



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

Instituto de Biología

*"Sistemática de Bernardia sección Tyria
(Euphorbiaceae)"*.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTORA EN CIENCIAS

P R E S E N T A

ANA ANGÈLICA CERVANTES MALDONADO

DIRECTOR DE TESIS: DR. HÉCTOR MANUEL HERNÁNDEZ MACÍAS

MÉXICO, D. F.

MAYO 2006



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.

RECONOCIMIENTOS

Deseo agradecer al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y a la Dirección General de estudios de Posgrado (DGEP) de la Universidad Nacional Autónoma de México por el apoyo recibido para la realización de este trabajo.

Así mismo agradezco a los miembros de mi comité tutorial el apoyo constante y asesoría durante los estudios de Doctorado.

Dr. Héctor M. Hernández Macías.

Dra. Helga Ochoterena Booth.

Dra. Hilda Flores Olvera.

Dr. Ken Oyama Nakagawa.

DEDICATORIA

A mis maestros, a todos ellos, les debo lo que soy.

Al maestro Javier Valdés Gutiérrez, a quien llevo cerca del corazón.

*Un maestro trabaja para la eternidad: nadie
puede decir dónde acaba su influencia.*

Henry Brooks Adams

AGRADECIMIENTOS

A mis hijos Luis Enrique y Víctor Daniel, mis mejores motivos.
A Enrique, en las tormentas y cuando escampa, gracias por estar conmigo.
A mi madre, mi maestra, compañera y cómplice de siempre.
A Florencia, gracias por tu enorme cariño, capaz de abrigar a todos nosotros.
A mis hermanas Claudia y Patricia, las quiero.
A mi hermano Juan Ignacio, ojalá no estuvieras tan lejos, te quiero.
A mis hermanos Andrés y Raquel les agradezco su cariño, fresco y sincero; los quiero mucho.
A mis sobrinos Alonso, María y Abraham.
A Don Enrique y Elsa, gracias por su cariño.
Agradezco profundamente al Dr. Héctor Hernández, la Dra. Hilda Flores, a la Dra. Helga Ochotorena y al Dr. Ken Oyama por su ayuda incondicional y sus valiosos comentarios que han moldeado y enriquecido este trabajo.
A la Dra. Hilda Flores por ser mi maestra de siempre, gracias por tu generosidad, tus conocimientos, tu convicción, tu pasión por la Botánica y tu amistad.
Al Dr. Héctor Hernández M. por su paciencia y confianza, por su apoyo invaluable.
A la Dra. Helga Ochotorena por haberme mostrado el camino de la cladística, por enseñarme a pescar...
A la Dra. Teresa Terrazas, en quien he descubierto una excelente persona, destacada profesional y dedicada maestra.
A Victor Steinmann, Martha Martínez Gordillo y Juan José Morrone, miembros del sínodo, quienes han seguido de cerca mi trabajo, aportando sus conocimientos.
A Carmen Loyola, por nuestra amistad y por su ayuda profesional para la realización de una parte importante de este trabajo.
A Pedro Mercado, por recibirme y apoyarme durante los meses que pasé en el Laboratorio de Fanerogamia.
A Carlos Gómez Hinostrosa, quien ha formado parte de este trabajo, desde las tormentosas recolectas en el campo hasta la realización del manuscrito final.
Al Dr. Fernando Chiang por compartir conmigo sus vastos conocimientos de nomenclatura y taxonomía.
Al Dr. Mario Sousa S., curador del Herbario Nacional en los tiempos en que inició este trabajo, gracias por su apoyo.
A Maru García Peña, por su ayuda para el préstamo del material de herbario.
A Francisco Santana Michel y al Instituto Manantlán de Ecología y Conservación de la Biodiversidad por su siempre grata compañía en el campo y las facilidades brindadas para la recolecta en Manantlán.
A Berenit Mendoza por su ayuda en el microscopio electrónico.
A Gerardo Pérez Ponce de León por recibirme en su laboratorio.
A mis amigos Patricia Hernández, Eduardo Domínguez, Leonardo Alvarado y Reyna Pacheco, nuestras pláticas, reuniones, chistes, polémicas y discusiones han sido la cereza del pastel.
A las jóvenes Sara Fuentes e Ivonne Sánchez, por su amistad y por ayuda con la complicada bibliografía.
A Alfredo Wong y Julio César Montero por su valiosa asesoría en cómputo y diseño.
A Gina, Andrés y Miguel les agradezco su siempre buena disposición y ayuda en la consulta de material bibliográfico.
A Armando Butanda por la consulta del acervo histórico.
A Lilia Espinosa y Rocío González, por sus atenciones y ayuda, gracias.
A Marisol Carrillo, Sabina Lara, Laura Díaz y Carmen Fuentes, gracias por su amistad.

ÍNDICE

- Reconocimientos
- Dedicatoria
- Agradecimientos
- Resumen
- Abstract

- I. INTRODUCCIÓN

- II. ANTECEDENTES
 - Familia Euphorbiaceae
 - El género *Bernardia*
 - Clasificación infragenérica de *Bernardia*
 - Bernardia* sección *Tyria*
 - Relación de *Bernardia* con otros géneros
 - Justificación del trabajo

- III. OBJETIVOS

- IV. MATERIALES Y MÉTODOS
 - Recopilación bibliográfica
 - Trabajo de campo
 - Morfología
 - Anatomía y arquitectura foliar

 - Análisis filogenético
 - Muestreo de terminales
 - Codificación de los caracteres
 - Estrategia de búsqueda
 - Análisis de remoción de caracteres
 - Evolución de caracteres
 - Sinopsis taxonómica

- V. RESULTADOS
 - Morfología
 - Estructuras vegetativas
 - Hábito
 - Tallos y braquiblastos
 - Hoja
 - Patrones de venación
 - Vaina de la vena media
 - Mesófilo

- Glándulas foliares
- Tricomas
- Estomas
- Cristales
- Estructuras reproductivas
 - Inflorescencias y expresión sexual
 - Flor
 - Fruto
 - Semilla

Análisis filogenético

- Listado de caracteres

- Caracteres excluidos

- Análisis cladístico

- Análisis de remoción de caracteres

- Evolución de caracteres

VI. DISCUSIÓN

VII. CONCLUSIONES

VIII. SINOPSIS TAXONÓMICA

IX. BIBLIOGRAFÍA

- Anexo A

- Anexo B

SISTEMÁTICA DE *BERNARDIA* SECCIÓN *TYRIA* (EUPHORBIACEAE)

I. INTRODUCCIÓN

El género *Bernardia* (Euphorbiaceae, Acalyphoideae, Bernardieae), de distribución neotropical, en Brasil y México se concentran la mayor parte de las especies. Webster (1994a) mencionó que estaba integrado por cerca de 50 especies, mientras que Govaerts *et al.* (2000) y Radcliffe-Smith (2001) reconocen cerca de 68 especies. Dado que recientemente se han publicado nuevas especies del género y hecho algunos cambios nomenclaturales (Cervantes & Jiménez, 2002; Cervantes *et al.* 2003; Cervantes & Flores, 2005), se estima que su número es de cerca de 72 especies. Según el esquema de clasificación infragenérica aceptado actualmente (Pax & Hoffmann, 1914), *Bernardia* está integrado por siete secciones, de las cuales *Tyria* es la de mayor número de especies (26 spp.), que se distribuyen predominantemente en México –donde la mayor parte son endémicas–, Centroamérica y las Antillas.

