI = 0.75) se pueden correlacionar con tres subtribus previamente sugeridas (Allamandinae, Plumeriinae y Thevetiinae). La topología del consenso apoya la monofilia del clado *Cascabela-Thevetia*, pero no es concluyente en cuanto a si *Cascabela* debe reconocerse como un género o como un subgénero de *Thevetia*. La presencia de una serie de caracteres importantes y fáciles de diagnosticar que incluye varias sinapomorfias que apoyan ambos clados, permite preferir el reconocimiento de dos géneros. Con el fin de llevar a la clasificación sólo grupos monofiléticos, se realiza una nueva combinación para *Thevetia pinifolia* bajo *Cascabela*. A partir de los resultados del análisis cladístico se proporciona una sinopsis para los géneros y las especies del clado *Cascabela-Thevetia*.

Palabras clave: Apocynaceae, *Cascabela*, *Cerbera*, Cerbereae, morfología, Plumerieae, *Thevetia*, Thevetiinae.

ÍNDICE

	RECONOCIMIENTOS	I
	DEDICATORIA	II
	AGRADECIMIENTOS	IV
	RESUMEN	VI
	ABSTRACT	VII
CAPÍTULO I	INTRODUCCIÓN	1
	ANTECEDENTES	2
	EL COMPLEJO <i>CASCABELA-THEVETIA</i>	2
	LA TRIBU PLUMERIEAE	5
	OBJETIVOS	10
	MATERIAL Y MÉTODO	11
	MUESTREO DE TERMINALES	11
	MUESTREO Y ANÁLISIS DE CARACTERES	12
	PARÁMETROS DEL ANÁLISIS FILOGENÉTICO	14
CAPÍTULO II	MORFOLOGÍA DE LAS APOCYNACEAE <i>s.l.</i>	16
	CARACTERES VEGETATIVOS	16
	CARACTERES REPRODUCTIVOS	17
	INFLORESCENCIAS	17
	ESTRUCTURA FLORAL	18
	Apéndices supraestaminales e infraestaminales	20
	Filamentos/Costillas	21
	Anteras	22
	Polen	23
	Orbículas	25
	Ovario	27
	Óvulos	28
	Estilo	28
	Estigma	28
	FRUTOS	31
	Exocarpo	32
	Mesocarpo	32
	Endocarpo	33
	Dehiscencia	34

	SEMILLAS	36
CAPÍTULO III	RESULTADOS	37
	CARACTERES Y ESTADOS DE CARÁCTER	37
	CARACTERES EXCLUIDOS	58
	MATRIZ DE CARACTERES MORFOLÓGICOS	59
CAPÍTULO IV	DISCUSIÓN	61
	RELACIONES INTERNAS DE LA TRIBU PLUMERIEAE	62
	REMOCIÓN DE CARACTERES	67
	BIOLOGÍA REPRODUCTIVA, MORFOLOGÍA FLORAL Y EVOLUCIÓN DE CARACTERES RELACIONADOS	70
	MORFOLOGÍA DE LOS FRUTOS Y SEMILLAS Y EVOLUCIÓN DE CARACTERES RELACIONADOS CON LA DISPERSIÓN	72
	BIOGEOGRAFÍA	73
	CONCLUSIONES	77
CAPÍTULO V	SINOPSIS TAXONÓMICA	79
	BIBLIOGRAFÍA	97
	APÉNDICE 1	102

vehemente y más obstinada” .

MAURICE MAETERLINCK
LA INTELIGENCIA DE LAS FLORES

RESUMEN

Se realizó un análisis cladístico basado en parsimonia para poner a prueba la monofilia de los géneros y del complejo *Cascabela-Thevetia*. Se incluyeron 55 caracteres marco y micromorfológicos y 22 terminales que abarcan todas las especies del complejo y por lo menos una especie de cada uno de los géneros de la tribu Plumerieae (*sensu* Endress & Bruys). Este es el primer análisis filogenético que incluye a representantes de todos los géneros de la tribu. Los principales clados en el árbol de consenso calculado a partir de los 12 árboles más parsimoniosos (AMPs: L = 164, CI = 0.50, RI = 0.75) se pueden correlacionar con tres subtribus previamente sugeridas (Allamandinae, Plumeriinae y Thevetiinae). La topología del consenso apoya la monofilia del clado *Cascabela-Thevetia*, pero no es concluyente en cuanto a si *Cascabela* debe reconocerse como un género o como un subgénero de *Thevetia*. La presencia de una serie de caracteres importantes y fáciles de diagnosticar que incluye varias sinapomorfias que apoyan ambos clados, permite preferir el reconocimiento de dos géneros. Con el fin de llevar a la clasificación sólo grupos monofiléticos, se realiza una nueva combinación para *Thevetia pinifolia* bajo *Cascabela*. A partir de los resultados del análisis cladístico se proporciona una sinopsis para los géneros y las especies del clado *Cascabela-Thevetia*.

Palabras clave: Apocynaceae, *Cascabela*, *Cerbera*, Cerbereae, morfología, Plumerieae, *Thevetia*, Thevetiinae.

ABSTRACT

A parsimony cladistic analysis based on 55 morphological characters was performed for the *Cascabela-Thevetia* complex, including 22 terminals, sampling at least one species of each genus in tribe Plumerieae sensu Endress and Bruyns. This is the first phylogenetic analysis that includes representative species of all the genera belonging in the tribe. The consensus of the 12 most parsimonious trees (MPTs L = 164, CI = 0.50, RI = 0.75) can be correlated to three subtribes previously suggested: Allamandinae, Plumeriinae, and Thevetiinae. The topology supports the monophyly of the *Cascabela-Thevetia* clade, but it is not conclusive to whether *Cascabela* should be recognized as a genus or as a subgenus of *Thevetia*. Since there are several important and easy to diagnose characters including several sinapomorphies, supporting both clades, the recognition of two genera is here preferred. Therefore, a new combination for *T. pinifolia* under *Cascabela* is proposed. Keys and synoptic descriptions for the genera and species within the *Cascabela-Thevetia* clade are provided.

Key words: Apocynaceae, *Cascabela*, *Cerbera*, Cerbereae, morphology, Plumerieae, Thevetiinae, *Thevetia*.

CAPÍTULO I



INTRODUCCIÓN

La familia Apocynaceae se consideró por mucho tiempo distinta de Asclepiadaceae, aunque relacionada cercanamente (Cronquist, 1981; Rosatti, 1989, Nicholas & Baijnath, 1994). Sin embargo, de acuerdo con los resultados obtenidos en análisis filogenéticos, se ha aceptado la unión de ambas familias en una: Apocynaceae *s.l.*, decisión recomendable en el sentido de reconocer sólo grupos monofiléticos (Zomlefer, 1994; Sennblad & Bremer, 1996; Endress *et al.*, 1996; Endress & Stevens, 2004).

La familia Apocynaceae *s.l.* tiene una distribución principalmente pantropical y está integrada por 395 géneros y 5000 especies aproximadamente; actualmente repartidas en 5 subfamilias (Endress & Bruyns, 2000; Endress, 2004), de las cuales la más heterogénea es Rauvolfioideae con 10 tribus. Dentro de esta subfamilia se encuentra la tribu Plumerieae, con aproximadamente 10 géneros (Endress & Bruyns, 2000; Sennblad & Bremer, 2002), entre los que están *Cascabela* Raf., *Cerbera* L. y *Thevetia* L. Estos géneros mantienen una estrecha relación y se han considerado por algunos autores como un complejo que basa la circunscripción genérica principalmente en características de morfología del fruto (Lippold, 1980; Alvarado, 2003).

A pesar de que la propuesta realizada por Lippold (1980) contempla al complejo separándolo en tres entidades taxonómicas: *Cascabela-Cerbera-Thevetia*, existen dudas sobre si esta circunscripción refleja un arreglo natural del grupo. Aun cuando *Cascabela* y *Thevetia* son nativos del Nuevo Mundo y *Cerbera* se restringe al Viejo Continente, los tres géneros comparten

características florales de importancia taxonómica dentro de la familia. Esto ha generado controversia en cuanto a la adecuada circunscripción de los integrantes del complejo genérico (Alvarado, 2003). Por lo anterior, el presente trabajo pondrá a prueba la monofilia, basado en datos morfológicos, de los géneros pertenecientes al complejo *Cascabela-Thevetia*, en relación con especies representativas de los otros géneros de la tribu; además de realizarse una sinopsis taxonómica para los taxones que conformen un grupo monofilético.

ANTECEDENTES



EL COMPLEJO *CASCABELA-THEVETIA*

El género *Cascabela* Raf. tiene cuatro especies distribuidas desde el sur de los Estados Unidos hasta Sudamérica (Gensel, 1969; Rosatti, 1989), siendo México el lugar en donde se encuentran todas sus especies, una de ellas endémica, las cuales crecen principalmente en ambientes de bosque tropical caducifolio y subcaducifolio o en zonas de vegetación riparia. Son árboles o arbustos con hojas alternas, flores amarillas vistosas, con apéndices supraestaminales (también llamados corona o corona corolinia) e infraestaminales, frutos drupáceos negros y semillas muy tóxicas con un ala marginal muy pequeña (Gensel, 1969; Barrios, 1992; Rzedowski & Calderón de Rzedowski, 1998) (Fig. 1.1. A-D). Además, es un grupo empleado en medicina, música tradicional y como un elemento de ornato (Standley, 1924; Martínez *et al.*, 2001; Alvarado, 2003).

El género *Thevetia* L. tiene también cuatro especies y su distribución va de la zona centro de México hasta Sudamérica (Gensel, 1969). *Thevetia* comparte con *Cascabela* características como el hábito, la filotaxia alterna, el color y estructura interna de las flores, pero se distingue de éste principalmente por los frutos de color rojo y el endocarpo segmentado en cuatro unidades (Lippold, 1981; Allorge, 1998) (Fig. 1.1. E-F).

El género *Cerbera* L. tiene seis especies distribuidas en el Viejo Continente, principalmente en la región sur. Son árboles con filotaxia alterna, la estructura interna de la flor es muy parecida a los géneros *Cascabela* y *Thevetia*, pero sus flores son generalmente blancas y los frutos son de tipo drupáceo con colores rojos, púrpuras o azules (Leeuwenberg, 1999).

características florales de importancia taxonómica dentro de la familia. Esto ha generado controversia en cuanto a la adecuada circunscripción de los integrantes del complejo genérico (Alvarado, 2003). Por lo anterior, el presente trabajo pondrá a prueba la monofilia, basado en datos morfológicos, de los géneros pertenecientes al complejo *Cascabela-Thevetia*, en relación con especies representativas de los otros géneros de la tribu; además de realizarse una sinopsis taxonómica para los taxones que conformen un grupo monofilético.

ANTECEDENTES



EL COMPLEJO *CASCABELA-THEVETIA*

El género *Cascabela* Raf. tiene cuatro especies distribuidas desde el sur de los Estados Unidos hasta Sudamérica (Gensel, 1969; Rosatti, 1989), siendo México el lugar en donde se encuentran todas sus especies, una de ellas endémica, las cuales crecen principalmente en ambientes de bosque tropical caducifolio y subcaducifolio o en zonas de vegetación riparia. Son árboles o arbustos con hojas alternas, flores amarillas vistosas, con apéndices supraestaminales (también llamados corona o corona corolinia) e infraestaminales, frutos drupáceos negros y semillas muy tóxicas con un ala marginal muy pequeña (Gensel, 1969; Barrios, 1992; Rzedowski & Calderón de Rzedowski, 1998) (Fig. 1.1. A-D). Además, es un grupo empleado en medicina, música tradicional y como un elemento de ornato (Standley, 1924; Martínez *et al.*, 2001; Alvarado, 2003).

El género *Thevetia* L. tiene también cuatro especies y su distribución va de la zona centro de México hasta Sudamérica (Gensel, 1969). *Thevetia* comparte con *Cascabela* características como el hábito, la filotaxia alterna, el color y estructura interna de las flores, pero se distingue de éste principalmente por los frutos de color rojo y el endocarpo segmentado en cuatro unidades (Lippold, 1981; Allorge, 1998) (Fig. 1.1. E-F).

El género *Cerbera* L. tiene seis especies distribuidas en el Viejo Continente, principalmente en la región sur. Son árboles con filotaxia alterna, la estructura interna de la flor es muy parecida a los géneros *Cascabela* y *Thevetia*, pero sus flores son generalmente blancas y los frutos son de tipo drupáceo con colores rojos, púrpuras o azules (Leeuwenberg, 1999).

La historia taxonómica de los géneros *Cascabela*, *Cerbera* y *Thevetia* está ligada íntimamente, desarrollándose en una controversia en la aplicación de los nombres, la cual comienza con Tournefort (1700), quien reconoce al género *Ahouai*. Este género fue retomado por Linnaeus en sus obras “*Genera Plantarum*” (1737) y “*Hortus Cliffortianus*” (1738), aunque lo renombra como *Thevetia*, en honor del monje francés A. Thevet (Gensel, 1969). No obstante, en las subsecuentes ediciones de “*Species Plantarum*” (Linnaeus, 1753) y “*Genera Plantarum*” (Linnaeus, 1754), Linnaeus incluye a *Thevetia* dentro de *Cerbera*. Con esta acción comenzó la confusión y el desacuerdo de autores posteriores sobre la circunscripción genérica de *Thevetia*.

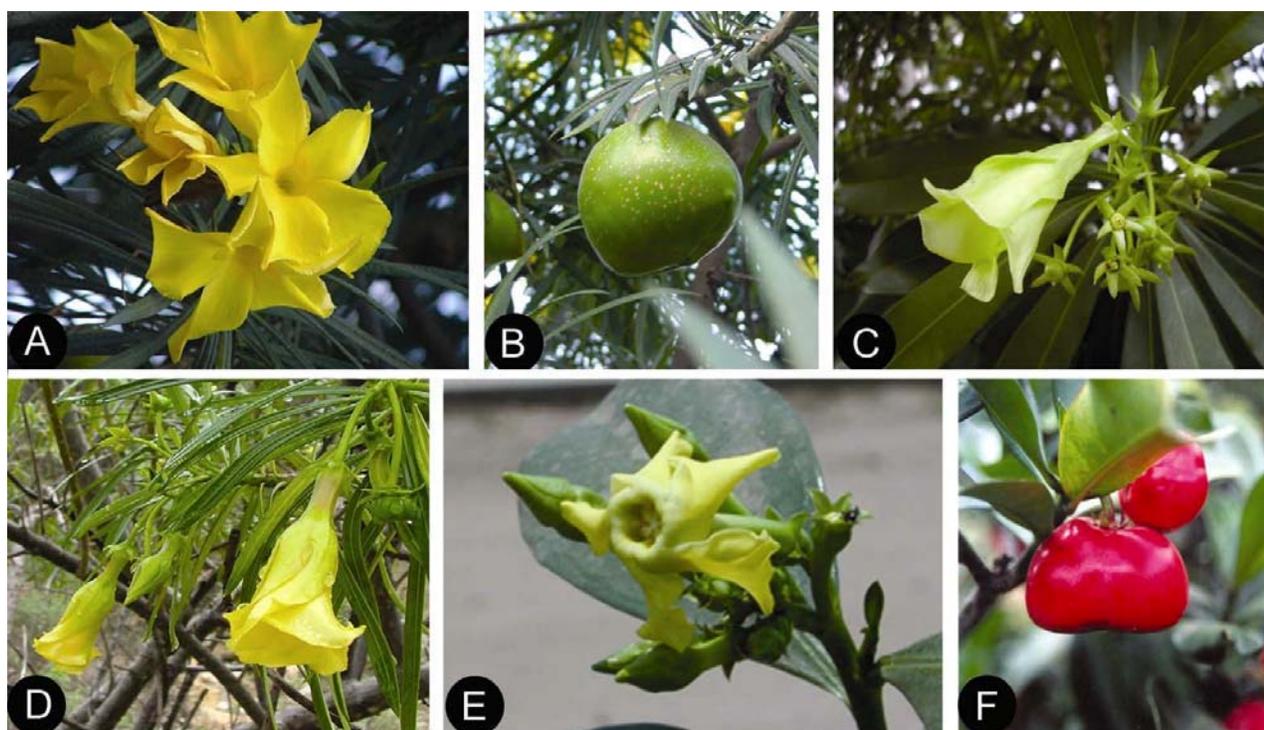


Figura 1.1. Algunas especies pertenecientes al complejo *Cascabela-Thevetia*: A-B) *Cascabela thevetioides*; C) *C. gaumeri*; D) *C. thevetia*; E-F) *Thevetia ahouai*.

En respuesta, Miller (1754) publica por primera vez de forma válida el nombre *Ahouai*, en el que incluyó a las especies de *Thevetia* de Linnaeus (1737, 1738). Boehmer (en Ludwig, 1760) y Adanson (1763), no convencidos tampoco con la propuesta de Linnaeus, proponen por su parte una circunscripción de *Ahouai* distinta a la de Miller, considerándolo también como entidad diferente de *Cerbera*; además, Adanson crea un concepto nuevo para *Thevetia* (no *Thevetia* L.). Más tarde, De Candolle (1844) realiza un análisis de las características de *Thevetia*, por lo que este nombre “gana

popularidad” (Gensel, 1969). El género *Thevetia* Adans. y no *Ahouai* Mill. ni *Thevetia* L. es el que representó por un tiempo el nombre acuñado como válido en trabajos posteriores.

Sin embargo, aunado a toda la controversia en el reconocimiento de *Thevetia*, a la cual se sumaron posteriormente los nombres de *Plumeriopsis* (Woodson, 1937) y *Ahovai* (Pichon, 1948a), también se generó una confusión en la asignación del tipo. Esta problemática taxonómica no queda solucionada sino hasta que Lanjouw y Staffleu (1956) y Rickett y Staffleu (1960) proponen y reconocen como nombre conservado a *Thevetia* L. (Linnaeus, 1758), con *Thevetia ahouai* (L.) A. DC. como la especie tipo, contra el nombre de *Ahouai* Mill. El trabajo “*Opera Varia*” (Linnaeus, 1758), que antecede al de Adanson, representa la publicación formal y válida a partir de la cual se debe aplicar el principio de prioridad para el género *Thevetia*, aun cuando el mismo Linnaeus no la toma en cuenta para posteriores impresiones de su obra *Species Plantarum* (Gensel, 1969 y Lippold, 1980 presentan una discusión extensa sobre la historia taxonómica de estos géneros).

Por otra parte, Rafinesque-Schmaltz (1838) reconoció como distinto a *Thevetia* de *Cerbera*, apoyado en la observación de características florales, incluso reconoció a *Cascabela* como género diferente de *Thevetia*. Sin embargo, la propuesta de Rafinesque-Schwartz no tiene eco en trabajos posteriores, que sólo consideran la existencia de *Thevetia* con dos subgéneros (De Candolle, 1844; Schumann, 1897; Post & Kuntze, 1904).

El reconocimiento de sólo dos entidades genéricas, *Thevetia* distinto de *Cerbera*, continuó sin alteración hasta que en estudios florísticos y taxonómicos recientes, con base en morfología (Lippold, 1980; Gentry, 1998; Alvarado, 2003), se reconocieron nuevamente tres géneros: *Cascabela* (4 spp.), *Cerbera* (6 spp.) y *Thevetia* (4 spp.). En los resultados obtenidos de una filogenia molecular (Potgieter & Albert, 2001), que incluye algunos caracteres morfológicos y varios géneros de la tribu Plumerieae, se observa que *Thevetia ahouai* y *T. peruviana* (= *Cascabela thevetia* (L.) Lippold) aparecen separados y relacionados con los géneros *Pteralyxia* K. Schumm. y *Amsonia* Walter, respectivamente; a pesar de que la resolución en el nivel de la tribu Plumerieae es muy baja, se plantea la posibilidad de que *Thevetia ahouai* y *T. peruviana* no compartan un ancestro común inmediato y que el género *Cascabela* deba considerarse como válido.

En la actualidad la controversia incluye dos principales propuestas: 1) el reconocimiento de *Thevetia* como distinto de *Cerbera* pero no de *Cascabela* (Gensel, 1969; Williams, 1996a, b; Allorge, 1998) y 2) el reconocimiento de tres géneros, *Cascabela*, *Cerbera* y *Thevetia* (Lippold, 1980; Potgieter & Albert, 2001). No obstante, se ha considerado que el reconocer a *Cascabela* como

una entidad independiente podría implicar dejar como parafilético al género *Thevetia*, además de generar problemas con el uso del nombre. Por otro lado, aunque el género *Cerbera* es aceptado como una entidad distinta de los taxones involucrados en la problemática, comparte características morfológicas que sugieren una relación muy cercana entre *Cascabela* y *Thevetia*, por lo que se ha incluido como parte del complejo.

A pesar de la existencia de análisis cladísticos para la familia, basados en caracteres morfológicos y moleculares (Endress *et al.*, 1996; Sennblad & Bremer, 1996, 2002; Backlund *et al.*, 2000), éstos sólo han considerado algunas especies del complejo y no han abordado la problemática referente a su circunscripción.

En cuanto a la variación en la morfología floral y del fruto dentro del complejo genérico, ésta plantea interesantes preguntas sobre la posible evolución de la polinización y dispersión dentro del grupo; por ejemplo, para las especies con frutos drupáceos, al no tenerse registro de organismos que los consuman y al haber especies asociadas a cuerpos de agua, se ha propuesto la hidrocoria como medio de dispersión (Endress *et al.*, 1996; Fallen, 1986), aun cuando el síndrome no sea evidentemente el correspondiente.

Por lo anterior, este trabajo tiene el propósito de aportar evidencia para una clasificación más natural del grupo, dando una posible solución a los conflictos de circunscripción genérica bajo un marco de estudios filogenéticos, con base en observaciones morfológicas. Además de proporcionar información sobre las relaciones entre las especies, postular hipótesis relacionadas con la evolución de las características de las flores y frutos, así como de sus síndromes de polinización y dispersión asociados.

LA TRIBU PLUMERIEAE



La tribu Plumerieae, de distribución pantropical, tiene 11 géneros (considerando a *Cascabela* distinto de *Thevetia*) y aproximadamente 60 especies (Tabla 1.1, Fig. 1.2). La tribu se encuentra

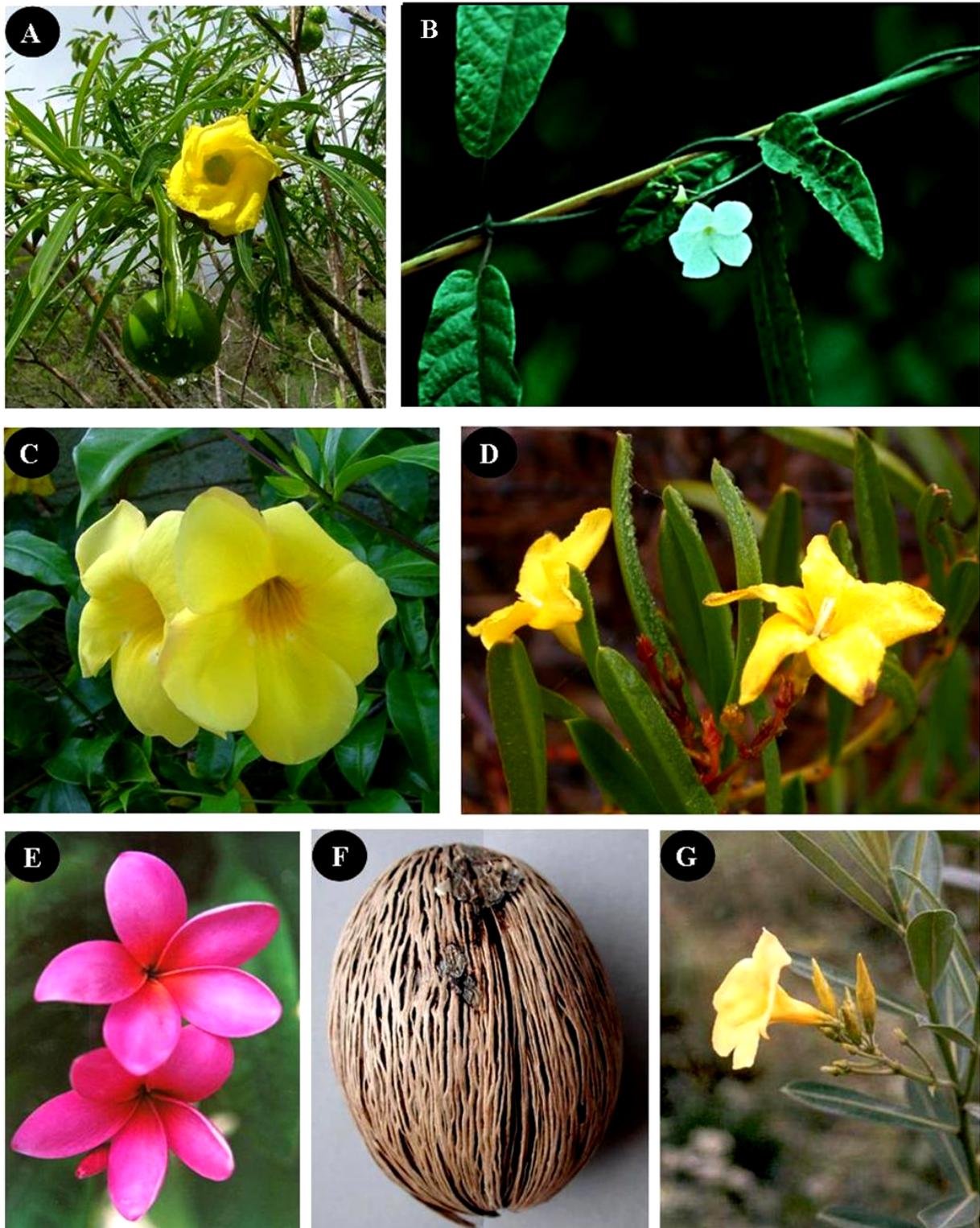


Figura 1.2. Algunas especies representativas de la tribu Plumerieae. A- *Cascabela thevetia*; B- *Anechite nerium* (foto A. Gentry, MBG); C- *Allamanda cathartica*; D- *Skytanthus acutus*; E- *Plumeria rubra*; F- *Cerbera manghas*; G- *Thevetia bicornuta* (foto: L. Pérez de Molas, MBG).

circunscrita dentro de la subfamilia Rauvolfioideae (Endress & Bruyns, 2000), y es una de las tribus más heterogéneas en cuanto a la morfología que presentan los taxones incluidos en ella.

La gran variación morfológica de los taxones que ahora integran la tribu generó, a lo largo de la historia, diferentes propuestas de clasificación de acuerdo a la concepción de los diferentes autores, quienes atribuyeron mayor importancia sólo a algunos caracteres para el reconocimiento de categorías por debajo de familia. Los análisis cladísticos con datos moleculares y morfológicos han mostrado que las propuestas anteriores eran artificiales y que la tribu Plumerieae se resolvía como polifilética (Endress *et al.*, 1996, Potgieter & Albert, 2001). Endress y Bruyns (2000) proponen, apoyados en los resultados de las diferentes filogenias, la clasificación actual tanto para la familia como de los niveles por debajo de ella, incluyendo una nueva propuesta para la tribu Plumerieae (Tabla 1.1).

Tabla 1.1. Lista de géneros de la tribu Plumerieae (*sensu* Endress & Bruyns, 2000), con el número de especies aceptadas y su distribución.

Género	# Spp.	Distribución
<i>Allamanda</i>	14	Centro y Sudamérica
<i>Anechites</i>	1	Centroamérica
<i>Cameraria</i>	3	México, Centroamérica y las Antillas
<i>Cascabela</i>	4	México, Centro y Sudamérica
<i>Cerbera</i>	6	África, Asia y Australia
<i>Cerberiopsis</i>	3	Nueva Caledonia
<i>Himatanthus</i>	13	Sudamérica
<i>Mortoniella</i>	1	Centroamérica
<i>Plumeria</i>	7	México y Centroamérica
<i>Skytanthus</i>	2	Sudamérica
<i>Thevetia</i>	4	México, Centro y Sudamérica

La clasificación propuesta para la tribu Plumerieae incluye a los géneros que estaban considerados dentro de la subfamilia Cerberoideae (Pichon, 1948a) o en la tribu Cerbereae (Leeuwenberg, 1994), además de las especies de la tribu Allamandaeae y de la subtribu Plumeriinae (Pichon, 1948b, 1950a; Leeuwenberg, 1994) (Tabla 1.2).

Aunque en las diferentes filogenias no se ha realizado un muestreo riguroso para poner a prueba la monofilia de esta tribu, los resultados presentados en análisis posteriores a la clasificación

de Endress y Bruyns (2000) han corroborado en parte la propuesta de estos autores. Sin embargo, sería deseable que en un futuro se incluyera un muestreo más extensivo, considerando de ser posible, todas las especies dentro de la tribu y un número considerable de especies pertenecientes a las tribus potencialmente hermanas. Esto, por un lado, podría o no corroborar la monofilia de la tribu, y por otro daría mayor evidencia acerca de la circunscripción y relación de los géneros y especies dentro y fuera de la tribu.

Por el momento, el presente trabajo es el primero que integra a representantes de todos los géneros clasificados por Endress y Bruyns (2000) dentro de la tribu Plumerieae.

Tabla 1.2. Relación de algunas propuestas de clasificación para los taxones que integran la tribu Plumerieae. Se incluyen, cuando existen, tres niveles taxonómicos equivalentes a subfamilia, tribu y subtribu. En todas las propuestas, *Cascabela* es considerado como sinónimo de *Thevetia*.

GÉNEROS	AUTORES					
	Endlincher (1838)	De Candolle (1844)	Schumann (1897)	Pichon (1948a, b, 1950a)	Leeuwenberg (1983, 1994)	Sennblad & Bremer (2002)
<i>Allamanda</i>	Subordo-1 Carisseae	Willughbeieae Allamandaeae	Plumerioideae Arduineae Landolphiineae	Plumerioideae Allamandaeae	Plumerioideae Allamandaeae	Rauvolfoideae Plumerieae
<i>Anechites</i>	-----	-----	Plumerioideae Plumerieae Rauwolfiineae	Plumerioideae Rauwolfieae Anechitinae	Plumerioideae Rauwolfieae Anechitinae	Rauvolfoideae Plumerieae
<i>Cameraria</i>	-----	Plumerieae Tabernaemontanineae	Plumerioideae Plumerieae Alstoniineae	Cerbereoidaeae Thevetieae Camerariinae	Plumerioideae Cerbereae	Rauvolfoideae Plumerieae
<i>Cascabela</i>	Subordo-2 Ophioxyleae	Carissaeae Thevetieae	Plumerioideae Plumerieae Cerberiineae	Cerbereoidaeae Thevetieae Thevetiinae	Plumerioideae Cerbereae	-----
<i>Cerbera</i>	Subordo-2 Ophioxyleae	Plumerieae Tabernaemontanineae	Plumerioideae Plumerieae Cerberiineae	Cerbereoidaeae Thevetieae Cerberinae	Plumerioideae Cerbereae	Rauvolfoideae Plumerieae
<i>Cerberiopsis</i>	-----	-----	Plumerioideae Plumerieae Cerberiineae	Cerbereoidaeae Thevetieae Cerberinae	Plumerioideae Cerbereae	-----
<i>Himatanthus</i>	-----	-----	-----	Plumerioideae Plumeriinae	Plumerioideae Plumeriinae	-----
<i>Mortoniella</i>	-----	-----	-----	Plumerioideae Plumeriinae	Plumerioideae Plumeriinae	-----
<i>Plumeria</i>	Subordo-3 Euapocyneae Plumerieae	Plumerieae Tabernaemontanineae	Plumerioideae Plumerieae Alstoniineae	Plumerioideae Plumeriinae	Plumerioideae Plumeriinae	Rauvolfoideae Plumerieae
<i>Skytanthus</i>	-----	Echiteae	Plumerioideae Plumerieae Alstoniineae	Cerbereoidaeae Skytantheae	Plumerioideae Cerbereae	-----
<i>Thevetia</i>	Subordo-2 Ophioxyleae	Carissaeae Thevetieae	Plumerioideae Plumerieae Cerberiineae	Cerbereoidaeae Thevetieae Thevetiinae	Plumerioideae Cerbereae	Rauvolfoideae Plumerieae

OBJETIVOS



- Poner a prueba la monofilia del complejo *Cascabela-Thevetia* y los géneros que lo integran.
- Evaluar las relaciones entre sus especies y con los géneros pertenecientes a la tribu Plumerieae.
- Postular posibles explicaciones para la evolución de caracteres relacionados con los síndromes de polinización y dispersión en el complejo *Cascabela-Thevetia*.

MATERIAL Y MÉTODO



MUESTREO DE TERMINALES

La selección de los terminales considerados en este estudio se realizó con base en la recopilación bibliográfica de propuestas taxonómicas (Pichon, 1948a, 1948b, 1950; Lippold, 1980; Leeuwenberg, 1983, 1994, 1999; Fallen, 1983; Endress & Bruyns, 2000) y filogenéticas (Sennblad & Bremer, 1996, 2002; Endress *et al.*, 1996; Potgieter & Albert, 2001) para la familia Apocynaceae, principalmente para los géneros de la tribu en cuestión.

Se incluyen por primera vez todos los géneros reconocidos para la tribu Plumerieae (*sensu* Endress & Bruyns, 2000), con la finalidad de someter a una prueba de mayor rigor la hipótesis de monofilia de los taxones involucrados en el complejo. Por otra parte, el muestreo podrá dar mayor evidencia sobre la posible posición filogenética del complejo con respecto a los demás taxones de la tribu. El grupo externo funcional es una especie del género *Carissa* (tribu Carisseae), que constituye un integrante del clado potencialmente hermano de la tribu Plumerieae. El uso de una sola especie como grupo externo funcional, para el nivel de tribu, se justifica dado que los objetivos de este trabajo no son poner a prueba la monofilia de la tribu y se basa en la hipótesis generada por Sennblad y Bremer (1996, 2002), que corrobora a la tribu Plumerieae como monofilética.

OBJETIVOS



- Poner a prueba la monofilia del complejo *Cascabela-Thevetia* y los géneros que lo integran.
- Evaluar las relaciones entre sus especies y con los géneros pertenecientes a la tribu Plumerieae.
- Postular posibles explicaciones para la evolución de caracteres relacionados con los síndromes de polinización y dispersión en el complejo *Cascabela-Thevetia*.

MATERIAL Y MÉTODO



MUESTREO DE TERMINALES

La selección de los terminales considerados en este estudio se realizó con base en la recopilación bibliográfica de propuestas taxonómicas (Pichon, 1948a, 1948b, 1950; Lippold, 1980; Leeuwenberg, 1983, 1994, 1999; Fallen, 1983; Endress & Bruyns, 2000) y filogenéticas (Sennblad & Bremer, 1996, 2002; Endress *et al.*, 1996; Potgieter & Albert, 2001) para la familia Apocynaceae, principalmente para los géneros de la tribu en cuestión.

Se incluyen por primera vez todos los géneros reconocidos para la tribu Plumerieae (*sensu* Endress & Bruyns, 2000), con la finalidad de someter a una prueba de mayor rigor la hipótesis de monofilia de los taxones involucrados en el complejo. Por otra parte, el muestreo podrá dar mayor evidencia sobre la posible posición filogenética del complejo con respecto a los demás taxones de la tribu. El grupo externo funcional es una especie del género *Carissa* (tribu Carisseae), que constituye un integrante del clado potencialmente hermano de la tribu Plumerieae. El uso de una sola especie como grupo externo funcional, para el nivel de tribu, se justifica dado que los objetivos de este trabajo no son poner a prueba la monofilia de la tribu y se basa en la hipótesis generada por Sennblad y Bremer (1996, 2002), que corrobora a la tribu Plumerieae como monofilética.

El total de taxones seleccionados para este análisis es de 12 géneros y 22 especies. El muestreo incluye las cuatro especies pertenecientes al género *Cascabela*, tres especies representativas del género *Cerbera*, las cuatro especies de *Thevetia s.s.* y al menos una especie para cada uno de los géneros considerados como parte de la tribu Plumerieae: *Allamanda*, *Anechites*, *Cameraria*, *Cerberiopsis*, *Himatanthus*, *Mortoniella*, *Plumeria* y *Skytanthus* (Tabla 1.3). El grupo externo funcional, *Carissa macrocarpa*, se seleccionó por pertenecer a una tribu diferente y potencialmente hermana, además de que hay disponibilidad del material en vivo por tratarse de un taxón ampliamente cultivado como ornamental.

Tabla 1.3. Lista de géneros y especies consideradas dentro del análisis cladístico.

Género	#Spp aceptadas/ incluidas	Spp. incluidas
<i>Carissa</i>	30/1	<i>C. macrocarpa</i> A. DC.
<i>Allamanda</i>	14/1	<i>A. cathartica</i> L.
<i>Anechites</i>	1/1	<i>A. nerium</i> (Aubl.) Urb.
<i>Cameraria</i>	3/1	<i>C. latifolia</i> L.
<i>Cascabela</i>	4/4	<i>C. gaumeri</i> (Hemsl.) Lippold <i>C. ovata</i> (Cav.) Lippold <i>C. thevetia</i> (L.) Lippold <i>C. thevetioides</i> (Kunth) Lippold
<i>Cerbera</i>	6/3	<i>C. floribunda</i> K. Schum. <i>C. odollam</i> Gaertn. <i>C. manghas</i> L.
<i>Cerberiopsis</i>	3/1	<i>C. candelabra</i> Vieill. Ex Pancher & Sebert
<i>Himatanthus</i>	13/1	<i>H. obovatus</i> (Müll. Arg.) Woodson
<i>Mortoniella</i>	1/1	<i>M. pittieri</i> Woodson
<i>Plumeria</i>	7/2	<i>P. obtusa</i> L. <i>P. rubra</i> L.
<i>Skytanthus</i>	2/2	<i>S. acutus</i> Meyen <i>S. hancorniaefolius</i> (A. DC.) Miers
<i>Thevetia</i>	4/4	<i>T. ahouai</i> (L.) A. DC. <i>T. amazonica</i> Duke <i>T. bicornuta</i> Müll. Arg. <i>T. pinifolia</i> (Standl. & Steyererm.) J.K. Williams

Las especies de los géneros *Amsonia* Walter y *Pteralyxia* K. Schum., que de acuerdo con los resultados de Potgieter y Albert (2001) son los taxones hermanos de *Cascabela* y *Thevetia* respectivamente, no se incluyen en este análisis, pero se considera que esto no afectará los resultados debido a que el árbol obtenido por los autores mencionados presenta una resolución muy baja en este nivel; además, análisis preliminares (no publicados) en donde se incluyen a estos géneros, muestran que ambos taxones no comparten un ancestro común inmediato. Conjuntamente, según los criterios propuestos por Nixon y Carpenter (1993), las características morfológicas como la forma del polen, diferenciación del estigma, endospermo ruminado y la presencia de compuestos secundarios tipo alcaloide no representan sinapomorfias potenciales, lo cual permite excluirlos como grupos relacionados.

Los ejemplares que respaldan las observaciones para cada especie se enlistan en el apéndice según el formato de la revista *Annals of the Missouri Botanical Garden*. Los nombres de los autores de cada especie se han homogeneizado con base en el trabajo de Brummitt y Powell (1992) y para los acrónimos de herbarios se sigue el trabajo de *Index Herbariorum* (Holmgren *et al.*, 2004).

MUESTREO Y ANÁLISIS DE CARACTERES

La obtención de hipótesis de homología se hizo apoyándose en las propuestas de Patterson (1982) y De Pinna (1991), planteándose según los criterios de conjunción y de similitud en posición, forma y función. Los criterios fueron aplicados a las observaciones realizadas a morfología gruesa y fina. La obtención de caracteres a partir del material biológico revisado, fue complementada con una intensiva revisión de literatura taxonómica, que enriqueció la información morfológica y de la biología de los taxones muestreados, entre la cual se encuentra: Allorge, 1998; Alvarado, 2003; Alvarado-Cárdenas, 2004; Barrios, 1992; Boiteau & Allorge, 1978; Castillo, 1984; Endress, 1996; Endress *et al.*, 1983, 1996; Endress & Bruyns, 2000; Ezcurra, 1981; Fallen, 1983, 1984, 1985, 1986; Gensel, 1969; Gentry, 1998; Leeuwenberg, 1983, 1994, 1999; Nilsson, 1986, 1990; Nowicke, 1970; Pichon, 1948a, b, 1949, 1950a, b; Pire, 1989; Plumel, 1991; Potgieter & Albert, 2001; Rosatti, 1989; Roubik & Moreno, 1991; Rzedowski & Calderón de Rzedowski, 1998; Sennblad & Bremer, 1996, 2002; Sennblad *et al.*, 1998; Simoes & Kinoshita, 2002; Standley, 1924; Standley & Williams, 1958; Veillon, 1971; Williams, 1996a, 1996b, 2002; Woodson, 1935, 1938a, b; Woodson & Moore, 1938. Las observaciones de ejemplares de herbario (G, MEXU, MO, NY, XAL, Z)

aportaron información sobre los caracteres vegetativos y reproductivos incluidos dentro del análisis. El material obtenido de colectas personales en el campo y de colecciones en espíritu, donadas por la Dra. M. Endress (Universidad de Zurich), permitió desarrollar un análisis minucioso de las estructuras reproductivas para la obtención y codificación de caracteres y sus estados.

Estructuras vegetativas (hojas) y reproductivas (flores y semillas) obtenidas del material de herbario y de colección en espíritu, fueron preparadas para su observación en el microscopio electrónico de barrido (MEB) Hitachi S-2460N del Instituto de Biología, de la siguiente manera: el material se deshidrató pasando por una serie de alcoholes graduales (desde el 50 al 100 %), seguido de un secado a punto crítico en una cámara Emitech K850. El procedimiento para las muestras de herbario incluyó un paso adicional, que fue la rehidratación por medio de un calentamiento en agua, y el procesamiento de los granos de polen incluyó acetólisis. Posteriormente, todas las muestras fueron montadas en portamuestras usando una cinta de carbón conductivo (SPIsupplies, 12 mm x 20 m), finalmente fueron cubiertas con una combinación de oro-paladio dentro de una cámara ionizadora (Emitech K550).

El trabajo palinológico bajo microscopía óptica (ML) consistió en la toma de muestras de ejemplares de los siguientes herbarios: MEXU, NY, XAL y Z (con la autorización de los respectivos curadores). Los granos de polen fueron sometidos a un proceso de acetólisis, modificado de Erdtman (1966), posteriormente fueron montados en gelatina glicerinada sobre portaobjetos para su observación en un microscopio óptico. Las características que fueron registradas se basan en mediciones de al menos 20 granos para cada muestra. Éstas incluyen la longitud del eje polar, el eje ecuatorial y el grosor de la exina; además, se observaron las características de la superficie del tectum y su ornamentación. Las descripciones palinológicas se apoyan en el trabajo de Punt *et al.* (1994).

Las observaciones hechas al material de herbario y en MEB, fueron complementadas con la revisión de preparaciones de secciones transversales y longitudinales de las especies correspondientes a la tribu Plumerieae, pertenecientes a la colección anatómica de flores de los Drs. M. Endress y P. Endress, depositada en la Universidad de Zurich (Suiza). En ellas se revisó con mayor énfasis las características del estigma y el ovario.

Se hicieron mediciones de estructuras florales, seleccionando aquellas que se habían empleado ya en análisis cladísticos para la familia, pero también se incluyeron nuevos caracteres, que se consideraron con potencial información filogenética. Estas mediciones se realizaron sólo sobre los

individuos que presentaban flores maduras, en antesis; los caracteres de longitud de las brácteas y los sépalos fueron registrados en el programa Excel 2002.

Los caracteres continuos fueron analizados usando estadísticos descriptivos y gráficos, empleando el programa Statistics V.6.0.3 para la elaboración de diagramas de caja. Estos se construyeron utilizando el criterio de desviación y error estándar. Para la definición de estados de carácter y la codificación de los terminales se consideraron los valores dentro de las amplitudes dadas por las desviaciones estándar de los diagramas de caja; los valores atípicos y extremos, correspondientes a los “outliers” y “extremes”, no fueron tomados en cuenta para el reconocimiento de los estados. Las líneas se trazaron tratando de formar intervalos que agruparan la mayor cantidad de terminales, en la medida de lo posible evitando el solapamiento de los datos; los resultados permitieron establecer empíricamente los intervalos para los estados de los siguientes caracteres: longitud de las brácteas (carácter 7), longitud de los sépalos (carácter 9) y diámetro de los granos de polen (carácter 22).

Los caracteres multiestado para los cuales se pudo postular una secuencia progresiva lógica, fueron considerados como aditivos. Los caracteres multiestados con ausencia fueron codificados como dos caracteres distintos, partiendo de la premisa de que es un prerrequisito la presencia de alguna estructura para que ésta se modifique, y de que la comparación de una condición ausente contra variaciones cuando está presente es inapropiada (Simmons & Ochoterena, 2000). Así, esta codificación permite el establecimiento de una hipótesis de relación jerárquica entre el origen de la estructura (ausente/presente) y su posterior modificación (caracteres multiestado), lo cual se consideran podría reflejar una organización natural dentro del grupo de estudio.