A pesar de que el esquema de clasificación de Pax & Hoffmann (1914) permite asignar las especies a una sección particular, no existen caracteres únicos que definan dichas secciones, lo que refleja la artificialidad de este esquema de clasificación. El principal objetivo de este trabajo es, a través de un análisis cladístico basado en morfología, poner a prueba la monofilia de *Bernardia* sección *Tyria*, así como dilucidar sus relaciones con las especies de las secciones restantes propuestas por Pax & Hoffmann, y la evolución de los caracteres que definen dichas agrupaciones, lo que permitirá poner a prueba, de manera preliminar, la naturalidad de su sistema de clasificación. Finalmente, la incorporación de especies de todas las secciones de *Bernardia* en el análisis filogenético posibilitará el

poner a prueba, de manera preliminar, la monofilia del género, que ya ha sido sugerida por estudios moleculares (Wurdack *et al.*, 2005).

RESUMEN

Bernardia es un género neotropical con cerca de 72 especies que se distribuyen desde el sur de Estados Unidos hasta Argentina, con algunas especies en las Antillas. A pesar de que las filogenias moleculares sugieren la monofilia de *Bernardia*, no se han hecho estudios para establecer hipótesis acerca de las relaciones filogenéticas entre sus especies. De las siete secciones propuestas por Pax & Hoffmann, *Bernardia* secc. *Tyria* constituye el grupo con mayor número de especies y el mejor entendido taxonómicamente, por lo que el objetivo principal de este estudio fue poner a prueba su monofilia; para ello se realizó un análisis cladístico basado en parsimonia en el que se utilizaron 70 caracteres macro y micromorfológicos potencialmente informativos de estructuras vegetativas y reproductivas. Se incluyeron 40 especies representativas de todas las secciones de *Bernardia* (23 de la secc. *Tyria*), tres géneros (de seis) de la tribu Bernardieae (*Adenophaedra*, *Discocleidion* y *Necepsia*) y uno (de cinco) de la tribu Adelleae (*Adelia*) que se usó como grupo externo funcional. Este muestreo permitió poner a prueba de manera preliminar tanto la monofilia del género *Bernardia*, como el esquema de clasificación infragenérica de Pax & Hoffmann. En el consenso, resultado de 60 árboles más parsimoniosos, se observa que *Bernardia* secc. *Tyria* es parafilética, ya que incluye a *B. crassifolia* (única especie de la secc. *Crassifoliae*); *Bernardia* secc. *Alevia* se recupera como grupo monofilético; las secciones monotípicas *Passaea* y *Traganthus* se anidan en un clado con las especies de las secciones parafiléticas *Polyboea* y *Phyllopassaea*, por lo que no se corrobora el esquema de clasificación infragenérica de los autores mencionados. Dado que *Bernardia* secc. *Tyria* conforma un grupo monofilético si se incluye a *B. crassifolia*, se propone un cambio de circunscripción para esta sección. El presente trabajo incluye además una sinopsis taxonómica de la secc. *Tyria*, con una clave para la identificación de las especies, así como descripciones, sinonimia, y datos ecológicos y biogeográficos.

Palabras clave: Euphorbiaceae, Bernardieae, *Bernardia*, *Tyria*, morfología, filogenia.

ABSTRACT

Bernardia is a neotropical genus of ca. 72 species distributed from southern United States to Argentina, with some species in the West Indies. Although molecular phylogenies have suggested the monophyly of *Bernardia*, there are not studies establishing hypotheses of the phylogenetic relationships at the species and sectional levels. Of the seven sections proposed by Pax & Hoffmann, *Bernardia* secc. *Tyria* is the group containing the higher number of species and the better known taxonomically, and the main objective of this study was to test the monophyly of this section. A cladistic analysis based on parsimony was conducted. The analysis included 70 potentially informative morphological characters from vegetative and reproductive structures from 40 species representing all sections of *Bernardia*, (23 from sect. *Tyria*), in addition to three (of six) genera of Bernardieae (*Adenophaedra*, *Discocleidion* and *Necepsia*) and one (of five) of Adelleae (*Adelia*), the latest one used as the functional outgroup. This sampling allowed testing at a preliminary stage the monophyly of *Bernardia* as well as the Pax & Hoffmann's infrageneric classification. The consensus of 60 equally most parsimonious trees revealed that *Bernardia* section *Tyria* is paraphyletic, as it includes *B. crassifolia* (unique species of sect. *Crassifoliae*). On the other hand, *Bernardia* section *Alevia* is a monophyletic group, and the monotypic sections *Passaea* and *Traganthus* are nested in a clade with the paraphyletic sections *Polyboea* and *Phyllopassaea*. Thus, the classification scheme of Pax & Hoffmann is not corroborated. Nevertheless, *Bernardia* sect. *Tyria* is monophyletic if *B. crassifolia* is included within it. Therefore a re-circumscription of section *Tyria* is provided and a taxonomic synopsis is included with a key for species identification, taxonomic descriptions, synonymy, and additional ecological and biogeographical data.

Key words: Euphorbiaceae, Bernardieae, *Bernardia*, *Tyria*, morphology, phylogeny.

II. ANTECEDENTES

Familia Euphorbiaceae

Las Euphorbiaceae, una de las familias más grandes de angiospermas, se encuentran bien representadas en regiones tropicales y subtropicales del mundo. La familia fue descrita por Antonii Laurentii de Jussieu en 1789, quien reconoció 33 géneros. Baillon en 1858 propuso un sistema de clasificación para la familia que era poco informativo acerca de las relaciones entre los grupos. En 1866 Müller estableció la primera clasificación detallada de la familia en subfamilias, tribus y subtribus. Bentham (1880), Pax (1890), Pax & Hoffmann (1931) y Hurusawa (1954), siguieron el sistema de Müller, con modificaciones menores en algunos casos. No fue sino hasta 1975 que Webster propuso un esquema de clasificación alternativo que agrupó 300 géneros de Euphorbiaceae en cinco subfamilias (Phyllanthoideae, Oldfieldioideae, Acalyphoideae, Crotonoideae y Euphorbioideae) y 52 tribus. Con base en la propuesta de 1975, este mismo autor publicó, en 1994, una sinopsis taxonómica que incluyó las mismas subfamilias, reconoció solamente 49 tribus e incrementó el número de géneros a 317 (Webster, 1994a). En 2001, Radcliffe-Smith retoma el sistema de Webster con algunas modificaciones, siendo éste el esquema de clasificación más aceptado hasta que se realizaron filogenias moleculares.