PARÁMETROS DEL ANÁLISIS FILOGENÉTICO

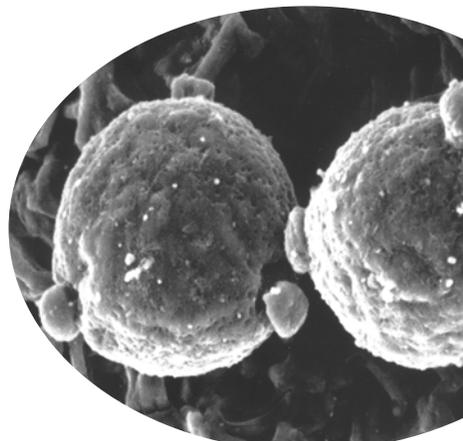
Previo al desarrollo del análisis filogenético, se creó una matriz de datos en el programa para PC, Winclada (Nixon, 1999-2002), en el cual se ingresaron los nombres de los terminales, los caracteres y sus estados. Cada uno de los caracteres fue considerado con el mismo peso y el análisis se realizó incluyendo sólo caracteres potencialmente informativos. El programa NONA (Goloboff, 1999) fue usado a través de Winclada para la búsqueda de los árboles más parsimoniosos (AMPs). La estrategia de búsqueda de los AMPs fue la siguiente: se realizaron búsquedas heurísticas usando el

método de TBR, con 2000 replicas (en grupos de 1000), partiendo de árboles de Wagner contruidos con secuencias de adición al azar, reteniendo 20 árboles en cada repetición. Una búsqueda realizada con TBR se aplicó de forma extensiva reteniendo un total de hasta 50,000 árboles (2 veces: $h50000h/20\mu*1000;max*;sv*$). Una vez obtenidos los AMPs, se colapsaron las ramas con soporte ambiguo y se eliminaron los cladogramas idénticos antes de calcular el consenso usando la opción “strict” en Winclada (Nixon, 1999-2002). El árbol del consenso fue guardado con formato de meta-archivo y editado en el programa Power Point 2002.

Para poder utilizar el consenso en el análisis de evolución de caracteres y descartar los posibles artefactos de la optimización causados por las politomías propias de un consenso, se empleó el comando “Apo” de Nona ($h\ 100; txascii-; o= apo.out; p\ nombredelarchivo.tre; apo[; out/; z;$). Esta opción del programa permite obtener los caracteres que apoyan las ramas del consenso de manera no ambigua y que son compartidos por todos los AMPs. Usando una comparación visual, se eliminaron en Power Point los caracteres no enlistados por Nona.

Para estudiar la contribución de cada carácter en la topología del consenso y así tener una forma mas objetiva de discutir las hipótesis de homología primarias, se realizó un análisis de remoción de caracteres (modificado de Davis *et al.*, 1993 según Ochoterena-Booth, 2000 y Luna & Ochoterena, 2004). El análisis fue implementado en Winclada (Nixon, 1999-2002) con la opción “Analyze” seleccionando “Character removal”, éste se programó para ejecutar en cada búsqueda 1000 secuencias de adición al azar, reteniendo 20 árboles seguido de un TBR extensivo ($*max$) reteniendo un total de hasta 25000 árboles ($h25000h/20\mu*1000;max*,sv*$). Los árboles resultantes fueron guardados con formato de meta-archivo y editados en el programa Power Point 2002. Posteriormente fueron comparados visualmente con el consenso de la matriz original, con el fin de analizar la relevancia de cada uno de los caracteres sobre la topología del consenso.

CAPÍTULO II



MORFOLOGÍA DE LAS APOCYNACEAE S. L.

El presente capítulo representa una síntesis acerca de las características morfológicas de importancia taxonómica dentro de la familia Apocynaceae, principalmente para la tribu Plumerieae. Esta síntesis contiene información relevante para la definición de los caracteres con potencial filogenético, la cual se retoma en la codificación de estos y de sus estados (ver capítulo III).

CARACTERES VEGETATIVOS

Las formas de vida presentes en la tribu Plumerieae son árboles, arbustos y lianas. Las hojas son simples y pueden presentar formas (lineares hasta obovadas) y texturas (membranácea, cartácea y coriácea) diversas. La filotaxia en Apocynaceae *s.l.* es principalmente opuesta, seguida de la posición alterna y en menor proporción se observan las hojas en verticilos (Ezcurra, 1981). Inversamente la mayoría de las especies de la tribu Plumerieae cuentan con hojas alternas, seguidas de las hojas opuestas y sólo las especies del género *Allamanda* tienen hojas en verticilos.

La presencia de ceras epicuticulares se ha reportado de manera casi ubicuita para las angiospermas (Bathlott *et al.*, 1998), pero pocos son los trabajos que abordan este aspecto para las Apocynaceae. Por otra parte, la cutícula es la capa a la cual se le atribuyen los patrones de ornamentación en la superficie de las hojas y alrededor de los estomas, los cuales se han empleado

en trabajos taxonómicos (Omino, 1996). Las características de la cutícula fueron reportadas para *Cascabela thevetia* y *Allamanda cathartica* (Fjell, 1983) mostrando patrones de ornamentación distintos entre ellas. Debido a que la estructura de la cutícula no se ve afectada por los procesos ambientales (Barthlott, 1990) y quizá tampoco por el tipo de preservación, tales patrones podrían contener información no sólo a nivel taxonómico sino filogenético, por lo que es necesario dirigir esfuerzos en la búsqueda de caracteres potencialmente informativos a este nivel.

CARACTERES REPRODUCTIVOS

INFLORESCENCIAS

Woodson (1935) realizó un análisis acerca del aspecto general de las inflorescencias en Apocynaceae, principalmente para algunos géneros de la subfamilia Apocynoideae, mencionando que en la familia se presentan casi todos los tipos de inflorescencias, a excepción de los capítulos o cabezuelas. En la tribu Plumerieae las inflorescencias se pueden agrupar en cimas, corimbos y tirso. En el caso de los corimbos puede haber variantes sobre el patrón básico, presentándose un mayor número de divisiones y variantes en el arreglo preciso de las flores.

El arreglo de las flores se ha empleado en análisis filogenéticos, sin que exista una discusión apropiada para su codificación. Aquí se ha tratado de abordar el aspecto de las inflorescencias dividiéndolas en unidades que permitan reconocer patrones básicos potencialmente informativos. El reconocimiento de las unidades se llevó a cabo elaborando esquemas de las inflorescencias para identificar ejes primarios y su dominancia, así como grado de ramificación (Fig. 2.1).

En las inflorescencias descritas como tirso y panículas se presenta un eje primario dominante, que es el portador de las ramificaciones primarias, las cuales generalmente están dispuestas de manera alterna. El eje primario dominante se distingue del pedúnculo en el momento en que surge una ramificación primaria, la cual se encuentra sustentada por una bráctea. Por otra parte, las ramificaciones primarias sufren subsecuentes divisiones, la primera de estas divisiones se denomina en este trabajo como ramificación de 1^{er} orden.

Las inflorescencias de los géneros *Cerbera* y *Plumeria* son un ejemplo de aquellas que poseen un eje dominante, del cual surgen las ramificaciones que portan las flores. En algunos individuos de *Plumeria rubra* las ramificaciones dan la apariencia de surgir en verticilos, pero realmente se trata

de un caso en el que los entrenudos son cortos, encontrándose individuos que muestran un acortamiento gradual.

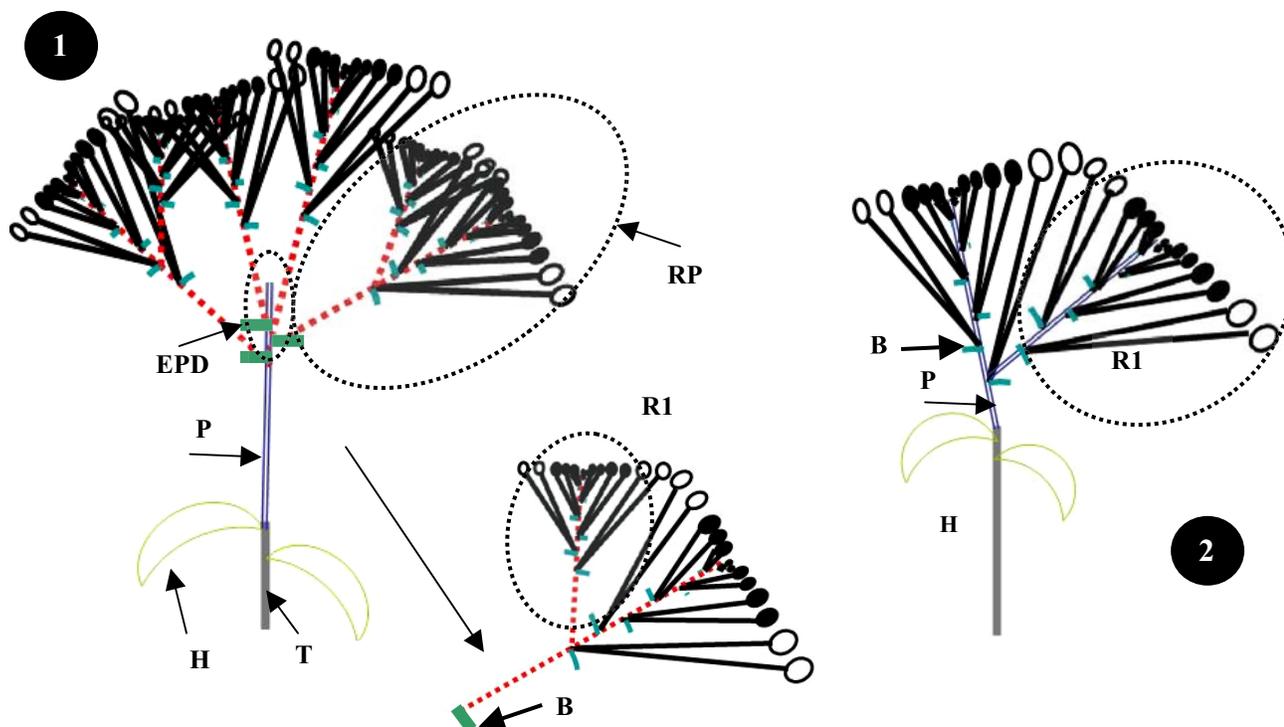


Figura 2.1. Algunos tipos de inflorescencias sobre los que se señalan las unidades que las integran: 1-Inflorescencia con eje primario dominante; 2- Inflorescencia sin eje primario dominante. B = Bráctea; EPD = Eje primario dominante;; H = Hoja; P = Pedúnculo; R1 = Ramificación de 1^{er} orden; RP = Ramificación primaria; T = Tallo.

Las inflorescencias que carecen de un eje principal dominante no carecen de pedúnculo, pero no presentan una estructura diferenciada por arriba del pedúnculo que soporte a las ramificaciones. En ocasiones, este tipo de inflorescencias tiene una composición muy similar a las ramificaciones primarias, ejemplo de esto son las de especies del género *Cascabela*. Las inflorescencias de *Cerberiopsis candelabra* se han descrito como paniculadas (Veillon, 1971), pero la estructura observada en esta especie también podría calificarse como una sinflorescencia de acuerdo con Weberling (1989). En este trabajo se considera que cada una de las ramas florales (paraclados) que surgen del eje principal corresponde a inflorescencias independientes con un eje dominante, y no a una subunidad de una inflorescencia.

ESTRUCTURA FLORAL

Las flores, tanto en la familia como en la tribu, son generalmente pentámeras; el cáliz es gamosépalo y profundamente dividido, con una longitud y forma variada. Algunas veces en la base de los sépalos se pueden encontrar estructuras secretoras llamadas coléteres.

Los coléteres, también nombrados como “squameae” (Woodson & Moore, 1938) o escamas (Rzedowski & Calderón de Rzedowski, 2000; Alvarado, 2003), son glándulas mucilaginosas, multicelulares, en la mayoría de los casos de forma subulada, que pueden localizarse no sólo en el cáliz sino en los nudos, el pecíolo y las hojas de Apocynaceae. En la literatura se ha considerado que la función de los coléteres es proteger a los órganos a los cuales se encuentran asociados (Ezcurra, 1981; Simoes & Kinoshita, 2002). En la tribu Plumerieae estas glándulas se encuentran en las axilas de las hojas, en la base de la lámina (*Mortoniella pittieri*), en la base de las brácteas y en la cara adaxial de los sépalos (*Cascabela*) o rara vez en su ápice (*Anechites* y *Plumeria*). La presencia de coléteres en los sépalos se ha considerado de gran importancia taxonómica, por lo que también se ha empleado en análisis filogenéticos.

La corola de las Apocynaceae es gamopétala y su forma puede ser tubular, hipocrateriforme, infundibuliforme, rotada o rara vez urceoladas (Simoes & Kinoshita, 2002). En la tribu Plumerieae hay sólo dos formas: 1) Hipocrateriformes, que presentan de manera general un tubo continuo y homogéneo, a veces ensanchado sólo en la posición donde se encuentran las anteras y los apéndices supra e infraestaminales, el limbo es patente y generalmente extendido formando un ángulo de 90° con respecto al tubo (Fig. 2.2 A-B). 2) Infundibuliformes, que presentan dos partes del tubo corolino, la parte basal que es tubular y la parte superior, también denominada garganta (Morales, 1998), se encuentra por arriba de la inserción de los estambres y es de un diámetro mayor a la parte inferior; ésta puede ser tubular o campanulada (Fig. 2.2 C-D). Las formas mencionadas se apoyan en las definiciones dadas por Font Quer (1982), Radford (1986) y Sousa y Zárata (1988).



Figura 2.2. Forma de la corola en la tribu Plumerieae: Hipocrateriforme (A- *Plumeria rubra*; B- *Thevetia ahouai*); Infundibuliforme (C- *Cascabela ovata*; D- *C. thevetia*).

Apéndices supraestaminales (Corona) e infraestaminales. Dentro de las flores de Apocynaceae se presentan ciertas estructuras que se encuentran por arriba o por debajo de la inserción de los estambres, que en ocasiones están directamente asociadas con las anteras. Estas estructuras se han nombrado como apéndices supra e infraestaminales respectivamente (Pichon, 1948a; Endress *et al.*, 1996) o corona (Sennblad *et al.*, 1998), las cuales presentan diferencias en forma, posición y función. Por ejemplo, en *Nerium oleander* son petaloideas; en especies de *Prestonia* se pueden presentar dos tipos de coronas uno en forma de un anillo rígido dispuesto en la base de los pétalos y otro de apariencia estaminoide, asociada con los estambres (Williams, 2002), los cuales no toman parte en la formación del ginostegio. En el género *Apocynum* los apéndices se encuentran en la parte basal de las flores.

Para los taxones dentro de la subfamilia Asclepidoideae, Liede y Kuntze (1993) han propuesto una clasificación de acuerdo con el arreglo de la corona sobre la corola, pero la diversidad en forma, posición y número de los apéndices no se ajusta a lo observado en otras subfamilias. Además, hace falta información que evidencie que los patrones propuestos para Asclepidoideae son homólogos a los encontrados en las especies de otras subfamilias (Endress & Bruyns, 2000).

En las especies de la tribu Plumerieae, los apéndices supraestaminales, cuando están presentes, son una proyección semirígida de la corola inmediatamente por arriba de los estambres. Estas estructuras podrían representar una condición homóloga en la organización de las anteras con el estigma, ya que estos apéndices presionan a las anteras sobre el estigma para formar el ginostegio. Asimismo, la presencia y la rigidez de los apéndices podrían dar mayor estabilidad a las anteras, lo que podrían dirigir a la proboscis de los polinizadores a pasar sólo por los espacios entre éstas, asegurando de tal modo el depósito y colecta de polen. La presencia y forma de estos apéndices ha servido como un carácter útil en el reconocimiento y circunscripción de las diferentes especies.

Los apéndices infraestaminales dentro de la tribu Plumerieae son también proyecciones de la corola, los cuales actúan como un soporte del estigma masivo presente en el grupo, en ocasiones éstos se fusionan a su base (Fallen, 1986). La forma de estos apéndices se mantiene constante y podría ser un carácter útil en la sistemática de los grupos que los presentan. A veces estos apéndices se extienden hasta la base de las anteras formando un soporte para éstas, que es llamado costilla, que a diferencia de los filamentos es más rígido y no cilíndrico.

En la tribu Plumerieae las regiones por arriba o por debajo de la inserción de las anteras se encuentran grupos de tricomas, los cuales presentan diferencias en la forma dependiendo de la zona

en la cual se encuentren asociados. Los tricomas de la zona infraestaminal son de apariencia rígida, conformando una pubescencia del tipo hirsuto (Fig. 2.3 A); los tricomas de la zona supraestaminal son moniliformes y arreglados como una pubescencia del tipo tomentoso o hirsuta (Fig. 2.3 B y C), también ambos tipos de tricomas llegan a presentar una ornamentación muy particular.

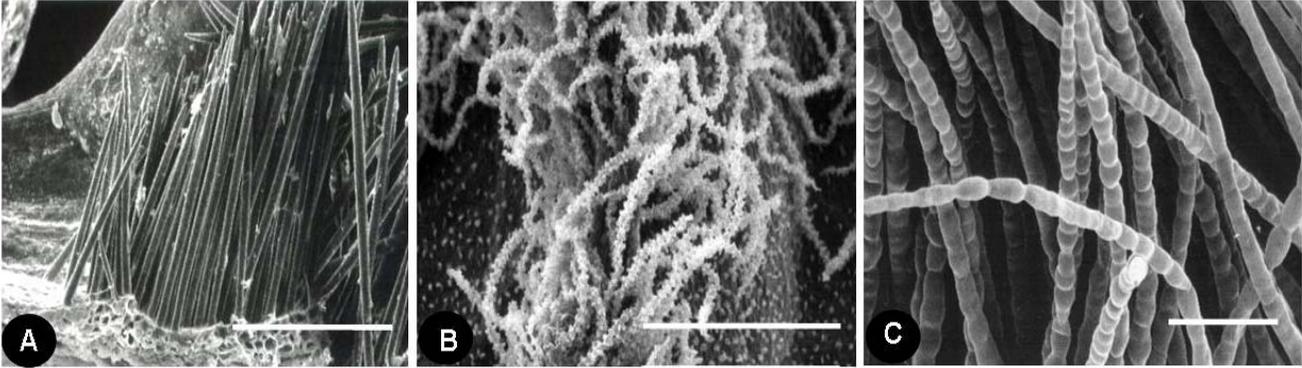


Figura 2.3. Tricomas asociados a la parte interna de la flor: A- Infraestaminales (*Cascabela gaumeri*, escala 400 μm); B-C- Supraestaminales (B- *Cerbera odollam*; C- *Allamanda cathartica*, escala 500 μm).

Para la subfamilia Asclepiadoideae se mencionan algunos tipos de tricomas; por ejemplo, Bruyns (2000) reporta en las “Stapelidas” tricomas muy complejos relacionados con la polinización de este grupo. Para los taxones tempranamente diversificados no hay suficiente información acerca de las características de los tricomas en la flor; en la tribu sólo hay datos en trabajos taxonómicos sobre la ausencia/presencia o el aspecto de los tricomas dentro de la flor (Pichon, 1948b). Probablemente, dentro de la tribu, los tricomas están involucrados en los complejos procesos de la polinización, ya sea para depositar o remover de manera eficiente los granos de polen del polinizador. Fallen (1986) menciona que los tricomas infraestaminales por su forma pueden actuar como cepillos, que promueven la remoción de los granos. Endress (1994) ha reportado tricomas moniliformes en géneros de otras familias como *Commelina* (Commelinaceae), *Thunbergia* (Acanthaceae) y *Verbena* (Verbenaceae), mencionando que la forma de los tricomas ayuda en la atracción y colecta del polen por los polinizadores; quizá también en la tribu la presencia de tricomas moniliformes tenga algún efecto positivo en la atracción de los polinizadores.

Filamentos/Costillas. Las estructuras que dan soporte a las anteras en la tribu son, por un lado, los filamentos que son cilíndricos y de textura flexible; por otro lado, las costillas que son estructuras de forma cuadrangular a deltoide y de una consistencia más rígida. Sólo las especies de *Skytanthus* carecen de una estructura de soporte son.

Anteras. Las anteras de las Apocynaceae, independientemente de su organización con el gineceo, muestran características estructurales para las que se han reconocido cuatro niveles de complejidad (Fallen, 1986), pero con la anidación de la familia Asclepiadaceae como una subfamilia, se podrían reconocer nuevos niveles estructurales, donde las anteras se fusionan con el estigma, originando el ginostegio y desarrollando estructuras como los translatores y los polinios. Las anteras en la tribu Plumerieae se pueden considerar dentro de los niveles uno y dos. En el nivel uno se encuentran las anteras más simples con una forma regularmente oblonga, dehiscencia introrsa y el conectivo ligeramente alargado en el ápice. El nivel dos lo integran anteras de forma ovada con dehiscencia latrorsa, con el conectivo ensanchado en la base y proyectado hacia el ápice como una punta o un gran filamento.

En el caso de las anteras en las especies de *Allamanda* se observa una estructura más compleja, que por su apariencia podría asignarse al nivel cuatro, pues cuenta con una prolongación del conectivo basal y apical, además de una serie de tricomas en la base de los sacos polínicos que se adhieren al estigma. Estas características llevaron a Allorge (1975 en Fallen, 1985) a considerar que el género pertenecía a la subfamilia Apocynoideae, pero a diferencia de las características de la subfamilia Apocynoideae, las anteras carecen de una esclerificación lateral y de un retináculo, lo que contradice la asignación a esta subfamilia. Alternativamente, se ha considerado que la estructura de las anteras representa una variante del nivel uno (Fallen, 1985). No obstante, la presencia de tricomas que se adhieren al estigma junto con el conectivo expandido en la base y ápice de la antera, podrían sugerir el reconocimiento de un subnivel dentro del nivel uno (Fig. 2.4).

Al parecer, la extensión del conectivo apical en las anteras de Apocynaceae está presente de manera general. La forma del conectivo apical es diversa, contando desde una proyección roma hasta un filamento plumoso. Dentro de la tribu se puede encontrar una estructura simple, como una proyección obtusa o acuminada hasta un filamento exerto glabro (*Cameraria* y *Skytanthus*). La función de tal apéndice no es muy clara, pero Endress (1996) ha sugerido que estos apéndices dan estabilidad a las anteras y dirigen la probocis del insecto polinizador por los carriles guías laterales de las anteras.

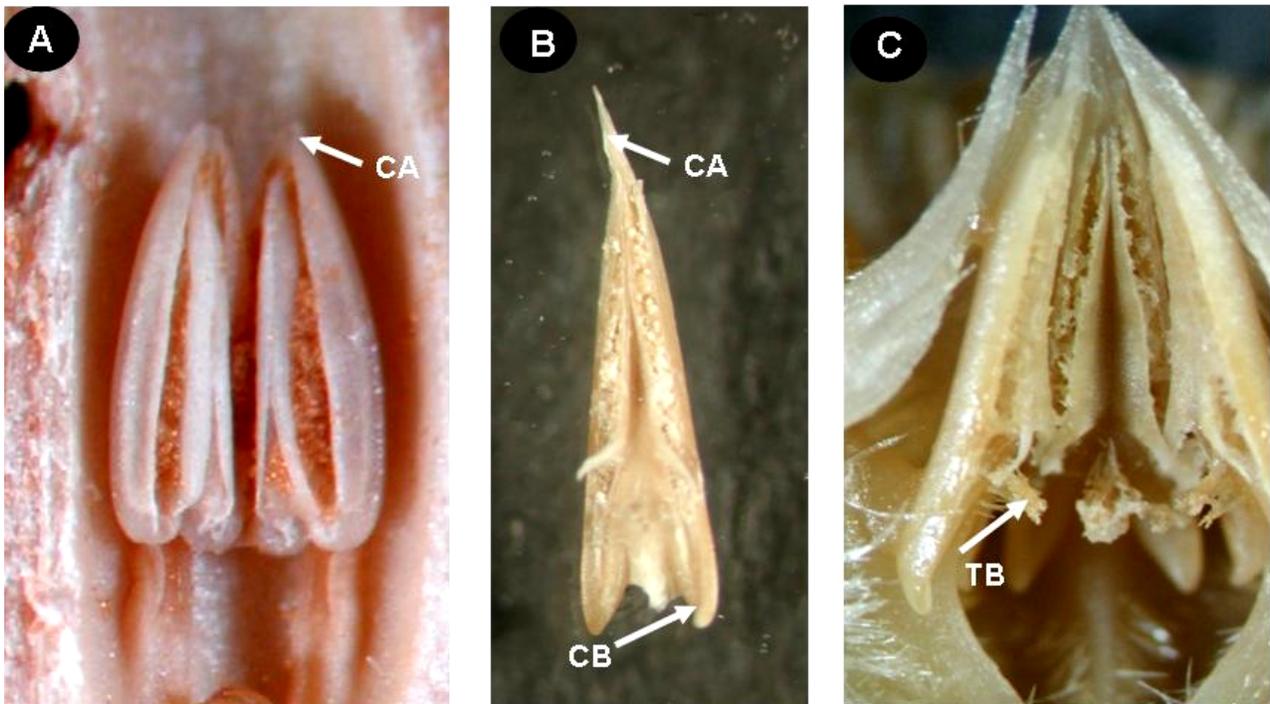


Figura 2.4. Comparación entre anteras con nivel de organización del tipo 1, de especies de la tribu Plumerieae. A- *Himatanthus obovatus*; B-C- *Allamanda cathartica*. CA= Conectivo Apical; CB= Conectivo Basal; TB= Tricomas basales.

Por otra parte, Pichon (1948a), Gensel (1969) y Fallen (1986) observaron que en algunos taxones de la actual tribu Plumerieae, el conectivo apical se fusiona con los de otras anteras; tales observaciones son corroboradas en este trabajo. La fusión del conectivo apical podría conferirle a las flores una complejidad mayor en los eventos de polinización que en aquellas flores con anteras libres, derivando en una función parecida a la observada para las especies de Asclepidoideae. Sin embargo, no hay información sobre la biología reproductiva para las especies de esta tribu, ni sobre la fusión de las anteras.

En ocasiones, el conectivo apical llega a presentar una coloración oscura, debido a la oxidación de algún compuesto cuando las flores son preservadas; tal característica, junto con la estructura de la antera, fue empleada en trabajos taxonómicos para la circunscripción del género *Anechites* dentro de la subfamilia Cerberioideae (Fallen, 1983), por lo que la coloración del conectivo podría contener información de utilidad filogenética.

Polen. La familia Apocynaceae cuenta con granos de polen libres, en tétradas o agregados en un polinio; son 3 (4-5)-colporados a 2-3 (4-5) porados, la forma de los granos es variada y la escultura de la exina es generalmente psilada y frecuentemente perforada (Erdtman, 1966). Los

granos de polen presentan un tectum sin columelas, pero soportado por gránulos de diferentes dimensiones y con un arreglo irregular o reticular (Erdtman, 1966; Nilsson, 1986).

En la tribu, los granos de polen son libres y con una exina perforada a microreticulada y pueden presentar una ornamentación escabrada. El diámetro de los granos es muy variable, siendo de 20 hasta 110 μm . Varios autores en trabajos palinotaxónomicos (Pire, 1989; Roubik & Moreno, 1991; Williams, 1998, 2002) consideran que el diámetro del polen es útil para identificar y resolver relaciones entre los géneros. Trabajos palinotaxónomicos de especies dentro y fuera de la tribu Plumerieae (Pichon, 1948a; Sampson & Anusarnsunthorn, 1990; Kuijt & Van der Ham, 1997) apoyan esta hipótesis, pues muestran que dentro de las especies de un género existen ciertos límites en el diámetro de los granos de polen.

Otro aspecto interesante dentro de la tribu es la presencia de endofisuras, que son el resultado de una nexina discontinua, que dan un aspecto como de grietas dispuestas de forma aleatoria en todo el grano (Nilsson, 1986, 1990; Endress *et al.*, 1996). La presencia de endofisuras podría estar asociada a una función harmomegática y es poco común dentro de las Apocynaceae, registrándose sólo en los géneros *Thevetia* (Fig. 2.5) y *Cascabela* y fuera de la tribu en los géneros *Acokanthera* y *Carissa* (Nilsson, 1986; Endress *et al.*, 1996).

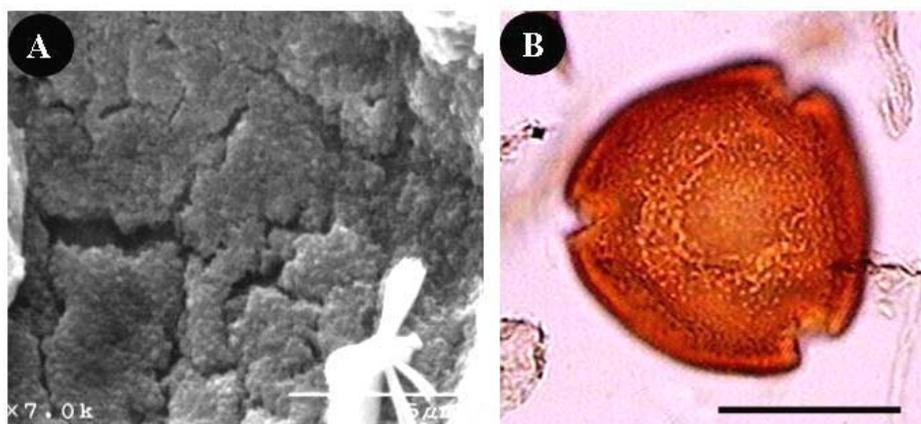


Figura 2.5. Endofisuras de los granos de polen A- Vistas en MEB (*Thevetia pinifolia*, escala 5 μm); B- en ML (*Thevetia bicornuta*, escala 50 μm)

Los estudios palinológicos en la familia han sido abordados principalmente en trabajos de tipo palinoflorístico (Roubik & Moreno, 1991; Pire, 1989) o de índole taxonómica (Nilsson, 1990). Entre los primeros trabajos que han tomado los caracteres palinológicos dentro de análisis filogenéticos se encuentran los de Endress *et al.* (1996) y Van der Ham *et al.* (2001), quienes integraron la información morfológica y molecular en un análisis para la familia, considerando el diámetro del grano de polen, la forma y los patrones estructurales de las diferentes capas de la

exina. Algunas de las propuestas de estos autores se han retomado y ajustado de acuerdo a lo observado en las especies estudiadas.

Orbículas. Las orbículas son gránulos de esporopolenina que se encuentran distribuidos sobre el tapetum de las anteras y en ocasiones sobre los granos de polen (Huysmans *et al.*, 1997). La función de estos gránulos no es clara y aunque se pensaba que su superficie contaba con compuestos que causan una reacción alérgica en las vías respiratorias (Vinckier & Smets, 2002a, b), investigaciones recientes han demostrado que no es así (Vinckier, com. pers.). Las características de las orbículas han permitido reconocer una serie de patrones estructurales que pueden arrojar información de valor sistemático (Huysmans *et al.*, 1997; Vinckier & Smets, 2002a). De acuerdo con estos autores, las orbículas se pueden clasificar en seis tipos, los cuales parecen ser constantes a diferentes niveles taxonómicos y se definen considerando las características en forma, ornamentación, asociación y tamaño de estas estructuras.

Las orbículas dentro de Apocynaceae *s.l.* han sido estudiadas por Vinckier y Smets (2002a), quienes reportan los tipos **III** (a y b), **IV**, **V** y en algunos casos la ausencia de ellas. La gran diversidad morfológica presente en la tribu Plumerieae se observa también en las orbículas. Para la tribu estos autores han registrado los tipos **IIIa** (*Allamanda cathartica*, *Cerberiopsis candelabra* y *Plumeria rubra*) y **IV** (*Thevetia bicornuta*). En este trabajo se corrobora la presencia de los tipos de orbículas para las especies de la tribu estudiadas por Vinckier y Smets (2002a). Además, se extiende el muestreo incluyendo siete especies no consideradas por los mencionados autores. Las nuevas observaciones permiten incluir la presencia de orbículas de tipo **IIIb** y **V** dentro de la tribu. Para las especies *Thevetia ahouai*, *Skytanthus acutus* y *Cerbera odollam* no se lograron encontrar estas estructuras.

Así pues, los tipos observados siguiendo las propuestas de Huysmans *et al.* (1997) y Vinckier y Smets (2002a) para la tribu son:

IIIa- *Cameraria latifolia*, *Cascabela ovata*, *Cascabela thevetia* (Fig. 2.6 A), *Cascabela thevetioides*, *Cerberiopsis candelabra*, *Mortoniella pittieri* (Fig. 2.6 B), *Himatanthus obovatus* (Fig. 2.6 C), *Plumeria obtusa*, *P. rubra*, *Thevetia pinifolia* (Fig. 2.6 D) y *Skytanthus hancorniaefolia*. **IIIb-** *Anechites nerium* (Fig. 2.6 E). **IV-** *Thevetia amazonica* (Fig. 2.6 F), *T. bicornuta* y *Cerbera manghas* (Fig. 2.6 G). **V-** *Cerbera floribunda* y *Cascabela gaumeri* (Fig. 2.6 H-I).

Dado que casi todas las especies estudiadas tienen orbículas (a excepción de *Cerbera ododllam*, *Skytanthus acutus* y *Thevetia ahouai*), es probable que las especies restantes de la tribu

también las presentan. En algunos casos el tipo de orbículas es constante para grupos de especies, pero en otros lo es a nivel específico, por lo que podría ser un carácter diagnóstico útil para reconocer a las especies.

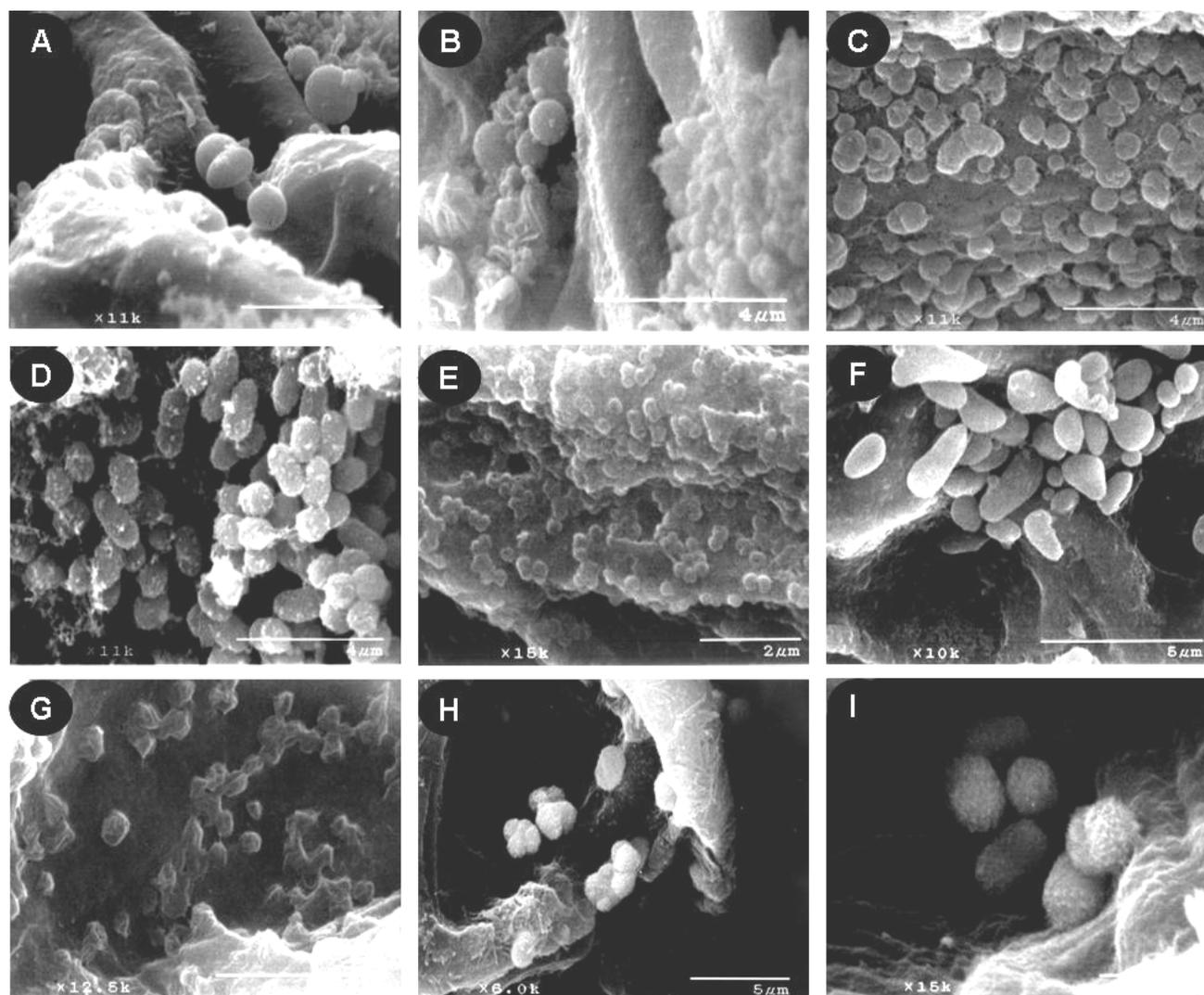


Figura 2.6. Tipos de orbículas: A-D Tipo IIIa (A- *Cascabela thevetia*; B- *Mortoniella pittieri*; C- *Himatanthus obovatus*; D- *Thevetia pinifolia*); E- Tipo IIIb (E- *Anechites nerium*); F-G Tipo IV (F- *T. amazonica*; G- *Cerbera manghas*) H-I Tipo V (*Cascabela gaumeri*).

Por otra parte no se observa una correlación entre el tipo de orbícula y la ornamentación (tipo de superficie) del grano de polen (Tabla. 2), por lo que las características de las orbículas se pueden incluir en trabajos filogenéticos junto con las del polen.

Tabla 2. Morfología de los granos de polen y de las orbículas de la tribu Plumerieae.

Especies	Ornamentación	Tipo de Orbículas
<i>Allamanda cathartica</i>	Psilada	IIIa
<i>Anechites nerium</i>	Verrugada	IIIb
<i>Cameraria latifolia</i>	Escarbada	IIIa
<i>Cascabela gaumeri</i>	Escarbada	V?
<i>C. ovata</i>	Escabrada	IIIa
<i>C. thevetia</i>	Escabrada	IIIa
<i>C. thevetioides</i>	Escabrada	IIIa
<i>Cerbera floribunda</i>	Escabrada	V
<i>C. odollam</i>	Escabrada	-
<i>C. manghas</i>	Escabrada	IV
<i>Cerberiopsis candelabro</i>	Escabrada	IIIa
<i>Himatanthus obovatus</i>	Psilada	IIIa
<i>Mortoniella pittieri</i>	Psilada	IIIa
<i>Plumeria obtusa</i>	Psilada	IIIa
<i>P. rubra</i>	Psilada-Escabrada	IIIa
<i>Skytanthus acutus</i>	Escabrada	-
<i>S. hancorniaefolius</i>	Escabrada	IIIa
<i>Thevetia ahouai</i>	Escabrada	-
<i>T. amazonica</i>	Escabrada	IV
<i>T. bicornuta</i>	Escabrada	IIIa-IV
<i>T. pinifolia</i>	Escabrada	IIIa?

Ovario. El ovario en la mayoría de las Apocynaceae es súpero; en la tribu sólo las especies de *Himatanthus*, *Mortoniella* y *Plumeria* tienen ovarios semiínferos (Cronquist, 1981; Pichon, 1948b, 1950a). El ovario es generalmente apocárpico y en algunos casos secundariamente sincárpico, donde los carpelos se fusionan congénitamente; en ocasiones la fusión de los ovarios es parcial, quedando la parte apical libre (como en las especies de *Cascabela* y *Thevetia*), por lo que algunos autores los describen como apocárpico y otros como sincárpico.

En este trabajo se consideran a los ovarios con las características anteriores como parcialmente sincárpico, porque la parte apocárpica se encuentra por arriba de la inserción de los óvulos, lo cual es distinto de los apocárpico, donde la porción en la cual se encuentran insertos los óvulos está completamente libre. En el género *Allamanda*, los carpelos se fusionan tardíamente en el desarrollo,

en un proceso llamado sincarpía secundaria, que produce un gineceo sincárpico unilocular con una placentación parietal (Fallen, 1985). La posición de las placentas es principalmente marginal, aunque en los frutos sincárpicos o parcialmente sincárpicos se presenta una placentación axilar.

Óvulos. El tipo de óvulos en la tribu, inferido de las observaciones personales del micrópilo y el hilo en las semillas, es campilótropo.

Estilo. El estilo en la tribu es generalmente único para ambos carpelos, en algunos individuos se presenta dividido en la base, pero inmediatamente se fusiona para formar una sola estructura de soporte del estigma. La forma del estilo es cilíndrica y puede presentar una gran variación en longitud.

Estigma. El estigma de las Apocynaceae es un órgano con una alta complejidad estructural, que ha alcanzado gran especialización en la subfamilia Asclepidoideae (Endress, 1996). Éste se ha nombrado como cabeza estigmática o cabeza estilar y su morfología es muy diversa, encontrando estigmas de apariencia fusiforme hasta umbraculiforme (Ezcurra, 1981); la forma de esta estructura es empleada como un carácter taxonómico (Fallen, 1983, 1986).

El estigma se origina a partir de la fusión apical de los carpelos en etapas tempranas del desarrollo (Endress *et al.*, 1983) y presenta regiones con diferencias en forma, estructura y función (Fallen, 1984). Fallen (1986) propone el siguiente patrón de receptividad basándose en la regionalización vertical del estigma: 1) Toda la zona por debajo de las estigmatas es secretora y receptiva, con papilas distribuidas homogéneamente, sin diferenciación de un anillo ecuatorial ni una cavidad estigmática. 2) El estigma tiene una diferenciación vertical presentando un anillo ecuatorial y basal, donde la zona receptiva se encuentra en la parte interna de la cavidad estigmática. 3) Se presenta una regionalización vertical similar a la del patrón dos, pero aquí se toma en cuenta la organización entre las anteras y el estigma.

La diferenciación vertical del estigma permite reconocer al menos cuatro regiones con diferencias en estructura y función (Fallen, 1986), las cuales pueden o no estar presentes o bien diferenciadas en los distintos taxones: 1) El ápice del estigma, también llamado “estigmata” (Boiteau & Allorge, 1978), cuenta con uno o dos apéndices que captan el polen proveniente de las anteras de la misma planta. Además, las papilas ahí localizadas proveen de un medio húmedo que mantiene turgentes a los granos de polen y evita que el mucílago que los cubre se endurezca. 2) Un anillo o corona ecuatorial papilada separa el ápice de la base, recibiendo también los granos de

polen propios (presentación secundaria del polen, Howell *et al.*, 1993). El anillo forma una barrera que mantiene alejados a los granos de polen propios de la zona receptiva cubriéndolos con un mucílago adhesivo. Esta región se distingue de la región secretora y de la estigmática por la presencia de papilas de diferentes tamaños cuyo arreglo parece desordenado. 3) La porción bajo el anillo ecuatorial es la región secretora, que cuenta con una innumerable cantidad de papilas de forma cilíndrica y arreglo ordenado. Estas papilas secretan una capa de mucílago que actúa como adhesivo, el cual cubre la probosis del polinizador al entrar y salir, para que posteriormente los granos de polen, depositados por arriba del anillo ecuatorial, se adhieran y puedan ser transportados. Probablemente este mucílago, en estigmas con o sin regionalización, también podría promover la germinación de los granos de polen. 4) La zona basal del estigma es llamada “cavidad estigmática” (Sennblad *et al.*, 1998) está formada por una cavidad receptiva rodeada por un collar de papilas, el cual funciona como un captor del polen que fue transportado por los polinizadores (Fig. 2.7).

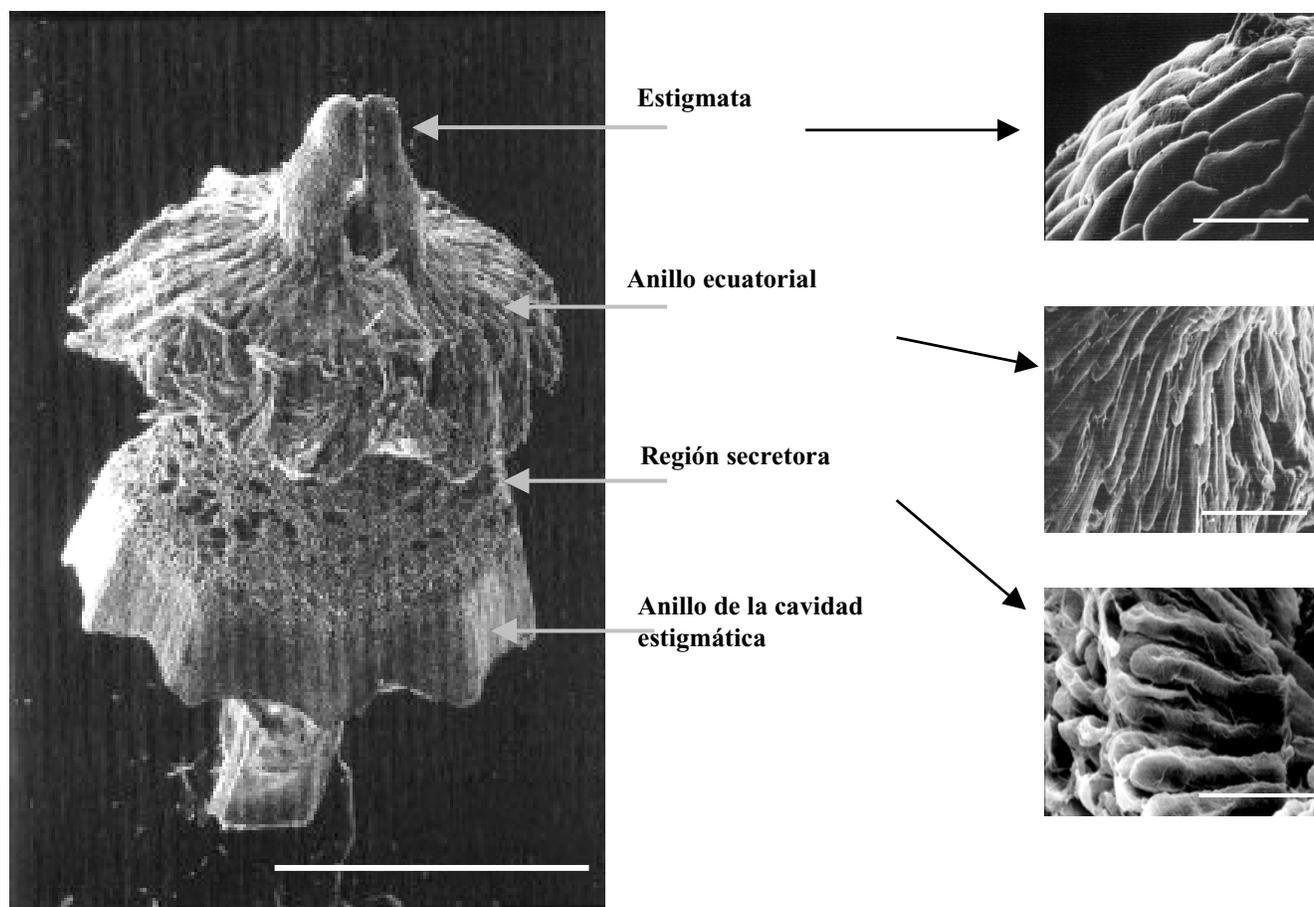


Figura 2.7. Estigma (*Allamanda cathartica*) y sus diferentes regiones (escala 1mm). A la derecha detalle del patrón celular de las estigmas (escala 20µm), el anillo ecuatorial (escala 200µm) y la región secretora (escala 50µm).

En este trabajo se observó que en los estigmas más complejos, los granos de polen pueden ser depositados tanto en la cavidad estigmática como en la región secretora (Fig. 2.8), por lo que ésta última podría ser potencialmente receptiva, como lo llegó a reportar Darwin (en López & Machado, 1999) en estigmas de *Vinca*; inclusive el mucílago podría jugar un papel importante no sólo como adhesivo, sino en el reconocimiento de los granos de polen y la germinación del tubo polínico. Por lo anterior, ambas regiones podrían considerarse como estigmáticas, sólo que el collar de la cavidad estigmática hace más eficiente el depósito de los granos de polen. Sin embargo, podría ser que los granos de polen depositados en la región secretora provinieran del mismo individuo, que pudo haber sido arrastrado por la entrada de la proboscis del polinizador y detenido en el mucílago de la zona secretora, evitando su llegada a la región receptiva. Dado que los granos de la misma planta aún no se adhieren firmemente, como los granos que son transportados por el polinizador, son fácilmente removidos. Para aclarar la función de esta estructura, sería necesario realizar un estudio más detallado de la biología reproductiva de las especies incluyendo especies con estigmas de mayor diferenciación estructural.

En análisis filogenéticos a nivel de familia (Endress *et al.*, 1996) el estigma ha sido empleado considerando la complejidad estructural propuesta por Fallen (1986). En otro análisis para la tribu Wrightieae (Sennblad *et al.*, 1998), donde se incluyó a *Thevetia peruviana* (= *Cascabela thevetia*), se reconocen las diferentes regiones propuestas por Fallen (1986), pero no se toma en cuenta el patrón de receptividad vertical.

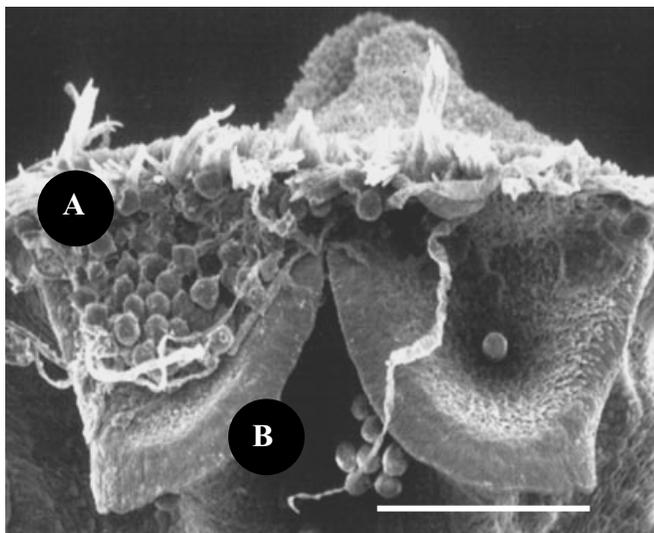


Figura 2.8. Estigma de *Thevetia pinifolia* (escala 500 μm) donde se pueden observar los sitios de depósito de los granos de polen: A- región secretora; B- Cavidad estigmática.

Las especies estudiadas en este trabajo pueden asignarse a los patrones de receptividad uno y dos. Además, con base en las observaciones realizadas a las secciones longitudinales y transversales de flores de los taxones para la tribu, se reconoce cada una de las regiones del estigma como unidades relativamente independientes, las cuales podrían arrojar información sobre las relaciones filogenéticas dentro de la tribu.

FRUTOS

Los frutos representan una fuente importante de información para el reconocimiento de las diferentes entidades taxonómicas. Algunos autores (Jussieu, 1789; De Candolle, 1844; Leeuwenberg, 1994, entre otros) consideraron a los frutos como un carácter de gran peso para la circunscripción de los diferentes grupos taxonómicos por debajo de familia.

Los tipos de frutos reconocidos en la tribu son drupas, cápsulas, folículos y sámaras. Las definiciones tipológicas resultan útiles en un sentido práctico, ya que permiten reconocer y comunicar sin un estudio minucioso la apariencia a la cual se ajusta mejor el fruto. Sin embargo, el empleo de estas definiciones resulta ser en ocasiones problemático, pues en algunos casos los autores que están en desacuerdo con cierta definición, utilizan o crean otra, en otras ocasiones las características de los frutos no permiten asignarlos a las definiciones propuestas; por ejemplo, los frutos de *Thevetia ahouai* se han descrito como drupas, drupas dobles, bayas, mericarpos, mericarpos drupáceos e incluso nueces. Esta situación se presenta para muchas de las especies en la familia.

El empleo de estas definiciones no se restringe únicamente a los trabajos taxonómicos, también han sido utilizadas en análisis filogenéticos para taxones dentro y fuera de la familia Apocynaceae. Las características de los frutos que se reconocen en los diferentes trabajos caen, muchas veces, sólo dentro de los rubros secos o carnosos; estas clasificaciones resultan ambiguas o poco apropiadas, pues muchos frutos carnosos tienen capas secas, leñosas o pétreas y algunos frutos leñosos tienen capas carnosas (Mauseth, 1988). Igualmente, al reconocer sólo frutos secos o carnosos se excluye información que podría rescatarse de las diferentes capas de los frutos, como su arreglo, consistencia y apariencia. Sin embargo, debido a que en los frutos “secos” (folículos y/o cápsulas) es difícil reconocer diferencias entre cada una de las capas, pues éstas se encuentran fusionadas,

será necesario realizar trabajos anatómicos del desarrollo de los frutos que permitan develar caracteres significativos y con información filogenética potencial.

Entre los primeros trabajos que intentaron descomponer al fruto en diferentes unidades estructurales, empleándolas en un contexto filogenético, se encuentran Endress *et al.* (1996) y Potgieter y Albert (2001), quienes reconocen diferencias en las distintas capas del fruto de los terminales manejados en sus análisis. En el mismo sentido aquí se reconocen tres unidades o tejidos claramente definidos dentro de los frutos de la tribu Plumerieae, que corresponderían a lo manejado en la literatura como endo, meso y exocarpo (Roth, 1977; Mauseth, 1988). Cada una de estas capas fue estudiada revisando literatura y observando sus características, cuando era posible, tanto en el campo como en el herbario. De esta forma, algunos de los caracteres y sus estados empleados en este trabajo, podrían no ser compatibles con las interpretaciones dadas por otros autores en el reconocimiento de las diferentes capas y sus atributos.

Exocarpo. El exocarpo es la capa más superficial del fruto, que puede contar con una o más capas de células, la cual funciona como protección y también para la dispersión de los frutos. El exocarpo puede presentar una serie de estructuras asociadas; en la tribu el exocarpo es generalmente liso o con presencia de lenticelas (*Cascabela*), espinas (*Allamanda*) o tricomas (*Anechites*).

La coloración que adquiere el exocarpo de algunas especies dentro de la tribu Plumerieae podría ser generada por una ruta bioquímica, que podría ser homóloga para el mismo color en las diferentes especies. Sin embargo, no hay información acerca de los compuestos químicos que dan el color para las especies de la tribu. Esta última característica en las especies de la tribu Plumerieae podría sugerir alguna correlación con el tipo de dispersión, aunque no necesariamente; por ejemplo, se ha reportado que los frutos rojos de *Thevetia ahouai* son consumidos por monos capuchinos en las selvas de Centroamérica (Fallen, 1986), lo que podría representar una correlación entre el color y el tipo de dispersor. Por otra parte, los frutos de *Cerbera manghas* también tiene un color rojo, pero su dispersión es por medio acuático (Leeuwenberg, 1999); la coloración en esta especie podría no ser importante en su dispersión, o si así fuera, su función es desconocida, incluso el color rojo de esta especie podría ser originado por una ruta bioquímica distinta a la que produce el mismo color en *Thevetia ahouai*.

Mesocarpo. El mesocarpo es la capa intermedia del pericarpo, entre el exocarpo y el endocarpo (Font Quer, 1982). Esta capa confiere, en muchos casos, la característica de textura del fruto (Endress *et al.*, 1996).

En la tribu se pueden encontrar diferentes texturas para esta capa, como leñosa, carnosa y esponjosa. En el caso de las especies de *Cerbera* el mesocarpo se ha descrito como fibroso esclerificado (Leeuwenberg, 1999; Potgieter & Albert, 2001), pero observaciones personales indican que estas fibras lignificadas surgen del endocarpo (de textura pétrea) y atraviesan el mesocarpo rodeándolo como una red (Fig. 2.9). Aun cuando estas fibras se encuentren embebidas en el mesocarpo, son independientes de la textura real del mesocarpo, cuya consistencia es codificada aquí como esponjosa.

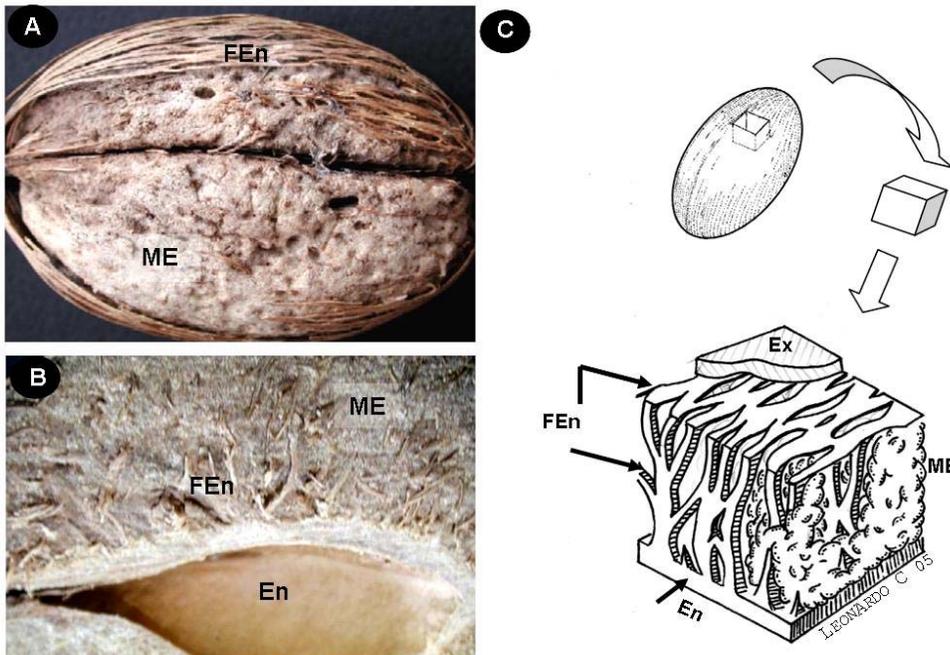


Figura 2.9. Fruto de *Cerbera manghas* A- despojado del exocarpo donde se observa la red de fibras del endocarpo (FEn) sobre el mesocarpo esponjoso (ME); B- corte longitudinal del fruto donde se señala el endocarpo (En) y las fibras que surgen de él (FEn), embebidas en el mesocarpo esponjoso (ME); C- Esquema de las diferentes capas que integran al fruto.

Las características del mesocarpo para el género *Allamanda* no habían sido reportadas con detalle. Fallen (1985) y Sakane y Shepherd (1986) mencionan que los frutos son secos y capsulares; Potgieter y Albert (2001) codifican al mesocarpo como seco para una especie de *Allamanda*. Las observaciones personales hechas a los ejemplares de herbario muestran que el mesocarpo es de textura esponjosa, similar a la de *Cameraria* o *Cerbera*. En este caso el mesocarpo no confiere las características de textura de todo el fruto, la cual está definida por las capas restantes. La capa esponjosa presente en los frutos de *Allamanda* es muy delgada y frágil, por lo que no puede ser observada sino se retira el exocarpo o se realiza un corte transversal y se observa con detalle cada una de las capas del fruto. En *Allamanda cathartica*, la presencia de un mesocarpo esponjoso y semillas aladas, pero no ligeras, podría apoyar la hipótesis de Fallen (1985) de que los frutos son dispersados por el agua. Sin embargo, algunas especies de este género poseen semillas ligeras con

alas papiráceas, características propias de ser dispersadas por el viento, por lo que no podría concluirse si realmente este tejido esponjoso está directamente relacionado con la dispersión de los frutos por agua.

Endocarpo. La capa interna del fruto que rodea a la(s) semilla(s) se conoce como el endocarpo (Sousa & Zárate, 1988). Esta estructura dentro de la tribu presenta una textura leñosa, esclerificada o pétrea y es generalmente una estructura única que rodea totalmente a las semillas, pero en muy pocos casos éste se segmenta cubriendo a cada una de las semillas, como sucede en *Thevetia* (excepto en *T. pinifolia*). El endocarpo para la mayoría de las especies en la tribu Plumerieae es liso, sólo en ocasiones llega a presentar alguna ornamentación, como en el caso de las especies de *Thevetia* y *Cerbera* (Fig. 2.10).



Figura 2.10. Endocarpo A-B- ornamentado (A-*Thevetia ahouai*; B-*Cerbera manghas*) y C- liso (*Cascabela* spp. varias).

Por otra parte, la forma de los frutos se ha empleado de manera reiterada como un carácter importante en la taxonomía de las Apocynaceae y se ha usado también en análisis cladísticos. Aquí se retoma la forma considerando que no está necesariamente determinada por alguna de las capas del fruto, sino que la integración de éstas dan como resultado las diferencias en las formas observadas dentro de la familia y la tribu (Fig. 2.12).

Dehiscencia. La dehiscencia es el evento mediante el cual muchas plantas liberan sus semillas de los frutos (Roth, 1977). Los frutos se han clasificado en dehiscentes e indehiscentes, pero en algunos frutos indehiscentes la apertura del pericarpo sucede posterior a su maduración y generalmente cuando éste ya no se encuentra unido a la planta. En este proceso conocido como dehiscencia tardía, la apertura ocurre por eventos ambientales después de la maduración de las

semillas, como cambios de humedad y temperatura o también por la presión ejercida al germinar el embrión, donde las capas del pericarpo se abren por una línea de dehiscencia (Roth, 1977).

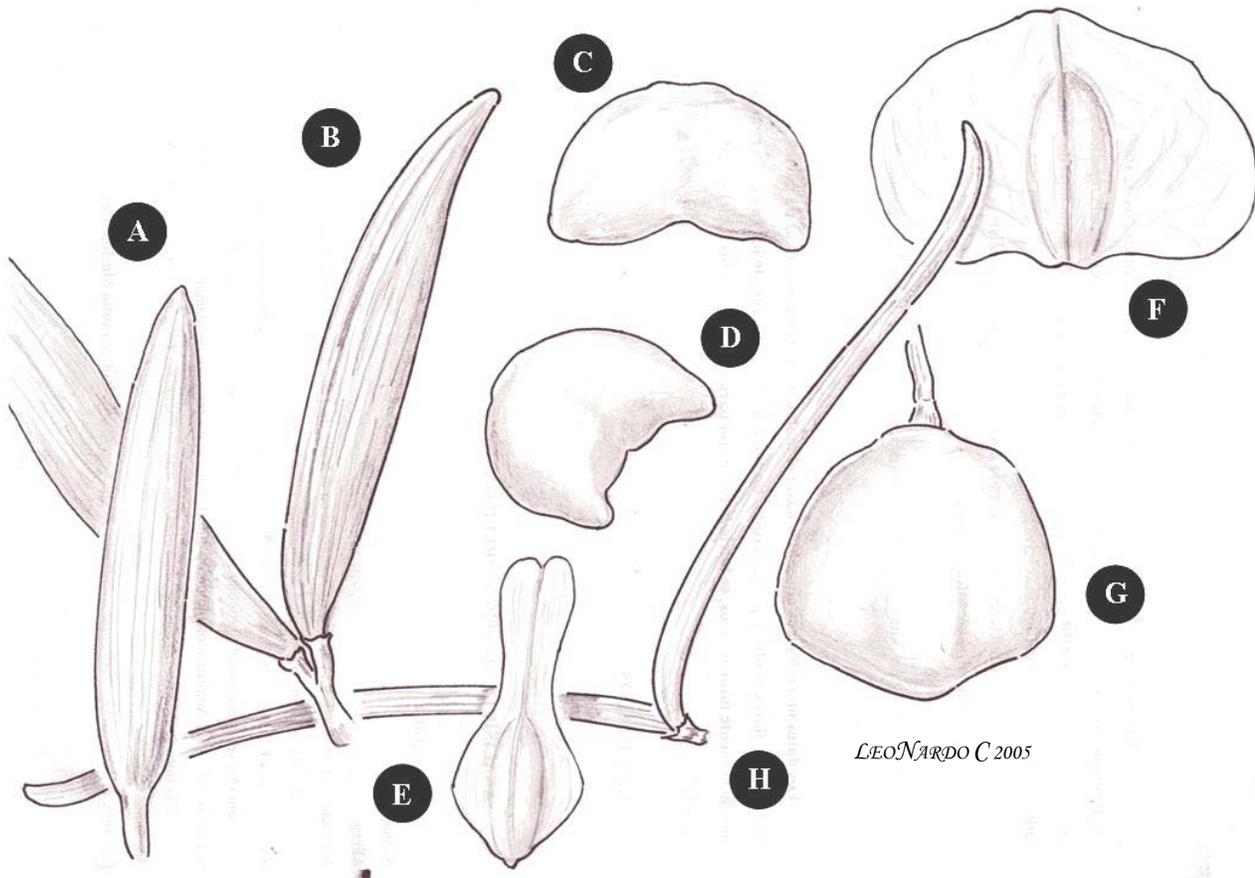


Figura 2.11. Diversidad de forma en los frutos de la tribu Plumerieae: A-B- Fusiforme (A- *Mortoniella pittierii*; B- *Plumeria rubra*); C-D- Reniforme (C- *Thevetia ahouai*; D- *T. amazonica*); E-F- Dorsoventralmente comprimidos (E- *Cerberiopsis candelabra*; F- *Cameraria latifolia*); G- Subgloboso (*Cascabela thevetioides*); H- Linear (*Skytanthus hancornaeifolius*).

En los taxones de la tribu, los frutos con dehiscencia típica son los folículos y las cápsulas; los frutos con dehiscencia tardía son principalmente las drupas y sámaras; aunque hay folículos, como los de *Anechites nerium* y *Skytanthus acutus*, que cuentan con dehiscencia tardía. En *Cascabela*, que tiene una drupa típica, el pericarpo muestra una clara línea de dehiscencia, la cual al parecer no abre sino hasta que el exocarpo y mesocarpo han sido removidos. En especies de *Cameraria* y *Cerberiopsis*, con un fruto tipo sámara, se observa una línea de dehiscencia a lo largo del fruto, la cual permite abrir el fruto sin problemas cuando éste está seco, facilitando la germinación del embrión.

SEMILLAS

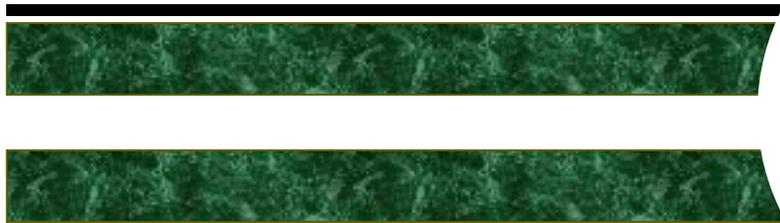
Las semillas junto con los frutos representaron una fuente importante de información para la circunscripción de las categorías por debajo de familia. Pocos son los trabajos que abordan con detalle las características de las semillas, entre ellos el de Pichon (1949), quien elaboró una clave para el reconocimiento de las diferentes tribus y subtribus, en la cual empleó principalmente las características de la testa, la forma de la semilla y el hilo. Sin embargo, muchas de estas características no son constantes o no se aprecian claramente entre los grupos.

Las semillas de Apocynaceae tienen una gran variedad de formas y presentan estructuras diversas, que pueden jugar un papel importante en su dispersión, como alas, cilios, coma o arilos (Cronquist, 1981; Endress & Bruyns, 2000).

Dentro de la tribu, las semillas presentan una serie de características interesantes en la estructura de la testa y su ornamentación, también muchos de los taxones tienen semillas aladas; por ejemplo, los géneros *Allamanda*, *Cameraria*, *Cerberiopsis*, *Himatanthus*, *Mortoniella*, *Plumeria* y *Skytanthus* tienen semillas dorsoventralmente comprimidas con un ala papirácea. En *Cascabela*, *Cerbera* y *Thevetia* el ala es reminiscente y no funcional. Debido a que sus frutos no son secos, se podría pensar que estos géneros compartían un ancestro con semillas aladas funcionales. Los únicos taxones dentro de la tribu que carecen de ala son *Anechites nerium*, *Skytanthus acutus*, *Thevetia amazonica* y *T. bicornuta*.

Aun cuando hay suficientes trabajos taxonómicos y algunos enfocados en anatomía y desarrollo, todavía hace falta mucho por hacer con respecto a la morfología en cualquier nivel, no sólo de las semillas sino de muchas de las estructuras de utilidad taxonómica para la familia, por lo que habrá que invertir esfuerzos en la búsqueda de un mejor entendimiento de la morfología, que reditúe en la obtención de nuevos caracteres con una mejor codificación.

CAPÍTULO III



RESULTADOS

CARACTERES Y ESTADOS DE CARÁCTER

Los datos morfológicos obtenidos de las características vegetativas y reproductivas arrojan un total de 55 caracteres potencialmente informativos, que son discutidos a continuación.

0. Forma de vida: 0= Bejuco; 1= Arbusto; 2= Árbol.

Este carácter ha sido considerado en análisis anteriores pero sin una mayor argumentación de las características correspondientes a cada uno de estos estados. Endress *et al.* (1996) mantienen a los árboles y los arbustos como un mismo estado de carácter, en el sentido de que ambos presentan un crecimiento continuo (crecimiento secundario) y no mueren en invierno en comparación con las hierbas perennes incluidas en su trabajo. En el presente estudio se considera que existen diferencias propias para cada una de estas formas de vida, que pueden observarse de forma clara en el campo, por lo que se reconocen como dos estados distintos. Según la definición de algunos autores (Lawrence, 1958; Radford, 1986; Sousa & Zárate, 1988) y apoyado en observaciones personales realizadas para algunos de los taxones, un árbol se define como aquella planta leñosa que en condiciones ambientales normales producen un tronco principal y que a una determinada altura ramifica formando una copa; mientras que los arbustos no forman un solo eje sino que se ramifican

desde la base. A pesar de que existe una distinción clara entre ambas formas de vida, algunos autores consideran la altura de la planta como único criterio para distinguir ambos estados. Las diferencias en cuanto a la altura, que puedan adquirir estas formas de vida, pueden traslaparse, por tal razón se debe tener cuidado al usar los datos registrados en las etiquetas de herbario. En este trabajo los datos de forma de vida anotados en los ejemplares no son tomados en cuenta, y la codificación de este carácter se apoya en observaciones en el campo y trabajos taxonómicos especializados y con descripciones precisas.

Los bejucos son considerados por Endress *et al.* (1996) como un estado distinto de los anteriores; aquí se retoma esta propuesta considerando también que hay características fisiológicas, mecánicas y anatómicas (crecimiento secundario de tipo “anómalo”) que distinguen este estado de los dos anteriores.

1. Filotaxia: 0= Verticilada; 1= Opuesta; 2= Alterna (Aditivo).

La disposición de las hojas se ha considerado como un carácter diagnóstico útil en trabajos taxonómicos, ya que es constante dentro de los géneros. La utilización de este carácter en análisis filogenéticos anteriores ha planteado diferentes propuestas de codificación. Sennblad *et al.* (1998) consideran que la filotaxia verticilada es una variación de la filotaxia opuesta, pues en los individuos considerados por ellos con filotaxia verticilada se pueden observar hojas opuestas. Por otro lado, el reconocer las hojas en verticilio como un estado de carácter distinto dentro de su análisis, resultaría en una autopomorfía para *Nerium oleander*. Por el contrario, Endress *et al.* (1996) consideran a las hojas verticiladas como un estado de carácter distinto, aunque al igual que los autores anteriores, mencionan que en los taxones con esta filotaxia se pueden presentar hojas en posición alterna u opuesta justo debajo de la inflorescencia.

En este análisis se retoma la posición de Endress *et al.* (1996). En primera instancia, el estado de carácter codificado en otro contexto de muestreo y considerando otro nivel jerárquico representaría una sinapomorfía potencial para el género, en lugar de una autopomorfía para la especie. Por otro lado, en un carácter multiestado codificar un estado como autopomórfico permite distinguir la condición particular del taxón en comparación de la de los restantes, manteniendo al mismo tiempo el contenido de información filogenética para el carácter.

Las observaciones realizadas a los ejemplares de herbario corroboran que justo debajo de la inflorescencia se pueden presentar hojas opuestas en individuos con hojas verticiladas. Para la

codificación de este carácter, aquí se consideraron sólo aquellas hojas que se encuentran en las partes vegetativas y no aquellas directamente relacionadas con la inflorescencia.

Este carácter se considera como aditivo, pues se puede plantear como una serie de transición lógica (acortamiento o incremento en la longitud de los entrenudos), que directamente afecta el número de hojas por nudo.

2. Forma de la lámina: 0= Lanceolada; 1= Ovada; 2= Obovada.

En un análisis previo para una tribu de la subfamilia Asclepiadoideae, Liede (1994) codificó dos estados: 0= no linear y 1= linear, explicando que la variación de las hojas dentro de la tribu se limita a las formas: ovadas, obovadas y lineares, pero reconocer sólo dos estados podría ocultar las posibles relaciones entre las especies que cuentan con hojas ovadas y obovadas. Bruyns y Linder (1991) proponen los estados 0= lorado y 1= deltoide, para las láminas de géneros de la subfamilia Asclepiadoideae sin agregar alguna discusión. En este trabajo se reconoce una amplitud de variación que se ajusta más al patrón general observado en las especies de la tribu Plumerieae, codificando los estados según Radford (1986).

Las características de forma de las láminas, en los ejemplares examinados, muestran una variación que oscila de la forma elíptica a alguna de las formas aquí propuestas, es decir, que dentro de los mismos individuos podemos observar láminas ovadas y elípticas u obovadas y elípticas. Aquí se usaron sólo las formas contrastantes para la codificación del carácter.

3. Presencia de indumento en las partes vegetativas: 0= No; 1= Sí.

El carácter y su codificación son retomados de Williams (2002).

4. Posición de la venación secundaria: 0= Expuesta; 1= Inmersa bajo la epidermis.

El carácter y su codificación son retomados de Williams (2002).

5. Presencia de ramificación en las inflorescencias: 0= No; 1= Sí.

Las características acerca de los patrones de ramificación (este carácter y el siguiente) son discutidas en el capítulo de morfología.

6. Presencia de un eje principal dominante en las inflorescencias ramificadas: 0= No; 1= Sí.

Entre las inflorescencias que ramifican se pueden distinguir dos patrones. En algunos casos, la inflorescencia desarrolla un eje principal (crecimiento simpodial) del cual surgen los diferentes ramificaciones que soportan las flores, en otros casos el eje se ramifica alcanzando cada uno de los ejes el mismo tamaño, por lo que no se puede reconocer un eje principal. Las especies sin una inflorescencia ramificada fueron codificadas como inaplicables.

7. Longitud de las brácteas que sustentan a las flores (cm): 0= <- 0.4; 1= 0.4-1.15; 2= 1.15-2.6 (Aditivo).

Este carácter se ha empleado en trabajos taxonómicos pero no en análisis filogenéticos, aquí se aplican y ajustan los valores de cada estado de acuerdo con los datos obtenidos de los ejemplares (Fig. 3.1); además este carácter se codifica como aditivo considerando que puede existir una serie de transición lógica para la longitud de las brácteas.

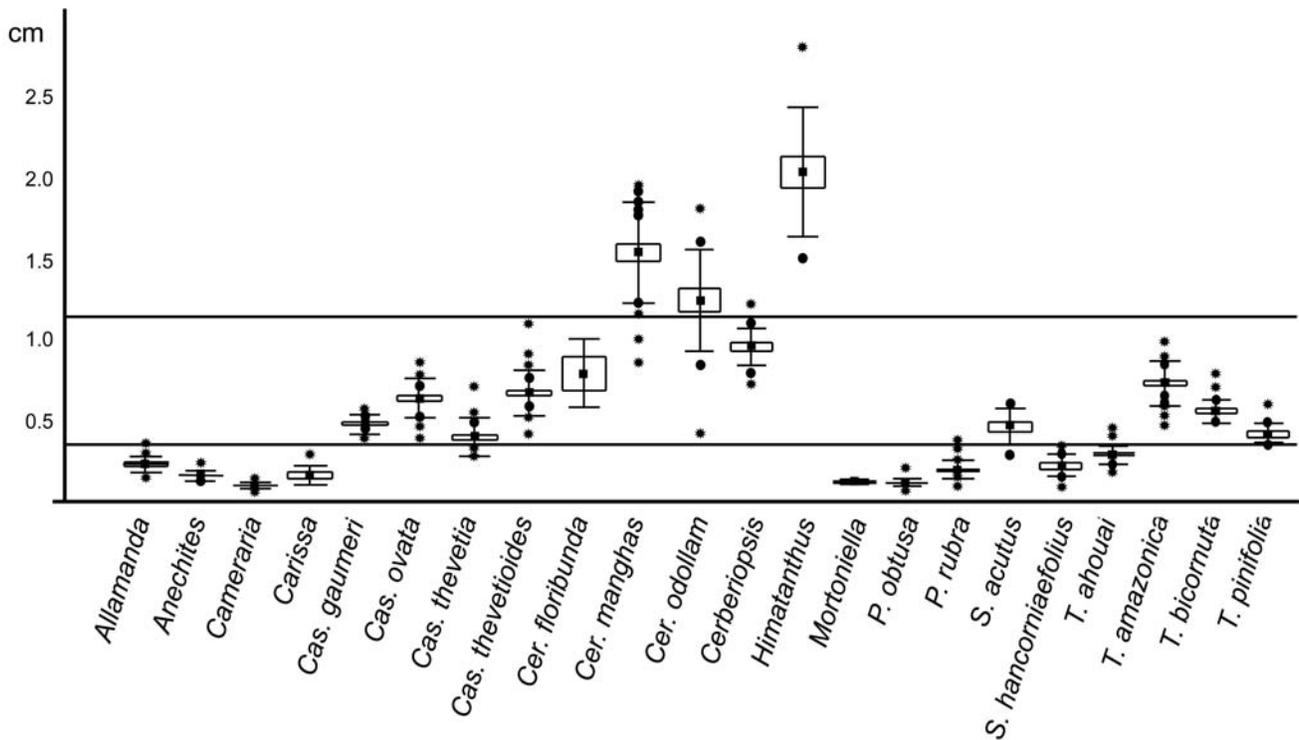


Figura 3.1. Longitud de las brácteas en las especies muestreadas; la caja esta definida según la desviación y el error estándar. Las líneas gruesas representan los límites de cada estado de carácter.

8. Forma de los sépalos: 0= Ovada; 1= Obovada.

Este carácter se basa en el patrón de forma tomado de Radford (1986) y no se ha empleado en trabajos filogenéticos dentro de la familia. Las observaciones hechas al material de herbario muestran que la forma se mantiene constante a nivel específico, además de que cada uno de los estados es fácilmente reconocible, por lo que podría ser un carácter potencialmente informativo.

9. Longitud de los sépalos (cm): 0= <-0.4; 1= 0.4-1.10; 2= 1.10-1.18 (Aditivo).

Williams (2002) codificó este carácter para especies de las tribu Echiteae, considerando los siguientes estados: 0= pequeños (0-3 mm), 1= foliáceos (5-15 mm). Las observaciones realizadas a los ejemplares de la tribu Plumerieae permiten ajustar los intervalos sugeridos por Williams (2002) para las dimensiones de los sépalos (Fig. 3.2). Al mismo tiempo, las dimensiones de los sépalos se modifica partiendo de 0.5 mm, ya que el proponer sépalos de 0 mm podría interpretarse también como ausencia de la estructura, situación que no se presenta dentro de los taxones estudiados. Este carácter se codifica como aditivo considerando que puede existir una serie de transición progresiva lógica.

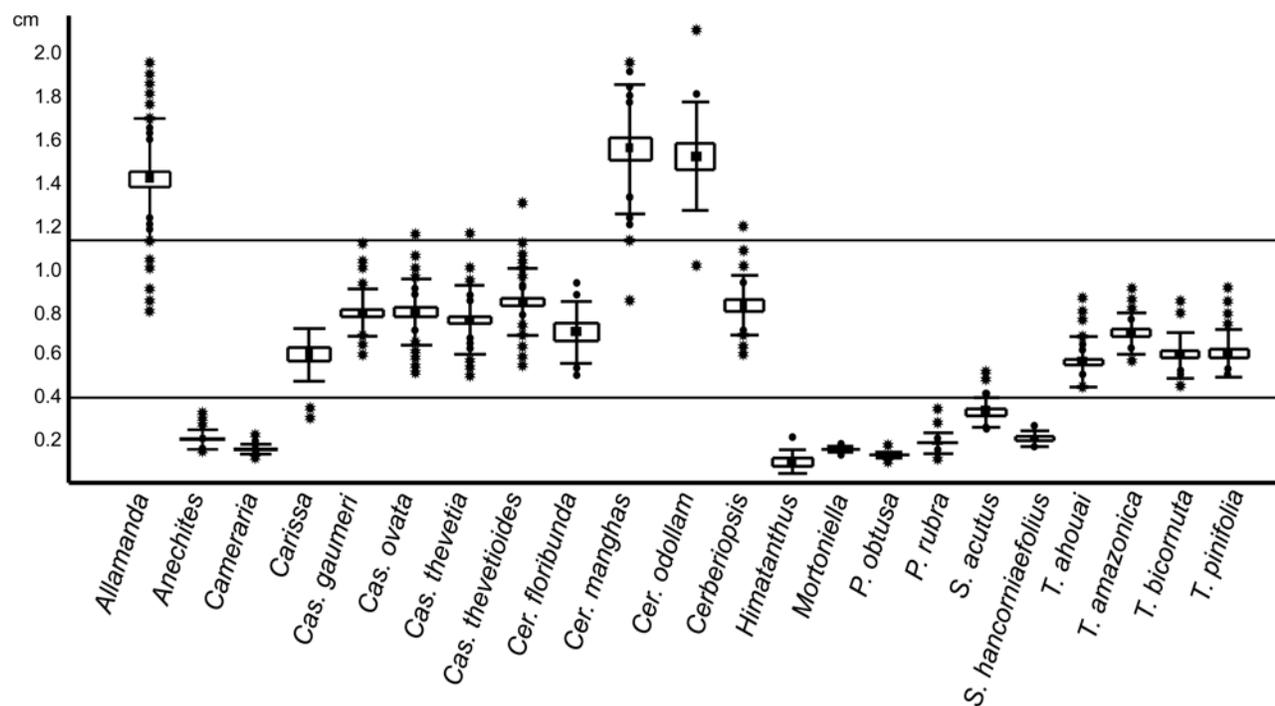


Figura 3.2. Longitud de los sépalos en las especies muestreadas; la caja está definida según la desviación y el error estándar. Las líneas gruesas representan los límites de cada estado de carácter

10. Presencia de glándulas en el ápice de los sépalos: 0= No; 1= Sí.

En las Apocynaceae, la presencia de glándulas en la parte apical de los sépalos es muy rara y es conocida sólo para algunos géneros, entre ellos: *Anechites* (Fallen, 1983) y *Plumeria* (Woodson, 1938a), ambos de la tribu Plumerieae. Este carácter no se ha empleado anteriormente en análisis cladísticos, pero la presencia de esta glándula en especies de la misma tribu podría sugerir que se trata de una condición homóloga para estos taxones.

11. Presencia de coléteres calicinos: 0= No; 1= Sí.

Estas estructuras son de gran valor taxonómico, pues su presencia y posición se mantiene más o menos constante en los taxones; también han sido empleadas en filogenias previas. Endress *et al.* (1996) codifican para este carácter la presencia y el número total de coléteres por flor: 0= ausentes, 1= 20-50, 2= 5; Williams (2002) consideró la posición que ocupan y la cantidad designada de manera cualitativa: 0= ausentes; 1= numerosos y alternos con los sépalos; 2= solitarios y opuestos a los sépalos. Ninguna de estas propuestas es del todo aplicable para las especies de la tribu Plumerieae. Por un lado, la cantidad de los coléteres es variable en los ejemplares revisados y se han encontrado individuos de la misma especie con un número total de coléteres de entre 15 y 65, incluso en algunas ocasiones se han observado flores de especies de *Cascabela* sin coléteres (J. K. Williams, com. per.). Por otro lado, dentro de la tribu cuando los coléteres están presentes se encuentran en posición opuesta a los sépalos. Por las razones expuestas, en este trabajo se opta sólo por considerar la ausencia o presencia de los coléteres en los sépalos.

12. Forma de la corola: 0= Hipocrateriforme; 1= Infundibuliforme-tubular; 2= Infundibuliforme-campanular.

La forma de la corola reconocida en cada uno de los estados se basa en las propuestas de Font Quer (1982), Radford (1986) y Sousa y Zárate (1988). Este carácter se ha empleado en análisis previos, sin ser incluida alguna argumentación, y es un carácter diagnóstico útil ya que se mantiene constante a nivel específico (ver capítulo II).

Las flores de *Thevetia bicornuta* podrían confundirse con el tipo campanulado, porque presentan un tubo muy corto que se ensancha abruptamente en una amplia garganta, pero en realidad estas características corresponden a lo que se reconoce como corolas infundibuliformes. Las flores de *T. amazonica* se han descrito como infundibuliformes, pero aquí se considera que son hipocrateriformes aunque los pétalos no se extiendan formando un ángulo de 90° con el tubo, la

garganta por arriba de la inserción de los estambres no se expande, sino que recobra o mantiene su diámetro cuando deja atrás la zona estaminal, situación que ocurre en muchas de las flores hipocrateriformes que cuentan con tales apéndices.

13. Presencia de apéndices supraestaminales: 0= No; 1= Sí.

La presencia de los apéndices supraestaminales se considera de gran importancia dentro de trabajos taxonómicos, por lo que se han empleado en filogenias previas. Endress *et al.* (1996) codificaron estas estructuras como: 0= ausentes, 1= presentes; Williams (2002) plantea tres estados de carácter: 0= ausente; 1= como un anillo rígido; 2= estaminoide, de los cuales sólo son aplicables a este trabajo el primero y el último estado. En este análisis se retoma la posición de Endress *et al.* (1996), ya que la presencia o ausencia de tales estructuras es constante para las especies revisadas, por otra parte se codifica otro carácter con la forma de estos apéndices.

14. Forma de los apéndices supraestaminales: 0= Deltada; 1= Oblanceolada; 2= Digitiforme.

La forma de los apéndices supraestaminales fue empleada por Williams (2002) para especies de la tribu Echiteae, codificando tres estados: 0= ausente; 1= reducida a un anillo; 2= en forma de estaminodio. Aquí se ajusta la codificación anterior con las observaciones realizadas a los taxones bajo estudio (Fig. 3.3).

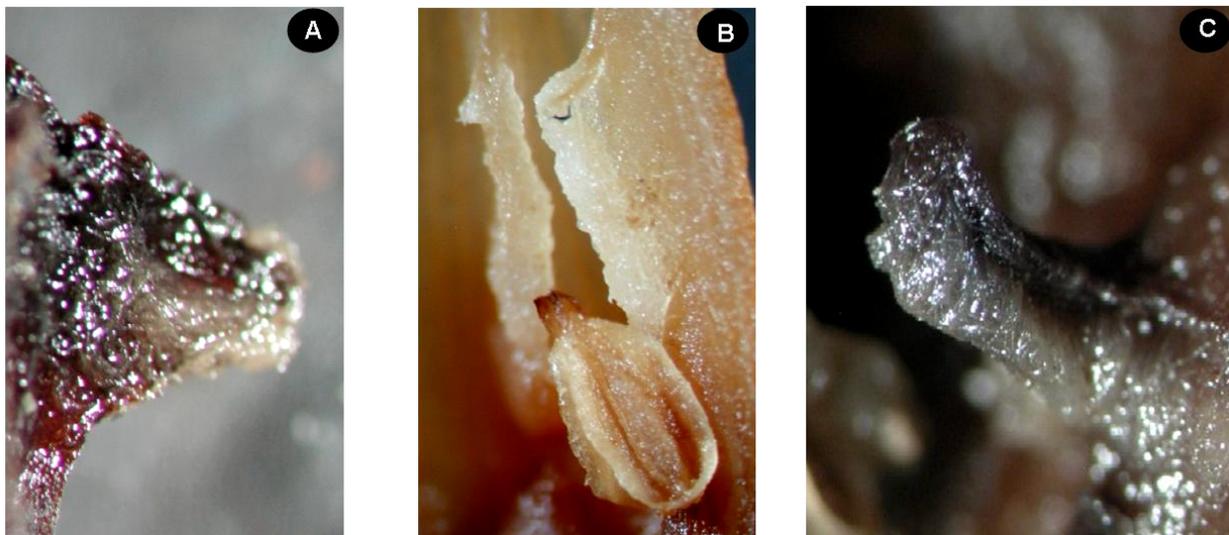


Figura 3.3. Forma de los apéndices supraestaminales: A- Deltoide (*Cerbera manghas*); B- Oblanceolado (*Cerbera odollam*); C- Digitiforme (*Cascabela gaumeri*).

15. Presencia de ornamentación en los tricomas supraestaminales: 0= No; 1= Sí.

La ornamentación en los tricomas supraestaminales había sido reportada en la tribu para las especies de *Himatanthus* y *Plumeria* (Pichon, 1948b), pero no había sido empleada dentro de análisis filogenéticos. Las observaciones personales de tal ornamentación muestran que no sólo se encuentra presente en estos taxa, sino que además, su presencia/ausencia (Fig. 3.4) se mantiene constante dentro de las especies estudiadas.

16. Presencia de soporte en la antera: 0= No; 1= Sí.

Las anteras de la tribu Plumerieae pueden ser sésiles o estar sostenidas por un filamento o una proyección de la corola denominada “costilla” (Fallen, 1986; Williams, 2002). La presencia y tipo de soporte de las anteras son de utilidad taxonómica y fueron empleadas por Williams (2002) en su análisis filogenético, codificando dos tipos de caracteres: Filamentos: 0= diminutos (0-1mm); 1= medianos (3-6 mm); 2= largos (10 mm o más) y Anteras sobre costillas: 0= No, 1= Si. Sin embargo, el codificar filamentos con una longitud de 0-1 mm podría considerarse también como anteras sésiles, pues la cantidad de tejido que soporta a la antera entre 0-1 mm podría no reconocerse como un filamento. Por otra parte, en los géneros de la tribu, las costillas tienen una dimensión entre 1-3 mm, por lo que la definición de los estados de carácter para los filamentos según Williams (2002) no tendría sentido en el presente análisis. En este trabajo se reconocen de igual manera dos caracteres relacionados con el soporte de la antera, pero la codificación de estos se determina por la presencia/ausencia y por el tipo de soporte de la antera.

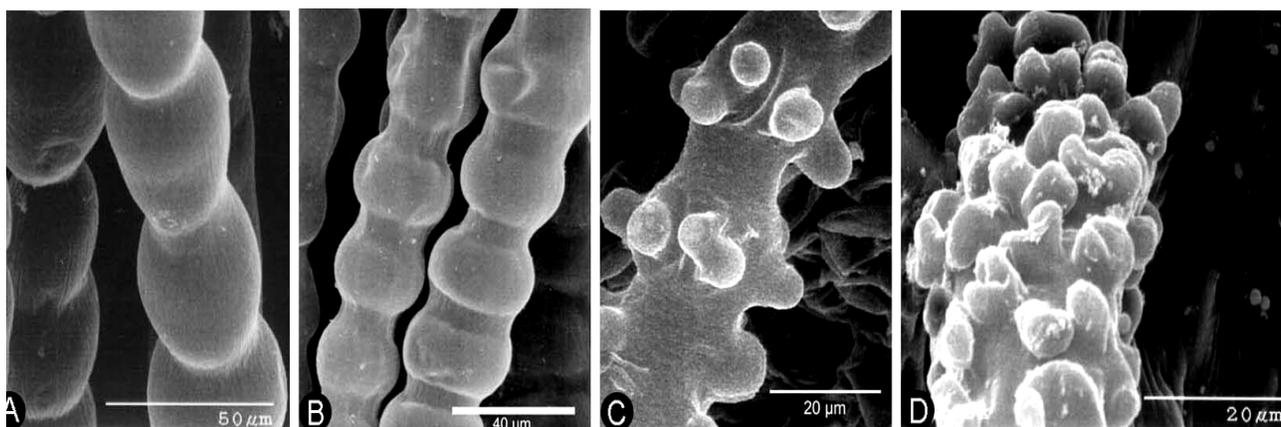


Figura 3.4. Tricomas de la región supraestaminal: A-B- Sin ornamentación (A-*Allamanda catártica*; B- *Cerberiopsis candellabra*); C-D- Con ornamentación (C- *Cerbera odollam*; D- *Plumeria rubra*).