A partir de estudios moleculares (Savolainen *et al.*, 2000; Soltis *et al.*, 2000; Chase *et al.*, 2002; Wurdack & Chase, 2002) se reconoció a las Euphorbiaceae como un grupo no natural, en el que se anidaban cinco linajes monofiléticos. El mayor de estos linajes es Euphorbiaceae *sensu stricto* (s.s.), que agrupa a las subfamilias uniovuladas de Euphorbiaceae (Acalyphoideae, Crotonoideae y Euphorbioideae) y que contiene 245 géneros y cerca de 6000 especies (*sensu* Radcliffe-Smith, 2001). Las subfamilias biovuladas Phyllanthoideae y Oldfieldioideae se segregaron de las Euphorbiaceae s.s., constituyendo dos familias distintas: Phyllanthaceae y Picrodendraceae, respectivamente (Angiosperm Phylogeny Group, 2003). Así, Euphorbiaceae s.s., Phyllanthaceae, Picrodendraceae, Putranjivaceae y Pandaceae, conforman las Euphorbiaceae *sensu lato*. Es importante mencionar que la concepción de las Euphorbiaceae en su sentido estricto ya había sido propuesta por Corner (1976) y Meeuse (1990) con base en el número de óvulos por lóculo, ya que en términos generales separaron a aquellos géneros con un solo óvulo por lóculo de los que tienen dos óvulos por lóculo.

El género *Bernardia*

Bernardia Houst. ex Miller es un género americano, que según las estimaciones derivadas de este trabajo comprende 72 especies (Cuadro 1) y se distribuye desde el sur de Estados Unidos hasta Uruguay y también en las Antillas. Se encuentra en matorral xerófilo, bosque tropical caducifolio, encinar, bosque mesófilo de montaña y en raras ocasiones en bosque tropical perennifolio.

El género comprende árboles, arbustos o hierbas, generalmente dioicos; los tricomas varían de simples a estrellados; las hojas son penninervadas a palmatinervadas, generalmente con glándulas cicatricoso crateriformes. Las inflorescencias son generalmente unisexuales, con flores apétalas. Las flores estaminadas tienen de 3 a 4 tépalos y presentan un disco intraestaminal (excepto en *B. sideoides*), el número de estambres varía de 4 a 44. Las flores pistiladas son sésiles sobre la bráctea y tienen 4 a 7 tépalos imbricados; los estilos son bífidos, flabelados o lacerado-lacinulados. Los frutos son capsulares y las semillas son carinadas, generalmente variegadas (Pax & Hoffmann, 1914; Radcliffe-Smith, 2001; Cervantes, 2002).

Clasificación infragenérica de *Bernardia*

Müller (1865) estableció la primera clasificación infragenérica para *Bernardia* donde reconoció las secciones *Adenophaedra* Müll. Arg., *Alevia* (Baill.) Müll. Arg., *Passaea* (Baill.) Müll. Arg., *Phyllopassaea* Müll. Arg., *Polyboea* (Klotzsch) Müll. Arg., *Tyria* (Klotzsch) Müll. Arg. y *Traganthus* (Klotzsch) Müll. Arg. Posteriormente, Pax & Hoffmann (1914) separaron a *Adenophaedra* de *Bernardia* y retomaron las secciones propuestas por Müller, agregando una más, quedando la clasificación infragenérica integrada por siete secciones: *Alevia*, *Crassifoliae* Pax & K. Hoffm., *Passaea*, *Phyllopassaea*, *Polyboea*, *Traganthus* y *Tyria*. Los caracteres utilizados por estos autores para delimitar las secciones fueron el hábito, el tipo de tricomas, la forma de los estilos, la presencia de disco en las flores estaminadas y el tipo de nervaduras.

Cuadro 1. Géneros y especies de Bernardieae incluidos en este trabajo. Se incluyen todos los nombres aceptados para *Bernardia* clasificados según el esquema de Pax y Hoffmann (1914). Las especies sombreadas corresponden a los terminales que se incluirán en el análisis filogenético; para los géneros de los grupos externos los números entre paréntesis indican el número de especies muestreadas respecto al total en cada nivel taxonómico (según Govaerts *et al.*, 2000).