17. Tipo de soporte en la antera: 0= Filamento; 1= Costilla.

La comparación entre costillas y filamentos, en ausencia de estudios ontogenéticos y/o anatómicos, permite postular la hipótesis de que ambos tipos de soporte representan estructuras homólogas, pues la diferencia entre las costillas y los filamentos consiste en variaciones en forma y rigidez, ocupando ambos una función y una posición comparables. Así, las costillas son mucho más rígidas que los filamentos, tienen forma de repisa y son menos pronunciadas, restringiendo consecuentemente el movimiento de la antera (Fig. 3.5).

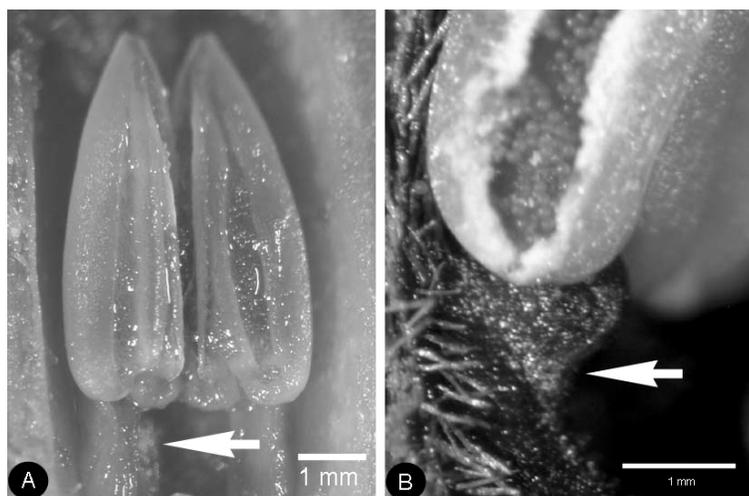


Figura 3.5. Estructuras que dan soporte a las anteras dentro de la tribu: A- Filamento (*Himatanthus obovatus*); B- Costilla (*Cerberioopsis candelabra*)

18. Posición de la dehiscencia de las anteras: 0= Introrsa; 1= Latrorsa.

La codificación del presente carácter es retomada de Endress *et al.* (1996) y Williams (2002).

19. Forma del conectivo apical: 0= Obtusa; 1= Deltoide; 2= Filamentosa.

Para especies de la tribu Echiteae, Williams (2002) codificó sólo presencia/ausencia de un conectivo apical diferenciado. En este trabajo se ha observado que la proyección del conectivo apical está presente de manera general dentro de la tribu Plumerieae, mostrando formas diferentes, pero constantes dentro de las especies, lo cual podrían contener información de agrupación.

20. Color del conectivo apical: 0= Claro; 1= Oscuro.

Este carácter sólo ha sido empleado en trabajos taxonómicos (Fallen, 1983). Las observaciones personales indican que la presencia de color en el conectivo apical podría ser el resultado de la oxidación de algún compuesto químico por el tipo de preservación, pero es una condición que se mantiene constante en las especies que la presentan.

21. Arreglo del conectivo apical: 0= Libre; 1= Connato.

La fusión del conectivo apical en las anteras ha sido mencionada en algunos trabajos taxonómicos para algunas especies de *Cerbera* (Pichon, 1948a; Leeuwenberg, 1996) y *Thevetia* (Gensel, 1969; Fallen, 1986), pero no se había empleado en análisis cladísticos. Aquí se corroboran estas observaciones y se incluye por primera vez este carácter, el cual involucra una condición de organización distinta de las anteras, que podría contener información de agrupación para los taxones que lo presentan.

22. Diámetro de los granos de polen (μm): 0= 20-50; 1= 50-80; 2= 80-120 (Aditivo).

Varios autores en trabajos palinotaxonómicos (Pire, 1989; Roubik y Moreno 1991; Williams 1998, 2002) consideran que el diámetro del polen es útil para identificar y resolver relaciones entre los géneros. Este carácter se ha retomado en análisis filogenéticos en los que Van der Ham *et al.* (2001) reconocen dos estado: 0= pequeño (3μ), 1= grande (6μ), mientras que Williams (2002) empleó este carácter codificando tres estados: 0= 20-35 μ , 1= 40-75 μ , 2= 75-100 μ . En este trabajo se ajustan y codifican los intervalos como aditivos de acuerdo con las observaciones de los taxones muestreados (Fig. 3.6).

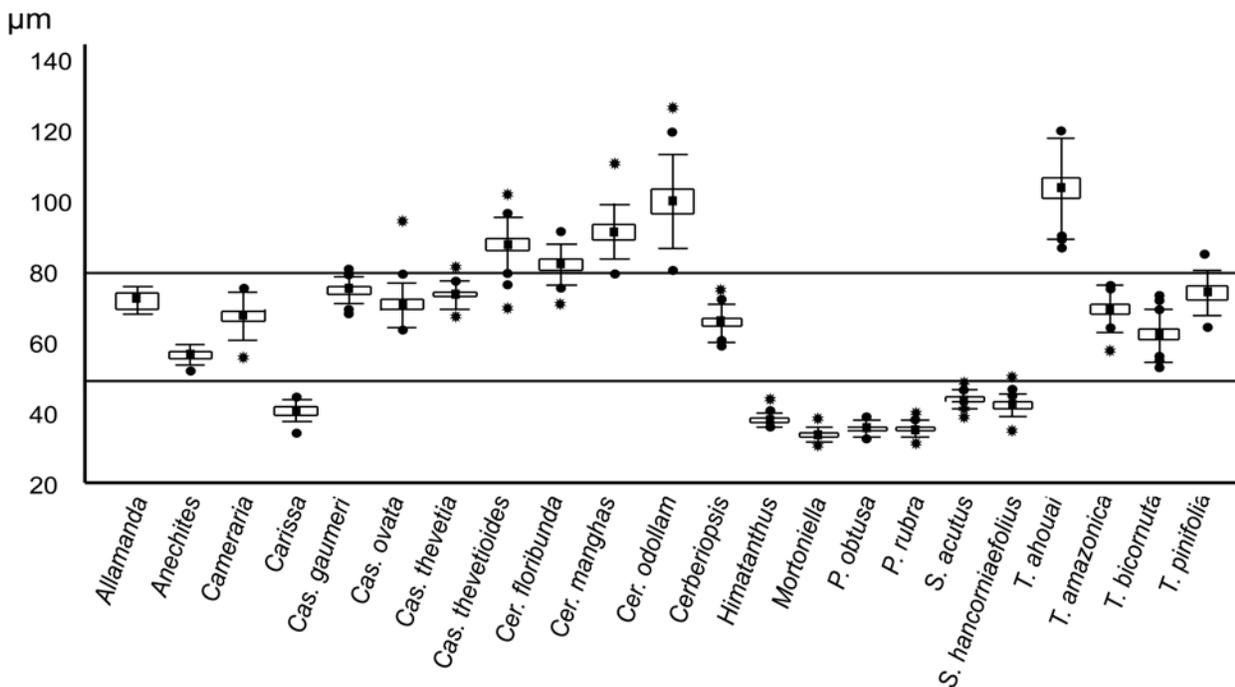


Figura 3.6. Diámetro de los granos de polen en las especies muestreadas; la caja esta definida según la desviación y el error estándar. Las líneas gruesas representan los límites de cada estado de carácter.

23. Continuidad del tectum: 0= Perforado; 1= Heterofoveolado a microreticulado.

Endress *et al.* (1996) codificaron este carácter dándole seis estados: 0= imperforado o perforado, 1= escabrado, 2= ondulado perforado, 3= microreticulado, 4= reticulado, 5= estriado-reticulado, 6= con procesos suprategales. No obstante, se puede considerar que dichos estados de carácter incluyen información de diferentes niveles de organización. Por un lado se encuentra lo referente a la continuidad del tectum, si es eutectado (imperforado o perforado) o subtectado (foveolado a reticulado). Por otra parte están los atributos que corresponderían a la ornamentación, relacionados con la presencia o ausencia de procesos que se encuentran sobre el tectum y sus patrones de arreglo (escabrada, ondulada, verrugada, etc.). En este trabajo se ha decidido reconocer sólo el carácter relacionado con la continuidad del tectum. Aun cuando los granos de polen de las Apocynaceae son en su mayoría descritos con tectum continuo (Erdtman, 1966), las observaciones realizadas en microscopía de luz y MEB permiten reconocer en las especies de la tribu Plumerieae otros arreglos en la sexina que pueden clasificarse como perforaciones o como foveolas que llegan a formar un microrretículo.

24. Grosor de la exina (μm): 0= 1.0-2.0; 1= 3.0-4.0.

El grosor de la exina en los granos de polen se ha ocupado de manera general en los trabajos palinotaxonómicos, pero no se ha empleado en análisis cladísticos. Aun cuando este carácter es muy variable para especies fuera de la tribu, las observaciones realizadas en las especies incluidas en este trabajo muestran que el grosor de la exina mantiene intervalos constantes a nivel específico. Además, es evidente la existencia de una discontinuidad entre ellos, por lo que es un carácter potencialmente informativo.

25. Presencia de endofisuras en la nexina: 0= No; 1= Sí.

Endress *et al.* (1996) utilizan este carácter para describir el patrón de la exina interna (nexina), el cual dividieron en los siguientes estados: 0= granuloso, 1= suave, 2= fisurado. En este trabajo se considera sólo la presencia de las endofisuras, pues no se cuenta con observaciones que permitan establecer sus posibles variantes en textura. Las endofisuras son fácilmente apreciables bajo microscopía de luz y presentan un arreglo irregular en *Cascabela* y *Thevetia* por lo que pueden postularse como estructuras potencialmente homólogas.

26. Presencia de depresiones en el mesocolpio. 0= No; 1= Sí.

La codificación de este carácter es retomada de Endress *et al.* (1996).

27. Presencia de apéndices infraestaminales: 0= No; 1= Sí.

La codificación de este carácter es retomada de Endress *et al.* (1996) y Williams (2002).

28. Forma de los apéndices infraestaminales: 0= Cilíndrica; 1= Cuadrangular; 2= Semicircular.

La forma de los apéndices se ajusta a la propuesta de Radford (1986) y no había sido tomada en cuenta para análisis filogenéticos, pero es constante dentro de las especies y variable entre ellas, por lo que podría ser potencialmente informativa (Fig. 3.7).

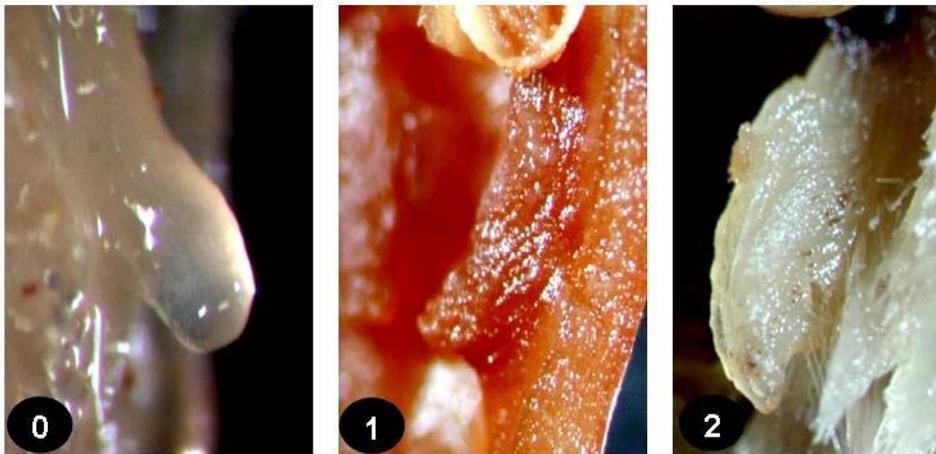


Figura 3.7. Forma de los apéndices infraestaminales dentro de la tribu Plumerieae: 0= Cilíndrica (*Cameraria latifolia*); 1= Cuadrangular (*Cerbera odollam*); 2= Semicircular (*Cascabela ovata*).

29. Presencia de ornamentación en los tricomas infraestaminales: 0= No; 1= Si.

Los tricomas ubicados en la parte interna de la flor han sido poco estudiados dentro de la familia Apocynaceae; Bruyns (2000) reportó las características micromorfológicas de tricomas en la corola para la subfamilia Asclepiadoideae tribu Ceropegieae, codificando la presencia/ausencia de tricomas cortos, además de codificar otro carácter relacionado con el tipo de ornamentación presente en tricomas modificados (papilas), condición que no se presenta dentro del grupo de estudio. En este trabajo se incluye por primera vez, al menos para los taxones de la tribu Plumerieae, la información micromorfológica de los tricomas infraestaminales. La presencia y el

patrón de ornamentación (carácter 30) son constantes dentro de las especies pero variables entre ellas, por lo que son potencialmente informativos (Fig. 3.8).

30. Patrón de la ornamentación en los tricomas infraestaminales: 0= Verrugado; 1= Estrías discontinuas; 2= Estrías continuas.

Ver carácter 29.

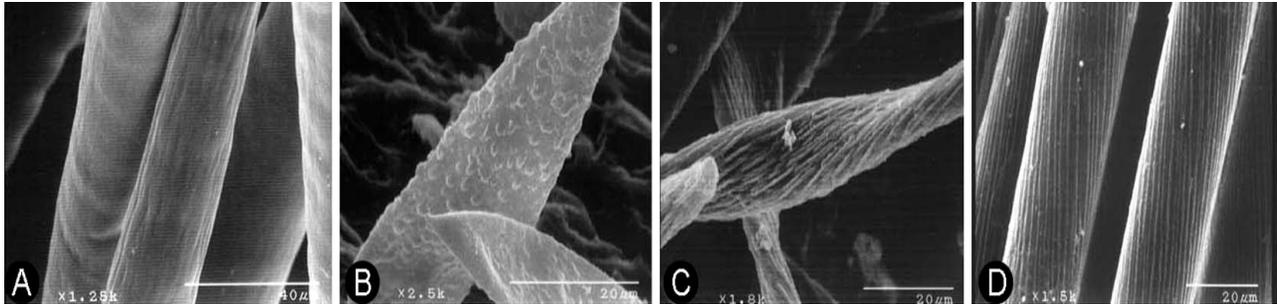


Figura 3.8. Patrón de ornamentación de los tricomas: A- Ausente (escala 40 µm); B- Verrugado (*Anechites nerium*); C- Estrías discontinuas (*Thevetia amazonica*); D- Estrías continuas (*Cascabela gaumeri*), escala 20 µm.

31. Agrupación de los carpelos: 0= Congénitamente sincárpicos; 1= Secundariamente sincárpicos; 2= Apocárpicos; 3= Parcialmente sincárpicos.

La codificación de los estados de este carácter es modificada de Endress *et al.* (1996). Para mayor discusión sobre este carácter véase el capítulo II sobre morfología del ovario.

32. Posición de los ovarios: 0= Súperos; 1= Semiínferos.

Este carácter es de gran importancia taxonómica y no había sido empleado en análisis filogenéticos. Los géneros *Himatanthus*, *Mortoniella* y *Plumeria* son los únicos dentro de la tribu que presentan un ovario semiínfero, lo que podría indicar, junto con otros caracteres, una relación entre estos géneros como lo proponen Pichon (1948b, 1950) y Leeuwenberg (1994).

33. Número de óvulos por carpelo: 0= 2; 1= 4-6; 2= 20-40 (Aditivo).

La cantidad de óvulos presente en cada carpelo es un carácter que no había sido empleado en trabajos filogenéticos previos. El número de óvulos presenta intervalos constantes dentro de las especies y con discontinuidades entre ellos, lo cual permite postular los estados arriba señalados. Además, se considera como aditivo sugiriendo una serie de transición lógica de incremento o reducción en el número de óvulos.

34. Presencia de nectario: 0= No; 1= Sí.

La codificación de los estados de este carácter es retomada de Endress *et al.* (1996) y Sennblad *et al.* (1998). Aunque se ha reportado que *Cameraria latifolia* carece de nectario (Woodson, 1938b; Standley & Williams, 1958; Castillo, 1984), las observaciones personales revelaron una porción del tejido que tienen una coloración y tipo celular diferente a la del resto de la pared de los ovarios (Fig. 3.9), que aquí se interpreta como un nectario, ya que las características observadas de los tejidos se puede asociar a lo visto en especies con nectarios claramente definidos. Los nectarios que están poco diferenciados son difíciles de apreciar, y aún más si las flores son revisadas de ejemplares de herbario, pues las características que permiten reconocerlos (color y volumen) se pierden con el secado, por lo que es recomendable revisar material fijado.

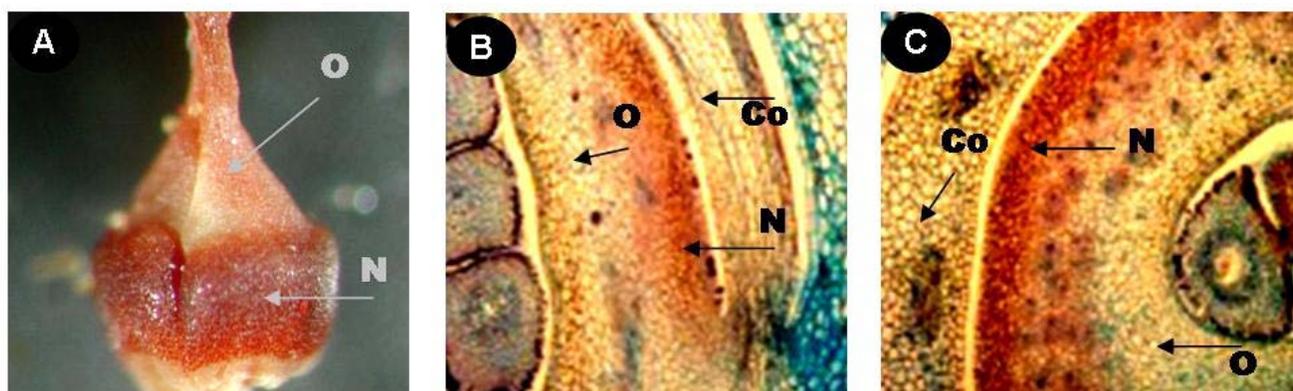


Figura 3.9. Ovario de *Cameraria latifolia* sobre el que se señalan Co= corola, N= nectario; O= ovario. A- Vista lateral; B- Sección longitudinal; C- Sección transversal, escala 1 mm.

35. Forma de las estigmas: 0= Semiesférica; 1= Cónica; 2= Cilíndrica a fusiforme.

Las características de las estigmas no habían sido abordadas en detalle ni en trabajos taxonómicos ni en filogenéticos. Aquí se incluye por primera vez esta información, codificando caracteres relacionados con la forma (carácter 35), posición relativa (carácter 36) y estructura celular de las estigmas (carácter 37).

36. Posición relativa de las estigmas: 0= No Convergente; 1= Convergente.

Este carácter no ha sido empleado en análisis anteriores, pero en este trabajo se considera como potencialmente informativo, ya que se pueden reconocer al menos dos patrones de arreglo de las estigmas: 1) como dos lóbulos paralelos independientes que pueden o no entrar en contacto y que además son más pequeños o representan la mitad de la proporción del estigma (Fig. 3.10 A, B) y 2)

las estigmas convergen o entran en contacto de forma completa, algunas veces fusionándose parcialmente en su base, y son estructuras masivas que comprenden la mayor parte de la cabeza estigmática (Fig. 3.10 C, D).

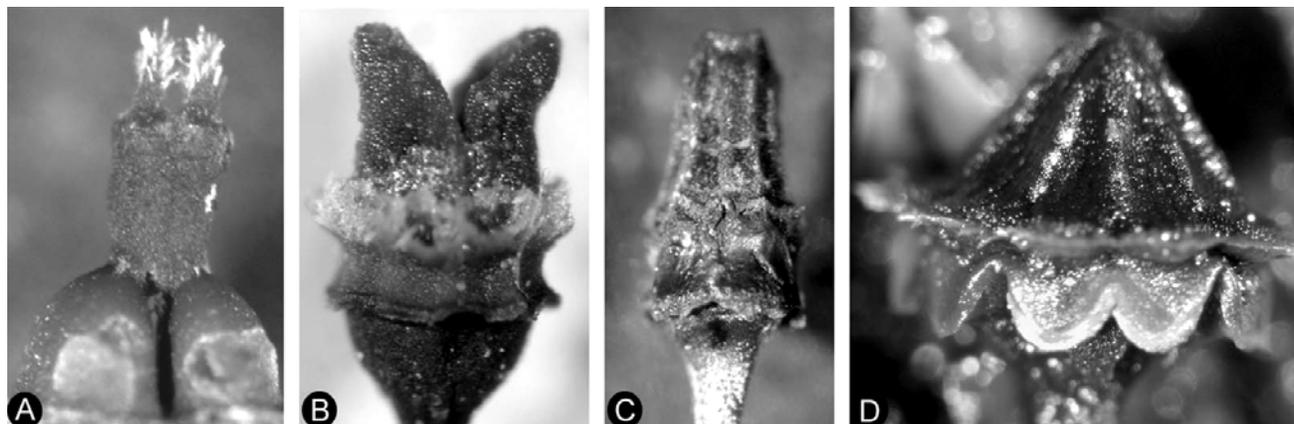


Figura 3.10. Patrón de arreglo de las estigmas: A-B- No convergentes (A- *Mortoniella pittieri*; B- *Skytanthus acutus*); C-D- Convergentes (C- *Cerberiopsis candelabra*; D- *Cerbera odollam*).

37. Forma de las células en las estigmas: 0= Filiforme; 1= Cónica; 2= Plana irregular.

Las observaciones realizadas en microscopía electrónica de barrido revelaron que las células que se encuentran en las estigmas presentan formas claramente diferenciables, que permiten postular los estados de carácter señalados (Fig. 3.11).

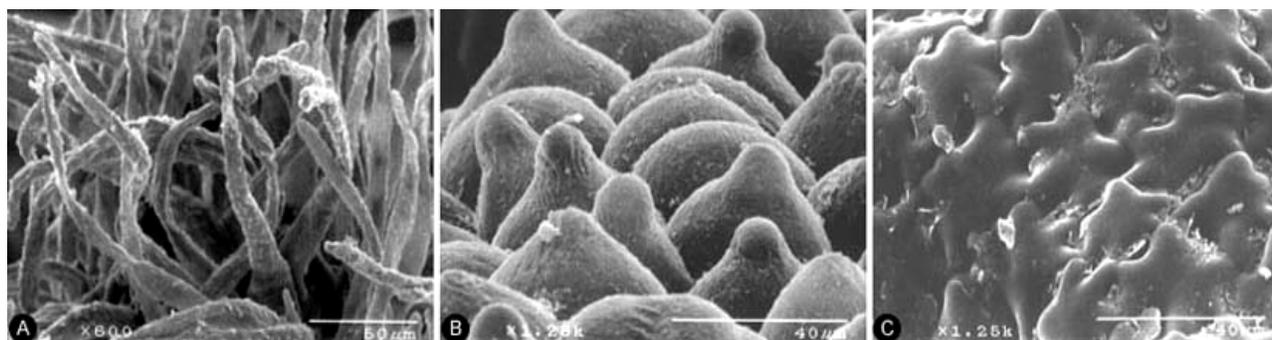


Figura 3.11. Forma de las células del estigma. A- Filiforme (*Carissa macrocarpa*, escala 50 μ m); B- Cónica (*Cerbera mangha*, escala 40 μ m); C- Plana irregular (*Plumeria rubra*, escala 40 μ m).

38. Forma de la región secretora del estigma: 0= Cilíndrica a elíptica; 2= Lobulada.

Este carácter fue empleado por Boiteau y Allorge (1978) para diferenciar a las subfamilias Plumerioideae y Tabernaemontanoideae, pero no se ha usado en análisis filogenéticos. Aquí se

retoma la propuesta de estos autores, ya que dentro de la tribu se presentan diferencias claras y constantes en la forma de esta región.

Los estados de la región secretora se pueden reconocer fácilmente, pues la forma lobulada en sección transversal o en vista frontal está profundamente dividida; además de que involucra una condición más compleja dentro de la organización del estigma.

39. Patrón de receptividad: 0= Nivel 1; 1= Nivel 2.

Carácter y estados retomados de Fallen (1986) y Endress *et al.* (1996). Para mayor discusión sobre este carácter ver capítulo II.

40. Forma del fruto en corte transversal: 0= Elíptica a circular; 1= Dorsoventalmente comprimida.

Este carácter se ha empleado en análisis cladísticos para otras familias dentro del orden Gentianales (Bremer, 1992; Ochoterena-Booth, 2000). La propuesta de este carácter se emplea por primera vez en un análisis filogenético para las Apocynaceae. El reconocimiento de los estados es fácil de observar, ya que las formas entre el circular y el elíptico forman un continuo, por lo que se consideran como un solo estado, a diferencia de los frutos comprimidos donde ambos planos sufren compresión.

41. Forma de los frutos no comprimidos: 0= Fusiforme; 1= Linear; 2= Subglobosa; 3= Reniforme.

La forma de los frutos ha sido empleada como un carácter importante en trabajos taxonómicos y dentro de análisis filogenéticos. Para especies de la subfamilia Periplocoideae, Klackenberg (1998) codificó 0= Folículos con márgenes rectos; 1= Folículos con márgenes sinuados. En algunas especies de la tribu Plumerieae se encuentran folículos con márgenes ligeramente sinuados, pero los márgenes podrían tener esa apariencia por el efecto del prensado y secado, por lo que en este trabajo a todas las especies se les considera con un margen continuo. Por otra parte, Liede (1994) en su trabajo para la subtribu Astephaninae, codificó este carácter como 0= obclavado; 1= fusiforme. En el presente análisis se retoman y ajustan las propuestas de los autores mencionados de acuerdo a lo observado en la tribu.

Los frutos de forma fusiforme tienen los extremos adelgazados, con la parte media evidentemente más gruesa; los frutos lineares por el contrario mantienen un diámetro aproximadamente constante desde la base hasta la parte media adelgazándose gradualmente en el ápice. Los frutos globosos presentan, en su mayoría, una forma elipsoide y son más largos que anchos, a diferencia de los frutos reniformes que son más anchos que largos y tienen un par de lóbulos fácilmente apreciables.

42. Color del exocarpo: 0= Azul; 1= Pardo; 2= Rojo; 3= Negro.

Las características de color en los frutos fueron empleadas por Williams (2002) codificando 0= pardo, 1= rojo, 2= negro. En este estudio se retoma este carácter ajustando los estados a las observaciones hechas para el grupo de estudio. Los colores propuestos podrían ser derivados de la presencia de compuestos químicos específicos, por lo que podrían ser homólogos para cada uno de los diferentes colores, pero sería interesante que en el futuro se hicieran estudios sobre su naturaleza química.

43. Presencia de lenticelas en el exocarpo: 0= No; 1= Sí.

La ornamentación del exocarpo, en este caso las lenticelas, se emplea por primera vez en este análisis, considerando que este carácter podría contener información de agrupamiento dentro de los taxones en estudio, pues la presencia/ausencia de ellas es constante. Las lenticelas sobre el exocarpo se manifiestan aun cuando el fruto es inmaduro, por lo que es fácil reconocerlas.

44. Textura del mesocarpo: 0= Leñosa; 1= Coriácea; 2= Carnosa; 3= Esponjosa.

Endress *et al.* (1996) atribuyen la variación en textura del fruto al mesocarpo, noción observada y apoyada en este estudio. Dichos autores codificaron la textura como 0= carnosas y 1= seca o leñosa, sin agregar alguna discusión. A pesar de que los frutos observados de ejemplares montados y desecados llegan a perder mucha información, las características que aún se pueden apreciar sugieren que el arreglo o tipo celular que integra el mesocarpo en las diferentes especies podría no ser el mismo. De tal forma, el reconocer sólo dos estados para este carácter, como sugieren Endress *et al.* (1996), podría generar un error en la propuesta de homología y ocultar las relaciones entre los taxones, por lo que en este trabajo se proponen estados distintos para el mesocarpo.

Potgieter y Albert (2001) consideran que los frutos de *Cerbera manghas*, *C. odollam*, *Cerberiopsis candelabra* y *Thevetia peruviana* (= *Cascabela thevetia*) poseen un mesocarpo esclerificado; las observaciones personales indican que las características de esclerificación que reconocen Potgieter y Albert (2001) para *Cascabela* y *Cerbera* están asociadas sólo con el endocarpo, las capas por arriba de éste constan de texturas que no son esclerificadas. En *Cerberiopsis candelabra* no se ha podido observar esclerificación alguna de esta capa. Para una mayor discusión sobre el tema, véase el capítulo II de morfología.

45. Textura del endocarpo: 0= No esclerificado; 1= Esclerificado delgado; 2= Esclerificado grueso (Pétreo).

Endress *et al.* (1996) codificaron este carácter como 0= no esclerificado, 1= esclerificado. Las características del endocarpo, dentro de los géneros que presentan frutos carnosos, permiten circunscribirlos de manera más precisa; por ejemplo en los frutos de *Cascabela* y *Cerbera* el endocarpo es de una consistencia mucho más rígida y gruesa comparado con el de *Thevetia*, que cuenta también con un endocarpo rígido, pero que probablemente esté constituido por un tipo celular distinto al de *Cascabela* y *Cerbera*.

Aunque la definición dada para pétreo podría asociarse con la presencia de células pétreas (Font Quer, 1982), en este análisis se considera la rigidez de la estructura y su grosor como criterios para diagnosticar el estado. Por lo anterior, este estado de carácter es codificado como pétreo de manera provisional, a reserva que posteriores estudios anatómicos permitan corroborar o corregir esta hipótesis.

Las especies con frutos leñosos (folículos) son codificadas como inaplicables para este carácter, pues en el caso del mesocarpo leñoso también el endocarpo es leñoso o no esclerificado, por lo que de incluirlos se estaría pesando nuevamente este carácter.

46. Superficie del endocarpo: 0= Lisa; 1= Ornamentada.

Ver capítulo II sobre morfología del fruto.

47. Ornamentación formando una red sobre el mesocarpo: 0= No; 1= Sí.

La presencia de proyecciones fibrosas del endocarpo es una característica poco común para las especies de Apocynaceae, pues la mayoría de los géneros tienen endocarpo liso. Potgieter y Albert (2001) codificaron la textura del mesocarpo como fibrosa esclerificada. Sin embargo, las fibras que surgen del endocarpo se mezclan y rodean completamente al mesocarpo (Fig. 3.12), pero la textura real de este último es esponjoso. Las especies con mesocarpo leñoso se codifican como inaplicables para este carácter, pues las capas que constituyen el fruto se encuentran fusionadas y no se puede observar si existe ornamentación asociada al endocarpo.

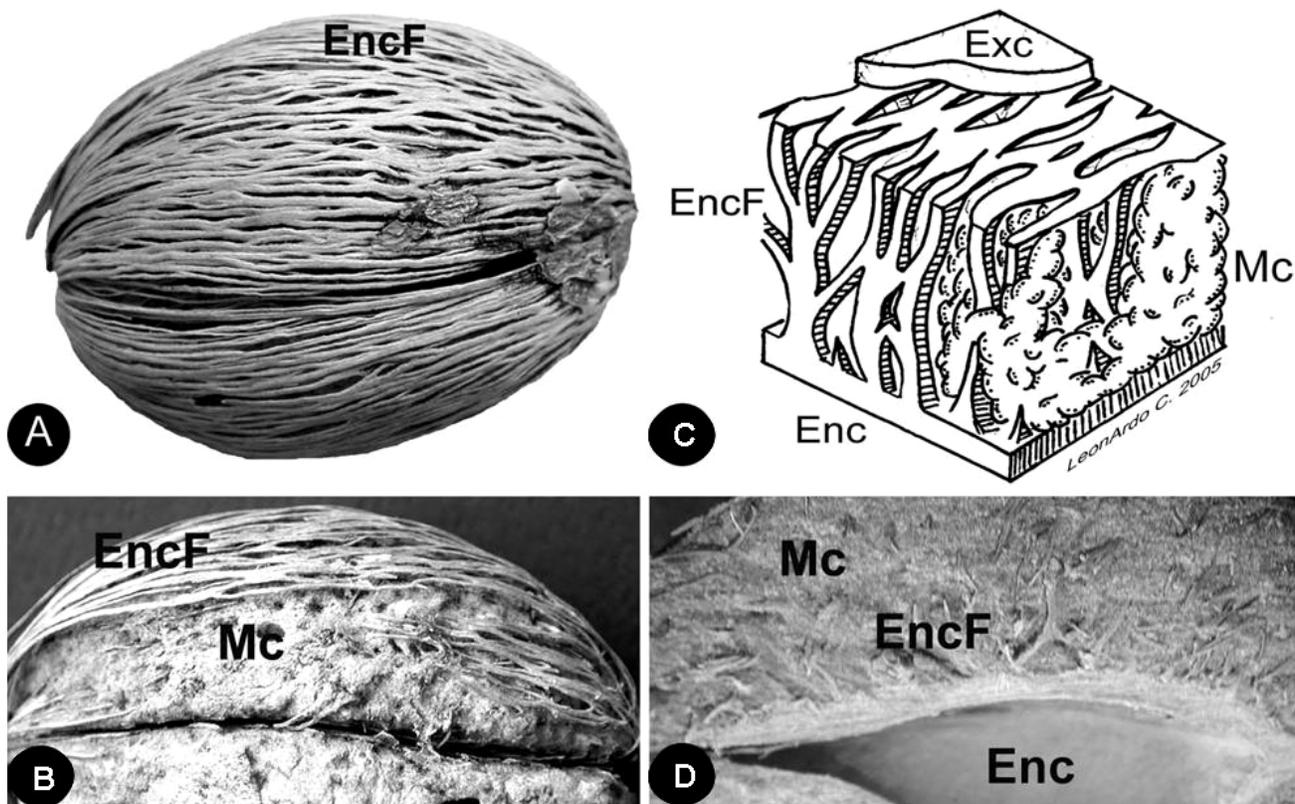


Figura 3.12. Presencia de ornamentación formando una red sobre el mesocarpo. A- Fruto sin exocarpo (Exc), donde se observa la red de fibras del endocarpo (EncF); B- Fruto donde se observa las fibras del endocarpo y el mesocarpo esponjoso (Mc); C- Esquema de la disposición de las capas; D- Corte longitudinal del fruto en el que se señalan el Endocarpo (Enc), el Mesocarpo y las Fibras del endocarpo.

48. Presentación del endocarpo: 0= Entero; 1= Segmentado.

Este carácter es de utilidad taxonómica y no se había empleado en análisis previos. Dentro de la tribu sólo las especies del género *Thevetia*, a excepción de *T. pinifolia*, cuentan con un endocarpo segmentado, el resto presenta un endocarpo entero.

49. Tiempo relativo de dehiscencia de los frutos: 0= Al madurar; 1= Tardíamente.

La dehiscencia de los frutos fue empleada por Williams (2002) codificándola como presencia/ausencia. Aquí se codifica el tiempo relativo de la dehiscencia, ya que algunos de los frutos considerados como indehiscentes por algunos autores presentan una dehiscencia tardía (Roth, 1977). Tal es el caso de los frutos tipo drupas de *Cascabela*, *Cerbera* y *Thevetia* y las sámaras en *Cameraria* y *Cerberiopsis*.

A pesar de que se carece de mucha información al respecto, los estados se pueden reconocer de la siguiente forma: la dehiscencia al madurar es característica de muchos frutos de tipo secos, antes de que el fruto se desprenda de la planta, éste ya ha liberado las semillas. Por otra parte, la dehiscencia tardía, ocurre posterior a la liberación del fruto de la planta; así con el paso del tiempo y el desgaste, la línea de dehiscencia del fruto se abre liberando las semillas (Roth, 1977). Este carácter fue codificado con base en las observaciones de algunas especies en el campo y de datos de bibliografía especializada.

50. Presencia de ala en las semillas: 0= No 1= Sí.

La presencia de ala en las semillas es un carácter empleado en trabajos taxonómicos y filogenéticos. Endress *et al.* (1996) codifican tres estados, 0= desnudo, 1= alado, 2= ciliado o con coma, para reconocer los diferentes taxones de la familia dentro de su trabajo, incluyendo algunos de la tribu Plumerieae. En el caso de las especies de la tribu Plumerieae, las semillas pueden o no presentar un ala, por lo que aquí se retoma los estados propuesto por estos autores que son aplicables a las especies bajo estudio.

51. Posición del ala en las semilla: 0= Concéntrica; 1= En ambos ápices; 2= Lateral opuesta al micrópilo; 3= Lateral rodeando al micrópilo.

La posición del ala se había empleado en un análisis cladísticos para la familia presentado por Potgieter y Albert (2001), quienes codifican para el margen de la semilla (ala) los siguientes estados: 0= no concéntrica (“not circumalate”), 1= concéntrica (“circumalate”), 2= Desnudo. Con respecto a las alas no concéntricas, existen dos variantes que podrían reflejar homologías distintas; por ejemplo, las especies de *Cerberiopsis candelabra*, *Plumeria rubra*, *P. obtusa* y *Thevetia peruviana* (= *Cascabela thevetia*) tienen un ala lateral típica, pero el ala en *Thevetia peruviana* y

Cerberiopsis candelabra cubre al micrópilo, de modo que aquí se reconocen dos estados para codificar la posición lateral del ala.

52. Margen del ala: 0= Entero; 1= Denticulado.

Las características de las semillas, como el margen del ala, fueron empleadas por Pichon (1949), como un carácter importante para identificar las diferentes tribus y subtribus dentro de las subfamilias Rauvolfioideae y Apocynoideae, pero no habían sido incorporadas en análisis filogenéticos.

53. Textura de la testa: 0= Esclerosa; 1= Coriácea; 2= Papirácea; 3= Crustácea.

Las características de la textura para la testa de las semillas no habían sido empleadas dentro de análisis para las Apocináceas; en este trabajo se emplea por primera vez este carácter. Los estados de carácter se pueden distinguir claramente, además parece que esta condición no se afecta con el secado.

54. Grado de compresión del embrión: 0= Comprimido por ambos lados; 1= Comprimido por un solo lado; 2= No aparentemente comprimido (Aditivo).

La compresión del embrión no había sido empleada en análisis filogenéticos, pero las formas vistas en corte transversal se mantienen constantes, observando los siguientes patrones: los embriones comprimidos por ambos lados tienen forma linear; los embriones comprimidos en una de sus caras tienen sólo una de ellas plana y la otra convexa; en los embriones no comprimidos ambas caras son convexas, teniendo una forma elíptica. Aquí se emplea por primera vez este carácter considerando que se puede reconocer una serie de transición lógica en la compresión del embrión, de tal forma que se plantea como un carácter aditivo.

CARACTERES EXCLUIDOS

En esta sección se incluyen los caracteres que dentro del presente análisis no resultaron ser informativos, pero que en otro nivel de muestreo podrían serlo.

Posición de la inflorescencia: 0= Terminal; 1= Axilar.

Este carácter ha sido empleado en trabajos taxonómicos y filogenéticos, pero el único taxón bajo estudio con inflorescencias axilares es *Anechites nerium*.

Distribución de las endofisuras: 0= Paralelas a la abertura; 1= Aleatorias en toda la nexina.

En la especies muestreadas el patrón de las endofisuras paralela a la abertura se presenta sólo en la especie de *Carissa macrocarpa*, pero las especies del género *Acokantera* también cuentan con ese patrón (Nilsson, 1986; Endress *et al.*, 1996), por lo que de ampliarse el muestreo, este carácter podría ser informativo.

Posición de la placenta: 0= Marginal; 1= Axilar.

La posición de la placenta representa un carácter tanto taxonómica como filogenéticamente importante para los taxones bajo estudio, pero éste es dependiente de la agrupación de los carpelos (carácter 31), donde los ovarios apocárpicos cuentan siempre con placentación marginal y los sincárpicos con placentación axilar, por lo que ha sido excluido de este trabajo.

Relación del nectario con la pared del ovario: 0= Libre; 1= Fusionado en parte.

Este carácter no se ha empleado en ningún análisis filogenético, pero en este estudio se observó que en los taxones con nectario, éste puede estar completamente libre o fusionado a la pared del ovario; esta característica es fácil de apreciar principalmente en ejemplares fijados. Sin embargo, en este análisis sólo *Allamanda cathartica* presenta nectarios libres por lo que no se incluye en este análisis.

MATRIZ DE CARACTERES MORFOLÓGICOS

Los 55 caracteres potencialmente informativos y sus estados fueron integrados en una matriz de datos (Tabla 3.1), seis de esos caracteres están relacionados con características vegetativas y el resto con caracteres reproductivos; 22 son multiestado y seis de ellos fueron codificados como aditivos. La matriz cuenta con un total de 1210 celdas, 8 de éstas con valores faltantes y 75 con inaplicables.

Tabla 3.1. Matriz de caracteres morfológicos. Clave de los datos polimórficos: A = 0, 1, B = 1, 2. Valores faltantes = ?; Valores inaplicables = -. Clave genérica: A= *Allamanda*, An= *Anechites*, C= *Cameraria*, Ca= *Carissa*, Cas= *Cascabela*, Ce= *Cerbera*, Cerb= *Cerberiopsis*, H= *Himatanthus*, M= *Mortoniella*, P= *Plumeria*, S= *Skytanthus*, T= *Thevetia*. Los caracteres y sus estados se discuten al inicio del capítulo.

	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	
Ca.macrocarpa	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
P.rubra	2	2	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0
P.obtusa	2	2	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0
H.obovatus	2	2	2	1	0	0	0	0	0	1	1	0
M.pittieri	2	2	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0
A.cathartica	1	0	2	1	0	0	1	1	0	0	1	0
S.acutus	1	2	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0
S.hancornaeifolius	1	2	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0
An.nerium	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
C.latifolia	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cerb.candelabra	2	2	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0
Ce.odollam	2	2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0
Ce.floribunda	2	2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0
Ce.manghas	2	2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0
T.bicornuta	1	2	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0
T.amazonica	1	2	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0
T.pinifolia	B	2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0
T.ahouai	B	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
Cas.ovata	2	2	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0
Cas.gaumeri	2	2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0
Cas.thevetioides	2	2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0
Cas.thevetia	2	2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0

La estrategia de búsqueda encontró 12 árboles más parsimoniosos (AMPs) de L = 164 pasos con un IC = 0.50 y un IR = 0.75. El árbol del consenso estricto tiene L = 174 pasos con un IC = 0.47 y un IR = 0.72 (Fig. 3.13).

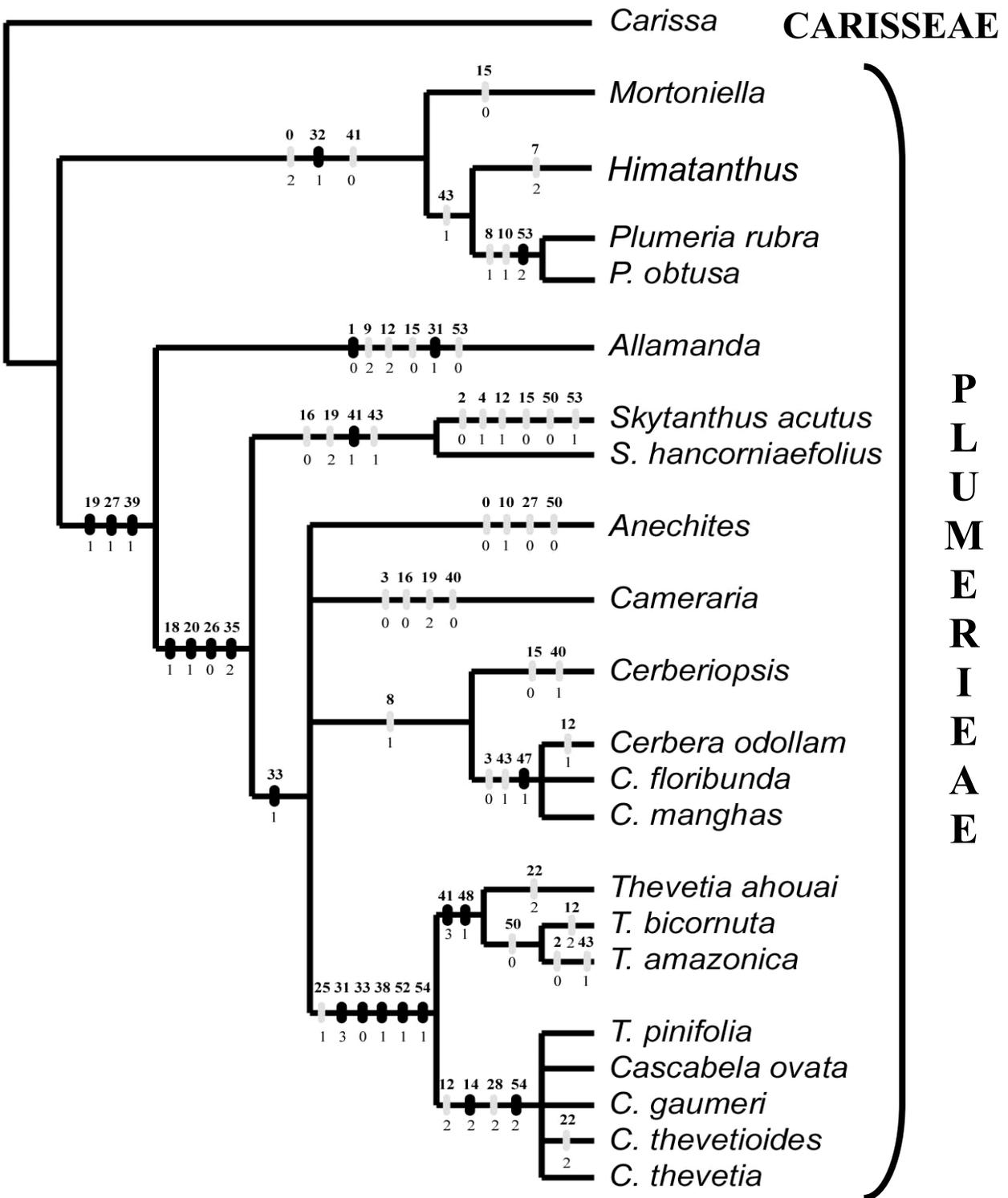


Figura 3.13. Árbol de consenso (12 AMPs: L = 164, IC = 0.50, IR = 0.75) mostrando la relación entre los géneros de la tribu Plumerieae. Los óvalos sólidos representan estados sinapomórficos y los grises homoplasias, ambos presentes de manera no ambigua en todos los AMPs; los números sobre los óvalos corresponden a los caracteres, los números de abajo son los estados, ambos discutidos al inicio del capítulo.

CAPÍTULO IV



DISCUSIÓN

En el presente capítulo se discute la problemática del complejo *Cascabela-Thevetia*, las relaciones de éste con los demás géneros de la tribu y la posibles hipótesis de evolución de algunos caracteres relacionados con la biología reproductiva y de la dispersión de las semillas, todo esto de acuerdo con el cladograma del consenso calculado de los 12 árboles más parsimoniosos (AMPs) obtenidos del análisis cladístico.

En el árbol de consenso (Fig. 3.13) se observa que el género *Thevetia* se resuelve como polifilético, pues *T. pinifolia* se incluye dentro del clado que incluye a las especies de *Cascabela*. Consecuentemente, debido a la anidación de *T. pinifolia* en el clado de *Cascabela*, este último género se resuelve como parafilético.

Independientemente de la posición de *T. pinifolia*, los resultados de este trabajo no son concluyentes respecto a las propuestas de reconocer a dos géneros, *Cascabela* y *Thevetia* s.s. (Lippold, 1980; Gentry, 1998; Alvarado, 2003), o ubicar a todas las especies de estos bajo *Thevetia* (Allorge, 1980; Williams, 1996a, b), subordinadas a dos subgéneros *Thevetia* y *Yccotli* (Gensel, 1969) (Fig. 4.1).

Sin embargo, la combinación única de caracteres y el contraste entre los estados de carácter

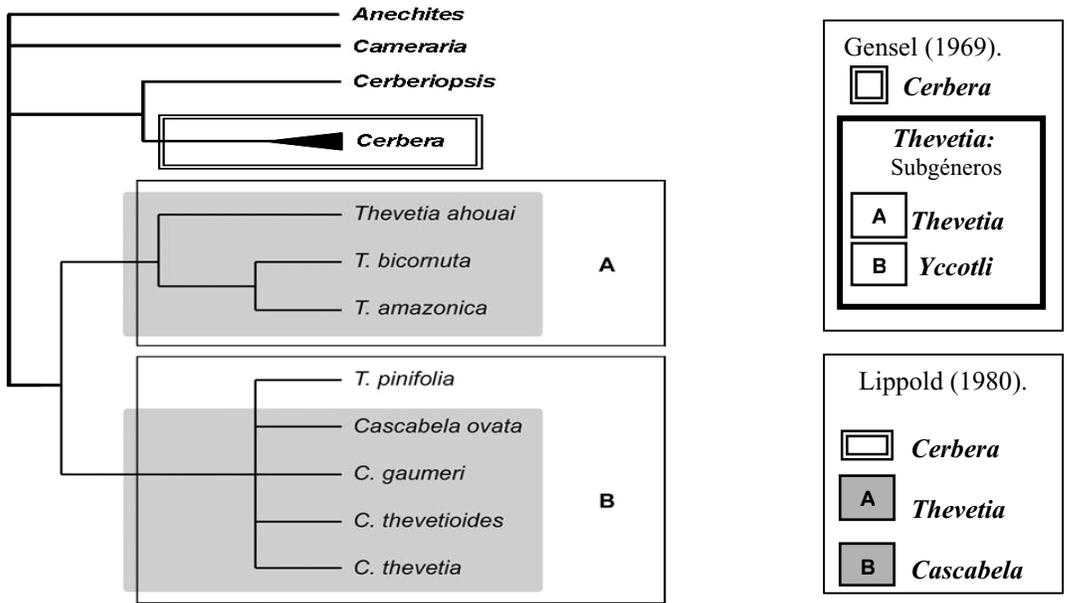


Figura 4.1. Fragmento del árbol de consenso donde se ilustran las propuestas de clasificación realizadas por Gensel (1969) y Lippold (1980) para los géneros incluidos en el complejo.

(Fig. 4.2) que sostienen, por un lado al clado de *Cascabela* (con dos estados sinapomórficos: la forma digitiforme de los apéndices supraestaminales [14/2, ic = 0.6] y el embrión no comprimido [54/2, ic = 1.0]) y por otro al clado de *Thevetia* (también con dos estados sinapomórficos: los frutos reniformes [41/3, ic = 0.75] y el endocarpo segmentado [48/1, ic = 1.0]) son los criterios bajo los cuales, en este trabajo, se prefiere la propuesta de reconocer dos entidades genéricas, *Cascabela* distinto de *Thevetia*.



Figura 4.2. Comparación entre los estados de carácter que soportan la monofilia del clado *Cascabela* y *Thevetia*. Las figuras enmarcadas representan las sinapomorfías para el género respectivo y el número en la esquina superior indica el estado de carácter.

Es importante mencionar que *T. pinifolia* fue descrita en el sentido bajo el cual todas las especies de *Cascabela* se reconocían dentro de *Thevetia*, y no existe una combinación que la incluya bajo *Cascabela*, por lo que en la sinopsis taxonómica (capítulo IV) se realizará la propuesta para el cambio nomenclatural que evita dejar como parafilético a *Cascabela*. Esta acción permitirá dar estabilidad nomenclatural y resolver a *Cascabela* y a *Thevetia* como dos grupos monofiléticos.

La hermandad de *Cascabela-Thevetia* se contrapone a los resultados obtenidos por Potgieter y Albert (2001), donde *Thevetia ahouai* y *T. peruviana* (= *Cascabela thevetia*) aparecen relacionadas con especies de los géneros *Pteralyxia* y *Amsonia* respectivamente. Los resultados de estos autores, basados en datos moleculares, podrían explicarse por el muestreo incompleto de los géneros que pertenecen a la tribu, pues en el presente trabajo la hermandad de ambos géneros está apoyada fuertemente por los siguientes estados de carácter: presencia de endofisuras en la nexina (25/1, ic = 0.5), carpelos parcialmente sincárpicos (31/3, ic = 1.0), dos óvulos por carpelo (33/0, ic = 1.0), la región secretora lobulada (38/1, ic = 1.0), el margen denticulado del ala (52/1, ic = 1.0) y la compresión parcial del embrión (54/1, ic = 1.0). Para probar esta hipótesis rigurosamente, además de esclarecer la posición filogenética de estos taxones, sería deseable integrar en análisis posteriores al menos algunas especies representativas de *Amsonia* y *Pteralyxia*.

En el presente análisis las tres especies representativas de *Cerbera* se resuelven en un grupo monofilético, apoyado por la ausencia de indumento (3/0, ic = 0.16), la presencia de lenticelas en el exocarpo (43/1, ic = 0.20) y la presencia de las fibras del endocarpo formando una red sobre el mesocarpo (47/1, ic = 1.0). A diferencia de las propuestas que lo incluyen como parte del complejo (Lippold, 1980; Alvarado, 2003), los resultados de este análisis permiten disolver el complejo, ya que *Cerbera* comparte un ancestro común inmediato con el género *Cerberiopsis* y no con el clado *Cascabela-Thevetia*. Este resultado contradice el trabajo de Pichon (1948a), quien agrupó a *Cameraria* y *Cerberiopsis* en la subtribu Camerariinae apoyado, entre otros caracteres, por los frutos comprimidos dorsoventralmente. Sin embargo, la relación *Cerbera-Cerberiopsis* sugerida por el cladograma se apoya en un solo estado de carácter, sépalos obovados (8/1, ic = 0.50). No obstante, los resultados de este análisis ratifican la hipótesis filogenética de Potgieter y Albert (2001), donde *Cerbera* y *Cerberiopsis* son también grupos hermanos. Por otra parte, se corroboran las propuestas de Veillon (1971) y Leeuwenberg (1999), quienes reconocieron una relación cercana entre estos géneros debido al parecido vegetativo y floral.

En este análisis la relación del grupo hermano del clado *Cascabela-Thevetia* (CCT) es incierta, pues entre los AMPs se presentan dos posibilidades. Una de ellas plantea la hermandad de *Cascabela-Thevetia* con el clado *Cerbera-Cerberiopsis* (Fig. 4.3 A) por los caracteres de la lámina foliar obovada (2/2, ic = 0.33), longitud de las brácteas que sustentan las flores (7/1, ic = 0.40) y conectivo apical conato (21/1, ic = 1.0); esta topología apoya la percepción tradicional sugerida por Gensel (1969), Lippold (1980) y Alvarado (2003). La segunda combinación resuelve al clado *Anechites-Cameraria* como hermano del CCT (Fig. 4.3 B). Los estados de carácter que apoyan esta resolución son la presencia de ornamentación en los tricomas infraestaminales (29/1, ic = 0.33), la presencia de nectario (34/1, ic = 0.33) y el endocarpo esclerificado (45/1, ic = 0.50), caracteres no empleados anteriormente para establecer las relaciones entre los géneros de la tribu. Esta topología aunque rompe con la percepción tradicional que se tenía de la relación entre estos géneros, corrobora en parte, las relaciones obtenidas por la filogenia molecular de Sennblad y Bremer (2002). En dicho trabajo, se incluyen entre otros taxones a las especies *Anechites nerium* y *Thevetia ahouai*, que se resuelven como hermanas y como el clado menos inclusivo de la tribu; además, *Cerberiopsis candelabra* es el grupo hermano de ese clado y *Cameraria latifolia* se apoya como la especie más tempranamente diversificada.

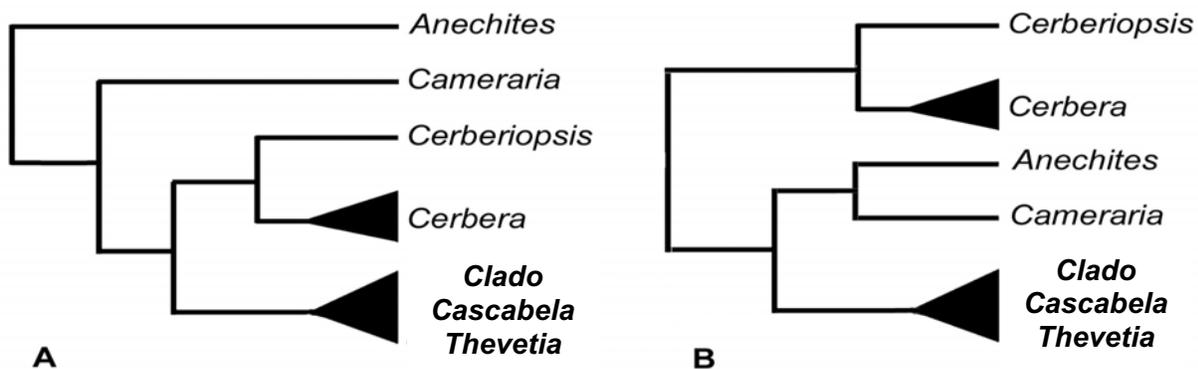


Figura 4.3. Porción de los AMPs que ilustra las dos topologías alternativas para el clado hermano de *Cascabela-Thevetia*. A. Topología que apoya la percepción tradicional; B. Topología que apoya los trabajos moleculares.

La relación del grupo hermano para el CCT podría resolverse con análisis morfológicos más finos y la integración de datos moleculares.

En todos los AMPs, la posición filogenética del CCT se muestra entre las menos inclusivas dentro de la tribu, lo cual concuerda con las hipótesis de algunos autores (Fallen, 1986; Ezcurra, 1981), quienes consideran a estos géneros como los más derivados por su compleja morfología floral y también corrobora la hipótesis molecular de Sennblad y Bremer (2002).

Las relaciones entre las especies del clado *Cascabela* en el árbol del consenso carecen de estructura jerárquica. En los 12 AMPs hay sólo tres topologías alternativas que resuelven las relaciones entre los taxones (Fig. 4.4), donde las especies *C. ovata* y *C. gaumeri* presentan las posiciones más variables dentro del clado.

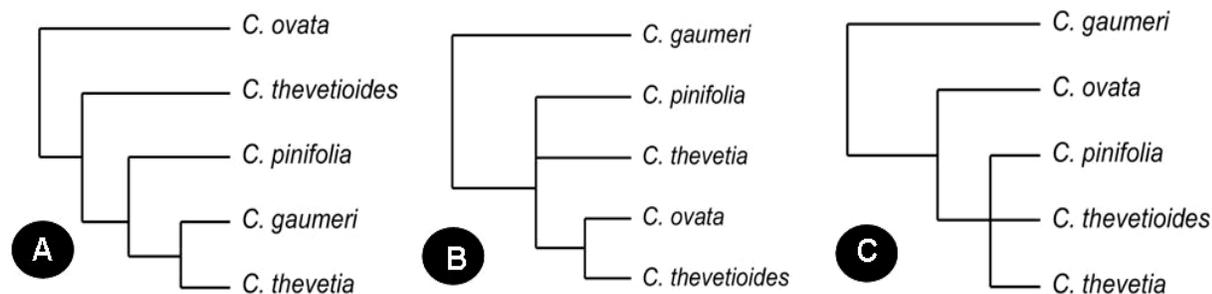


Figura 4.4. Topologías alternativas entre los AMPs en las que se resuelven las relaciones entre las especies *Cascabela*.

La información vertida en la matriz y la evidencia externa no nos permiten seleccionar alguna de las topologías como la hipótesis más probable de relación entre las especies de *Cascabela*, por lo que será necesario enfocar subsecuentes estudios para lograr una hipótesis sin conflicto.

RELACIONES INTERNAS DE LA TRIBU PLUMERIEAE

A pesar de que el presente trabajo no incluye a todas las especies de los géneros de la tribu y un mayor número de especies de grupos potencialmente hermanos a la tribu, el cladograma de consenso se resuelve en una topología que puede correlacionarse con grupos supragenéricos considerados en algunas de las propuestas de clasificación: 1- el correspondiente a la subtribu Plumeriinae (*sensu* Pichon, 1948b, 1950a y Leeuwenberg, 1994) representado por *Himatanthus*, *Mortoniella* y *Plumeria*; 2- la tribu Allamandae (*sensu* De Candolle, 1844) por *Allamanda* y 3- la subfamilia Cerberoidea (*sensu* Pichon, 1948a) integrada por los restantes taxones. Apoyados en la propuesta de Endress y Bruyns (2000) sugerimos el ajuste de las propuestas previas al rango de subtribus y en acuerdo con el principio de prioridad el ajuste es el siguiente: Plumeriinae, Allamandinae y Thevetiinae (Tabla 1.2, Fig. 4.5).

Las especies de los géneros *Himatanthus*, *Mortoniella* y *Plumeria* se resuelven dentro de un grupo monofilético, apoyado por la forma de vida arbórea (0/2, ic = 0.50), el ovario semiínfero (32/1, ic = 1.0) y la forma fusiforme de los frutos (41/0, ic = 0.75). En este clado, *Mortoniella* es el taxón más tempranamente diversificado, *Himatanthus* y *Plumeria* son hermanos.

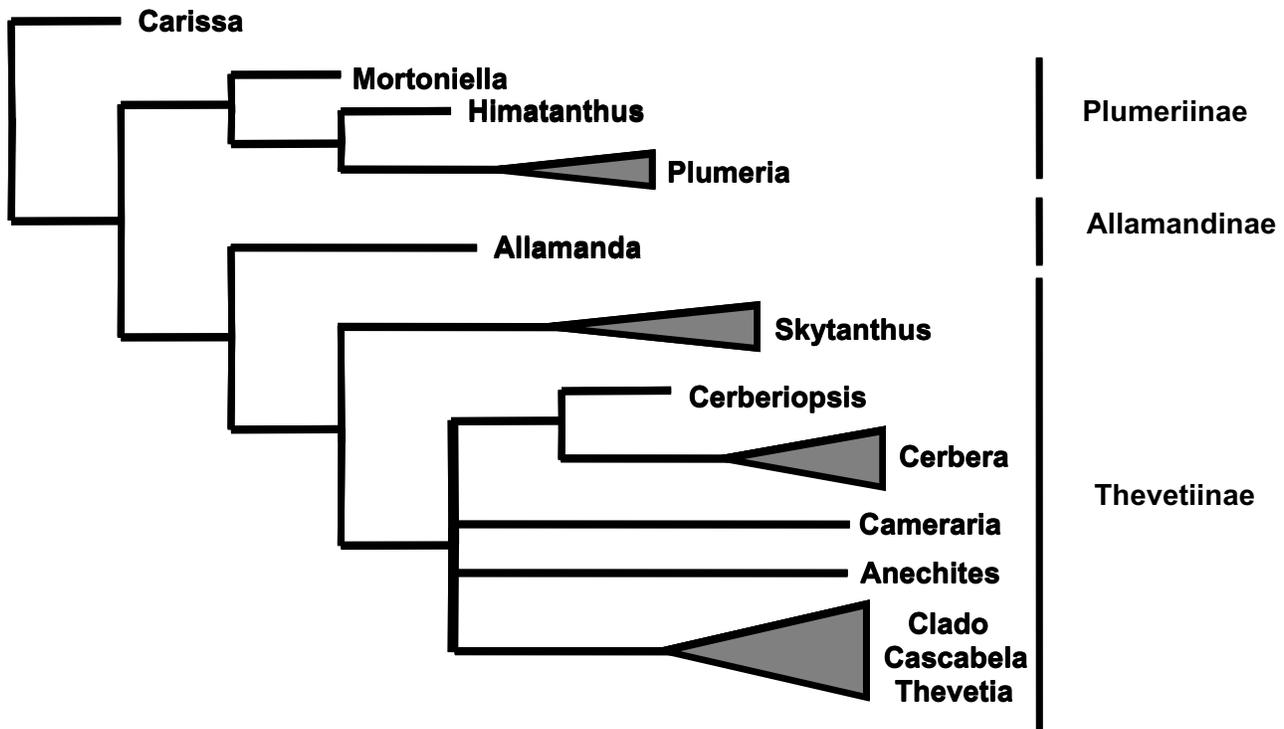


Figura 4.5. Árbol de consenso sobre el que se correlacionan las subtribus que se pueden reconocer manteniendo grupos monofiléticos.

La agrupación de estos tres géneros apoya las propuestas de Pichon (1948b, 1950a) y Leeuwenberg (1994), quienes consideraron una relación cercana entre ellos, clasificándolos en la subtribu Plumeriinae. De igual forma, corrobora la hipótesis molecular de Potgieter y Albert (2001), quienes incluyeron algunas especies de *Himatanthus* y *Plumeria*, donde también se resuelven como los géneros más derivados.

En este análisis, el género *Allamanda* no comparte un ancestro común inmediato con el clado Plumeriinae, sino que se presenta como el grupo hermano de los taxones restantes de la tribu. Este resultado entra en conflicto con otras hipótesis obtenidas de análisis filogenéticos con datos moleculares (Sennblad & Bremer, 2002) y de análisis combinados (Endress *et al.*, 1996; Potgieter & Albert, 2001), donde *Allamanda* está apoyada como el grupo hermano de los integrantes del clado Plumeriinae. La posición de *Allamanda* como hermano de los restantes taxones, se apoya en la presencia de un conectivo apical deltoide (19/1, ic = 0.66), apéndices infraestaminales (27/1, ic = 0.50) y un patrón de receptividad del nivel 2 (39/1, ic = 1.0), lo que habla de la gran complejidad morfológica que presenta este taxón, debido al conflicto relacionado con la posición relativa del género entre las diferentes hipótesis filogenéticas, tentativamente se reconoce a este género como una subtribu independiente.

La subtribu Thevetiinae se apoya en las sinapomorfias de la dehiscencia latrorsa de las anteras (18/1, ic = 1.0), la oxidación del conectivo apical que da una tonalidad oscura (20/1, ic = 1.0), la ausencia de depresiones en el mesocolpio (26/0, ic = 1.0) y las estigmas cónicas (35/2, ic = 1.0). Algunos de estos caracteres habían sido empleados para el reconocimiento de este grupo como la subfamilia Cerberoideae (Pichon, 1948a; Fallen, 1983)

Las especies del género *Skytanthus* se resuelven como un grupo monofilético apoyado por la ausencia de soporte en la antera (16/0, ic = 0.50), conectivo apical filamentososo (19/2, ic = 0.66), frutos lineares (41/1, ic = 1.0) y la presencia de lenticelas en el exocarpo (43/1, ic = 0.20). Este género se muestra como el grupo hermano de los géneros que conforman la politomía: *Anechites*, *Cameraria*, *Cerbera-Cerberiopsis* y *Cascabela-Thevetia*, lo que de alguna manera apoya la tesis de Pichón (1948a) quien consideró que este género era el más “primitivo” entre los taxones que incluyó en la subfamilia Cerberoideae.

REMOCIÓN DE CARACTERES

El desarrollo del análisis de remoción de caracteres (modificado de Davis, 1993 según Luna & Ochotorena, 2004), arrojó 55 AMPs correspondientes a cada uno de los árboles de consenso por cada uno de los análisis que se realizaron al remover secuencialmente todos los caracteres de la matriz original. Los resultados se pueden agrupar en dos conjuntos de acuerdo con el tipo de resolución obtenida: 1- aquellos en los que la remoción de un carácter no modificó o incrementó la resolución del consenso original, 2- aquellos en los que se perdió resolución con respecto al consenso original.

1- Resolución igual o mayor con respecto al consenso original.

La remoción individual de los siguientes 27 caracteres no genera ningún cambio en la topología del árbol con respecto al consenso original: presencia de ramificación en la inflorescencia (5); presencia de glándulas en el ápice de los sépalos (10); presencia de coléteres calicinos (11); forma de la corola (12); presencia de apéndices supraestaminales (13); presencia de ornamentación en los tricomas supraestaminales (15); tipo de soporte de la antera (17); posición de la dehiscencia de las anteras (18); color del conectivo apical (20); diámetro de los granos de polen (22); continuidad del tectum (23); presencia de endofisuras en la nexina (25); presencia de depresiones en el mesocolpio (26); forma de los apéndices infraestaminales (28); agrupación de los carpelos (31); forma de las estigmas (35); disposición de las estigmas (36); forma de las células en las estigmas (37);

forma de la región secretora (38); color del exocarpo (42); superficie del endocarpo (46); endocarpo formando una red sobre el mesocarpo (47); tiempo relativo de dehiscencia (49); posición del ala en la semilla (51); margen del ala en las semillas (52); textura de la testa (53) y compresión del embrión (54).

En otros casos, la remoción de algún carácter reduce conflicto, por lo que se gana cierta resolución con respecto al consenso original, como es el caso de los caracteres: presencia de indumento en las partes vegetativas (3) o posición de la venación secundaria (4), que resultan en mayor resolución dentro del clado *Cascabela*. Esta topología converge con una de las hipótesis alternativas de la resolución del clado *Cascabela* (ver Fig. 4.4 C). Dado los resultados de este análisis ambos caracteres, en particular la presencia de indumento, deben ser revisados incluyendo un muestreo mayor de las especies en diferentes condiciones ambientales. Si ambos caracteres resultan ser muy plásticos, estos deberán ser excluidos en posteriores análisis.

Al remover el carácter de forma de los apéndices supraestaminales (14) se gana resolución dentro del clado de *Cerbera*. Es importante mencionar que sólo fueron incluidas tres de las seis especies de este género, por lo que la inclusión de todas las especies del género posiblemente permita resolver el conflicto producido por el carácter señalado; por el momento, la propuesta de este carácter se justifica por su probable importancia en los eventos de polinización. Por otra parte, la remoción de los caracteres de longitud de las brácteas que sustentan las flores (7), arreglo del conectivo apical (21), grosor de la exina (24), patrón de ornamentación de los tricomas infraestaminales (30) o textura del mesocarpo (44), incrementa la resolución en el árbol y coincide con la topología de hermandad entre el clado *Anechites-Cameraria* y el clado *Cascabela-Thevetia* (CCT) (Fig. 4.3.B). En contra parte, la remoción de los caracteres de filotaxia (1), longitud de los sépalos (9) o textura del endocarpo (45), además de ganarse resolución, converge en la topología del cladograma que resuelve a *Cerbera-Cerberiopsis* como grupo hermano del CCT (Fig. 4.3.A). La reevaluación de los caracteres que resultan en estas topologías permitirá reexaminar el soporte de ambas hipótesis y posiblemente resolver la relación de hermandad. También, sería apropiado reevaluar la variación de longitud de los sépalos y las brácteas y el grosor de la exina considerando un muestreo mayor. Las características de las capas del fruto deben de ser reevaluadas con el apoyo de estudios anatómicos, los cuales serán muy valiosos para postular hipótesis de homología sólidas.

2- Resolución menor con respecto al consenso original.

La remoción de otros caracteres ocasiona pérdida de resolución; tal es el caso de la forma de los frutos no comprimidos (41) y la presentación del endocarpo (48), que generan la pérdida de la monofilia de *Thevetia*. Sin embargo, ambos caracteres representan para las especies de este género sólidas hipótesis de homología apoyadas por estudios anatómicos (Pichon, 1948a, 1950a), lo cual justifica su integración dentro del análisis así como su importancia al soportar la monofilia del género.

La remoción de los siguientes caracteres: presencia de un eje dominante en las inflorescencias ramificadas (6) o forma de los sépalos (8), colapsa la resolución en los clados de *Thevetia* y el de *Cerbera-Cerberiopsis* (CCC), por lo que se recomienda la reevaluación de estos caracteres con detallados estudios acerca de su morfología.

Al quitar los caracteres de forma de vida (0), presencia de apéndices infraestaminales (27), posición de los ovarios (32), patrón de receptividad (39), forma de los frutos no comprimidos (41), la posición relativa de los géneros *Mortoniella* y *Allamanda* se pierde, colapsándolos en una politomía basal. Sería interesante incrementar las observaciones en el campo sobre la forma de vida para explorar la veracidad de esta hipótesis propuesta como tres estados (árbol, arbusto y bejuco). El patrón de receptividad (39) podría ser descompuesto en caracteres más simples, en cualquier caso son deseables estudios sobre la polinización, con la finalidad de refinar las propuestas de homología.

Al remover los caracteres forma de la lámina (2), presencia de una estructura de soporte de la antera (16), presencia de ornamentación en los tricomas infraestaminales (29), número de óvulos por carpelo (33), presencia de nectario (34), presencia de lenticelas en el exocarpo (43) o presencia de ala en la semilla (50), se pierde resolución en las relaciones de los integrantes de la subtribu Thevetiinae, por ejemplo, la relación de hermandad entre *Cerbera* y *Cerberiopsis* (CCC) se pierde y el clado de *Skytanthus* se integra a la politomía de los géneros de la subtribu; sin embargo, los clados correspondientes al CCT y Plumeriinae se mantienen. Algunos de estos caracteres son homología apoyadas por estudios morfológicos (carácter 16: Fallen, 1986; 33 y 50: Pichon, 1948a); otros deben ser reevaluados considerando un muestreo mayor y/o codificaciones alternativas.

La remoción del carácter forma del conectivo apical (19) colapsa las relaciones jerárquicas generales del árbol del consenso. No obstante, a pesar de que la resolución del cladograma es muy

baja al remover este carácter, los clados Plumeriinae, CCC y CCT permanecen sin alteración. Este carácter ha sido empleado antes en análisis filogenéticos (Endress *et al.*, 1996; Williams, 2002), pero en este análisis se muestra como un carácter de vital importancia para recuperar las topologías de los AMPs. La integración de este carácter en futuros análisis apoyados también con morfología, permitirá corroborar su importancia con evidencia independiente.

El análisis de remoción de caracteres permitirá plantear estrategias para que, en posteriores análisis, se reevalúen con mayor detenimiento las propuestas de definición de los estados de carácter que generan conflicto en la topología de los AMPs.

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA, MORFOLOGÍA FLORAL Y EVOLUCIÓN DE CARACTERES RELACIONADOS

Los trabajos sobre polinización son numerosos para la subfamilia Asclepidoideae, pero no hay suficiente información para los grupos derivados tempranamente dentro de la familia. Entre los organismos que se han reportado como polinizadores para la familia están himenópteros, dípteros, lepidópteros y en menor frecuencia coleópteros, hemípteros, neurópteros y aves (Ollerton & Liede, 1997). En particular, para la tribu Plumerieae hay reportes de especies de lepidópteros, del grupo de los esfíngidos, que se encargan de la polinización (Plumel, 1991; Oliveira *et al.*, 2004). En las especies de *Himatanthus* y *Plumeria* se ha reportado que esfíngidos intervienen en el proceso denominado “polinización por equivocación” (Harber, 1984; Knudsen & Tollsten, 1993; Oliveira *et al.*, 2004). Las especies de estos géneros carecen de nectario, pero “engañan” a sus polinizadores con una gran cantidad de flores blancas con fuertes fragancias; además florecen cuando otras especies con néctar y flores similares lo hacen. Probablemente *Mortoniella pittieri*, que comparte el ancestro y los mismos estados de carácter con estos géneros (Fig. 3.13), cuente con el mismo tipo de polinización

Por otra parte, especies del clado *Cerbera-Cerberiopsis* (CCC) también presentan flores blancas sin nectario y con fuertes aromas (Leeuwenberg, 1999); aunque no hay reportes de la estructura química de las fragancias, es probable que las flores también sean polinizadas por esfíngidos, pero no hay razones para suponer que presentan el tipo de polinización por equivocación; en contraste con los miembros del clado Plumeriinae, las flores del CCC tienen apéndices supra e infraestaminales que son pubescentes y que podrían restringir el acceso al polen

por parte de sus visitantes; la falta de observaciones de campo no permite corroborar los polinizadores potenciales. Otros taxones con flores blancas son *Anechites* y *Cameraria*, que difieren de los géneros mencionados por la presencia de nectarios. La presencia de nectarios permite predecir que el sistema de polinización no es por engaño; aun cuando no hay información de las fragancias para alguno de estos géneros, es probable que todos los miembros de la tribu Plumerieae sean polinizados por lepidópteros, incluyendo aquellos taxones con flores amarillas (Weberling, 1989; Proctor *et al.*, 1996) tales como *Allamanda*, *Cascabela*, *Skytanthus* y *Thevetia*. Sin embargo, en algunas etiquetas de ejemplares de herbario se ha registrado que *Cascabela ovata* es visitada por colibríes (Pérez A. 861, MEXU) y abejas (Lott 430, MEXU). Dentro de los géneros con flores amarillas, sólo *Skytanthus* no tiene nectario. La interpretación de la evolución de los nectarios (34) es ambigua entre los AMPs, pero en todos los casos su presencia es una condición derivada; en algunas hipótesis su ausencia es plesiomórfica y en otras es una condición que se pierde dos veces. Sería interesante resolver esta ambigüedad la cual podría implicar un incremento en la complejidad floral, que va de flores sin apéndices y sin nectario a flores sin nectario, pero con apéndices, hasta flores con apéndices y con nectario. Aclarar la ambigüedad en la hipótesis de evolución brindaría hipótesis interesantes con respecto a la adaptación de las estructuras florales.

La morfología floral dentro de la tribu de alguna manera respalda el aumento en la complejidad floral. Fallen (1986) ya había sugerido esto mencionando que el género *Thevetia* (incluyendo *Cascabela*) era uno de los más derivados de la tribu, debido a que la estructura del estigma es una de las más complejas al contar con una región secretora lobulada (38/1), donde se ajustan los apéndices infraestaminales para formar el ginostegio. En este análisis se corrobora esa hipótesis, ya que no sólo la presencia de apéndices infraestaminales (13/1) sino también la región secretora lobulada (38/1) son derivados y aparecen en uno de los clados menos inclusivos: *Cascabela-Thevetia* (CCT).

Endress (1996) sugirió que la presencia de apéndices en el conectivo apical de las anteras podría estar relacionada con los sistemas de polinización en la subfamilia Asclepiadoideae. Dentro de la tribu Plumerieae todos los géneros presentan estas estructuras, pero su forma es variable entre los géneros. En este análisis, la forma obtusa del conectivo apical (19/0) representa la condición ancestral, la cual deriva hacia el conectivo deltoide (19/1), que posteriormente se transforma en un conectivo filamentososo (19/2) dos veces de manera independiente (en *Cameraria* y *Skytanthus*). Esta serie de transformación podría ser interpretada como un incremento progresivo en la longitud del

tejido del conectivo, pero por el momento aún se carece de información acerca de la posible función de estas estructuras, muy probablemente involucrada en los sistemas de polinización.

En términos de complejidad floral, en los AMPs se observa que para la tribu hay diferentes grados de fusión de los carpelos. El estado de carácter ancestral de la agrupación de los carpelos es el apocárpico (31/2), que por una lado deriva al secundariamente sincárpico (que ontogenéticamente es apocárpico) y en una posición más derivada los carpelos son parcialmente sincárpicos. Este patrón es observado también entre otros géneros de la familia, donde el estado ancestral también es el apocárpico que deriva posteriormente en gineceos sincárpicos (Endress *et al.*, 1996). Los resultados de este análisis considerando la fusión de los carpelos se puede correlacionar en cierto medida con una reducción en el número de óvulos por carpelo (33), la cual ocurre en el mismo internodo, pero no se puede postular como una posible adaptación, ya que no hay un paso previo en la reducción del número de óvulos que se pueda correlacionar con algún grado de fusión de los carpelos.

MORFOLOGÍA DE LOS FRUTOS Y SEMILLAS Y EVOLUCIÓN DE CARACTERES RELACIONADOS CON LA DISPERSIÓN

En la tribu se ha reportado que la dispersión de los frutos es por anemocoria, hidrocoria o por zoocoria (Fallen, 1985, 1986). Además, Fallen (1985, 1986) propone que dentro de los integrantes de esta tribu, la forma de los frutos es típica de dispersión por hidrocoria. Considerando esto, la textura del fruto (en este caso, particularmente la del mesocarpo) y el color de los frutos, así como también la presencia/ausencia de ala en las semillas, son características que pueden ser asociadas directamente con la dispersión de las semillas. En la tribu, el mesocarpo (44) puede ser leñoso, carnoso, esponjoso o coriáceo; la interpretación de la evolución de este carácter es ambigua en el árbol del consenso considerando la condición ancestral dentro de la tribu (leñosa o esponjosa), pero en todos los casos los frutos carnoso o coriáceos son siempre una condición derivada. La textura esponjosa, que ha sido asociada a la dispersión por agua (Gunn & Dennis, 1976; Ridley, 1990), puede ser la condición ancestral de la tribu, pero también pudo haber aparecido una o tres veces dependiendo de la optimización y del AMP. Al mismo tiempo, en todos los AMPs, las semillas aladas deben ser interpretadas como el estado plesiomórfico dentro del tribu, con tres pérdidas independientes en *Anechites*, *Skytanthus acutus* y *Thevetia amazonica*-*T. bicornuta*. Además, la

compresión por ambas caras de la semilla (54/1), la cual podría facilitar la dispersión por viento, es el estado ancestral. La compresión de una de las caras (54/1) ocurre en *Thevetia* y la pérdida total de la compresión (54/2) se da en *Cascabela*, lo que sugiere que otros mecanismos de dispersión alternativos a la anemocoria son derivados. En suma, los resultados y observaciones generadas en este análisis, apoyan que el mecanismo ancestral de dispersión para la tribu es la anemocoria y que la hidrocoria y la zoocoria son mecanismos derivados.

Existen registros de que *Thevetia ahouai*, con mesocarpo coriáceo (44/1), es dispersada por animales (Fallen [1986] reportó que esta especie es consumida por monos), lo cual corrobora que la zoocoria es uno de los mecanismos de dispersión más derivados en la tribu. Los frutos carnosos coloridos han sido asociados con la dispersión por animales (Fahn, 1982; Ridley, 1990). Las especies de *Cascabela* tienen un exocarpo de color negro (42/3) y un mesocarpo carnoso (44/2), caracteres que sugieren la dispersión por animales (Fahn, 1982; Ridley, 1990); sin embargo, no hay registros de los potenciales dispersores de los frutos de *Cascabela*, pero la presencia de un mesocarpo carnoso (44/2), un exocarpo negro (44/3) y la relación de hermandad con *Thevetia* podría sugerir que también se trata de un mecanismo de zoocoria.

El color en los frutos no se restringe a los frutos carnosos o coriáceos; dentro del género *Cerbera*, con mesocarpo esponjoso (44/3), *C. manghas* con un exocarpo rojo y *C. floribunda* y *C. odollam* con un exocarpo azul. El origen para el color rojo en el exocarpo (42/2) es homoplásico derivando dos veces, una en el clado *Thevetia* y otra en *C. manghas*; esto plantea preguntas acerca de la naturaleza química del color. No obstante, para las especies de *Cerbera* se ha reportado que son dispersadas por el agua (Gunn & Dennis, 1976; Leeuwenberg, 1999), lo cual pueden correlacionarse con la textura esponjosa del mesocarpo. En *Cameraria* esta condición puede ser interpretada como el resultado de un origen independiente o como un origen común con respecto al clado *Cerbera-Cerberiopsis* (CCC). Por otra parte, *Cameraria* y *Cerberiopsis* comparten frutos comprimidos (40/1), pero esta condición es ambigua con dos orígenes independientes; la combinación de frutos aplanados y esponjosos, les podría permitir ser dispersados por el agua o el viento, como mencionan Veillon (1971) y Fallen (1986). La hermandad de *Cerberiopsis* con *Cerbera* podría sugerir una dispersión por hidrocoria.

La interpretación de los mecanismos de dispersión de las semillas para el género *Allamanda*, también con un mesocarpo esponjoso, es complicada debido a la gran diversidad morfológica de los frutos y semillas entre sus especies. En *A. cathartica* el mesocarpo es muy delgado, mientras que en

el CCC el mesocarpo esponjoso está bien desarrollado; sin embargo, Fallen (1986) sugiere un síndrome de hidrocoria para este género basado en la forma esferoidal de sus frutos. El posible origen independiente del mesocarpo esponjoso en combinación con semillas aladas, sugiere que el mecanismo de dispersión para el género podría ser por viento. Aunque algunas especies tienen semillas ligeras con alas papiráceas, las semillas en *A. cathartica* son pesadas, lo que contradice esa idea, lo cual apoyaría la hipótesis de de anemocoria. Por otro lado, otras especies del género (*A. martii*, *A. oenotheraefolia*, *A. puberula*) tienen un exocarpo con proyecciones espinosas, que sugiere dispersión por animales (Mauseth, 1988). Un análisis filogenético con todos los integrantes de *Allamanda*, así como estudios anatómicos detallados de las capas de los frutos y las semillas junto con observaciones en el campo, permitirá postular propuestas de homología más precisas, que podría dar mejor evidencia acerca de la evolución de los mecanismos de dispersión, no sólo para este género, sino para los restantes taxones de la tribu.

BIOGEOGRAFÍA

Desde el punto de vista cladístico, la interpretación del origen de la distribución de los taxones, tanto del clado *Cascabela-Thevetia* como de la tribu en general, es ambigua debido a la redundancia en las áreas que ocupan algunas especies. Sin embargo, se pueden reconocer ciertos patrones generales (Fig. 4.6). Para evaluar si existe una correlación entre la distribución geográfica y la filogenia de los taxones, se construyó una matriz donde se codificaron las áreas en las cuales se distribuyen los taxones como estados de carácter. Es importante aclarar que esta información no se incluyó en el proceso de reconstrucción filogenética, sino que fue optimizada posteriormente sobre el árbol de consenso. Los estados de carácter se ajustaron a la propuesta de división jerárquica de las áreas de Morrone (2001), quien reconoce diferentes regiones y subregiones para Latinoamérica. Para las áreas fuera de América se siguió el criterio de división de Zunino y Zullini (2003).

Con respecto a la tribu en general, los resultados de este análisis apuntan a que su origen es americano, teniendo como región ancestral la subregión caribeña, a partir de la cual ocurrieron múltiples movimientos hacia Sudamérica, como sería el caso de los géneros *Skytanthus*, *Allamanda* e *Himatanthus* y sólo el clado *Cerbera-Cerberiopsis* (CCC) presenta una distribución disyunta con respecto a los demás géneros, ya que este clado se encuentra en el viejo mundo, en las regiones correspondientes a la Región Oriental para *Cerbera* y a la Región Austral-Asiática para

Cerberiopsis. La anidación del CCC, en una posición relativamente derivada, dentro de un clado propiamente americano, sugiere que su distribución pudo haber ocurrido tardíamente en la historia geológica, lo cual podría explicarse por dispersión a larga distancia. No obstante, la búsqueda e integración de información geológica, paleontológica y la fechación de los clados mediante el método del reloj molecular, quizá podrá dar una hipótesis más robusta acerca de la biogeografía de la tribu.

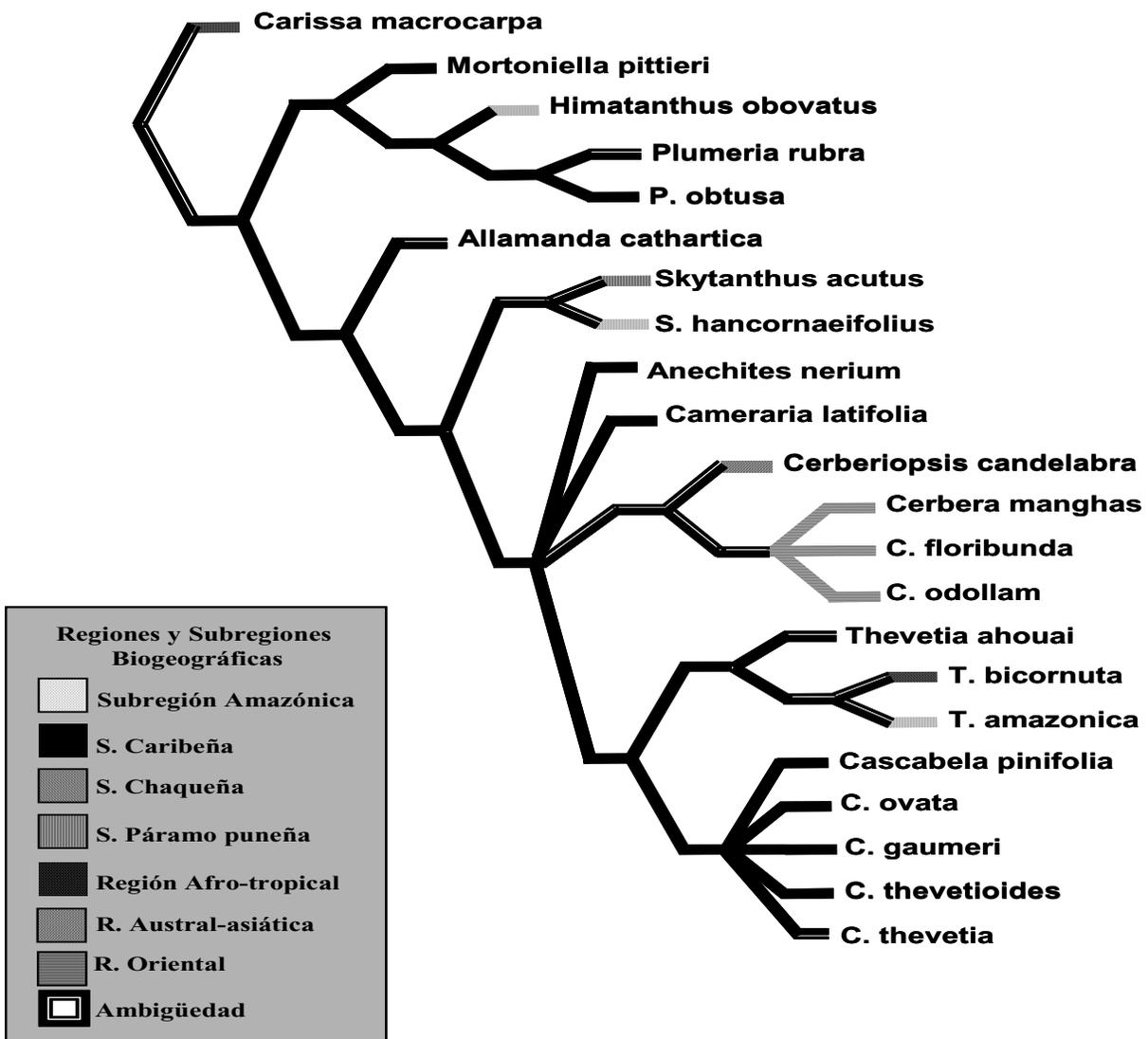


Figura 4.6. Correlación de la distribución geográfica (según las regiones y subregiones propuestas por Morrone, 2001 y Zunino & Zullini, 2003) de los taxones de la tribu Plumerieae sobre el cladograma del consenso.