GRUPO INTERNO		
<i>Bernardia</i> secc. <i>Tyria</i>		
1	<i>B. albida</i>	Endémica México
2	<i>B. carpinifolia</i>	Antillas
3	<i>B. chiangii</i>	Endémica México
4	<i>B. chiapensis</i>	Endémica México
5	<i>B. fonsecae</i>	Endémica México
6	<i>B. fruticososa</i>	República Dominicana
7	<i>B. gentryana</i>	Endémica México
8	<i>B. heteropilosa</i>	Endémica México
9	<i>B. incana</i>	México, E.U.
10	<i>B. lagunensis</i>	Endémica México
11	<i>B. mcvaughii</i>	Endémica México
12	<i>B. mexicana</i>	Endémica México
13	<i>B. mirandae</i> (no publicada)	Endémica México
14	<i>B. mollis</i>	México, Guatemala
15	<i>B. myricifolia</i>	México, E.U.
16	<i>B. nicaraguensis</i>	México a Costa Rica
17	<i>B. oblanceolata</i>	México, Guatemala
18	<i>B. obovata</i>	México, E.U.
19	<i>B. ovalifolia</i>	Endémica México
20	<i>B. rzedowskii</i>	Endémica México
21	<i>B. santanae</i>	Endémica México
22	<i>B. spongiosa</i>	Endémica México
23	<i>B. valdesii</i>	Endémica México
24	<i>B. viridis</i>	Endémica México
25	<i>B. wilburii</i>	Endémica México
26	<i>B. yucatanensis</i>	México, Guatemala
	<i>B. tenuifolia</i> (por revalidarse ?)	República Dominicana
<i>Bernardia</i> secc. <i>Phyllopassaea</i>		
37	<i>B. alarici</i>	Argentina
38	<i>B. asplundii</i>	Argentina
39	<i>B. caperoniifolia</i>	Brasil, Uruguay
40	<i>B. geniculata</i>	Brasil
41	<i>B. hagelundii</i>	Argentina
42	<i>B. hassleriana</i>	Brasil, Paraguay
43	<i>B. hirsutissima</i>	Brasil
44	<i>B. leptostachys</i>	Brasil, Paraguay
45	<i>B. longipedunculata</i>	Brasil, Paraguay
46	<i>B. lorentzii</i>	Brasil, Paraguay, Argentina
47	<i>B. multicaulis</i>	Brasil
48	<i>B. odonellii</i>	Argentina
49	<i>B. ovata</i>	Paraguay
50	<i>B. polymorpha</i>	Brasil, Paraguay
51	<i>B. pooleae</i>	Honduras
52	<i>B. sellowi</i>	Brasil, Uruguay
53	<i>B. simplex</i>	Paraguay
<i>Bernardia</i> secc. <i>Polyboea</i>		
54	<i>B. amazonica</i>	Venezuela
55	<i>B. ambigua</i>	Brasil
56	<i>B. axillaris</i>	Brasil
57	<i>B. brevipes</i>	Brasil
58	<i>B. celastrinea</i>	Brasil
59	<i>B. confertifolia</i>	Brasil
60	<i>B. corensis</i>	Venezuela, Antillas
61	<i>B. chinantensis</i>	Endémica México
62	<i>B. jacquiniana</i>	Venezuela, Ecuador
63	<i>B. macrophylla</i>	Panamá
64	<i>B. micrantha</i>	Brasil
65	<i>B. pulchella</i>	Brasil, Argentina
66	<i>B. scabra</i>	Brasil
67	<i>B. similis</i>	Brazil
68	<i>B. tamanduana</i>	Brasil
69	<i>B. venezuelana</i>	Venezuela
<i>Bernardia</i> secc. <i>Traganthus</i>		
70	<i>B. sidoides</i>	México, Nicaragua, Brasil
Por definir sección		
71	<i>B. flexuosa</i>	Brasil
72	<i>B. gambosa</i>	Brasil
<i>Bernardia</i> secc. <i>Crassifoliae</i>		
35	<i>B. crassifolia</i>	Brasil
<i>Bernardia</i> secc. <i>Passaea</i>		
36	<i>B. spartioides</i>	Brasil
GRUPOS EXTERNOS (2)		
TRIBU BERNARDIEAE		
<i>Amyrea</i>	Madagascar	
<i>Adenophaedra</i> (1/3) (<i>A. grandifolia</i>)	América tropical	
<i>Discocleidion</i> (1/1) (<i>D. rufescens</i>)	China	
<i>Necepsia</i> (1/3) (<i>N. afzelii</i>)	África	
<i>Paranecepsia</i>	África	
GRUPO EXTERNO FUNCIONAL		
TRIBU ADELIEAE		
<i>Adelia</i> (3/13) (<i>A. barbinervis</i> ,		
<i>A. cinerea</i> , <i>A. oaxacana</i>)	América tropical	
<i>Crotonogynopsis</i>	África	
<i>Enriquebeltrania</i>	Endémico México	
<i>Lasiocroton</i>	Antillas	
<i>Leucocroton</i>	Antillas	

Aunque no ha habido controversia respecto al reconocimiento de *Bernardia* y sus secciones, la mayor parte de los caracteres diagnósticos de las mismas que manejan Pax & Hoffmann (1914) difícilmente podrían constituirse en sinapomorfías al realizar un análisis cladístico, ya que la mayor parte de ellos son compartidos por las especies de varias secciones (Cuadro 2). Por ejemplo, respecto al hábito, las especies de las secciones *Alevia*, *Crassifoliae*, *Polyboea* y *Tyria* son arbustivas, las de *Phyllopassaea* y *Passaea* son subarbustivas y solamente *Bernardia sidoides* de la sección *Traganthus* es una hierba anual. En cuanto al tipo de tricomas, solamente *Tyria* y *Alevia* tienen tricomas estrellados y las especies del resto de las secciones solamente tricomas simples. Cuando se refieren al tipo de hojas que caracterizan a las especies de las secciones, Pax & Hoffmann (1914) confunden varios caracteres: patrón general de nerviación, número de nervios basales, longitud de los nervios basales y forma de la hoja, por lo que es necesario, en primer lugar, establecer caracteres y estados de carácter adecuados, que sean útiles desde el punto de vista taxonómico y que puedan ser codificados para ser utilizados en un análisis filogenético. En cuanto a los receptáculos estaminados, Pax & Hoffmann (1914) mencionan que son glandulíferos, refiriéndose a lo que en este trabajo se ha denominado como disco interestaminal, que excepcionalmente no se presenta en *Bernardia sidoides* de la sección *Traganthus*. Solamente las especies de *Bernardia* sección *Tyria* tienen estilos lacerados, y dado que este tipo de estilos únicamente se presentan en las especies de esta sección, es posible que al realizar un análisis cladístico, este carácter se corrobore como una sinapomorfía del grupo.

Cuadro 2. Caracteres diagnósticos de las secciones de *Bernardia* según Pax & Hoffmann (1914).

Carácter	<i>Alevia</i>	<i>Crassifoliae</i>	<i>Passaea</i>	<i>Phyllopassaea</i>	<i>Polyboea</i>	<i>Traganthus</i>	<i>Tyria</i>
Hábito	Arbustos	Arbustos muy ramificados	Subarbustos con aspecto de gramíneas (espartioideos)	Sufrútices. Tallos simples o rara vez moderadamente ramificados en subumbelas	Arbustos irregularmente ramificados	Hierbas anuales	Arbustos
Tricomas	Estrellados y simples	Simple	Simple	Simple	Simple	Simple	Estrellados y simples
Hojas	Penninervadas o base 3-5 nervada	Base trinervada	Escuamiformes	3-5 nervadas con los nervios basales muy alargados	Penninervadas o base cortamente trinervada	Penninervadas	Penninervadas o base 3-5 nervada
Receptáculo estaminado	Glandulífero	Glandulífero	Glandulífero	Glandulífero	Glandulífero	Eglanduloso	Glandulífero
Estilo	No lacinulado	No lacinulado	No lacinulado	No lacinulado	No lacinulado	No lacinulado	Lacinulado-lacerado

A pesar de estos problemas, por lo general la mayor parte de las especies pueden ser clasificadas bajo las secciones de Pax & Hoffmann. Sin embargo, Webster (1994a) indicó que algunas secciones, especialmente *Traganthus*, podrían merecer un estatus genérico, pero no fundamentó esta aseveración. Esta percepción es compartida por Radcliffe-Smith (2001), quien menciona que los caracteres distintivos de las especies de las secciones *Passaea* y *Traganthus* podrían situarlas como géneros independientes de *Bernardia*.