De acuerdo con la optimización de las áreas sobre el cladograma de consenso, el género *Cascabela* presentan un área ancestral correspondiente a la subregión caribeña. Dentro del clado,

sólo *C. thevetia* extiende su distribución hasta la subregión amazónica, la cual pudo haber ocurrido posteriormente. La región de México y Mesoamérica representa el centro de diversidad de este género, pues a excepción de *C. thevetia*, todas las especies limitan su distribución de México a Centroamérica, siendo *C. thevetioides* y *C. pinifolia* endémicas de México y *C. gaumeri* y *C. ovata* se han registrado sólo hasta Nicaragua.

En el clado *Thevetia*, la especie *T. ahouai* tiene una distribución que va de la subregión caribeña hasta la amazónica, *T. amazonica* restringe sus distribución a la parte amazónica y *T. bicornuta* a la subregión chaqueña, pero esta distribución resulta en una ambigüedad en el árbol de consenso. La optimización más parsimoniosa de la distribución de este género presenta un patrón similar que el de la tribu, ya que la distribución ancestral de los taxones fue potencialmente la subregión caribeña y derivó posteriormente hacia las subregiones amazónica (dos veces de forma independiente, en *T. ahouai* y *T. amazonica*) y chaqueña (*T. bicornuta*).

CONCLUSIONES



La combinación y contraste de caracteres que apoyan por un lado el clado *Thevetia* y por otro el clado *Cascabela*, permiten preferir el reconocimiento de dos entidades genéricas en vez de reconocer sólo al género *Thevetia* con dos subgéneros.

Los géneros *Cascabela* y *Thevetia* son monofiléticos, siempre y cuando la especie *T. pinifolia* sea transferida al género *Cascabela*.

De acuerdo con la filogenia obtenida el género *Cerbera* no comparte un ancestro común inmediato con el clado *Cascabela-Thevetia*, si no que se apoya como hermano de *Cerberiopsis*.

El género *Cascabela* tiene cinco especies, todas ellas presentes en México y dos son endémicas. El género *Thevetia* tiene tres especies y sólo *T. ahouai* está presente en México.

La relación del grupo hermano del clado *Cascabela-Thevetia* permanece incierta, de igual forma las relaciones entre las especies de *Cascabela* no tienen estructura jerárquica en el consenso, por lo que será necesaria la incorporación de mayor información para resolverlas.

La topología del árbol de consenso permite correlacionar los clados con categorías supragenericas previas, ajustandolas al nivel de las siguientes subtribus: Plumeriinae, Allamandinae y Thevetiinae, todas apoyadas por una serie de sinapomorfías.

De acuerdo con la topología del árbol de consenso, se puede postular que las especies del clado *Cascabela* tienen su área ancestral en la subregión caribeña, presentando un centro de diversidad en México. Por otra parte, es necesaria más información para poder resolver la ambigüedad con respecto a las áreas potencialmente ancestrales de los clados *Cerbera-Cerberiopsis*, *Skytanthus* y *Thevetia*.

El análisis cladístico realizado corrobora la importancia del uso de la morfología en la reconstrucción filogenética, al recobrar grupos jerárquicos postulados en la taxonomía tradicional, así como también por las filogenias moleculares o de datos combinados.

Al análisis de remoción de caracteres permitirá plantear estrategias para reevaluar las propuestas de definición de los estados de carácter que generan conflicto en la topología de los AMPs, con la intención de obtener hipótesis de homología más sólidas.

Aún hace falta trabajo macro y micromorfológico, el desarrollo de estudios anatómicos y ontogenéticos permitirá proponer nuevos caracteres y precisar las hipótesis de homología. De igual forma, es necesario invertir esfuerzos en las observaciones y experimentos en el campo, que resulten en un mejor conocimiento de la biología reproductiva y de la dispersión no sólo de los taxones de la tribu sino para la familia en general.

CAPÍTULO V



SINOPSIS TAXONÓMICA

El presente capítulo describe a los taxones que son reconocidos como válidos para el clado *Cascabela-Thevetia*. Además, se incluyen claves y descripciones para el reconocimiento de ambos géneros y sus especies.

Familia: **Apocynaceae**.

Subfamilia: **Rauvolfioideae**.

Tribu: **Plumerieae**.

Subtribu: Plumeriinae Benth. & Hook. f. Gen. Pl. 2: 685. 1876. (*sensu* Pichon, 1948b, 1950a)

Ovario semiínfero. *Himatanthus*, *Mortoniella*, *Plumeria*.

Subtribu: Allamandinae A. DC., Prodr. (DC.) 8: 318. 1844.

Arbustos. Ovarios secundariamente sincárpicos. *Allamanda*

Subtribu: Thevetiinae A. DC., Prodr. (DC.) 8: 342. 1844.

Cerberoideae Pichon

Anteras con dehiscencia latrorsa, conectivo apical de la antera oscuro. Granos de polen sin depresiones en el mesocolpio. Estigma con estigmas cónicas. *Anechites*, *Cameraria*, *Cascabela*, *Cerbera*, *Cerberiopsis*, *Skytanthus* y *Thevetia*.

CLAVE PARA LOS GÉNEROS *CASCABELA* Y *THEVETIA*

1- Flores con apéndices supraestaminales digitiformes. Drupas con exocarpo negro, mesocarpo carnososo; endocarpo pétreo, entero. Embrión no comprimido. ***Cascabela***

1- Flores con apéndices supraestaminales deltoides. Drupas con exocarpo rojo, mesocarpo coriáceo, endocarpo lignificado, segmentado. Embrión comprimido en una de sus caras. ***Thevetia***

Cascabela Raf., Sylva Tellur. 162. 1838. *Thevetia* Adans., Fam. Pl. 2: 171. 1763, no *Thevetia* L. *Thevetia* sección *Euthevetia* K. Schum., in Engler & Prantl, Nat. Pflanzenfam. 4(2): 159. 1895. *Thevetia* sección *Yccotli* Kuntze, in Post & Kuntze, Lex. Gen. Phan. 1903. *Thevetia* subgénero *Yccotli* Gensel, Tesis de Maestría. 1969. TIPO: *Cascabela peruviana* (Pers.) Raf., Sylva Tellur. 162. 1838 (= *Cascabela thevetia* (L.) Lippold).

Árboles o arbustos con látex lechoso. Hojas alternas; láminas con o sin venación secundaria conspicua, margen entero, membranáceas a subcoriáceas. Inflorescencias terminales, corimbosas compuestas. Sépalos con coléteres; corolas amarillas o anaranjadas, hipóginas, infundibuliformes, lóbulos de prefloración sinistrocontorta, extendidos; apéndices supraestaminales digitiformes, tomentosos; costillas soportando las anteras; anteras incluidas, aglutinadas contra el estigma, conectivo apical deltoide, fusionado; apéndices infraestaminales semicirculares, hispídos. Nectario anular. Ovario parcialmente sincárpico; 2 óvulos por carpelo, placentación marginal; estigma cónico, base 10-lobulada. Frutos drupas subglobosas a piriformes; exocarpo negro, con o sin lenticelas; mesocarpo carnososo; endocarpo pétreo, entero, liso; semillas aladas, ala marginal poco evidente, testa crustácea; embrión no comprimido.

CLAVE PARA LAS ESPECIES DE *CASCABELA*

1. - Lámina de las hojas obovada a oblanceolada.
 2. - Hojas membranáceas a subcoriáceas, glabras, venación secundaria inconspicua. Brácteas glabras. Drupas no lenticeladas. **1. *C. gaumeri***
 2. - Hojas coriáceas, hirsútulas a tomentulosas, venación secundaria conspicuas. Brácteas tomentulosas. Drupas lenticeladas. **2. *C. ovata***
1. - Lámina de las hojas linear a lanceolada.
 3. - Lámina de las hojas con venación secundaria inconspicua. Tubo de la corola 1.0-1.8 cm largo.
 4. - Hojas sésiles, lámina linear. Pedúnculos de las inflorescencias 0.8-3.0 cm largo; brácteas persistentes. Tubo de la corola glabro. **3. *C. pinifolia comb. nov.***
 4. - Hojas pecioladas, lámina lanceolada a elíptica. Pedúnculos de la inflorescencia 3.0-9.0 mm largo; brácteas deciduas. Tubo de la corola hisútulo. **4. *C. thevetia***
 3. - Lámina de las hojas con venación secundaria conspicua. Tubo de la corola .2.0-3.0 cm largo. **5. *C. thevetioides***

1. *Cascabela gaumeri* (Hemsl.) Lippold, Feddes Repert. 91: 53. 1980. *Thevetia gaumeri* Hemsl., Hook. Ic. Pl. 1517. 1886. *Thevetia spathulata* Millsp., Field Publ. Bot. 1: 383. 1898. nom. ileg. TIPO: México. Quintana Roo: Cozumel Island, 1885, *Gaumer* 7 (Holotipo: F). (Fig. 5.1).

Thevetia steerei Woodson, Amer. J. Bot. 22: 685. 1935. TIPO: México. Yucatán: in low forest, Progreso, 11-15 Aug 1932, *Steere* 3056 (Holotipo: MO, foto: [http://www.mobot.org/!](http://www.mobot.org/)).

Árboles 2.0-13.0 m alto. Hojas pecioladas; láminas 10.0-12.0 cm largo, 1.9-3.0 cm ancho, oblanceoladas, membranácea a subcoriáceas, haz y envés glabros, venación secundaria inconspicua. Inflorescencias con 10 o más flores; pedúnculos 2.0-5.0 cm largo, glabros; brácteas 4.0-5.7 mm largo, 3.0-4.0 mm ancho, glabras, escariosas, persistentes, ovadas, ápice agudo; pedicelos 1.6-3.5 (4.2) cm largo, glabros. Sépalos 0.5-1.3 cm largo, 3.0-4.5 mm ancho, glabros, ovados, ápice agudo; corola amarillo-verdosa, tubo de la corola 1.5-1.7 cm largo, 3.0 mm diámetro, abaxialmente y adaxialmente glabro, garganta 1.1-1.3 cm largo, 1.5 cm diámetro, lóbulos 2.6-3.0 cm largo, 2.0 cm ancho, oblongos, erectos; anteras 2.0 mm largo, 1.5 mm ancho; ovario 1.6-1.9 mm largo, 1.7-1.9 mm ancho; estilo 1.0-1.5 cm largo; estigma 2.0-2.3 mm largo, 2.5 mm ancho. Drupas 2.0-2.8 cm de largo, 2.5-3.0 cm ancho, no lenticeladas; semillas 1.3-2.0 cm largo, 1.0-1.5 cm ancho.

Distribución: De la Península de Yucatán hasta Nicaragua.

Discusión: *C. gaumeri* y *C. thevetia* son morfológicamente muy parecidas, pero pueden ser

fácilmente reconocidas por la forma de la lámina (obovada a oblanceolada en *C. gaumeri* vs. lanceolada a elíptica en *C. Thevetia*), los tricomas en el tubo de la corola (ausentes en *C. gaumeri* vs. presentes en *C. thevetia*) y el color de las flores (amarillo-verdoso en *C. gaumeri* vs. amarillo o anaranjado en *C. thevetia*).

Ejemplares representativos examinados:
BELICE. Corozal: Basil Jones ambergris, 15 km N de San Pedro, 11 Oct 1990, *Torre*, S. 308 (MEXU); Vicireioribus schipstezn stationis, 7 May 1991, *Bernardi* 20737 (NY); Sin localidad, 1931, *Gentle*, P. 336 (NY); Alfonsoville, Jul 1933, *Gentle*, P. 4751 (NY). **GUATEMALA.** Petén: Dos Lagunas, km 7 on Ixcario road, 25 Apr 1969, *Contreras*, E. 8397 (MEXU, NY). **MÉXICO.** Campeche: km 6 rumbo a Nuevo Becal, 270 m, 30 Sep 1997, *Bacab* 103 (MEXU); 10 km W de Xpujil, por la zona arqueológica de Chicaza, 24 Mar 1982, *Cabrera* 2181 (NY); Km. 20 de la Carr. Xpujil-Campeche, 270 m, 6 May 1998, *Lira* 916 (MEXU); A 5 km al S del Nuevo Centro de Población Ejidal Dos Lagunas, o 40 km al N de Xpujil, camino a Dzibalchén, 300 m, 30 Abr 1997, *Martínez*, E. 27067 (MEXU). Guerrero: Cerro Alquitrán, cerca del pueblo de Mazatlán, 8 Ene 1977, *Schwave* s. n. (MEXU). Quintana Roo: 0.7 km N del poblado Sabana de San Francisco, 90 m, 19 Jun 2004, *Álvarez*, D. 9426 (MEXU); 2 km al S de Puerto Morelos, sobre el camino a C. Vallarta, 4 Abr 1981, *Ramamoorthy* 2067 (MEXU). Veracruz: Cerro de Carbón, 200 m, 10 Sep 1982, *Cortés*, M. 412 (MEXU); 473 (MEXU). Yucatán: Orilla del camino Señor-San Antonio, May 2002, *Correa*, M. 260 (MEXU); Camino de Señor Yaxley, 5 km SW del poblado de Señor, ejido X-Maben, Nov 2001, *Correa*, M. 120 (MEXU); 50 m E de la caseta de vigilancia de la Reserva de Río Lagartos, 9.2 km S de El Cuyo, 2 Oct 1999, *Durán* 3502 (MEXU).

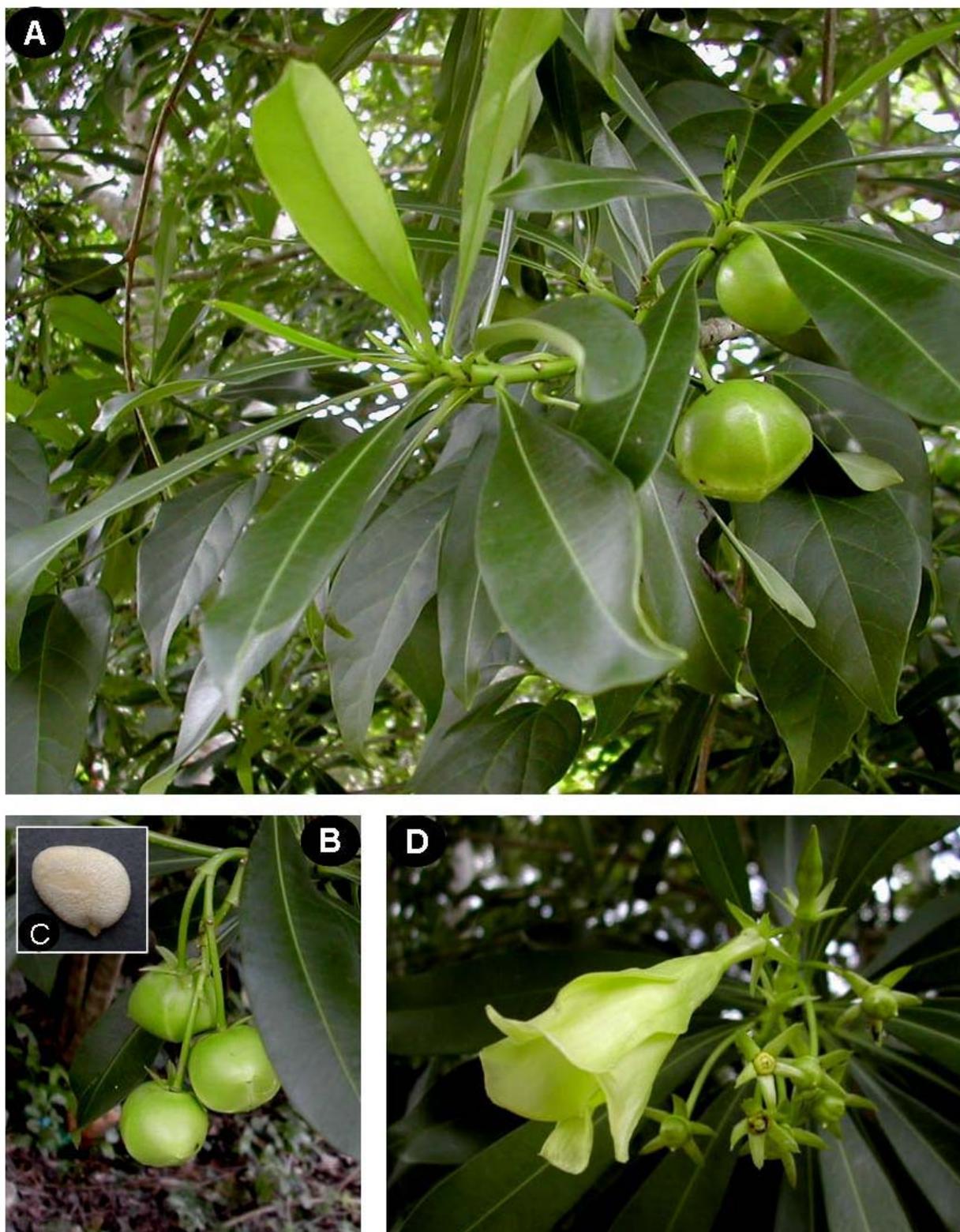


Figura 5. 1. *Cascabela gaumeri*. A- Rama con frutos inmaduros; B- Frutos inmaduros; C- Embrión; D- Inflorescencia. Fotos A,B y D, Dra. T. Pulido.

2. *Cascabela ovata* (Cav.) Lippold, Feddes Repert. 91: 53. 1980 (Fig. 5.2). *Cerbera ovata* Cav. Icon.3: 35 pl. 270. 1796. *Thevetia ovata* (Cav.) A. DC., Prodr. (DC) 8: 344. 1844. TIPO: Mexico. (Holotipo: MA), (Fig. 5.2).

Cerbera allidora Roem. & Schults., Syst. Veg. 4: 798. 1819. *Cascabela allidora* (Roem. & Schults.) Lippold, Feddes Repert. 91: 53. 1980. *T. allidora* (Roem. & Schults.) Allorge, Succulentas 21: 27. 1998. TIPO: Mexico. Guerrero: inert Zumpango et Mescalám, in convalli Zopilote, Apr 1803, *Humboldt & Bonpland s.n.* (Holotipo: P, isotipo: NY, foto: NY!).

Cerbera cuneifolia Kunth, Nov. Gen. Sp. 3:224. 1819. *T. cuneifolia* (Kunth) A. DC., Prodr. (DC) 8: 344. 1844. TIPO: Mexico. Guerrero: inert Zumpango et Mescalám, in convalli Zopilote, [Apr 1803], *Humboldt & Bonpland s.n.* (Holotipo: P, foto MEXU!).

T. cuneifolia (Kunth) A. DC. var. *andrieuxii* A. DC., Prodr. (DC) 8: 344. 1844. TIPO: Mexico. [Mexico]: In Mexico ad Gonacatepec, *Andrieux 254* (Holotipo: G-DC!, isotipo: P).

T. plumeriifolia Benth., Bot. Voy. Sulp. 124, pl. 43. 1845. *Cascabela plumeriifolia* (Benth.) Lippold, Feddes Repert. 91: 53. 1980. TIPO: Honduras. Gulf of Fonseca, *Sinclair s.n.* (Lectotipo: K, designado por Nelson, 1996; foto: MEXU!).

Árboles 2.0-10.0 m alto. Hojas pecioladas; láminas 5.5-17.5 cm largo, 2.5-8.5 cm ancho, obovadas a oblanceoladas, coriáceas, haz esparcidamente hirsútulo a glabro, envés tomentuloso a hirsútulo, venación secundaria conspicua. Inflorescencias con 5-15 flores; pedúnculos 0.5-1.3 cm largo, hirsútulos a glabrescente; brácteas (3.0)5.0-7.0 mm largo, 2.0-6.0 mm ancho, tomentulosas, escariosas, persistentes, ovadas, ápice agudo; pedicelos 2.4-7.0 cm largo, hirsútulos a glabrescentes. Sépalos

5.0-1.2 cm largo, 3.0-5.0 mm ancho, glabros, ovados, ápice agudo; corola amarilla, tubo de la corola 0.8-2.5 cm largo, 4.0 mm diámetro, abaxialmente y adaxialmente glabro, garganta (0.9)1.3-2.5 cm largo, 2.0-2.3 cm diámetro, lóbulos (1.2)2.4-4.5 cm largo, (1.0)2.2-2.5 cm ancho, oblongos, erectos; anteras 2.0 mm largo, 1.0 mm ancho; ovario 2.0 mm largo, 4.0-5.0 mm ancho; estilo 1.5 cm largo; estigma 1.5-2.0 mm largo, 2.5 mm ancho. Drupas 2.0-3.7 cm de largo, 2.8-5.5 cm ancho, lenticeladas; semillas 1.8-2.0 cm largo, 1.8 cm ancho.

Distribución: Desde el norte de México hasta Nicaragua.

Ejemplares representativos examinados:
COSTA RICA. Guanacaste: Península de Nicoya, bejuco la Islita, 20 m, 20 Ago 1994, *Jiménez, Q. 1651* (NY); Península de Santa Elena, 60 m, 11 Jul 1994, *Morales, J. 2929* (MEXU). **EL SALVADOR.** La Libertad: Puente Sihuatepeque, carr. Litoral de Occidente, 50 m, 11 May 1995, *Montalvo 6376* (NY). La Unión: Vicinity of La Unión, 150 m, 13 Feb 1922, *Standley, P. 20839* (NY). San Vicente: Vicinity of San Vicente, 350 m, 2 Mar 1922, *Standley, P. 21615* (NY). **GUATEMALA.** El Quiché: Río Blanco, near village of Río Blanco, 1400 m, 6 Dec 1962, *Williams, L. 22455* (NY). Huehuetenango: Between San Ildefonso Ixtahuacán and Cuilco, 1350 m, 16 Aug 1942, *Steyermark 50708* (NY). **HONDURAS.** Morazán: Drainage of the Río Yeguaré, Casa Blanca, 2750 ft, 7 Feb 1948, *Glassman 1819* (NY); Along Quebrada Mata Indio near San Francisco, 900 m, 28 Jun 1947, *Molina, A. 224* (MEXU). **MÉXICO.** Chiapas: 8 km W de Tuxtla Tuxtla Gutiérrez, al W de la Colonia Juan Crispín, 700 m, 17 Jul 1990, *Reyes-García 1955* (MEXU); Near Rancho Carmen along the road from Acala to Venustiano Carranza, 2500 m, 25 Oct 1966, *Laughlin 2667* (MEXU); 15 km al E de El Limón, camino a Ciudad Cuauhtémoc, 700 m, 23 Abr 1987, *Martínez, E. 20343* (MEXU).

Colima: Manzanillo, 1 Dic 1890, *Palmer, E. 1069* (NY); Cerca al aeropuerto internacional Manzanillo, 27 Ago 1970, *Pérez, A. 248* (MEXU). Durango: 6 km S de Huazamota, 700

m, 7 May 1983, *S. González 2403* (MEXU). Guerrero: Sochopala, Nov 1942, *Bruff 1107* (MEXU); 2 km N de Xochihuehuetán, 16 Ago 1990,

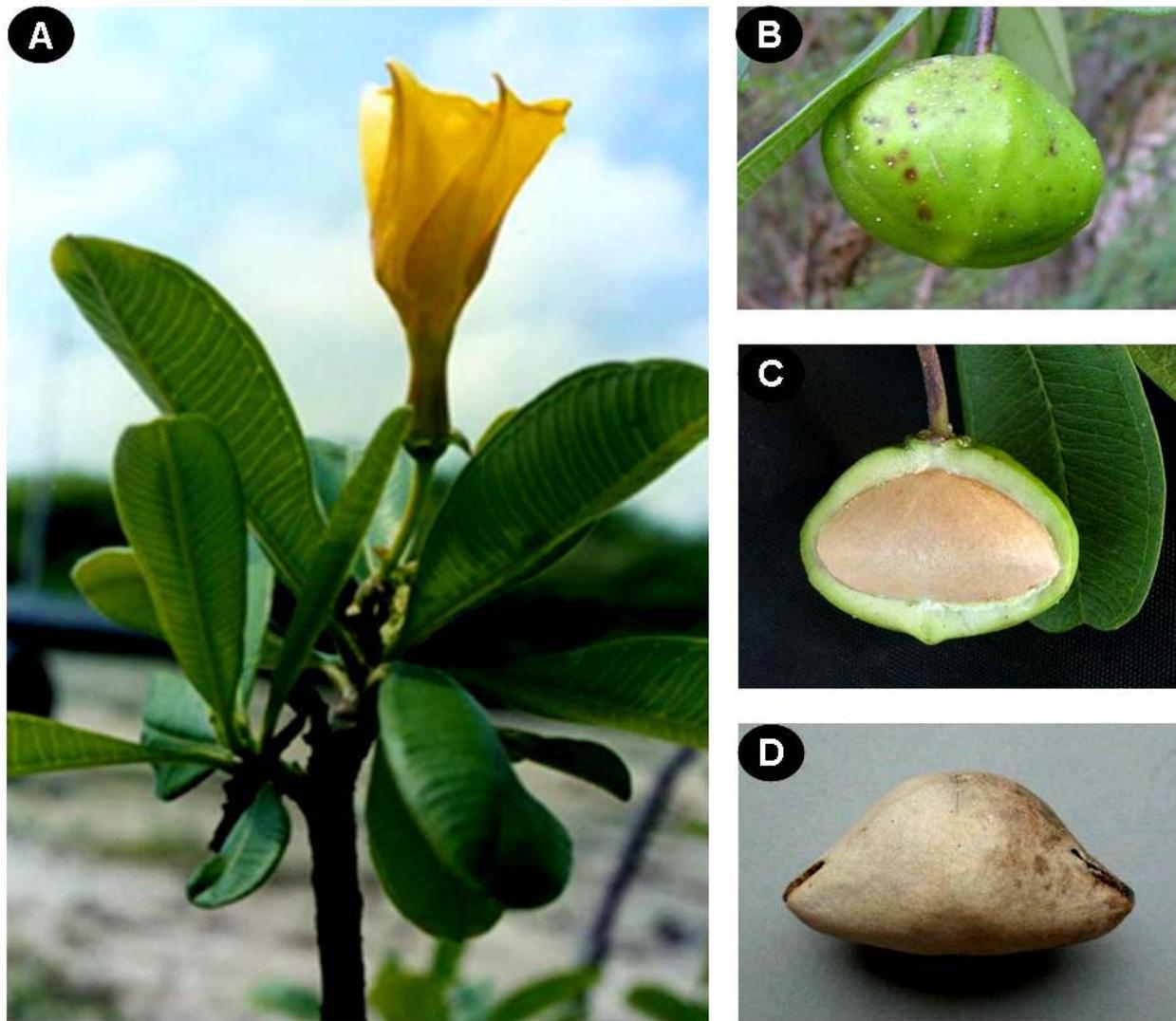


Figura 5. 2. *Cascabela ovata*. A- Rama con inflorescencia; B- Fruto inmaduro; C- Corte transversal de un fruto donde se puede observar el exocarpo y mesocarpo; D- Endocarpo.

Calzada, J. 16071 (MEXU). Jalisco: Chimalistán, 1300 m, 17 Ago 1983, *Hernández, R. 9420* (MEXU); Cañada del Río Bolaños, May 1993, *Ibarra 320* (MEXU). México: Dolores, 850 m, 25 Ago 1954, *Matuda 31264* (MEXU). Michoacán: 5-6 km NE de la desviación a Tuzantla, 14 km NE de Tiquicheo, 600 m, 12

Dic 1971, *Chiang, F. 536* (MEXU); Entre el Quedable y Arturo Benítez, 910 m, 29 Dic 1972, *González, F. 5068* (MEXU). Morelos: Lava beds near Cuernavaca, 5000 ft, 23 Jun 1896, *Pringle 6332* (NY); Becha Xicatlán a Xicatlacotla, 900 m, 1 Jul 1987, *Quezada 1699* (MEXU). Nayarit: Colorado de la Mora, 200 m, 14 May 1991,

Benítez 3107 (MEXU); Parte E de la Isla María Magdalena en campo de fútbol abandonado, 24 Nov 1986, *Chiang, F. 1021* (MEXU). Oaxaca: 50 mi S of Oaxaca on hwy, 04 Jul 1977, *Dwyer 14360* (MEXU); Santiago Astata, Cerro del Portillo, 4 km W de Barr de la Cruz, 160 m, 9 May 2000, *Elorsa 3064* (NY); Tomellin canyon, 4000 ft, 10 Jul 1897, *Pringle 6739* (NY). Sinaloa: 30 km NE de Culiacán, rumbo a la presa El Comedero, 250 m, 31 Jul 1983, *Ortiz, C. 327* (MEXU); Culiacán, 27 Ago 1891,

3. *Cascabela pinifolia* (Standl. & Steyererm.) Alvarado-Cárdenas & Ochoterena **comb. nov.** *Thevetia pinifolia* (Standl. & Steyererm.) J. K. Williams, Sida 17: 185. 1996. *Thevetia peruviana* (Pers.) K. Schum. var. *pinifolia* Standl. & Steyererm., Amer. Midl. Naturalist 36: 185. 1946. TIPO: Mexico. Michoacán: Trail from Apatzingan to Tancitaro, 7 Aug 1940, *Leavenworth 505* (Holotipo: F, foto: MEXU!, isotipos: GH, NY, foto: [http://www.nybg.org/!](http://www.nybg.org/)). (Fig. 5.3)

Árboles o arbustos 1.8-5.0 m alto. Hojas sésiles; láminas 8.0-20.0 cm largo, 1.0-3.0 mm ancho, lineares, membranáceas, haz glabro, envés hispídulo, venación secundaria inconspicua. Inflorescencias con 6-14 flores; pedúnculos 0.8-3.0 cm largo, hirsútulos a glabrescente; brácteas 3.1-4.9 (6.0) mm largo, 3.0-4.5 mm ancho, hirsútulas, escariosas, persistentes, ovadas, ápice agudo; pedicelos 1.0-2.7 cm largo, glabros. Sépalos 0.5-1.1 cm largo, 3.0-4.0 mm ancho, glabros, ovados, ápice agudo; corola amarilla, tubo de la corola 1.0-1.8 cm largo, 3.0-4.0 mm diámetro, abaxial y adaxialmente glabro, garganta

Palmer, E. 1533 (NY). Zacatecas: W de Pueblo Viejo, Cerro de Piñones ladera E, casa de J. Ayala, 1740 m, 9 Jul 1998, *Balleza 8482* (MEXU). NICARAGUA. Boaco: km 101 carr. Juigalpa, el Papayal, 80 m, 19 Oct 1980, *Moreno, P. 3629* (MEXU). Carazo: Balneario La Boquita, 30 m, 2 Feb 1981, *Moreno, P. 6502* (MEXU). Chontales: Cerro la Bateca at Hacienda Veracruz, 8 km S of Cuapa, 200 m, 21 Sep 1983, *Nee 28273* (NY).

0.9-1.1 cm largo, 1.5-2.0 cm diámetro, lóbulos 2.4-3.7 cm largo, 2.0 cm ancho, oblongos; anteras 1.3-2.0 mm largo, 1.2 mm ancho; ovario 2.5-3.2 mm largo, 3.0 mm ancho; estilo 1.2-1.5 cm largo; estigma 2.0-2.4 mm largo, 3.0 mm ancho. Drupas 2.5-3.0 cm de largo, 4.0-5.0 cm ancho, lenticeladas; semillas 1.0-1.8 cm largo, 1.0 cm ancho.

Distribución: Especie endémica de México en los Estados de Guerrero, México, Michoacán y Puebla.

Ejemplares representativos examinados: MÉXICO. Guerrero: 29 km SW de Zirandaro, cam. Guayameo, 430 m, 13 Jun 1982, *Martínez, E. 1336* (NY); Acapulco and vicinity, Oct 1894, *Palmer, E. 27* (MEXU, NY); 8 km NW de Iguala, carr. a Taxco, 970 m, 14 Oct 1981, *Soto, J. 3339* (MEXU). México: Bejucos, 610 m, 18 Abr 1933, *Hinton, G. 3792* (NY). Michoacán: En Las Colonias, 400 m, 23 Mar 1983, *Martínez, E. et al. 3639* (MEXU); 13 km W de Apatzingan, 350 m, 4 May 1966, *Rzedowski 22307* (MEXU); 2 Km SE de pinzón Colorado, 400 m, 9 Ago 1978, *Rzedowski 35724* (MEXU). Puebla: Paraje Cerro Gordo, 1 km NE de la cabecera municipal, 1380 m, 20 Jul 1998, *Castañeda 41* (MEXU).

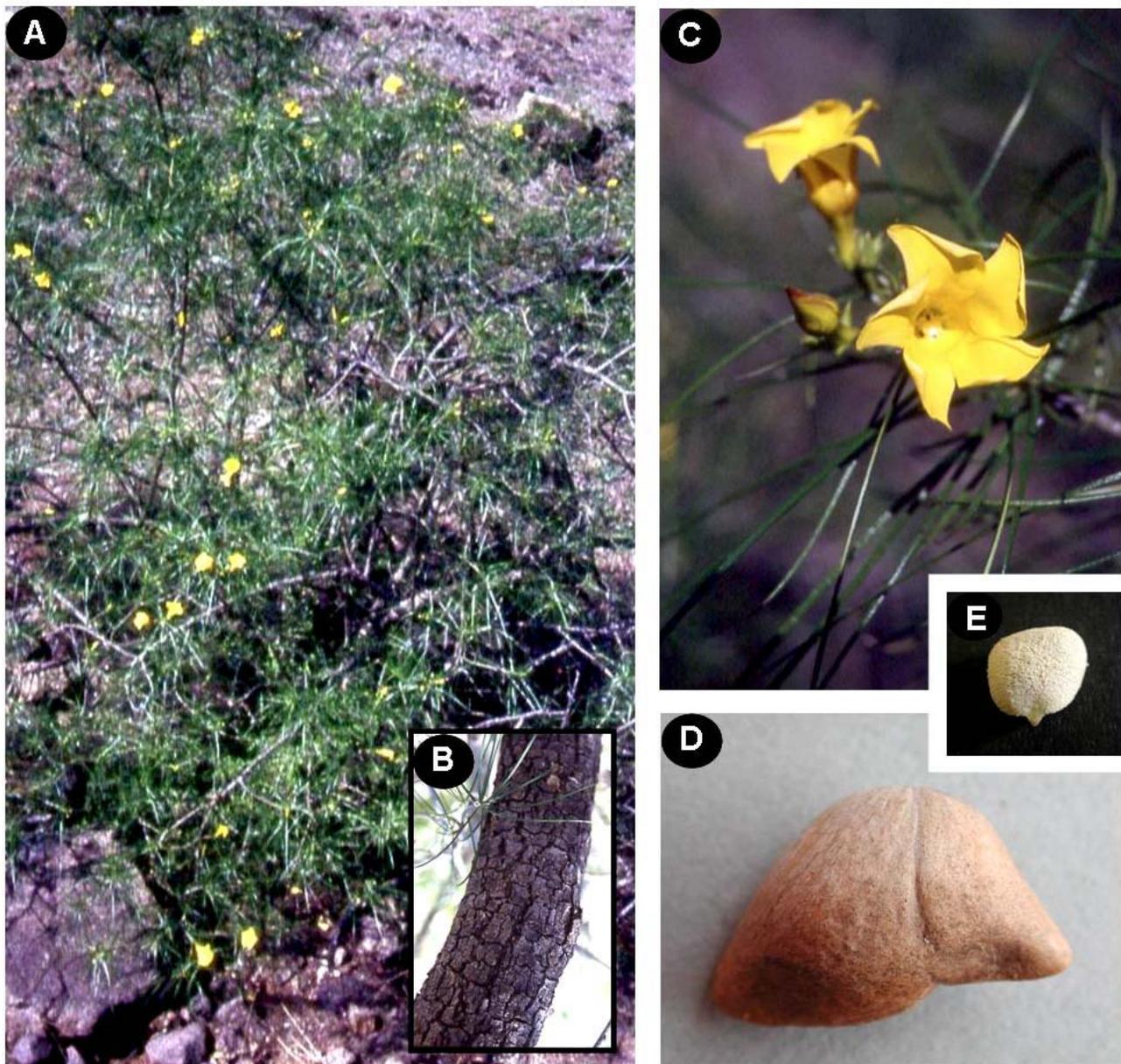


Figura 5.3. *Cascabela pinifolia* .A- Forma de vida; B- Detalle de la corteza; C- Inflorescencia; D- Endocarpo; E- Embrión.

4. *Cascabela thevetia* (L.) Lippold, Feddes Repert. 91: 45-55. 1980 (Fig. 5.4). *Cerbera thevetia* L., Sp. Pl. 1: 208. 1753. *Cerbera peruviana* Pers., Syn. Pl. 1: 267. 1805. *Thevetia neriifolia* Juss. ex Steud. Nomencl. Bot. (ed. 2). 180. 1821. *Cascabela peruviana* (Pers.) Raf. Sylva Tellur. 162. 1838. *Thevetia linearis* Raf., Sylva Tellur. 91. 1838. *Thevetia peruviana* (Pers.) K. Schum.,

in Engler & Prantl., Nat. Pflanzenfam. 4: 159. 1895. *Thevetia thevetia* (L.) Millsp., Field. Mus. Publ. Bot. 2: 83. 1900. TIPO: América. Sin localidad. (Lectotipo: LINN 296.4, designado por Gensel, 1969). *Thevetia yccotli* A. DC. var. *glabra* A. DC., Prodr. (DC) 8: 343. 1844. TIPO: México. Tamaulipas: Tampico, 1827, *Berlandier 189*

(Holotipo: G-DC !, isotipo: P, photo MEXU!).

Árboles o arbustos 2.0-8.0 m alto. Hojas pecioladas; láminas 8.0-16.3 cm largo, 0.5-1.4 cm ancho, lanceoladas a estrechamente elípticas, membranáceas, haz y envés glabros, venación secundaria inconspicua. Inflorescencias con 6-8 flores; pedúnculos 3.0-9.0 mm largo, glabros; brácteas 1.8-4.0 mm largo, 1.0-2.0 mm ancho, escariosas, glabras, deciduas, ovadas, apice agudo; pedicelos 2.5-3.0 cm largo, glabros. Sépalos 0.5-1.3 cm largo, 2.0-4.0 mm ancho, glabros, ovados a lanceolados, ápice acuminado; corola amarilla o anaranjada, tubo de la corola 1.2-1.7 cm largo, 3.0-5.0 mm diámetro, abaxialmente glabro, adaxialmente hisútulo, garganta 0.8-1.4 cm largo, 1.2-1.4 cm diámetro, glabra, lóbulos 2.5-3.5 cm largo, 1.7-2.5 cm ancho, oblongos; anteras 2.0-2.5 mm largo, 1.5 mm ancho; ovario 4.0 mm largo, 3.0 mm ancho; estilo 1.0-1.2 cm largo; estigma 2.0-3.0 mm largo, 2.5-3.0 mm ancho. Drupas 2.5-3.5 cm largo, 2.1-4.5 cm ancho, a veces lenticeladas; semillas 1.0-1.2 cm largo, 1.0 cm ancho.

Distribución: Especie distribuida de México hasta Sudamérica, incluyendo las Antillas, actualmente cultivada en los tropicos de todo el mundo.

Ejemplares representativos examinados:
BAHAMAS: Sin localidad, 13 Apr 1978, *Braae 243 (516)* (NY). **BELICE.** Cayo: El Cayo and Vicinity, May 1933, *Chanek 33* (MEXU). **BOLIVIA.** Santa Cruz: Región de Lomerío, comunidad de Sn Antonio, cerca de la iglesia, 300 m, 9 Dic 1993, *Toledo, M. 291* (NY).

BRASIL. Villa Maria, *Kuntze, O. s. n.* (NY); Amazonas, near Livramento, on rio Livramento, Basin of Rio Madeira, 12 Oct 1934, *Krukoff 6297* (NY). **GUIANA BRITANICA.** Sin localidad, Abr 1889, *Jenman 48-2* (NY). **COLOMBIA.** Antioquia: El Bagre, along road near airport, 150 m, 26 Sep 1984, *Zarucchi 3260* (NY); Vicinity of Medellin, 25 Aug 1927, *Toro, R. 451* (NY). **COSTA RICA.** San José: Sn Pedro, Ciudad Universitaria, 25 Ago 1987, *Döbbeler 571* (MEXU). **CUBA.** Ensenada de Mora, river valley, 100 m, 26 Mar 1912, *Britton, N. 12954* (NY); Vicinity of Soledad, Aug 1940, *Howard, R. 4179* (NY). **REPÚBLICA DOMINICANA.** Vicinity Rio Arriba del Norte, N of Sn Juan, 9 Sep 1946, *Howard, R. 9301* (NY). **ECUADOR.** In collibus prope Guayaquil, 1925, *Mille 60* (NY). **EL SALVADOR.** Santa Ana: Entre Tierra Blanca y el Cerro Peña del Cuervo, 930 m, 29 May 1996, *Linares, J. 3315* (MEXU). Sonsonete: Vicinity of Nahulingo, 220 m, 21 Mar 1922, *Standley, P. 22012* (NY). **GUATEMALA.** Guatemala: Ciudad Universitaria, zona 12, 1500 m, May 1995, *M. Valle s.n.* (MEXU). Santa Rosa: Cenaguilla, 400 ft, Sep 1892, *Heyden 3995* (NY). **HAITI.** Morne l'Hospital, Fortan Prince, 275 m, 5 Abr 1942, *Holdridge 102* (NY). **HONDURAS.** Puerto Sierra, 2 Apr 1903, *Wilson P. 317* (NY). **JAMAICA.** Saint Andrew: Above Mahogany Vale foot bridge, 1700 ft, 2 Mar 1958, *Yuncker 18325* (NY). **MÉXICO.** Campeche: 2 km W de Calakmul, camino a la Laguna, 184 m, 12 Jul 1997, *Martínez, E. et al. 27644* (MEXU). Chiapas: Escuintla, 21 Jul 1947, *Matuda 16715* (MEXU). Guerrero: Costa Verde, 14 Feb 1941, *Laugman 3325* (MEXU); En La Parota 37 km SW de Zirándaro, camino Zirándaro-Guayameo, 330 m, 20 Mar 1983, *Martínez, E. et al. 3588* (MEXU). Hidalgo: Límites de Hidalgo-San Luis Potosí, hacia Tamazuchale, 70 m, 7 Nov 1979, *Hernández, R. 3922* (MEXU). Michoacán: En Las Colonias, 400 m, *Soto, J. 4966* (MEXU). Nayarit: La Quita La Concordia, en el campamento Balleto, 9 Ene 1981, *Téllez, O. 4139* (MEXU). Oaxaca: San Juan Atepec, 8 km de la terracería al poblado, hacia Abejones, en el Puente de Río Grande, 17 Abr 2002, *Alvarado-Cárdenas et al. 38* (MEXU).

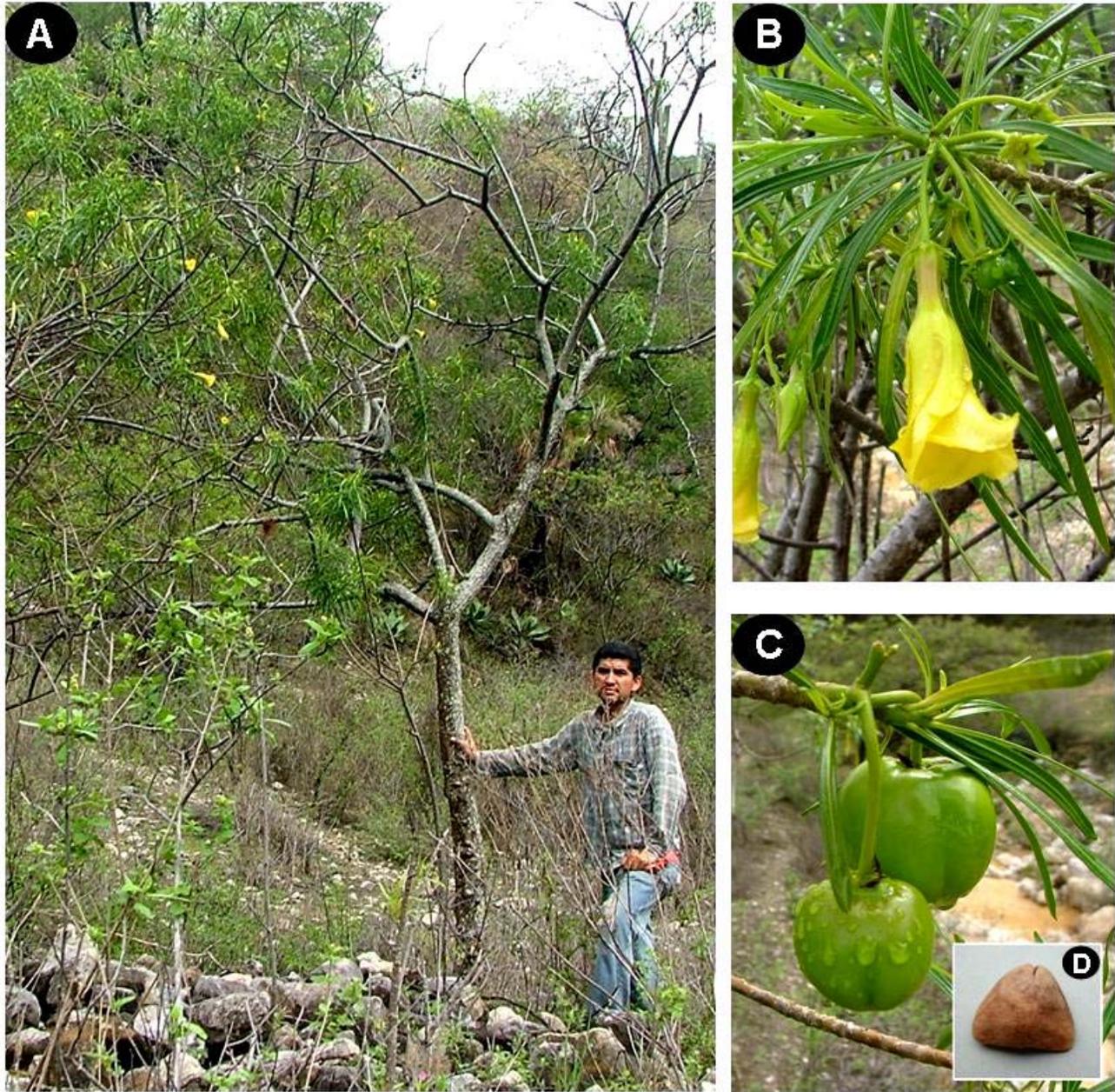


Figura 5.4. *Cascabela thevetia*. A- Forma de vida; B- Inflorescencia; C- Frutos inmaduros; D- Endocarpo.