De las 72 especies de *Bernardia* que se reconocen en este trabajo, 26 pertenecen a la sección *Tyria*, ocho a la sección *Alevia*, 16 a *Polyboea*, 17 a *Phyllopassaea*, además de las especies de las secciones monotípicas *Crassifoliae*, *Passaea* y *Traganthus* (Cuadro 1). La sección *Tyria* es predominantemente mexicana, solamente *B. dichotoma* (= *B. carpinifolia*) y *B. fruticulosa* se distribuyen en las Antillas (Sauget & Liogier, 1953; Liogier, 1971; Cervantes 2002; Cervantes & Flores, 2005). Las especies de la sección *Alevia* se encuentran en México, Centroamérica y Sudamérica (Pax & Hoffmann, 1914; Croizat, 1946; Howard, 1986; Cervantes & Flores, 2005). La sección monotípica *Traganthus*, originaria de Sudamérica (Brasil, Guyana y Venezuela) e introducida a México y Nicaragua (Pax & Hoffmann, 1914; McVaugh, 1995; Govaerts *et al.*, 2000; Webster, 2001; Cervantes, 2002), contiene sólo a *B. sidoides*; las secciones monotípicas *Passaea* y *Crassifoliae* se distribuyen en Brasil (Pax & Hoffmann, 1914), mientras que las secciones *Polyboea* y *Phyllopassaea* se encuentran distribuidas en México, Centroamérica, las Antillas y Sudamérica (Pax & Hoffmann, 1914; Lourteig & O'Donnell, 1942; Standley, 1925; Croizat, 1943; Steyermark, 1952; Lourteig, 1955; Villa,

1960; Allem & Irgang, 1976; Allem & Waechter, 1977; Lundell, 1985; Cervantes & Flores, 2005).

Bernardia* sección *Tyria

Tyria fue descrito como género en 1850 por Klotzsch, quien se basó en un ejemplar proveniente de México (Endlicher, 1850). En 1852 Scheele describe *Tyria myricaefolia* a partir de una recolecta de Lindheimer proveniente de Neubraunfels (Texas). Baillon (1858) incluye este mismo género en su *Étude Générale du Groupe de Euphorbiacées*, mencionando que se trata de arbustos de América subtropical. Müller en 1865 ubica a *Tyria* como una sección del género *Bernardia* e incluye cuatro especies [*B. mexicana* (Hook. & Arn) Müll. Arg., *B. dichotoma* (Willd.) Müll. Arg. (= *B. carpinifolia* Griseb.), *B. leprosa* (Willd.) Müll. Arg. y *B. microphylla* (A. Rich.) Müll. Arg.].

En 1914 Pax & Hoffmann reconocen la sección *Tyria* de Müller y describen cinco especies: *B. aspera* Pax & K. Hoffm., *B. dichotoma* (= *B. carpinifolia*), *B. mexicana*, *B. myricifolia* (Scheele) S. Watson y *B. tenuifolia* Urb; *Bernardia leprosa* y *B. microphylla* fueron transferidas al género *Leucocroton* Griseb. Estos autores caracterizaron a la sección *Tyria* con base en el hábito (arbustos), el indumento estrellado o fasciculado, la nerviación de las hojas, la presencia de un receptáculo estaminado glandulífero y los estilos lacinado-lacerados. Estos caracteres, en especial la combinación tricomas estrellados-estilos lacerados, permiten establecer que, bajo el esquema de Pax & Hoffmann (1914), las especies que poseen estos rasgos, pertenecen sin lugar a dudas a la sección *Tyria*.

Después de la monografía de Pax & Hoffmann (1914) se fueron describiendo aisladamente otras especies, algunas veces mencionando explícitamente la sección a la que pertenecen (e. g. Lundell, 1940) o bien mencionando su afinidad con *Bernardia mexicana*, de la sección *Tyria* (e.g. Lundell, 1976).

En 1943 Moscoso transfiere *Bernardia tenuifolia* al género *Adelia*, sin justificar dicha transferencia ni el cambio nomenclatural, citando únicamente un ejemplar de la localidad de Barahona, en el monte Lahó, que es la misma localidad del ejemplar en el que se basó Urban para describir la especie, pero sin indicar explícitamente el colector y número de colecta. De modo que no es posible saber si el ejemplar que cita Moscoso es el del protólogo (*Fuertes 1340*). Actualmente se encuentra un duplicado del ejemplar *Fuertes 1340* en el Herbario de Ginebra (G); las fotografías permiten reconocer que este ejemplar pertenece al género *Bernardia*, tanto por el tipo de tricomas, la presencia de glándulas cicatricoso-crateriformes, como por el tipo de inflorescencias. Es posible que deba revalidarse a *B. tenuifolia*; sin embargo, hasta no estudiar el material tipo detalladamente, no podrá determinarse con certeza su estatus específico, por lo que esta especie no fue incluida en el presente trabajo. Así, se considera que la sección *Tyria* tiene 26 especies.

Relación de *Bernardia* con otros géneros

Históricamente, la relación de *Bernardia* con otros géneros ha sido confusa. Miller (1754), basado en un escrito de 1730, de William Houstoun, describió dos especies de *Bernardia* que no se consideraron válidas debido a que ambas fueron nombradas con un polinomio (Bucheim, 1962). En 1759 Linneo asignó, con base en un ejemplar de

Patrick Browne de Jamaica (el mismo visto por Miller), el primer nombre binominal para una especie del género, aunque bajo *Adelia* L. (*Adelia bernardia*). En 1760, Jacquin describió bajo *Acalypha* otra especie de *Bernardia* [*Acalypha corensis* Jacq. = *Bernardia corensis* (Jacq.) Müll. Arg.]. Cavanilles en un manuscrito del año 1802 describió *Adelia dodecandra*, señalando que D. Martin de Sesé (sic) fue su descubridor, aunque en realidad se trataba de una especie de *Bernardia* [= *B. dodecandra* (Sessé ex Cav.) McVaugh]. Entre 1821 y 1858 se describen varios géneros, que más tarde fueron considerados bajo sinonimia de *Bernardia*, tal es el caso de *Bivonia* Spreng. (Sprengel, 1821), *Traganthus* Klotzsch, *Phaedra* Klotzsch (Endlicher, 1850), *Polyboea* Klotzsch (Endlicher, 1850), *Tyria* Klotzsch (Endlicher, 1850), *Alevia* Baill. (Baillon, 1858) y *Passaea* Baill. (Baillon, 1858). Fue Grisebach (1859) quien describió por vez primera una especie válida bajo el género *Bernardia* (*B. carpinifolia* Griseb., basándose en el mismo ejemplar que vio Linneo. En 1865, Müller, al igual que Grisebach, reconoce a *Bernardia* como distinto de *Adelia*, lo circunscribe taxonómicamente y propone el primer esquema de clasificación infragenérica que agrupa 20 especies, muchas de ellas descritas anteriormente bajo otros géneros, que reconoció como secciones. Una de las secciones que Müller incluyó en *Bernardia* como dudosa, fue la sección *Adenophaedra*. En 1874, el mismo Müller reconoce a *Adenophaedra* como un género distinto. Al igual que Müller, Bentham (1880) y Pax & Hoffmann (1914) separaron a *Bernardia* de *Adenophaedra*, estos últimos situando a los dos géneros en dos series distintas de la subtribu Mercurialinae, Bernardiiformes y Alchorneiformes respectivamente, y ubicando a *Adelia* en la misma subtribu, pero en la serie Adeliiformes.