Puebla: Near Coxcatlán on Cerro Ajuereado and in the adjacent valley, 1000 m, Jul 1961, *Smith, C. 3640* (NY). Querétaro: Orilla del Río Santa María, 4 km de las mesetas de Agua Fría, 650 m, 16 May 1988, *Herrera, A. 128* (MEXU). Quintana Roo: En San Miguel Cozumel, lote

baldío, 18 Jun 1987, *Cabrera 13622* (MEXU). San Luis Potosí: Rascon, 22 Jun 1892, *Pringle 4107* (NY). Tabasco: Carr. W-O en el Aserradero quemado, 100 m, 9 Abr 1976, *Calzada, J. 2375* (NY). Tamaulipas: Sierra Guatemala, a mile airline N of the square at Gómez Farias on road to Rancho del Cielo, 760

ft, 24 Jun 1971, *Sullivan 683* (NY). **Veracruz**: 2 km NE of Emiliano Zapata (Carrizal), 1 km S of hwy Mex 140, 400 m, 27 Jun 1980, *Hansen 7518* (NY). **Yucatán**: 1 km al SE de Tecax, sobre la carr. a Chetumal, 20 Apr 1986, *Cabrera 11328* (MEXU). **NICARAGUA**. **Chontales**: 2-3 km NE de Cuapa, 400 m, 24 Sep 1983, *Nee*

28477 (NY). **PANAMÁ**. Diabolo, 27 Jun 1975, *Blum 3987* (NY). **PERÚ**. **Cajamarca**: Ca. 35 km E of Pucara, beside Rio Huancabamba, 650 m, 10 Jun 1978, *Gentry, A. 22757* (NY). **PUERTO RICO**. Fajardo, May 1885, *Sintenis 1650* (NY). **VENEZUELA**. **Caracas**: Los Chaguaramos, 1000 m, 20 Oct 1980, *Ysaly 3* (NY).

5. *Cascabela thevetioides* (Kunth) Lippold, Feddes Repert. 91: 53. 1980 (Fig. 5.5). *Cerbera thevetioides* Kunth, Nov. Gen. Sp. 3: 223. 1819. *Thevetia thevetioides* (Kunth) K. Schum., Nat. Pflanzenfam. 4(2):159. 1895. TIPO: México. Guerrero: Taxco, [Apr 1803], *Humboldt & Bonpland s.n.* (Holotipo P, foto MEXU!).

Thevetia yccotli A. DC., Prodr. (DC) 8:343. 1844. TIPO: México: In Mexico ad Gonacatepec, *Andrieux 253* (Holotipo: G-DC!, isotipo: P).

Árboles 2.5-10 m alto. Hojas pecioladas; láminas 6.0-14.0 cm largo, 0.5-1.3 cm ancho, lanceoladas, membranáceas, haz glabro, envés tomentuloso, venación secundaria conspicua. Inflorescencias 10-15 flores; pedúnculos 0.6-2.1 cm largo, glabros; brácteas 0.4-1.1 cm largo, 3.0-4.0 mm ancho, glabras, escariosas, deciduas, lanceoladas, apice acuminado; pedicelos 1.2-2.5 cm largo, glabros. Sépalos 0.6-1.3 cm largo, ca. 5.0 mm ancho, glabros a hirsútulos, ovado-lanceolados, ápice acuminado; corola amarilla, tubo de la corola 2.0-3.0 cm largo, 3.0-5.5 mm diámetro, abaxial y adaxialmente glabro, garganta 1.2-1.9 cm largo, 1.0-1.8 cm diámetro, lóbulos 4.0-5.3 cm largo, 3.0-3.5 cm ancho, oblongo-obovados, expandidos; anteras 2.0-2.8 mm largo, 1.0-1.5 mm ancho; ovario 2.5-4.0 mm largo, 2.0-2.5 mm ancho; estilo 1.8-2.0 cm largo; estigma 2.3-2.5

mm largo, 2.6-3.0 mm ancho. Drupas 2.3-4.5 cm largo, 3.0-6.5 cm ancho, lenticeladas; semillas 1.5-1.8 cm largo, 1.5-2.0 cm ancho.

Distribución: Especie endémica de la parte central de México

Discusión: Esta especie es confundida con *C. thevetia*, porque ambas tienen hojas lanceoladas. Sin embargo; se pueden reconocer fácilmente por la presentación de la venación secundaria (expuestas en *C. thevetioides* vs. inmersas en *C. thevetia*), la pubescencia de las hojas (tomentulosas vs. glabras en *C. thevetia*), en el tamaño de las flores (tubo de la corola 2.0-3.0 cm largo en *C. thevetioides* vs. 1.2-1.7 cm largo en *C. thevetia*) y en el tamaño de los frutos (2.3-4.5 x 3.0-6.5 cm en *C. thevetioides* vs. 2.5-3.5 x 2.1-4.5 cm en *C. thevetia*).

Ejemplares representativos examinados: **MÉXICO**. **Distrito Federal**: Coyoacán, Jardín Botánico, 2230 m, 24 Jul. 2001 *García-Mendoza 7194* (MEXU). **Guerrero**: Ajuatetlán, reserva campesina, 0 m, 6 Dic 1997, *Godínez 4* (MEXU). **Guanajuato**: Delgado, cerca de Neutra, 2000 m, 15 Jun 1986, *Rzedowski 39849* (MEXU). **Morelos**: Lava beds near Cuernavaca, 5000 ft, 23 Jun 1896, *Pringle 6332* (MEXU). **México**: Tepetitlán, 2400m, 23 Ago 1983, *Ventura, F. 1239* (MEXU). **Michoacán**: Huetamo, en las colonias, 3 Sep 1982, *Soto J. 4274* (MEXU). **Oaxaca**: Tlacolula, Tlacoahuayo, 1600m, 29 Jul 1925, *Conzatti*

4631 (MEXU). Puebla: Loma al NE del Calvario de Caltepec, Tenorio & Alvarado-Cárdenas 20638

(MEXU). Querétaro: El Batán, 1950 m, 3 Jun 1978, Argüelles 1055 (MEXU).

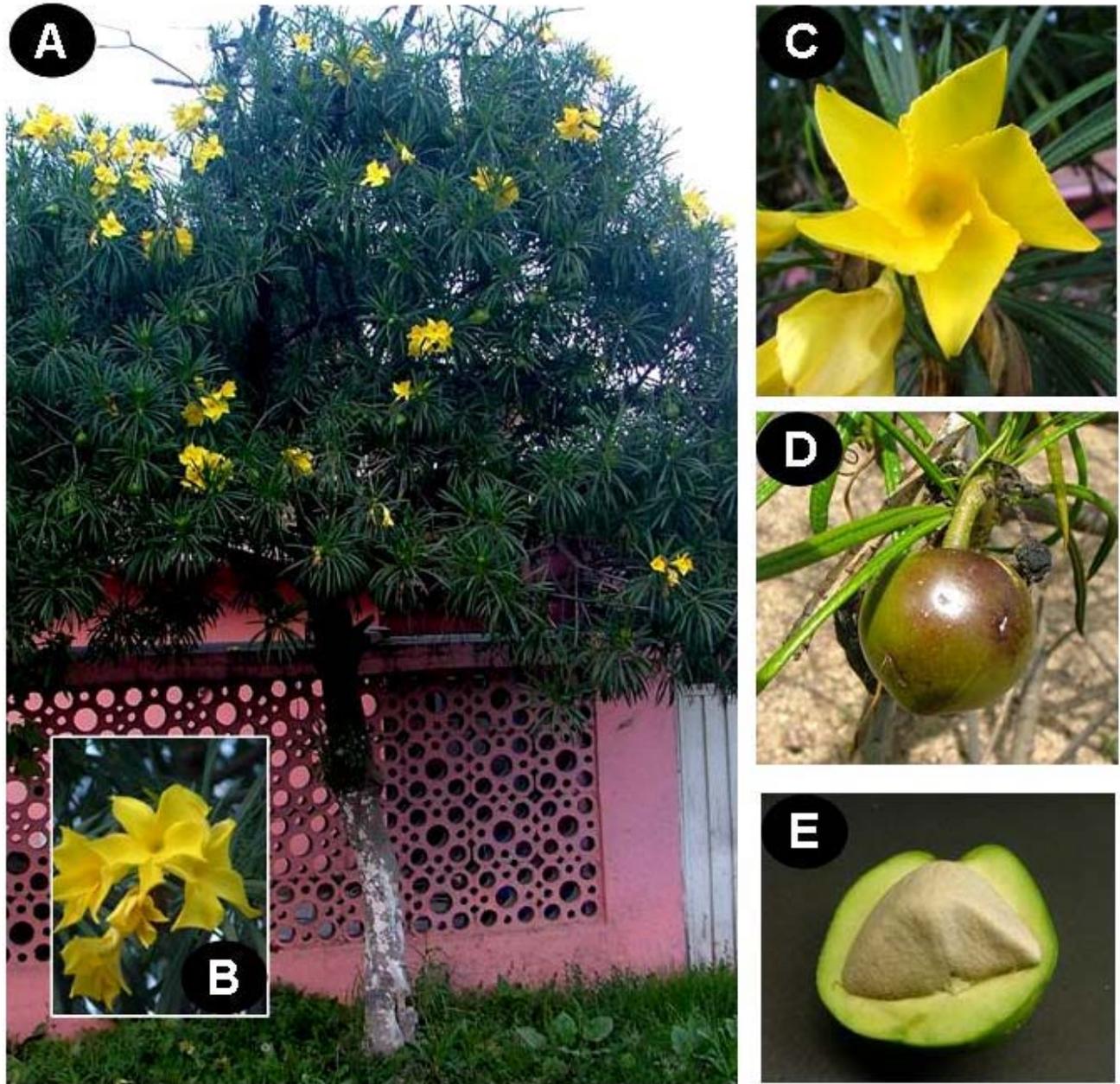


Figura 5.5. *Cascabela thevetioides*. A- Forma de vida; B- Inflorescencia; C- Flor; D- Fruto; E- Corte transversal del fruto donde se puede observar el exocarpo y el mesocarpo.

Thevetia L. Opera Var. 212. 1758. *nom. gen. cons. Ahouai* Mill., Gard. Dict. Abr. 4 Ed. 1754. *Ahouai* Boehmer, in Ludwing Def. Gen. Pl. 36. 1760. *Ahouai* Adans. Fam. Pl. 2: 171, 1763. *Thevetia* sección *Ahouai* K. Schum., in Engler & Prantl, Nat. Pflanzenfam. 4(2): 159. 1895. *Plumeriopsis* Rusby & Woodson, Ann. Missouri Bot. Gard. 24: 11. 1937. *Ahovai* M. Pichon, Ann. Mus. Natl. Hist. Nat. 13: 227. 1948. *Thevetia* subgénero *Thevetia* Gensel, Masters Theses. 1969. TIPO: *Thevetia ahouai* (L) A. DC. Prodr. (DC) 8: 1844 (*Cerbera ahouai* L., Sp. Pl. 208, 1753).

Arbustos o árboles con látex lechoso. Hojas alternas; láminas con venación secundaria inconspicua, margen entero, subcoriáceas. Inflorescencias terminales, corimbosas simples, rara vez compuestas. Sépalos con coléteres; corolas amarillas a veces con tonos morados o amarillentos a blanquecinos, hipóginas; hipocraterimorfos o infundibuliformes, lóbulos de prefloración sinistrocontorta, reflexos o extendidos; apéndices supraestaminales deltoides, tomentosos; costillas soportando las anteras; anteras incluidas, aglutinadas contra el estigma, conectivo apical deltoide, fusionado; apéndices infraestaminales cuadrangulares, hispídos. Nectario anular. Ovario parcialmente sincárpico; 2 óvulos por carpelo, placentación marginal; estigma cónico, base 10-lobulada. Frutos drupas reniformes; exocarpo rojo, con o sin lenticelas; mesocarpo coriáceo; endocarpo lignificado, segmentado, rugoso; semillas con o sin ala, cuando aladas, ala marginal poco evidente, testa crustácea a coriácea; embrión comprimido en una sola de sus caras.

CLAVE PARA LAS ESPECIES DE *THEVETIA*

- | | |
|---|-------------------------------|
| 1.- Lámina de la hoja lanceolada. | 2. <i>T. amazonica</i> |
| 1.- Lámina de la hoja elíptica, obovada a oblanceolada. | |
| 2.- Plantas 1.5-13.0 m alto. Lámina de la hoja hirsútula. Corola hipocrateriforme. Semillas aladas, testa crustácea. | 1. <i>T. ahouai</i> |
| 2.- Plantas 1.0-2.0 m alto. Lámina de la hoja tomentulosa. Corola infundibuliforme. Semillas no aladas, testa coriácea. | 3. <i>T. bicornuta</i> |

1. *Thevetia ahouai* (L.) A. DC., Prodr. (DC) 8: 344. 1844. *Cerbera ahouai* L., Sp. Pl. 2 Ed. 303. 1762. *Plumeriopsis ahouai* (L.) Rusby & Woodson, Ann. Missouri Bot. Gard. 24: 11. 1937. TIPO: Brasil. (Lectotipo: Herb. Clifford: 76, Plumeria No. 1, designado por Leeuwenberg, 1993). (Fig. 5.6).

Cerbera nitida Kunth, Nov. Gen. Sp. 3: 325. 1819. *Thevetia nitida* (Kunth) A. DC., Prodr. 8: 344. 1844. *Ahouai nitida* (Kunth) M. Pichon, Ann. Mus. Natl. Hist. Nat. 13: 227. 1948. TIPO: America equatorial [Colombia]: "Crescit ad ostia fluminis et juxta Turbaco Novo-Granatensium", *Bonpland s.n.* (Holotipo: P, foto: MEXU!).

Thevetia calophylla Miers, Apocyn. S. Am. 20. 1878. TIPO: Venezuela. Valle la Cura, *Mortiz 1158* (Holotipo: BM, foto NY!).

Arbustos rara vez árboles 1.5-13.0 m alto. Hojas pecioladas; láminas 8.0-30.0 cm largo, 3.8-8.0 cm ancho, elípticas a obovadas, subcoriáceas, haz y envés hirsútulos a glabros. Inflorescencias con 10-18 flores; pedúnculos 5.0-15.0 mm largo, glabros; brácteas 1.8-4.5 mm largo, 2.0 mm ancho, glabras, escariosas, persistentes, ovadas, ápice acuminado; pedicelos 0.8-3.0 cm largo, glabros. Sépalos 4.0-7.3 mm largo, 4.0-5.0 mm ancho, glabros, ovados, ápice acuminado; corola hipocrateriforme, amarilla a amarillenta o blanquecina, tubo de la corola 2.0-3.5 cm de largo, 3.0-4.0 mm diámetro, abaxial y adaxialmente glabro, lóbulos 0.7-1.8 cm largo, 6.0-8.0 mm ancho, oblongo-obovados, reflexos; anteras 2.0 mm largo, 1.0 mm ancho; ovario 2.0 mm largo, 2.0 mm ancho; estilo 1.8 cm largo; estigma 2.2 mm largo, 4.0-5.0 mm ancho. Drupas 2.9-4.0 cm largo, 2.0-3.8 cm ancho, no lenticeladas; semillas

2.5 cm largo, 1.8 cm ancho, aladas, testa crustácea.

Distribución: De la parte centro de México hasta el norte de Sudamérica y Cuba; también cultivada en Hawaii.

Ejemplares representativos examinados:

BELICE. Cayo: Vicinity of Cuevas S of Millionario, 29 May 1973, 1900 m, *Croat, T. 23561* (NY). **COLOMBIA**. Antioquia: Cordoba 12 km E of Arboletes, along road to Montería, 22 Mar 1987, 10 m, *Zarucchi 4923* (NY). **COSTA RICA**. Limón: Barranca del Colorado, N side between town and ocean beach, 26 Jan 1986, *Stevens, D. et al. 24126* (MEXU). **CUBA**. Santa Clara: Soledad, Cien Fuegos, 25 Aug 1931, *Jack, J. 8366* (NY). **GUATEMALA**. Izabal: El Estor, La Mina de Exmibal, al E de El Estor, 50 m, 17 Jul 1988, *Tenorio 14579* (MEXU). **HONDURAS**. Atlántida: Vicinity of La Ceiba, 8 Jul 1938, *Yuncker 8284* (NY). **MÉXICO**. Campeche: Calakmul, 0.9 km NW de Pioneros del Río, 8 m, 17 May 2002, *Calónico 23775* (MEXU); 15 km E de Xpujil, camino a Chetumal, en el Rancho Las Delicias, 261 m, 21 Feb 2002, *Martínez, E. et al. 35058* (MEXU). Chiapas: Catzaja, Laguna de Catzaja near the hwy between Villa Hermosa and Merida and E of Bajadas Grandes, 125 m, 1 Oct 1972, *Breedlove 28782* (MEXU); Palenque: Chumpam, 7 Jul 1981, *Ramamoorthy et al. 2524* (MEXU). Guerrero: San Agustín Oapan, Solar procedente de Iguala, 520 m, 31 Mar 1996, *Hernández del Olmo 618* (MEXU). Oaxaca: Cuicatlán, Cafetal El Faro, 800 m, May 1920, *Conzatti 3951* (MEXU). Puebla: Hueytamalco, El Cerro, 150 m, 22 Oct 1980, *Ventura, F. 17876* (MEXU). Quintana Roo: 1 km NW del entronque Merida vía corta, 9 May 1980, *Téllez, O. 2175* (MEXU). Tabasco: Arroyo Polo, a la derecha del puente El Coco, 6 Oct 1998, *Guadarrama 6568* (MEXU). Veracruz: 20 km E de Catemaco-Acayucán, 31 Jul 1957, *Gómez-Pompa 107* (MEXU). Yucatán: En los alrededores de la zona arqueológica de Sayil, 35 km SW de Oxkutzcab, 19 Jul 1985, *Cabrera 9041* (MEXU). **NICARAGUA**. Zelaya: Bluefields, 1 km W del poblado, 100 m, 12 Sep 1984, *Moreno, P. 24625* (MEXU). **PANAMÁ**. Baru: Along ridge above

Brazo Seco near Costa Rica border, 100 m, 3 Mar 1973, *Croat, T. 22561* (NY). **VENEZUELA.**

Trujillo: Carr. Maracaibo-Agua Viva 16 km E de Agua Viva, 24 Abr 1977, *Bunting 5033* (NY).

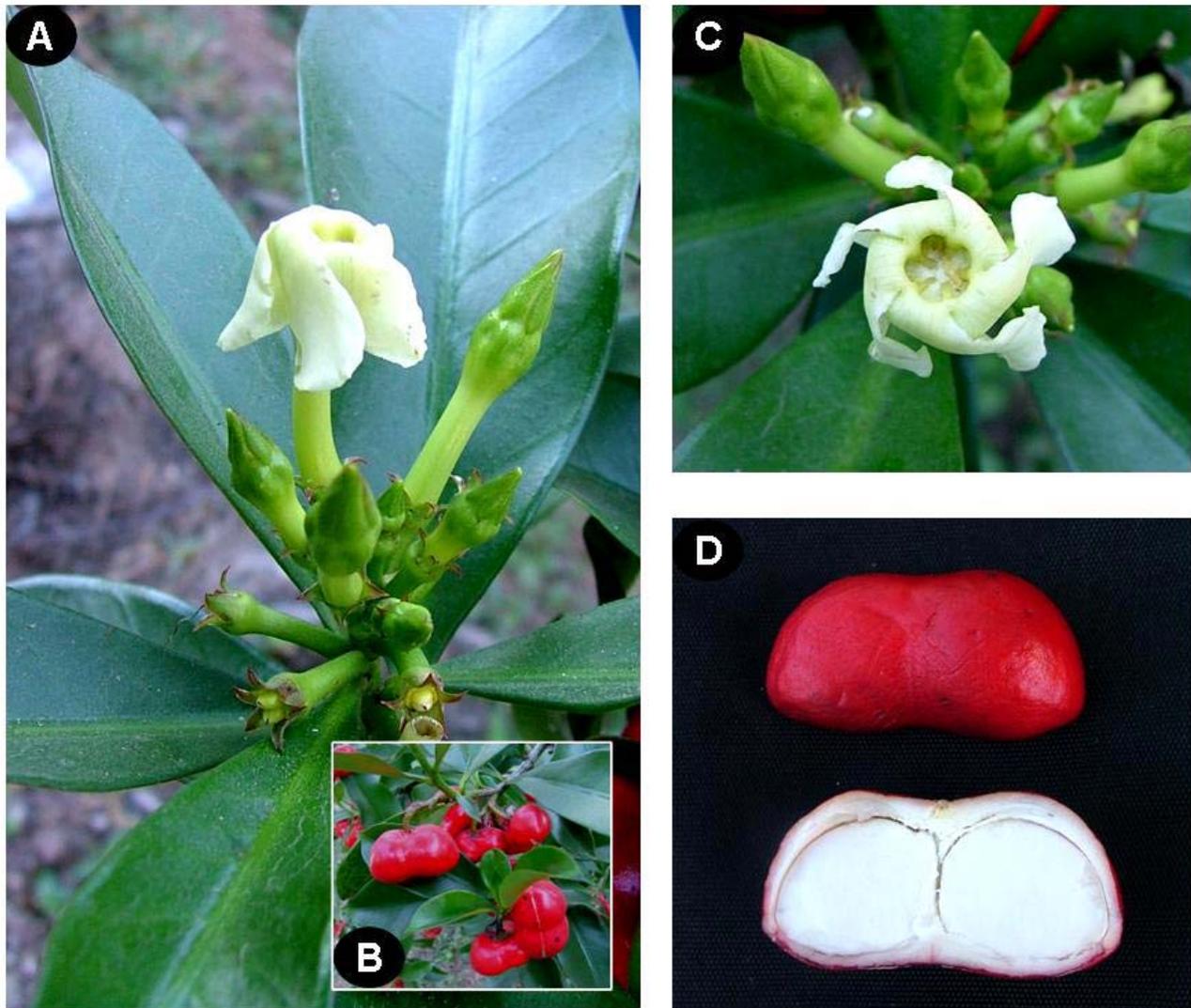


Figura 5.6. *Thevetia ahouai*. A- Inflorescencia; B- Frutos; C- Detalle de la flor; D- Fruto y corte transversal del fruto donde se observa el endocarpo segmentado.

2. *Thevetia amazonica* Duke, Arch. Jard. Bot. Rio de Janeiro 3: 247, pl. 16. 1922 (Fig. 5.7). TIPO: Brasil: Almeirin Pará, *Duke3058* (Holotipo: MG, foto MO!).

Arbustos 2.5-3.0 m alto. Hojas pecioladas; láminas 10.0-13.0 cm largo, 1.0-1.8 cm ancho,

lanceoladas, haz hispido, envés tomentuloso. Inflorescencias con 9-16 flores; pedúnculos 0.6-1.8 cm largo, glabrescentes; brácteas 4.9-7.0 mm largo, 3.0-4.3 mm ancho, pubérulas, escariosas, persistentes, ovadas, ápice agudo; pedicelos 2.3-2.8 cm largo, glabros. Sépalos 4.5-8.3 mm largo,

3.5-5.0 mm ancho, hispídeos, ovados, ápice agudo; corola hipocrateriforme, amarilla con tonos lila; tubo de la corola 1.9-2.0 cm largo, 3.0-4.0 mm diámetro, abaxial y adaxialmente glabro, lóbulos 1.3-2.5 cm largo, 1.3-2.3 cm ancho, oblongos, extendidos; anteras 1.9-2.0 mm largo, 1.3 mm ancho; ovario 1.3-1.7 mm largo,

1.5-1.7 mm ancho; estilo 0.7-1.0 cm largo; estigma 2.3 mm largo, 2.1 mm ancho. Drupas 3.7-4.5 cm de largo, 3.3-3.5 cm ancho, lenticeladas; semillas 2.4 cm largo, 1.2 cm ancho, no aladas, testa coriácea.

Distribución: Especie distribuida en Sudamérica, de Brasil hasta el norte de Bolivia.

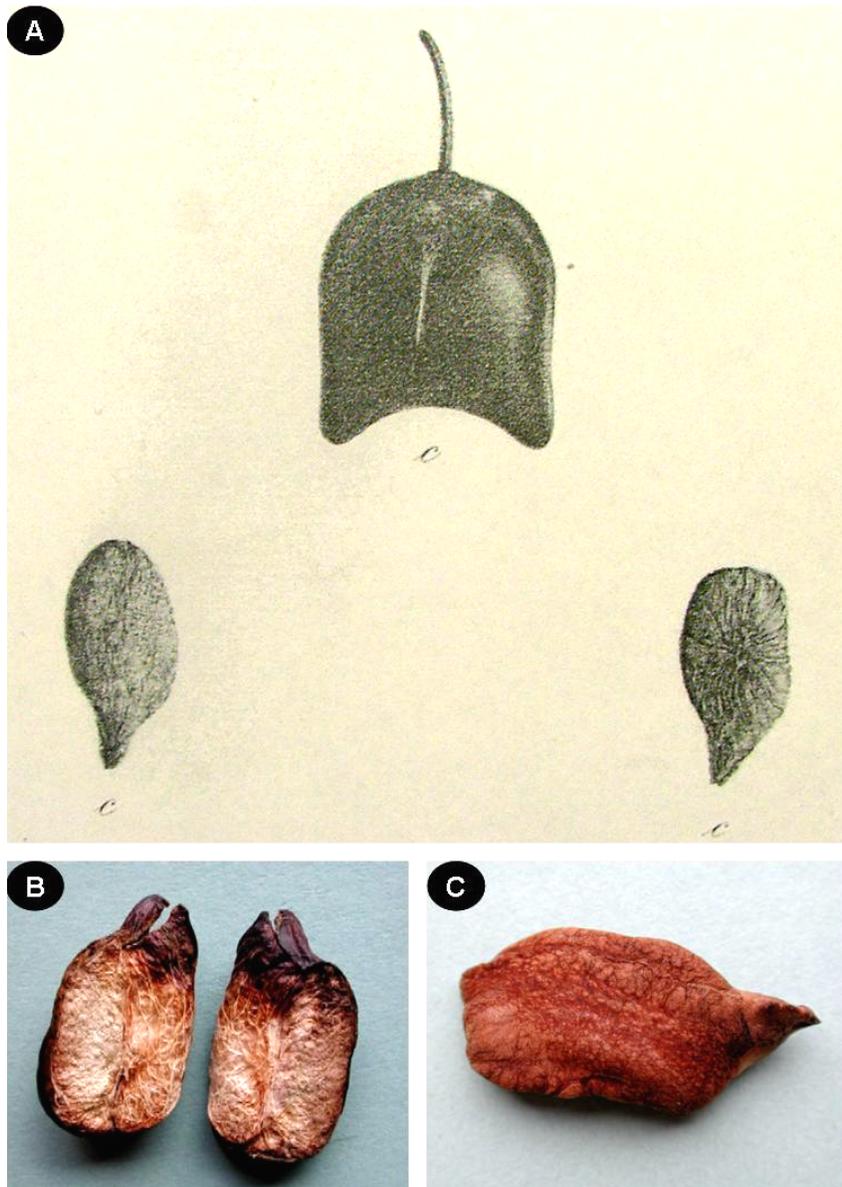


Figura 5.7. *Thevetia amazonica*.
A- Fruto y segmentos del endocarpo, ilustración tomada del protólogo (Arch. Jard. Bot. Rio de Janeiro 3: 247, pl. 16. 1922); B- Endocarpo; C- Semilla.

Ejemplares representativos examinados:
BOLIVIA. Departamento de Beni: San Rafael, 220 m, 6 Oct 1979, *Beck 2664* (MO); 34 km de Trinidad-San Joaquín, 2 Nov 1993, *Moraes et al. 1465* (NY); 5 km w of Casarabe on road from Asencion de Guarayos to Trinidad, ca. 45 km E of Trinidad, 200 m, 14 Dec 1988, *Nee 37194* (NY); Baures, Itúrez, 20 Nov 1947, *Scolnik & Luti 671* (NY). **Santa Cruz:** Campamento El Refugio 900 m SW de la casa yendo a Toledo, 150 m, 27 May 1994, *Guillen & Coria 1584* (MO, NY); Estancia Caparuch, 20 km S de la reserva ecológica El Refugio, 230 m, 18 Oct 1994, *Killeen 6997* (MEXU). **BRASIL.** Mato

Grosso: Mato Grosso, transpantaneire hwy, 17 Dec 1978, *Crawshaw 284* (NY); sin localidad, 03 Oct 1953, *Froes 30535* (MO); 7-12 km SW of Río Cassangé on road to Porto Jofre, 25 Oct 1985, *Thomas, W. et al. 4559* (MO, NY). Pará: Sin localidad, 27 Oct 1950, *Black, G. & Ledoux 50-10295* (MO, NY); Parauaquara prope Prinha, 9 Oct 1919, *Duke 11398* (MO, NY); 1 km N of Aruanduba, adjoining Igarape Grande, 24 Jul 1961, *Egler & Irwin 45946* (NY); Próximo a Santarém, 19 Nov 1949, *Murca-Pires 1797* (MO). Sao Paulo: Monte alegre, margem do rio lado oposto a cidade, Várzea, 3 Oct 1953, *Froes 30535*(MEXU).

3. *Thevetia bicornuta* Müll. Arg., Linnaea 30: 392. 1860. TIPO: Paraguay. Habitat in Paraguay, *Weddell 3112* (Holotipo: P). (Fig. 5.8).

Thevetia paraguayensis Britt. Ann. New York Acad. Sci. 7: 158. 1893. TIPO: Paraguay. Central Paraguay, 1888, *Morog 381* (Holotipo: NY, isotipos: GH, MO!).

Arbustos 1.0-2.0 m alto. Hojas pecioladas; láminas 5.0-12.0 cm largo, 1.5-4.0 cm ancho, oblanceoladas, coriáceas, haz y envés tomentulosos. Inflorescencias con 10-15 flores; pedúnculos 2.0-3.0 cm largo, tomentulosos; brácteas 4.8-9.8 mm largo, 3.1-5.0 mm ancho pubérulas, escariosas, persistentes, ovadas, ápice agudo; pedicelos 1.5-3.0 cm largo, tomentulosos. sépalos 5.0-8.5 mm largo, 4.0-5.0 mm ancho, tomentulosos, ovados, ápice agudo; corola infundibuliforme, amarilla, tubo de la corola 3.0-6.0 mm largo, 2.0-4.0 mm diámetro, abaxial y adaxialmente glabro, garganta 1.5-2.0 cm largo, 1.0-1.5 cm diámetro, lóbulos 2.0-3.5 cm largo, 1.5-1.7 cm ancho, oblongos, extendidos; anteras 2.0mm largo, 1.5 mm ancho; ovario 1.5 mm largo,

1.5 mm ancho; estilo 3.0-4.0 cm largo; estigma 2.3 mm largo, 2.0 mm ancho. Drupas 2.0-3.0 cm de largo, 2.0-2.5 cm ancho, no lenticeladas; semillas 1.5-2.0 cm largo, 1.0 cm ancho, no aladas, testa coriácea.

Distribución: En Sudamérica, del este de Brasil hasta Argentina, Bolivia y Paraguay principalmente en la región del Chaco.

Ejemplares representativos examinados:
ARGENTINA. Formosa: Estan. Bouvier, Riconada, 7 Ene 1980, *Guaglianone et al. 468* (NY); sin localidad, Dec 1912, *Jorgenow 2065* (MO). **BOLIVIA.** Santa Cruz: Laguna Cáceres, swampy area set back from the channel of a stream small river about 1 km W of the Río Sicuri, 90 m, 18 Jul 1998, *Ritter 4592* (MO); Misiones Guarayos-Santa Cruz de la Sierra, 250 m, Oct 1926, *Werdermann 2597* (MO). **BRASIL.** Mato Grosso do Sul: Rio Paraguai, porto Manga, 16 Apr 1972, *Hatschbach 29551* (NY); Estrada transpantaneira, 28 Jan 1979, *Heringer et al. 845* (NY). Mato Grosso: Area of Fazenda Acurizal, 12 Nov 1987, *Ratter et al. 5941* (NY). Paraná: Rod. BR-262, 10-20 km W de Rio Paraguai, 22 Oct 1988, *Hatschbach et al. 52491* (NY). **PARAGUAY:** Alto Paraguay: Frente a Valle Mi: Riacho Mosquito, 100 m, 17 Oct 2000, *Kiesling 9702* (MEXU). Central Paraguay, 1888, *Morong 381* (MO). Presidente Hayes: Puerto militar frente

a Concepción, 8 Dic 1989, *Mereles 3550* (MO); 1989, *Mereles 3550bis* (MO).
Puerto militar cercanías del Río Paraguay, 12 Dic



Figura 5.8. *Thevetia bicornuta*. Rama con inflorescencia. Fotografía de L. Pérez de Molas, reproducida con permiso del MBG.

APÉNDICE 1

En esta sección se enlistan los ejemplares examinados de los taxones revisados para el análisis cladístico siguiendo el formato de Ann. Missouri Bot. Gard.:

Tabla 6. Lista y número clave de especies examinadas

1.	<i>Carissa macrocarpa</i>
2.	<i>Allamanda cathartica</i>
3.	<i>Anechites nerium</i>
4.	<i>Cameraria latifolia</i>
5a.	<i>Cascabela gaumeri</i>
5b.	<i>C. ovata</i>
5c.	<i>C. pinifolia</i>
5d.	<i>C. thevetia</i>
5e.	<i>C. thevetioides</i>
6a.	<i>Cerbera floribunda</i>
6b.	<i>C. odollam</i>
6c.	<i>C. manghas</i>
7.	<i>Cerberiopsis candelabra</i>
8.	<i>Himatanthus obovatus</i>
9.	<i>Mortoniella pittieri</i>
10a.	<i>Plumeria obtusa</i>
10b.	<i>P. rubra</i>
11a.	<i>Skytanthus acutus</i>
11b.	<i>S. hancorniaefolius</i>
12a.	<i>Thevetia ahouai</i>
12b.	<i>T. amazonica</i>
12c.	<i>T. bicornuta</i>

Acevedo, R. 249 (XAL) (2), 392 (MEXU) (5d), 953 (MEXU) (5b), 1029 (MEXU) (5b), 1298 (MEXU) (5b); Acosta 84 (MEXU) (5d); Acosta, S. 738 (MEXU) (5b), 806 (MEXU) (5b); Aguilar, C. 505 (MEXU) (12a), 806 (MEXU) (12a); Aguilar, G. 652 (MEXU) (12a), 1967 (MEXU) (12a); Aguilar, J. 55 (MEXU) (5b), Aguilar, J. 301 (MEXU) (5a); Aguilar, R. 230 (NY) (5b), 276 (MEXU) (5b), 287 (MEXU) (5b); Ahern's 21736 (NY) (6b); Alegria 79 (MEXU) (12a), Alexander 249 (NY) (5b), 2163 (MEXU) (5c); Alexiades 1113 (NY) (5d); Almeda 287 (NY) (2); Alvarado 164 (NY) (5d); Alvarado-Cárdenas s. n. (MEXU) (6b), 19 (MEXU) (10b), 113 (MEXU) (5b), 901 (MEXU) (5e) 901 bis (MEXU) (2); Alvarado-Cárdenas et al. 20 (MEXU) (5e), 38 (MEXU) (5d); Alvarez, D. 63 (MEXU) (5a), 81 (MEXU) (12a), 424 (MEXU) (12a), 1210 (NY) (5a), 1509 (MEXU) (5a), 1624 (MEXU) (5a), 1734 (MEXU) (5a), 3894 (MEXU) (12a), 9426 (MEXU) (5a); Ambrosio , 289 (XAL) (2); Ankli 324 (MEXU) (5a); Annable 3380 (NY) (6b), 2864 (NY) (5d), Antonio, T. 1259 (NY) (12a); Aquino 98AA (MEXU) (5d), 170 (MEXU) (5b); Araquistain, M. 252 (MEXU) (5d), 2954 (MEXU) (5b), 3074 (MEXU) (5d), 3393 (MEXU) (12a); Argüelles 1055 (MEXU) (5e); Aristeguieta, L. 4690 (NY) (12a); Armstrong 1 (NY) (10b); Aronso, J. 7724 (MO) (11a); Atwood, J. & Nelly 46 (MEXU) (9); Ayora 45 (MEXU) (5a).

Bacab 103 (MEXU) (5a), 121 (MEXU) (5d), 159 (MEXU) (12a); Balam 13 (MEXU) (5a), 99 (MEXU) (5a), 421 (MEXU) (5a); Balanza 237 (Z) (7); Balcázar T. 259 (MEXU) (12a); Balick J. 1708 (NY) (12a); Balleza 7785 (MEXU) (5b), 8482 (MEXU) (5b), 8563 (MEXU) (5b); Bangham 636 (NY) (6b); Barajas 106 (MEXU) (5b); Barlow 29-10B (MEXU) (5d); Bartlett, H. 16436 (NY) (12a); Bates, D. 1685 (NY) (5d); Baumann-Bodenheim et al. 5097 (NY) (6b), 15297 (NY) (6b), 9779 (NY, Z) (7); Becerra s. n. (MEXU) (5b); Beck 1192 (NY) (6b), Beck, G. 2664 (MO) (12b); Bedel 2628 (MO) (3), Benítez 3107 (MEXU) (5b), 3137 (MEXU) (5b), 3806 (MEXU) (5b); Berlín s. n. (MEXU) (5e); Bernardi 482 (NY) (5d), 526 (NY) (5d), 20737 (NY) (5a); Bettle, A. 26128 (MO) (11a), 26129 (MO) (11a), 26152-153 (MO) (11a); Billiet, F. & B. Jadin 5343 (MO) (11a); Black, G. & Ledoux, P. 50-10295 (MO, NY) (12b); Blanco 241 (XAL) (10b), 291 (XAL) (10b); Blanco, C. 971 (NY) (12a); Blum 983 (NY) (12a), 3987 (NY) (5d); Boege 99

(MEXU) (5e), 1912 (MEXU) (5d); Bojórquez 668 (MEXU) (5b); Bonpland 1341 (NY) (12a); Boom 6957 (NY) (5d), 10017 (NY) (5d); Boone 1205 (MEXU) (5b); Borden 24037 (NY) (6b); Boufford 25219 (NY) (6b); Braae 243-516 (NY) (5d); Breckon, J. 2045 (MEXU) (12a), Breedlove 28782 (MEXU) (12a), 34495 (NY) (12a), 51620 (MEXU) (5b); Brenes s. n. (NY) (5b), 17184 (NY) (5d), 22845 (NY) (5b); Brian 1239 (NY) (6c); Brigada Dioscóreas 2450 (MEXU) (12a); Brigada Vázquez 759 (MEXU, NY) (12a); Britton 1709 (NY) (5d); Britton 10025 (NY) (5d), 12954 (NY) (5d); Bruff 1107 (MEXU) (5b), 1278 (MEXU); Brunner 1352 (MO) (12c); Buchholz J.T. 1017 (NY) (6b); Bunting, G 1277 (NY) (12a), 5033 (NY) (12a), 5110 (NY) (12a), 10215 (NY) (12a), 12767 (NY) (3), 12427 (NY) (12a), s. n. (NY) (12a); Bye R. 15456 (MEXU) (12a).

Cabrera 24 (MEXU) (12a), 164 (MEXU, XAL) (2), 408 (MEXU) (5a), 445 (MEXU) (5a), 1098 (MEXU) (10a), 1171 (MEXU) (5a), 1262 (MEXU) (5a), 1273 (MEXU) (12a), 2181 (MEXU) (5a), 2181 (NY) (5a), 2307 (MEXU) (12a), 2374 (MEXU) (10a), 2464 (NY, XAL) (4), 2485 (MEXU) (5a), 2475 (MEXU) (10a), 2581 (MEXU) (10a), 4667 (MEXU) (5a), 4789 (MEXU) (12a), 5933 (MEXU) (5b), 6327 (MEXU) (5a), 7223 (MEXU) (5a), 7381 (MEXU) (5b), 8036 (MEXU) (5d), 8919 (NY) (5d), 9041 (MEXU) (12a), 9640 (MEXU) (5a), 10250 (MEXU) (5a), 10747 (MEXU) (5a), 10747 (NY) (5a), 11328 (MEXU) (5d), 11696 (MEXU) (5a), 11793 (MEXU) (5a), 11798 (XAL) (4), 12592 (MEXU) (12a), 12661 (MEXU) (12a), 13494 (MEXU) (12a), 13505 (MEXU) (12a), 13622 (MEXU) (5d), 15442 (MEXU) (5a); Calderón Salvador 880 (NY) (5d); Callejas, R. 4915 (NY) (12a), 4936 (NY) (12a); Callejas, R. et al. 5010 (NY) (3), Calónico 3903 (MEXU) (5e), 4173 (MEXU) (5b), 5012 (MEXU) (5b), 8669 (MEXU) (5e), 15442 (MEXU) (5c), 23492 (MEXU) (12a), 23666 (MEXU) (12a), 23757 (MEXU) (12a), 23845 (MEXU) (10a), 23877 (MEXU) (5a), 24705 (MEXU) (12a); Calzada, J. 2375 (MEXU) (5d), 2666 (MEXU) (12a), 3861 (XAL) (10b), 4522 (MEXU) (5d), 5342 (XAL) (10b), 5644 (MEXU) (5d), 6326 (MEXU) (5d), 6335 (MEXU) (5d), 6422 (MEXU) (12a), 6586 (MEXU) (5a), 7819 (MEXU) (12a), 8429 (XAL) (10b), 9830 (MEXU) (12a), 10096 (XAL) (10b), 11169 (XAL) (2), 11516 (MEXU) (5d), 15016 (MEXU) (12a), 15430 (MEXU) (12a), 16071 (MEXU) (5b), 16713 (MEXU) (12a), 17690 (MEXU) (12a), 2375 (NY) (5d); Campos 133 (MEXU) (5d), 133 (MEXU) (5d), 2868 (MEXU) (5a), 2869 (MEXU) (5a); Campos-Villanueva 3722 (MEXU) (12a), 5162 (MEXU) (5b); Cancino 9 (MEXU) (5e); Cano 420 (MEXU) (5b); Carnevali, G. 5515 (MEXU) (12a); Carr 2217 (NY) (6b), s. n. (NY) (6b); Carranza 585 (MEXU) (5d); Carrasquilla 196 (MEXU) (12a); Carter 3163 (MEXU) (5d); Castañeda 41 (MEXU) (5c), 479 (MEXU) (5d); Castillo, G. s. n. (MEXU) (5d), 241 (XAL) (2), 406 (MEXU) (12a), 2595 (MEXU) (5d), 3745 (MEXU) (12a), 5338 (XAL) (10b), 5864 (XAL) (10b), 6444 (XAL) (10b), 9311 (MEXU) (5b); Cayeros 226 (MEXU) (5e), Cedillo 21 (XAL) (2), 449 (MEXU, NY) (5b), 490 (NY) (5b), 728 (MEXU) (5b), 1006 (MEXU) (12a), 1385 (MEXU) (12a), 2872 (MEXU) (12a); Cedillo & Torres, R. 1445 (MEXU) (5e); Chan C. 289 (XAL) (4), 536 (XAL) (2), 989 (MEXU) (5a), 1134 (XAL) (2), 1381 (MEXU) (5a), 3652 (MEXU) (12a), 3712 (MEXU) (12a); Chanek 33 (MEXU) (5d); Charlotte 539 (NY) (5d); Chavelas ES4274 (MEXU) (12a), ES4216 (MEXU) (12a); Cházaro 1269 (MEXU) (5d), 3066 (XAL) (2), 3350 (XAL) (10b), 4836 (XAL) (10b); Chiang, F. 90 (MEXU) (5d), 536 (MEXU) (5b), 1021 (MEXU) (5b), 1021 (MEXU) (5b); Chiang, F. et al. F-1855 (MEXU) (5e); Chow 78136 (NY) (5d), 80206 (NY) (5d); Chrisophesen 656 (NY) (6b); Cibemiga 151 (NY) (5d); Clemens, J. 3384 (NY) (6b); Clemens, J & M. Clemens s. n. (NY) (6c); College of Idaho s. n. (MEXU) (5b), M-935 (NY) (5e); Columbia College 1168 (NY) (11a); Conrad 2774 (MEXU) (12a); Conservator of Forest s. n. (NY) (10a); Constantino 7415 (NY) (6b); Contreras s. n. (MEXU) (5b); Contreras, E. 853 (MEXU) (5d), 8397 (MEXU) (5a), 8397 (NY) (5a), 8483 (NY) (4); Conzatti 3951 (MEXU) (12a), 5278 (NY) (5e); Cooray 69073112R (NY) (5d); Correa, M. 10 (MEXU) (5a), 120 (MEXU) (5a), 260 (MEXU) (5a); Cortés 412 (MEXU) (5a), 473 (MEXU) (5a); Cortés, L. 310 (MEXU) (12a), 310 (MEXU) (12a), 392 (MEXU); Cowell 349 (NY) (12a); Crawford 566 (NY) (12a); Crawshaw, D. 284 (NY) (12b); Croat, T. s. n. (MEXU) (5d), 5032 (NY) (12a), 22561 (NY) (12a), 23527 (NY) (12a), 23561 (NY) (12a), 24907 (NY) (12a), 41864 (MEXU) (12a), 63241 (MEXU) (12a); Croat, T. & P. Duncan 16234 (MO) (3), 16361 (MO) (3); Cruz-

Espinosa 899 (MEXU); Curiel 192 (MEXU) (12a); Curran 3786 (NY) (6b); Curso de Ecología Vegetal p79 (MEXU) (12a).