La confusión de *Bernardia* con *Adelia* deriva de una semejanza superficial y de un escaso conocimiento de su morfología. Para 1914, Pax & Hoffmann delimitaron ambos géneros e incluso los ubicaron en series diferentes, separando a Bernardiiformes de Adeliiformes, con base en el tipo de disco estaminal y el tipo de estambres. En Bernardiiformes, el disco es interestaminal y las anteras 4-loculares, mientras que en Adeliiformes el disco es anular y extraestaminal y las anteras 2-loculares. Estas diferencias, especialmente las referidas a las anteras, ya habían sido advertidas por Bentham (1878), y permiten separar claramente a las especies de *Adelia* de las de *Bernardia*.

En 1975, Webster incluye a *Bernardia* en la tribu Bernardieae Webster, junto con *Adenophaedra* (Müll. Arg.) Müll. Arg., *Discocleidion* (Müll. Arg.) Pax & K. Hoffm., *Necepsia* Prain y *Paranecepsia* Radcl.-Sm; *Adelia* fue incluida en la tribu Adelleae Webster. En 2001 Radcliffe-Smith incluye en la tribu Bernardieae al género africano *Amyrea* Leandri. Sólo *Bernardia* y *Adenophaedra* son neotropicales, *Amyrea*, *Necepsia* y *Paranecepsia* se distribuyen en África y *Discocleidion* en China.

Dentro de Bernardieae, los géneros están morfológicamente bien delimitados. En su clave genérica, tanto Webster (1994a) como Radcliffe-Smith (2001), separan a *Discocleidion* y *Paranecepsia* del resto de los géneros de la tribu, por presentar estipelas. Caracterizan a *Adenophaedra* como el único género de la tribu que tiene un estilo no dividido formando capuchón sobre el ovario, que además posee solamente 2 ó 3 estambres, mientras que los demás géneros tienen un mayor número de estambres. La quilla de las semillas y el tipo de anteras permiten distinguir a *Bernardia* de

Necepsia, ya que en el primero la quilla casi siempre es conspicua y las anteras emarginadas, mientras que en el último las semillas no son carinadas y las anteras son apiculadas; en *Amyrea* las hojas no son estipeladas y las anteras son muticosas.

Con el advenimiento de filogenias moleculares se ha puesto de manifiesto que un número importante de las tribus de Webster (1994a) no son monofiléticas y éste es el caso de Bernardieae. Wurdack *et al.* (2005), con base en un estudio combinado utilizando los genes *rbcL* y *trnL-F*, erigen Acalyphoideae *sensu stricto* con base en un clado fuertemente apoyado que contiene 11 tribus de Acalyphoideae *sensu* Radcliffe-Smith (2001). En este estudio Wurdack *et al.* (2005) distinguen ocho subclados (Fig. 1, señalados con la letra A) dentro de las Acalyphoideae. En el subclado 7 se encuentran *Bernardia* y *Adenophaedra* (tribu Bernardieae) formando un grupo monofilético cuyo género hermano es *Caryodendron* (tribu Caryodendreae Webster). La relación de *Adenophaedra* con *Caryodendron* ya había sido sugerida por Bentham (1880) y Pax & Hoffmann (1914). Respecto al resto de los géneros que integran Bernardieae *sensu* Webster (1975, 1994a) y Radcliffe-Smith (2001), Wurdack *et al.* (2005) comentan que al incluir *Paranecepsia* en el muestreo, éste se resuelve como género hermano de *Pseudoagrostistachys* [de la tribu Agrostistachydeae (Müll. Arg.) Webster], en una posición muy alejada del clado que incluye a *Bernardia* y *Adenophaedra*. Así mismo señalan que la posición filogenética de *Amyrea* resulta muy alejada del clado *Bernardia-Adenophaedra* por lo que no hay un sustento filogenético para considerarlo parte de Bernardieae. En este estudio Wurdack *et al.* (2005) ubican a *Amyrea* dentro del clado de las alcorneoides, que incluye a la mayor parte de los géneros de las tribus Alchorneae (Hurusawa) Hutchinson, a dos géneros de Caryodendreae Webster, un

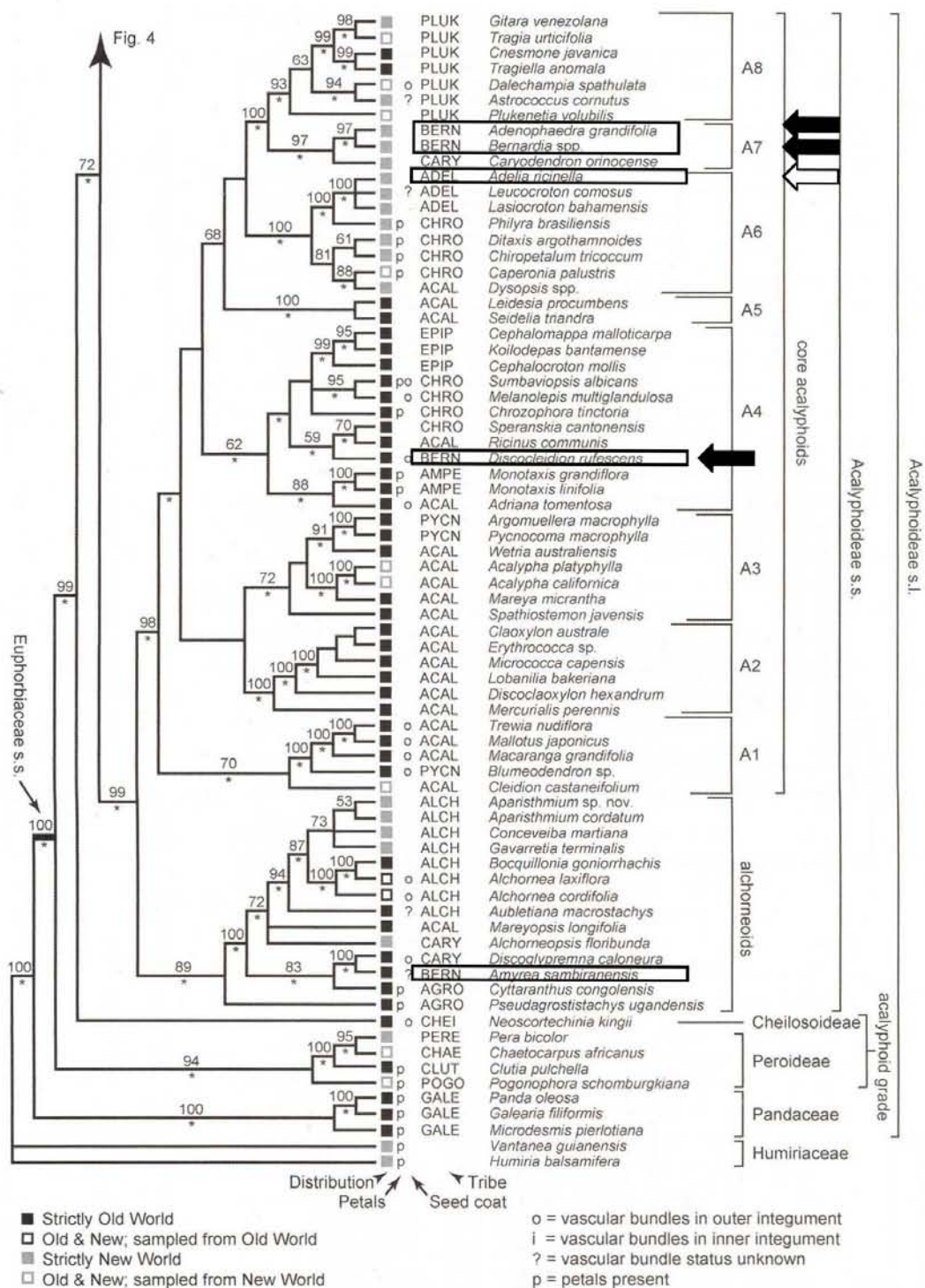


Figura 1. Consenso estricto tomado del análisis combinado de *rbcL* y *trnL-F* de Euphorbiaceae s.s. de Wurdack *et al.* (2005). Se indica la posición de los géneros de las tribus Bernardieae (flechas negras) y Adelleae (flecha blanca), incluidos en este trabajo. Nótese que *Amyrea* y *Discocleidon* (tribu Bernardieae), se encuentran muy alejados del clado *Adenophaedra-Bernardia*.

género de *Acalypheae* Dumortier y dos géneros de *Agrostitachydeae* (Müll. Arg.) Webster. Por otro lado, *Dicocleidion* se encuentra anidado en un clado escasamente apoyado, junto con algunos géneros de *Chrozophoreae*, *Acalypheae* y *Ampereae*. Aunque Wurdack *et al.* (2005) no incluyeron en su muestreo a *Necepsia*, la tribu *Bernardieae* se corrobora como una entidad no natural, ya que *Amyrea*, *Discocleidion* y *Paranecepsia* no están cercanamente relacionados con *Bernardia* y *Adenophaedra*. De este trabajo se deduce que *Bernardia* es un género monofilético, cuyo género hermano es *Adenophaedra*, si bien debe hacerse notar que el número de especies de estos géneros que se incluyeron en este estudio es muy reducido (dos especies para *Bernardia* y una para *Adenophaedra*).

Justificación del trabajo

Dado que *Tyria* es la sección con mayor número de especies del género, el estudio de ésta representa un punto de partida práctico para el mejor entendimiento de la filogenia y la clasificación de *Bernardia*. El estudio de la filogenia de las especies de la sección permitirá poner a prueba su posible monofilia y posibilitará plantear hipótesis acerca de la evolución de los caracteres dentro del grupo. Con la inclusión de especies de los grupos externos y de todas las secciones del género, se pondrá a prueba, al menos de manera preliminar, la monofilia de *Bernardia*. Al incorporar especies representativas de todas las secciones, el análisis cladístico que se propone será una primera evaluación de la clasificación infragenérica en un contexto cladístico.

III. OBJETIVOS

1. Poner a prueba la monofilia de *Bernardia* sección *Tyria*.
2. Producir un tratamiento taxonómico de *Bernardia* sección *Tyria*.
3. Hacer una evaluación preliminar en un contexto cladístico de la clasificación infragenérica propuesta por Pax & Hoffmann (1914).
4. Poner a prueba, de manera preliminar, la monofilia de *Bernardia*.

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

El trabajo se concentró fundamentalmente en la búsqueda y análisis de caracteres vegetativos y reproductivos de potencial utilidad filogenética y en la interpretación de los resultados derivados del análisis cladístico que condujeran hacia una propuesta de clasificación natural.

Recopilación bibliográfica

Se recopiló información de todos los taxones considerados en este trabajo, incluyendo trabajos florísticos, revisiones y monografías, así como los protólogos de todas las especies estudiadas.

Trabajo de campo

Se realizaron recolectas de algunas de las especies que se distribuyen en los estados de Chiapas, Durango, Jalisco, Oaxaca y Veracruz. Las plantas se herborizaron y también se fijaron hojas, flores y frutos en FAA (Formalina- alcohol- agua) para estudios anatómicos y morfológicos complementarios.

Morfología

Se estudió la morfología (caracteres vegetativos y reproductivos) de cerca de 1400 ejemplares de herbario provenientes de 24 herbarios nacionales e internacionales (acrónimos según Holmgren *et al.*, 1990): A, ARIZ, ASU, CAS, CHAPA, DS, ENCB, F, G, GH, IEB, K, LL, MEXU, MICH, MO, NY, POM, RSA, TEX, UC, US, WIS, ZEA.

Arquitectura y anatomía foliar

Los caracteres de arquitectura foliar se estudiaron en ejemplares de herbario. Se seleccionaron hojas desarrolladas que se aclararon y tiñeron mediante el método de Dizeo de Strittmatter (1973) modificado (Anexo A). Se diafanizaron al menos dos hojas de cada una de las especies representativas de todas las secciones de *Bernardia*, así como hojas de los géneros *Adenophaedra*, *Discocleidion* y *Necepsia* de la tribu Bernardieae (excepto *Amyrea* y *Paranecepsia*, de las que no se obtuvo material de herbario) y hojas de tres especies de *Adelia* (*A. barbinervis*, *A. cinerea*, *A. oaxacana*) de la tribu Adelieae. Las hojas diafanizadas se fotografiaron insertando las laminillas en una ampliadora fotográfica, con filtro magenta y las imágenes se proyectaron sobre papel fotográfico.