Däniker 332 (Z) (7); D'Arcy, W. 16080 (MEXU) (12a); Darwin, S. 2347 (MEXU) (5a), Davidse, G. 9424 (NY) (12a); Degener 2451 (NY) (6b), 13718 (NY) (6b), 13768 (NY) (6b), 13978 (NY) (6b), 32077 (NY) (6b); Devia 845 (NY) (5d); Díaz, J. 5 (MEXU) (5d); Díaz, R. 132 (MEXU) (12a); Diego 7233 (MEXU) (5c), 7306 (MEXU) (5c); Dillon, M. & J. Teiller 5033 (MO) (11a); Döbbeler 571 (MEXU) (5d); Dodson 5591=4261 (MO) (3); Dodson & A. Gentry 9792 (MO) (3); Donnell-Smith 2772 (NY) (5d); Dorado & Salinas F-2937 (MEXU) (5e); Dorantes s. n. (MEXU) (5d), 1001 (MEXU) (5d), 1264 (MEXU) (5d); Dressler 4292 (MEXU) (12a); Dreyer 337 (MEXU) (5a); Duery 61 (MEXU) (5b); Duke 9989(1) (NY) (3), 11398 (MO) (12b), 11398 (NY) (12b), 12209(2) (MO, NY) (3), 15445 (MO) (3); Duna 107 (NY) (12a); Duna, D. 23285 (NY) (5d); Durán R. 657 (MEXU) (10a), 948 (MEXU) (10a), 1548 (MEXU) (5a), 2833 (NY) (5a), 2853 (NY) (5a), 3502 (MEXU) (5a); Durán, A. 136 (MEXU) (12a); Durán, C. 285 (MEXU) (5d); Dwyer s. n. (MEXU) (5b).

Eames 4 (NY) (6b); Edaño 503 (NY) (6b); Egler, W. & H. Irving 45946 (NY) (12b); Ekman 15329 (NY) (3), Elmer 11997 (NY) (6b), 12173 (NY) (6b), 12896 (NY) (6b), 16773 (NY) (6b); Elmer, M. s. n. (NY) (6b), 1051 (NY) (6b); Elorsa s. n. (MEXU) (5b), 255 (MEXU, NY) (5b), 304 (MEXU) (5b), 3064 (MEXU) (5b), 3064 (NY) (5b), 4718 (MEXU) (5b), 5035 (MEXU) (5b); Enríquez, E. 44 (MEXU) (5b), 57 (MEXU) (5b), 924 (MEXU) (5b); Erlanson 5084 (NY) (6b); Escalante, S. 1 (MEXU) (5a), 885 (MEXU) (5a), 893 (MEXU) (12a); Escobar s. n. (MO) (3); Espejel, I. 604 (MEXU) (5a); Espinosa 1187 (MO) (3); Ewan 23023 (NY) (5d);

Fernández 3428 (NY) (5d); Fernández, A. 1333 (NY) (10b); Fernández, C. 10776 (NY) (5d); Ferrera 166 (NY) (10a); Figueroa 1 (MEXU) (5b); Figueroa, R. 53 (MEXU) (5b), Fisher s. n. (NY) (5d); Florence, J. 3931 (NY) (6b); Flores, A. 704 (MEXU) (12a); Flores, A. J. 1586 (XAL) (10b); Flores, J. 8313 (XAL) (4), 9711 (MEXU) (12a); Flores-Franco 1077 (MEXU) (5b), 2801 (MEXU) (5b), 3542 (MEXU) (5b), 3672 (MEXU) (5b), 5243 (MEXU) (5b); Fonnegra, R. 2808 (NY) (12a); Forero, E. 481 (MO) (3), 565 (MO) (3), 1590 (NY)

(12a); Fosberg, R. 9375 (NY) (5d), 25397 (NY) (5d), 50992 (NY) (6c), 56596 (NY) (6c); Foxworthy 42135 (NY) (6b); Fragoso, R. s. n. (MEXU) (5b), s. n. (MEXU) (5b); Franc, I. 545 (NY) (7); Franco 52 (MEXU) (5b); Freeland, J. 139 (MEXU) (5d), Frei FREI019 (MEXU) (5d); Frodin, D. 26615 (NY) (6b); Frye 2586 (NY) (5e); Fryxell 3543 (NY) (5d); Fuchs 1697 (MEXU) (5d); Fuentes s. n. (MEXU) (5a), s. n. (XAL) (10b).

Gallardo, C. 609 (MEXU) (5b), 2226 (MEXU) (5a); Garber 959 (NY) (5d); García-Mendoza 646 (MEXU) (5b), 3221 (MEXU) (5d), 4097 (MEXU) (5b); García-Mendoza et al. 297 (MEXU) (5e), Gaumer 546 (NY) (5d), 22110 (MEXU) (12a); Genelle 899 (NY) (5e); Gentle 336 (NY) (5a), 4751 (NY) (5a); Gentry, A. 8071 (NY) (12a), 8198 (NY) (12a), 8484 (NY) (12a), 22757 (NY) (5d), 26296 (MO) (3); Gentry, A. & Dodson, C. 35722 (MO) (3), 41299 (MO) (3); Gentry et al. 43913 (MEXU) (9); Gentry, H. 5028 (MEXU, NY) (5b), 5157 (MEXU, NY) (5b), 10929 (MEXU) (5b); Gereau Roy E. 2204 (MEXU) (12a); Germán 479 (MEXU) (5b); Gilly 1 (NY) (5e), 51 (NY) (5d); Glassman 1819 (NY) (5b); Gómez s. n. (MEXU) (5b); Gómez-Pompa 88 (MEXU) (12a); Góngora 650 (MEXU) (12a); Gonzales, A. 209 (NY) (5d); González, E. 692 (MEXU) (5d); González, R. 282 (MEXU) (5c); González, S. 2403 (MEXU) (5b); González-Medrano 5068 (MEXU) (5b); González-Medrano et al. F-613 (MEXU) (5e), Goretí 633 (MEXU) (5c); Granville 9604 (NY) (2), 10285 (NY) (2); Greenwood R1913 (NY) (12a); Gregory s. n. (MEXU) (5b), 324 (NY) (5b); Grether 1727 (MEXU) (5b); Guadarrama, A. 885 (NY) (12a); Guerrero, B. 305 (XAL) (2), 1782 (XAL) (10b); Guerrero, S. 328 (XAL) (10b); Guillaumin, A. et al. 13181 (NY) (7); Guillespie, J. 2071 (NY) (6b), Guillespie, J. 2267 (NY) (6b), 3643 (NY) (6b), 3731 (NY) (6b); Guizar, E. 80 (MEXU) (5b), 2869 (MEXU) (5b); Gutiérrez, C. 1838 (MEXU) (5d), 4635 (XAL) (4), 5691 (NY) (4); Gutiérrez, L. 174 (MEXU) (12a); Gutiérrez, R. 240 (MEXU) (5a), Guzmán 477 (XAL) (10b); 901 (XAL) (10b); Guzmán, M. 344 (MEXU) (5d), 411 (MEXU) (5b).

Hagen 1374 (NY) (12a); Halsted s. n. (NY) (5d); Hammel, B. & W. D'Arcy 5028 (MO) (3); Hansen, B. 1518 (MEXU) (5b), 7518 (NY) (5d), 7557 (NY) (5d); Harley et al. 26444 (NY) (11b); Haschbach 47443 (NY) (11b), 52730 (MEXU) (8); Hasskahl s. n. (NY) (6c); Hassler 7453 (MO, NY) (12c); Hayes,

- S. 277 (NY) (5d); Henry, A. 12747 (NY) (5d); Henty, E. 27211 (NY) (6b); Herb.Mus.Nat.Vindobon 5159 (NY) (5d); Hernández, A. C. 70 (NY) (5d), 3922 (MEXU) (5d), 9420 (MEXU) (5b); Hernández, A. D. s. n. (XAL) (10b); Hernández R. 19 (XAL) (2); Herrera, A. 128 (MEXU) (5d); Hesse, A. 1072 (NY) (6b); Hinton, G. s. n. (MEXU) (5b), 3792 (NY) (5c), 5716 (NY) (5c), 5732 (NY) (5c), 7579 (MEXU) (5c), 7579 (NY) (5c), 7961 (NY) (5e), 9178 (NY) (5c), 10532 (NY) (5c), 11153 (NY) (5e), 12018 (MEXU) (5c), 12018 (NY) (5c); Hitchcock, A. 16864 (NY) (2); Hohenacker, R. 45 (NY) (6c); Hosokawa, T. 9670 (Z) (6a); Howard, R. 19088 (NY) (5d); Huft, M. et al. 1963 (MO) (3); Hughes 1940 (MEXU) (5b), 1940 (MEXU) (5b); Humbert H. 26511 (NY) (5d), Hunt 5450 (NY) (5d); Hunter, A. 437 (NY) (12a); Hurlimann H. 13 (NY) (6b), 24 (NY) (6b), 342 (NY) (7), 624 (NY) (6b); Hutchison, C. 3123 (NY) (5d).
- Jeffrey 688 (NY) (6b); Jenman 48-2 (NY) (5d), Jiménez, J. 4962 (NY) (3), Jones 3101 (NY) (12a), 3425 (MEXU) (12a), 3425 (NY) (12a).
- Kanehira 424 (NY) (6b), 468 (NY) (6b), 470 (NY) (6a), 1936 (NY) (6a), 2279 (NY) (6a); Kennedy 2834 (MO) (3); Killeen 6997 (MEXU) (12b); Killip s. n. (NY) (5d); King 1652 (NY) (5b); Klug 4006 (NY) (5d); Knapp 1906 (NY) (12a); Knapp & Malllet 3905 (MO) (3); Kocyan 991017 (MEXU) (6c); Krapovickas & Cristobal 44169 (NY) (12c); Krug 7179 (SP) (5d); Krukoff 6297 (NY) (5d); Kuntze 16 (NY) (5d); Kuswata 6 (NY) (6b).
- Ladd 264 (MEXU) (5c); Lammers et al. 7621 (MO, NY) (11a); Langlassé 269 (MEXU) (5b); Langman 3325 (MEXU) (5c); Lansing 2025 (NY) (5d); Lau 313 (NY) (6b), Laughlin 2667 (MEXU) (5b); Laugman 3325 (MEXU) (5d), 3325 (MEXU) (5d); Leavenworth 207 (NY) (5d); Lee 2107 (NY) (6b); Leeuwenberg s. n. (NY) (6c); Lei 787 (NY) (5d); Leonard 3640 (NY) (5d); Lewis 59 (MEXU) (12a); Lienser 3864 (NY) (5d); Limón s.n. (MEXU) (5b); Linares 5343 (MEXU) (5b); Liogier 26850 (NY) (3), 36134 (NY) (4); Lira 800 (MEXU) (10a), 916 (MEXU) (5a), 1045 (MEXU) (5a), 1051 (MEXU) (5a); Littmann E. 9042 (NY) (10b); Lomelí, J. A. 3367 (MEXU) (5c); López H. E. 266 (MEXU) (12a); López, M. 19 (NY) (5d), López, M. G. 109 (MEXU) (12c); López, W. 1128 (MEXU) (5c); López, W. 1193 (MEXU) (5d); Lorea 5100 (MEXU) (5d), Lorence 3513 (MEXU) (12a), 5034 (MEXU) (1); Lorence et al. 3777 (MEXU) (5e); Lott 430 (MEXU) (5b), 1223 (MEXU) (5b), 2089 (MEXU) (5b); Lozada 74 (MEXU) (5b); Lundell 984 (NY) (5a), 1011 (NY) (12a); 4047 (MEXU) (12a); Lyonnet 550400017 (MEXU) (5b).
- MacDougal 643s (NY) (12a); Machuca 639 (XAL) (10b), Madrid 105 (MEXU) (12a), 878 (MEXU) (5a), 1059 (MEXU) (5a); Magallanes 715 (MEXU) (5b), 4651 (XAL) (10b); Magaña 299 (MEXU) (12a), 478 (XAL) (2); Manzanero 1015 (MEXU) (5b), 1111 (MEXU) (5b); Mariz 489 (SP) (5d); Márquez 871 (MEXU) (5d); Marshall 6669 (NY) (5d); Martínez C 21 (XAL) (2), 2129 (MEXU) (5b), 771 (MEXU) (5b), 2129 (MEXU) (5b); Martínez, E. 295 (NY) (5e), 1336 (MEXU) (5c), 1336 (NY) (5c), 2008 (MEXU) (12a), 3639 (MEXU) (5c), 4588 (MEXU) (5b), 6324 (MEXU) (5d), 7162 (MEXU) (12a), 13599 (MEXU) (12a), 20928 (MEXU) (12a), 27042 (NY) (4), 27067 (MEXU) (5a), 27107 (MEXU) (5a), 27540 (MEXU) (5a), 30371 (MEXU) (5a), 35944 (MEXU) (5a); Martínez, E. et al. 2001 (MEXU) (5e); Mata 87-103 (MEXU) (5d); Matsuo 44 (NY) (6b); Matuda 3078 (MEXU) (12a), 4659 (MEXU) (5b), 31264 (MEXU) (5b); May 917 (MEXU) (12a), 904 (MEXU) (12a); Maya 1704 (NY) (10b); McPherson 3367 (MO, Z) (7), 3823 (MO) (7), 3823 (MO) (7); Meagher 939 (MEXU) (3); Medina 427 (MEXU) (5d); Medina, R. s. n. (MEXU) (1), Mejía, S. M. T. 1615 (MEXU) (5d); Méndez, D. 76 (MEXU) (5a); Méndez, F. 296 (XAL) (4); Méndez, M 943 (MEXU) (5a); 694 (MEXU) (5a); Méndez, T. 5894 (XAL) (10b); Merril 3804 (NY) (5d); Meyen 4394 (MO) (11a); Mille 60 (NY) (5d); Miller 101 (NY) (5d); Miranda, A. 950 (MEXU) (5b); Miranda, F. 39 (MEXU) (5e), 424 (MEXU) (5b), 1509 (MEXU) (5b), 4229 (MEXU) (12a), 8075 (MEXU) (5a); Molina 224 (MEXU) (5b), 11008 (NY) (5b), 15633 (NY) (12a), 22437 (NY) (5b), 34933 (MEXU) (5b); Monroy de la Rosa 313 (MEXU) (5b); Montalvo. 6376 (NY) (5b); Morales 2929 (MEXU) (5b), 5028 (NY) (5b), 5726 (NY) (5b); Morales, M. 51 (XAL) (2); Moreno 776 (MEXU) (5b), 1237 (MEXU) (5b), 3629 (MEXU) (5b), 5476 (MEXU) (5b), 6845 (MEXU) (5d), 8551 (MEXU) (5d), 22181 (MO) (3), 24496 (MEXU) (9), 24625 (MEXU) (12a), 24886 (MEXU) (9); Moreno P. 670 (MEXU) (10a), 2450 (MEXU) (5b), 8223 (MEXU) (5b), 139 (MEXU, NY) (5a); Mori 22132

(NY) (2); Moritz 1158 (NY) (12a); Morong 642 (NY) (5d), 1168 (MO) (11a); Mostacedo B. et al. 2641 (MEXU) (8); Müller 1853 (NY) (5d); Muñoz et al. 2790 (MO) (11a); Murca 1797 (MO) (12b); Murillo 329 (NY) (10b).

Narváez 225 (MEXU) (5a); Nash 601 (NY) (3); Nee 18464 (MEXU) (5d), 26649 (XAL) (10b), 27085 (XAL) (2), 28273 (NY) (5b), 28477 (MEXU) (5d), 28477 (NY) (5d), 29341 (NY) (2), 29341 (XAL) (2), 35194 (NY) (5d), 41121 (NY) (5d); Neill 2572 (MEXU) (12a); Nervers 8303 (MEXU) (12a); Nevling 468 (MEXU) (5d); Niyomdham 1649 (NY) (6c); Noriega 22 (MEXU) (5c).

Ocaña 160 (MEXU) (12a); Ochoterena 271 (MEXU) (5e); Oliveira 52 (SP) (5d); Orellana 289 (MEXU) (12a); Ortega, L. 117 (XAL) (2), 431 (XAL) (2); Ortiz, G. 327 (MEXU) (5b); Ortiz, J. 331 (MEXU) (5a).

Palacios s. n. (MEXU) (5e); Palma s. n. (MEXU) (12a), Palmer, E. 27 (MEXU, NY) (5c), 339 (NY) (5d); 1069 (NY) (5b); Pancher s. n. (MO, NY) (7); Paniagua 610 (MEXU) (12a); Pascual 491 (MEXU) (5d); Peck 807 (NY) (12a); Pennell 4234 (NY) (12a); 9211 (NY) (5b); Peña-Chocarro 571 (MEXU) (5a); Peralta 378 (MEXU) (5c); Pere 2611 (NY) (5d); Pérez, A. 861 (MEXU, NY) (5b); Peterson 2 (NY) (6c); Pfeifer 1677 (MEXU) (5b); Pipoly 4875 (MO) (3); Pittier 12099 (NY) (12a), 13071 (NY) (3); Plowman 13763 (NY) (10b); Poilane 1351 (NY) (5d); Pringle 4107 (NY) (5d), 6332 (NY) (5b), 6739 (NY) (5b); Prinzie 157 (MEXU) (5b); Puch 373 (MEXU) (5a); Puga 17003 (MEXU) (5b); Puig 4646 (MEXU) (5d); Pulido s. n. (MEXU) (5a); Purpus 3235 (NY) (5e).

Quero 2424 (MEXU) (5a), 2758 (MEXU) (12a); Quezada 1699 (MEXU) (5b); Quipuscoa 797 (NY) (5d).

Ramammoorthy 2692 (MEXU) (12a), 2067 (MEXU) (5a), 2448 (MEXU) (12a), 4307 (MEXU) (5c); Ramírez s. n. (MEXU) (5c), s. n. (MEXU) (5c); Ramos 363 (MEXU) (12a); Ratter et al. 5941 (NY) (12c), Renson 232 (NY) (5d); Reyes-García 48 (MEXU) (5b), 761 (MEXU) (5b), 802 (MEXU) (5b), 1118 (MEXU) (5b), 1955 (MEXU) (5b), 2022 (MEXU) (12a), 2370 (MEXU) (12a), 2866 (MEXU) (5b), 5362 (MEXU) (5b); Ribera 717 (MEXU) (5b); Rico-Gray 472 (XAL) (4); Rimachi 5784 (NY) (5d); Rimcahi 10217 (NY) (5d); Rincón 1011 (MEXU) (12a), 1613 (MEXU) (12a), 1672

(MEXU) (12a); Rinehart A. LR23351 (NY) (6a); Rivera 2 (NY) (5d); Rivera, J. 717 (NY) (5b), 780 (NY) (5b); Robles 681 (XAL) (10b), 893 (MEXU) (12a); Robleto 775 (MO) (3), 986 (MO) (3), 1007 (MEXU) (5a), 1202 (MO) (3), 1329 (MO) (3); Rodríguez, D. 6 (NY) (5b); Rodríguez, G. s.n. (NY) (2); Romero 497 (XAL) (10b); Romero-Castañeda 6324 (MO) (3), 9743 (NY) (5d), 6324 (NY) (3); Rosas 618 (MEXU) (5d); Rubio 2403 (MEXU) (5d); Ruenes, R. 73 (MEXU); Rusby 361 (NY) (5d), Rzedowski 12233 (MEXU) (5e), 22307 (MEXU) (5c), 34203 (MEXU) (5b), 35724 (MEXU) (5c).

S.c. s. n. (MEXU) (11a); Salas 2102 (MEXU) (5b); Saldias 570 (MO, NY) (12b); Saldivar 28 (MEXU) (5b); Salinas F-3856 (XAL) (10b), 4266 (XAL) (10b); Salinas & Solis-Sánchez F-3497 (MEXU) (5e); Salsedo 157 (NY) (6b); Sandino 655 (MEXU) (5d); Santana 2956 (MEXU) (5b); Santiago 617 (MEXU) (5b); Sauders 1032 (NY) (2), 1042 (NY) (2); Saynes 2674 (MEXU) (5b), Schmitz 748 (NY) (5e); Schubert 1688 (MEXU) (5a); Scolnik & Luti 671 (NY) (12b); Seibert 385 (NY) (12a); Seigler 13583 (NY) (5e); Shunsuke B1241 (NY)19; Silva 6237 (SP) (5d); Simá 1249 (MEXU) (5a), 1668 (MEXU) (5a); Sinaca, M. 2040 (MEXU) (12a); Sintenis 1650 (NY) (5d); Small 638 (NY) (5d), 8855 (NY) (5d); Smith 68 (NY) (6b), 1581 (NY) (6b), 1661 (MO, NY) (3), 1839 (NY) (6b), 4708 (NY) (6b), 5276 (NY) (6b), 5801 (NY) (6b), 7913 (NY) (6b), 8524 (NY) (6b), 8897 (NY) (6b), 9201 (NY) (6b); Soejarto 5997 (NY) (6b); Sohmer 9381 (MEXU) (5d); Sol 812 (MEXU) (12a); Solheim 1763 (MEXU, NY) (5d); Solís-Magallanes 3033 (MEXU) (5b); Sorensen 7074 (XAL) (4); Soto, J.660 (MEXU) (5c), 1151 (MEXU) (5c), 2038 (MEXU) (5c), 4274 (MEXU) (5e), 4277 (MEXU) (5c); Sousa 8544 (MEXU) (1), 10961 (MEXU) (5a); Standley, P.21615 (NY) (5b), 22012 (NY) (5d); Stevens 3663 (MEXU) (9), 22296 (MEXU) (9); Steyermark 50708 (NY) (5b); Struwe 1216 (NY) (6b).

Tahir 699 (NY) (6c); Tapia s. n. (MEXU) (5a); Tapia & Carnevali 1386 (MEXU) (10a); Taylor 4403 (NY) (5b); Taylor, C. 10795 (MO) (11a); Teiller 878 (MO) (11a); Téllez 5610 (XAL) (4), 5621 (XAL) (4), 9959 (MEXU) (5b), 10472 (MEXU) (5b); Tenorio 19507 (MEXU) (5d); Tenorio & Alvarado-Cárdenas 20638 (MEXU) (5e); Tenorio & Kelly 21685 (MEXU) (5e); Tenorio et al

21617 (MEXU) (5e); Tessmann, G. 3237 (NY) (5d); Tiwari 349 (NY) (2); Torres, L. 154 (MEXU) (5b); Torres, R. 6462 (XAL) (2), 11849 (XAL) (10b); Torres, R. & Tenorio 12797 (MEXU) (5e); Tovar R. C. 133b (XAL) (2), 216 (XAL) (2); Trott S. s. n. (NY) (5e); Tsui 212 (NY) (6b); Tún 1076 (NY) (10b).

Ucán 992 (XAL) (4), 3606 (MEXU) (5a).

Vanpel 399 (NY) (6b); Vázquez 864 (XAL) (10b); Vega A. 2802 (MEXU) (1); Ventura, E.-López, E. 281 (XAL) (2), 1555 (XAL) (2), 1003 (XAL) (10b), 3611 (XAL) (10b), 21241 (NY) (12a); Villanueva 805 (XAL) (4); Villareal 6755 (MEXU) (5b), Vink 12190 (Z) (6a).

Walther 340 (NY) (5d); Wang, Y. 3190 (NY) (6b); Wang, C. 34989 (NY) (6b); Waterhouse 226 (NY) (6b); Weber 1133 (NY) (6b); Wedel 2570 (MO) (3); Werdermann 136 (MO) (11a); White D. 224 (MEXU, NY) (5a); Whitford 700 (NY) (6b); William, R. 2853 (NY) (6b); Wilson 1072 (NY) (11b), 2221 (NY) (11b); Woodson 1524 bis (NY) (12a); Worth, C. & J. Morrison 16162 (MO) (11a); Worthington 12398 (NY) (6c); Wright 1663 (MO) (3); Wurdak 300 (NY) (2).

Yuncker 4967 (NY) (10b), 6091 (NY) (2), 9134 (NY) (6b), 15106 (NY) (6b), 15730 (NY) (6b), 15867 (NY) (6b).

Zarucchi 3260 (NY) (5d); Zizumbo 151 (XAL) (10b), 1152 (XAL) (10b), 1153 (XAL) (10b); Zöllner 11373 (MO) (11a).

BIBLIOGRAFIA

- Adanson, M. 1763. Familias des Plantes vol. 2. Leeré. Paris.
- Allorge, L. 1998. Les *Thevetia*, compagnons des succulentes. *Succulentes* 21: 23-32.
- Alvarado-Cárdenas, L. O. 2003. La Familia Apocynaceae en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Puebla-Oaxaca). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- , 2004. Apocynaceae. *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. 38: 1-57.
- Backlund, M., O. Bengt & B. Bremer. 2000. Phylogenetic relationships within the Gentianales based of *ndhf* and *rbcl* sequences, with particular reference to the Loganiaceae. *Amer. J. Bot.* 87: 1029-1043.
- Barrios H., M. 1992. Análisis morfológico y químico de cuatro especies pertenecientes a la familia Apocynaceae de la flora de Guerrero. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Barthlott, W., C. 1990. Scanning electron microscopy of the epidermal surface in plants. Pp 69-83. *in* D. Claugher (Ed.), *Scanning Electron Microscopy in Taxonomy and Functional Morphology*. Systematic Association Special Volume 41. Clarendon Press. Oxford.
- , Neinhuis, D. Cutler, F. Ditsch, I. Meusel, I. Theisen & H. Wilhelmin. 1998. Classification and terminology of plant epicuticular waxes. *Bot. J. Linn. Soc.* 126: 237-260.
- Boiteau, P. & L. Allorge. 1978. Morphologie et biologie florales des Apocynaceae: 1. Differences essentielles entre les Plumerioidees et les Tabernaemontanoidees. (Apocynaceous morphology and biology: 1. Main differences between Plumerioideae and Tabernaemontaneae). *Adansonia* 17: 305-326.
- Bremer, B. 1992. Phylogeny of the Rubiaceae (Chiococceae) based on molecular and morphological data: useful approaches for classification and comparative ecology. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79: 380-387.
- Brummitt, R. K. & C. E. Powell. 1992. *Authors of Plant Names: A list of authors of scientific names of plants, with recommended standard forms of their names, including abbreviations*. Kew Royal Botanic Gardens, England.
- Bruyns, P. V. 2000. Phylogeny and biogeography of the Stapeliads: 1. Phylogeny. *Pl. Syst. Evol.* 221: 199-226.
- & P. Linder. 1991. A revision of *Microlooma* R. Br. (Asclepiadaceae-Asclepiadeae). *Bot. Jahrb. Syst.* 112: 453-527.
- Castillo A., O. 1984. La Familia Apocynaceae en el Estado de Quintana Roo, México. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Cronquist, A. 1981. *Integrate System of Classification of Flowering Plants*. Columbia University Press. New York.
- Davis, J. I., M. W. Frohlich & R. J. Soreng. 1993. Cladistic characters and cladogram stability. *Syst. Bot.* 18: 188-196.
- De Candolle, A. P. 1844. Apocynaceae. Pp. 318-489 *in* *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis*, Vol. 8. Fortin Masson. Paris.
- De Pinna, M. C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* 7: 367-394.
- Duke, J.A. 1922. Plantes nouvelles ou peu connues de la région amazonienne (2da parte). *Arch. Jard. Bot. Rio de Janeiro* 3: 247, pl 16.
- Endlicher, S. F. L. 1838. *Genera Plantarum Secundum Ordines Naturales Disposita*. Vindobonae.
- Endress, M. E., B. Sennblad, S. Nilsson, L. Civeyrel, M. W. Chase, S. Huysmans, E. Grafstrom & B. Bremer. 1996. A phylogenetic analysis of Apocynaceae *s.str.* and some related taxa in Gentianales: a multidisciplinary approach. *Opera Bot. Belg.* 7: 59-102.
- & V. P. Bruyns. 2000. A revised classification of the Apocynaceae *s.l.* *Bot. Rev.* 66: 1-56.
- , 2004. Apocynaceae: Brown and now. *Telopea* 10: 525-541.

- & W. D. Stevens. 2001. The renaissance of the Apocynaceae *s.l.*: Recent advances in systematics, phylogeny, and evolution. *Ann. Missouri Bot. Gard.*
- Endress, P. K., M. Jenny, M. E. Fallen. 1983. Convergent elaboration of apocarpous gynoecia in higher advanced Dicotyledons (Sapindales, Malvales, Gentianales). *Nordic J. Bot.* 3: 293-300.
- . 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press. Cambridge.
- . 1996. Diversity and evolutionary trends in angiosperms anthers. Pp. 92-110 in W.G. D'Arcy & R. C. Keating. *The Anther, form, function and phylogeny.*
- Erdtman, G. 1966. The acetholiysis method. A revised description. *Sven. Bot. Tidskr.* 54: 561-564.
- Ezcurra, C. 1981. Revisión de las Apocináceas de la Argentina. *Darwiniana* 23: 367-474.
- Fahn, A. 1982. *Plant Anatomy*. 3rd. Ed. Pergamon Press. Oxford.
- Fallen, M. E. 1983. A systematic revision of *Anechites* (Apocynaceae). *Brittonia* 35: 222-231.
- . 1984. The style-head of the Apocynaceae- its structure and significance. *Bot. Soc. Amer. suppl.* 5: 28-29.
- . 1985. The gynoecial development and systematic position of *Allamanda* (Apocynaceae). *Amer. J. Bot.* 72: 572-579.
- . 1986. Floral structure in the Apocynaceae: Morphological, functional and evolutionary aspects. *Bot. Jahrb. Syst.* 106: 245-286.
- Fjell, I. 1983. Anatomy of the xeromorphic leaves of *Allamanda nerifolia*, *Thevetia peruviana* and *Vinca minor* (Apocynaceae). *Nord. J. Bot.* 3: 383-392.
- Font Quer, P. 1982. *Diccionario de Botánica*. Labor, México
- Gensel, W. H. 1969. A revision of the genus *Thevetia* (Apocynaceae). Masters thesis. University of Connecticut. Storrs Connecticut.
- Gentry, A. H. 1998. Apocynaceae. Pp.116-132 in W. D. Stevens, C. Ulloa, U. A. Pool, O. M. Montiel (Editors), *Flora de Nicaragua*. Tomo 1, *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 85.
- Goloboff, P. 1999. NONA (NO NAME) ver. 2 Publicada por el autor, Tucumán, Argentina.
- Gunn C. R. & J. V. Dennis. 1976. *World Guide of Tropical Drift Seeds and Fruits*. Demeter Press Book. New York.
- Harber, W. A. 1984. Pollination by deceit in a mass-flowering tropical tree *Plumeria rubra* L. (Apocynaceae). *Biotropica* 16: 269-275.
- Holmgren, P.K., W. Keuken & E. K. Schofield. 2004. *Index Herbariorum*. International Association for Plant Taxonomy. The New York Botanical Garden. New York.
- Howell, G.J., A.T. Sliñater & R.B. Knox. 1993. Secondary pollen presentation in angiosperms and its biological significance. *Aust. J. Bot.* 41: 417-438.
- Huysmans, S., G. El-Ghazaly, S. Nilsson & E. Smets. 1997. Systematic value of tapetal orbicules: A preliminary survey of Cinchonoideae (Rubiaceae). *Can. J. Bot.* 815-827.
- Judd, W. S., C. S. Campbell, E. A. Kellogg, P. F. Stevens & M. J. Donoghue. 2002. *Plant Systematics: A Phylogenetic Approach*, ed. 2, Sinauer Associates. Sunderland Massachusetts. U.S.A.
- Jussieu, A. L. de. 1789. *Genera Plantarum*. Herissant. Paris.
- Klackenberg, J. 1998. Taxonomy and phylogeny of the genus *Camptocarpus s.l.* (Periplocoideae, Asclepiadaceae). *Bot. Jahrb. Syst.* 120: 45-85.
- Knudsen, J. T. & L. Tollsten. 1993. Trends in floral scent chemistry im pollination syndromes: floral scent composition in moth-pollinated taxa. *Bot. J. Linn. Soc.* 113: 2263-284.
- Kuijt, J. & R. W. J. M. Van der Ham. 1997. Pollen morphology of *Alstonia* (Apocynaceae). *Grana* 36: 96-104.
- Lanjouw, J. & F. A. Staffleu. 1956. *International Code of Botanical Nomenclature*. Utrecht.
- Lawrence, G. 1958. *Taxonomy of Vascular Plants*. New Delhi, Oxford.
- Leavenworth, W. C. 1946. A preliminar study of the vegetation of the region between Cerro Tancitaro and the Rio Tepalcatepec, Michoacan, Mexico. *Amer. Midl. Nat.* 36: 137-206.
- Leeuwenberg, A. J. M. 1983. Some remarks on the taxonomy of the Plumerioideae. *Bothalia* 14: 799-801.

- , 1994. Taxa of the Apocynaceae above the genus level. Series of Apocynaceae: 38. Wageningen Agric. Univ. Pap. 94: 45-60.
- , 1999. Series of revisions of Apocynaceae: 47. The genus *Cerbera* L. Wageningen Agric. Univ. Pap. 98: 64p.
- Liede, S. 1994. Myth and reality of the subtribe *Astephaninae* (Decne.) Schumann (Asclepiadaceae). Bot. J. Linn. Soc. 114: 81-98.
- & H. Kunze. 1993. A descriptive system for corona analysis in Asclepiadaceae and Periplocaceae. Pl. Syst. Evol. 185: 275-284.
- Linnaeus, C. 1737. Genera Plantarum. 1st Ed. Lugduni Batavorum.
- , 1738. Hortus Cliffortianus. Amsterdam.
- , 1753. Species Plantarum. Stockholm, Leiden.
- , 1754. Genera Plantarum, 5th Ed. Hafner Publishing Co. Germany.
- , 1758. Opera Varia in Quibus Continentur Fundamenta Botanica, Sponsalia Plantarum et Systema Naturae. Lucca.
- Lippold, H. 1980. Die Gattungen *Thevetia* L., *Cerbera* L. und *Cascabela* Rafin (Apocynaceae). Feddes Rept. 91: 45-55.
- López, A. V. & I. C. Machado. 1999. Pollination and reproductive biology of *Rauwolfia grandiflora* (Apocynaceae): Secondary pollen presentation, herkogamy and self-incompatibility. Plant Biol. 1: 574-553.
- Ludwing, D. C. G. 1760. Def. Gen. Pl. 3rd Ed. Lipzig.
- Luna, I. & H. Ochoterena. 2004. Phylogenetic relationship of the genera of Theaceae based on morphology. Cladistics 20: 223-270.
- Martínez, A. M. A., V. Evangelista O., M. Mendoza C., G. Morales G., G. Toledo O. & A. Wong L. 2001. Catálogo de Plantas Útiles de la Sierra Norte de Puebla, México. Cuadernos 27. UNAM. Instituto de Biología, México.
- Mauseth, J. D. 1988. Plant Anatomy. Menlo Park, California, USA.
- Miller, P. 1754. The Gardeners Dictionary. Abridged edition, 4th ed. London
- Morales, J. F. 1998. A synopsis of the genus *Mandevilla* (Apocynaceae) in Mexico and Central America. Brittonia 50: 214-232.
- Morrone, J. J. 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. Manuales & Tesis SEA, vol 3. CYTED. ORCYT-UNESCO. Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA). Zaragoza, España.
- Nicholas, A. & H. Baijnath. 1994. A consensus classification for the order Gentianales with additional details on the suborder Apocynineae. Bot. Rev. 60: 441-482.
- Nilsson, S. 1986. The significance of pollen morphology in the Apocynaceae. Pp. 359-374 in S. Blackmore, I.K. Ferguson (Editors), Pollen and Spores: Form and Function. J. Linn. Soc. Symp. Ser. 12.
- , 1990. Taxonomic and evolutionary significance of pollen morphology in the Apocynaceae. Pl. Syst. Evol. suppl. 5: 91-102.
- Nixon, K. C. 1999-2002. WinClada ver. 1.0000 Publicada por el autor, Ithaca, NY, USA.
- & J. M. Carpenter. 1993. On Outgroups. Cladistics 9: 413-426.
- & -----, 1996. On simultaneous analysis. Cladistics 12: 221--241.
- Nowicke, J. N. 1970. Apocynaceae, Pp. 59-185, in Flora of Panama. Ann. Missouri Bot. Gard. 57.
- Ochoterena-Booth, H. 2000. Systematics of *Hintonia* Bullock and the *Portlandia* complex (Rubiaceae). Diss. Ph. Doctor degree. Cornell University, Ithaca.
- Oliveira, P. E., P. E. Gibbs & A. A. Barbosa. 2004. Moth pollination of woody species in the Cerrados of Central Brazil: a case of so much owed to so few?. Pl. Syst. Evol. 245: 41-54.
- Ollerton, J. & S. Liede. 1997. Pollination systems in the Asclepiadaceae: a survey and preliminary analysis. Biol. J. Linn. Soc. 62: 593-610.
- Omino, E. 1996. A contribution to the leaf anatomy and taxonomy of Apocynaceae in Africa. Belmontia 29: 1-178

- Patterson, C. 1982. Morphological characters and homology. Pp. 21--74 in K. A. Joysey, A. E. Friday (Editors), Problems of Phylogenetic Reconstruction. Academic Press, London.
- Pichon, M. 1948a. Classification des Apocynacées. V. Cerbéroidées. Not. Syst. Paris. 13: 212-229.
- , 1948b. Classification des Apocynacées. IX. Rauvolfiées, Alstoniées, Allamandées et Tabernaémontanoidées. Mem. Mus. Natl. Hist. Nat. 27: 153-251.
- , 1949. Classification des Apocynacées: XXVII, Determination des graines de Plumérioidées et de Cerbéroidées Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Ser 2. 21: 266-269.
- , 1950a. Classification des Apocynacées. XXVIII. Supplément aux Plumérioidées. Mem. Mus. Natl. Hist. Nat. Ser. Bot. 1:145-173.
- , 1950b. Classification des Apocynacées: XXXI. Le fruti des genres Thevetia et Ahovai. Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Ser 2. 21: 291-294.
- Pire, S. M. 1989. Morfología polínica de las Apocynaceae de la Argentina. Bol. Soc. Argent. Bot. 26: 69-84.
- Plumel, M. M. 1991. Le genre *Himatanthus* (Apocynaceae) révision taxonomique. Bradea suppl. 5: 1-120.
- Post, T. E. von & C. E. O. Kuntze. 1904. Lexicon Genericum Phanerogamarum. Stuttgart.
- Potgieter, K & V. A. Albert. 2001. Phylogenetic relationships within *Apocynaceae s.l.* based on trnL intron and trnL-F spacer sequences and propagule characters. Ann. Missouri Bot. Gard. 88: 523-549.
- Proctor, M., P. Yeo & A. Lack. 1996. The Natural History of Pollination. Timber press. Portland.
- Punt, W., S. Blackmore, S. Nilsson & A. Le Thomas. 1994. Glossary of Pollen and Spores Terminology. LPP Contributions Series 1. LPP Foundation, University of Utrecht. Netherlands.
- Radford, A. E. 1986. Fundamentals of Plant Systematics. Harper & Row, Publishers. New York.
- Rafinesque-Schmaltz, C. S. 1838. Sylva Telluriana. Mantis Synoptica. New genera and species of trees and shrubs of North America. Philladelphia.
- Rickett, H. W. & F. A. Staffleu. 1960. Nomina Generica conservanda et rejicienda Spermatophytorum IV. Taxon 9: 67-86.
- Ridley, H. N. 1990. The Dispersal of Plants Throughout the World. L. Reeve & Co. LTD. Kent. UK.
- Rosatti, T. J. 1989. The genera of the suborder Apocynineae (Apocynaceae and Asclepiadaceae) in the Southeastern United States. J. Arnold Arbor. 70: 307-401.
- Roth, I. 1977. Fruits of Angiosperms. Gebruder Borntraeger, Berlin.
- Roubik, D. W. & P. J. E. Moreno. 1991. Pollen and spores of Barro Colorado Island. Monographs in Systematic Botany 36.
- Rzedowski, J. & G. Calderón de Rzedowski. 1998. Apocynaceae. Fl. Bajío Regiones Adyacentes. 70: 1-64.
- Sakane, M. e G. J. Shepherd. 1986. Uma revisao do género Allamanda L. (Apocynaceae). Revista Brasil. Bot. 9: 125-149.
- Sampson, F. B. & V. Anusarnsunthorn. 1990. Pollen of Australian species of *Parsonsia* (Apocynaceae). Grana 29: 97-107.
- Schumann, K. 1897. Apocynaceae. Pp. 109-189 in: Engler & Prantl., Naturlichen Pflanzenfamilien. 4. Engelman. Leipzig.
- Sennblad, B. & B. Bremer. 1996. The familial and subfamilial relationships of Apocynaceae and Asclepiadaceae evaluated whit rbcL data. Pl. Syst. Evol. 202: 153-175.
- & B. Bremer. 2002. Classification of Apocynaceae *s.l.* according to a new approach combining Linnaean and phylogenetic taxonomy. Syst. Biol. 51: 389-409.
- , M. E. Endress & B. Bremer. 1998. Morphology and molecular data in phylogenetic fraternity: The tribe Wrightieae (Apocynaceae) revisited. Amer. J. Bot. 85: 1143-1158.
- Simmons, M. P. and H. Ochoterena. 2000. Gaps as characters in sequence-based phylogenetic analyses. Systematic Biology 49:369-381.
- Simoes, A. O. & L. S., Kinoshita. 2002. The Apocynaceae s. str. of the Carrancas region, Minas Gerais, Brazil. Darwiniana 40: 127-169.
- Sousa, M. & S. Zárate. 1988. Flora Mesoamericana, Glosario para Spermatophyta. Español –Inglés. Instituto de Biología, UNAM. México.

- Standley, P. C. 1924. Apocynaceae. Pp. 1116-1147, *in*: Trees and Shrubs of Mexico. Contr. U.S. Natl. Herb. 23.
- & L. A. Williams 1958. Apocynaceae. Pp. 236-407 *in* Flora of Guatemala. Fieldiana, Bot. 24. Statistica V.6.0.3 Statsoft Corporation. <http://www.statsoftinc.com>
- Tournefort, J. P. 1700. Institutiones Rei Herbariae. 2nd Ed. Paris.
- Van der Ham, R., Y. M. Zimmermann, S. Nilsson, A. Igersheim. 2001. Pollen morphology and phylogeny of the *Alyxieae* (Apocynaceae). Grana 40: 169-191.
- Veillon, J. M. 1971. Une Apocynacée monocarpique de Nouvelle-Calédonie *Cerberiopsis candelabrum* Viell. Adansonia ser. 2, 11: 625-639.
- Vinckier, S. & E. Smets. 2002a. Systematic importance of orbicules diversity in Gentianales. Grana 41: 158-182.
- , 2002b. Morphological and ultrastructural diversity of orbicules in relation to evolutionary tendencies in Apocynaceae *s.l.* Ann. Bot. 90: 1-16.
- Weberling, F. 1989. Morphology of Flowers and Inflorescences. Cambridge University Press. New York.
- Williams, J. K. 1995. A new species of *Thenardia* (Apocynaceae: Apocynoideae) from Chiapas, Mexico, with notes on the genus. Brittonia 47: 403-407.
- , 1996a. A new combination in *Thevetia* (Apocynaceae). Sida 17: 185-190.
- , 1996b. The Mexican genera of the Apocynaceae (*sensu* A. DC.), with key and additional taxonomic notes. Sida 17: 197-213.
- , 1998. A revision of *Thenardia* H.B.K. (Apocynaceae, Apocynoideae). Lundellia (1): 78-94.
- , 2002. *Thoreauea* (Apocynaceae: Apocynoideae), a new genus from Oaxaca, Mexico. Lundellia 5: 47-58.
- Woodson, R. E. Jr. 1935. Observations on the inflorescence of Apocynaceae. Ann. Missouri Bot. Gard. 22: 2-49.
- , 1937. New otherwise noteworthy Apocynaceae of tropical America V. Ann. Missouri Bot. Gard. 24: 14-16.
- , 1938a. Studies in Apocynaceae. VII. An evaluation of *Plumeria* L. and *Himatanthus* Willd. Ann. Missouri. Bot. Gard. 25: 189- 224.
- , 1938b. Apocynaceae. Pp. 103-192, *in* North American Flora. Publ. New York Bot. Gard. 29.
- & J. A. Moore. 1938. The vascular anatomy and comparative morphology of apocynaceous flowers. Bull. Torrey Bot. Club 65: 135-170.
- Zomlefer, W. B. 1994. Guide to Flowering Plant Families. The University of North Carolina Press. Chapel Hill.
- Zunino, & Zullini (2003). Biogeografía, La Dimensión Espacial de la Evolución. Fondo de Cultura Económica, México.