Con el objeto de estudiar tricomas y estomas, fragmentos de hojas provenientes de ejemplares de herbario se cubrieron con una mezcla de oro-paladio mediante una cámara ionizadora (Emitech K 500) y se observaron en el microscopio electrónico de barrido del Instituto de Biología de la UNAM (Hitachi S-2460N).

Los caracteres anatómicos, como la vaina, el mesófilo y los cristales fueron estudiados en secciones transversales y paradermales. Para ello se utilizaron hojas de *Bernardia* previamente fijadas en FAA y hojas obtenidas de ejemplares de herbario de *Adenophaedra*, *Discocleidion* y *Necepsia*. Los ejemplares de herbario se trataron con hidróxido de sodio caliente (5%) durante una hora y después se fijaron en FAA. Todas las muestras se tiñeron con safranina y verde rápido siguiendo el método de Johansen (1940) y se observaron con microscopía de luz.

Para la descripción de las características anatómicas se adoptó la terminología de Hickey (1973), Klucking (1995) y Wing (1999). La terminología utilizada para describir las características de la cutícula es la propuesta por Dilcher (1974).

Análisis filogenético

Muestreo de terminales

Según Nixon y Carpenter (1993) el grupo interno en estudio debe estar conformado por taxones que compartan ciertos caracteres o sinapomorfías potenciales. Así mismo sugieren incluir como grupos externos aquellos que compartan sinapomorfías más inclusivas con el grupo interno. Estos autores comentan que la inclusión de un mayor número de grupos externos permitirá obtener mejores y más estables inferencias filogenéticas del análisis cladístico.

El muestreo de terminales sigue la clasificación de Pax & Hoffmann (1914). Se incluyeron en total 40 terminales (Cuadro 1), de los cuales el grupo interno –la sección *Tyria*– constituye la mayor parte de las especies. La lista completa de los ejemplares examinados para el análisis filogenético se muestra en el Anexo B.

Inicialmente se incluyeron en el análisis *B. chiapensis*, *B. heteropilosa* y *B. wilburii*, especies conocidas únicamente por el material tipo, de las cuales no pudo contarse con material de hojas para realizar los estudios de arquitectura y anatomía foliar. La inclusión de estos taxones con un gran número de datos faltantes incrementa la ambigüedad de la matriz de datos y ocasiona que aumente la longitud de los árboles

obtenidos al posicionar a estos terminales con múltiples valores faltantes en distintos nodos del cladograma básico (efecto *wildcard*). Esto a su vez ocasiona que al calcular el consenso se obtengan politomías (Nixon & Wheeler, 1992). Al no obtener resolución en los árboles resultantes del análisis se optó por remover los terminales con numerosos valores faltantes. Estos terminales se retiraron uno a uno observándose el efecto en la topología de los árboles obtenidos; así con la exclusión secuencial de dichos terminales disminuyó el número de árboles más parsimoniosos y las politomías en el árbol de consenso. Aunque *B. mcvaughii* también es conocida solamente por la colección tipo, la inclusión de este taxón en el análisis no ocasionaba los efectos antes mencionados.

Los grupos externos, para este nivel de universalidad, son especies de las secciones de *Bernardia*: *Alevia*, *Crassifoliae*, *Passaea*, *Polyboea*, *Phyllopassaea* y *Traganthus*. Se cuidó que las especies seleccionadas estuvieran taxonómicamente bien delimitadas y contaran, de ser posible, con un número suficiente de ejemplares de respaldo para ser estudiados. Tomando en cuenta los caracteres diagnósticos de las secciones que manejan Pax & Hoffmann (1914) se observa que las especies de dichas secciones comparten algunos caracteres que se consideraron como sinapomorfías potenciales: tricomas simples en todas las secciones; hojas penninervadas en *Alevia*, *Polyboea* *Traganthus* y *Tyria*; receptáculo estaminado glandulífero en todas las secciones excepto en *Traganthus* y estilos no lacinulados en todas las secciones excepto en *Tyria*.

Los grupos externos en un siguiente nivel de universalidad son *Adenophaedra*, *Discocleidion* y *Necepsia* de la tribu Bernardieae, así como el género *Adelia* de la tribu Adelieae. Dado que, según este estudio *Discocleidion* es el género filogenéticamente más alejado de *Bernardia*, los árboles resultantes se enraizaron con este taxón.

Codificación de los caracteres

Se codificaron caracteres morfológicos, vegetativos y florales, observados en ejemplares de herbario, en hojas diafanizadas, en cortes anatómicos y micrografías de microscopio electrónico de barrido. Dichos caracteres se codificaron como binarios y multiestado; los caracteres multiestado fueron codificados como no aditivos en todos los casos. Dos caracteres continuos – longitud de las inflorescencias estaminadas (carácter 30) y diámetro del fruto (carácter 59) – fueron analizados utilizando estadística descriptiva, empleando el programa Statistics V. 6.0.3 para la elaboración de diagramas de caja. Debido a que el material de herbario disponible es escaso, no se tienen valores muestrales homogéneos y en muchos casos las observaciones se basan en una sola muestra. Para establecer estados de carácter se consideraron los valores dentro de los límites del error estándar, sin tomar en cuenta los valores extremos de la desviación estándar en los diagramas de caja. Las líneas que separan los intervalos se trazaron procurando que agruparan el mayor número de terminales y tratando de evitar traslapamientos.

Estrategia de búsqueda

Con los datos obtenidos se construyó una matriz de datos mediante el programa WINCLADA (Nixon, 2002) a través del cual se corrió un análisis bajo el criterio de

máxima parsimonia. Utilizando NONA (Goloboff, 1997) se realizó la búsqueda de los árboles más cortos. Para ello se realizó una búsqueda heurística que fue conducida haciendo TBR sobre un total de 20,000 secuencias de adición al azar, reteniendo 50 árboles en cada una. Las secuencias se condujeron en grupos de 1000, reteniendo 50,000 árboles en la memoria (10 [h/50, mu*1000, h50000 max*]). En todos los árboles obtenidos se colapsaron las ramas con soporte ambiguo y se eliminaron los árboles iguales y los subóptimos.

Con el comando “apo” de NONA (Goloboff, 1997), visualizado en Word, se hizo un consenso de los árboles de igual longitud, en donde se muestran únicamente los caracteres que se pueden optimizar de manera no ambigua en todos los árboles más parsimoniosos. Los árboles obtenidos fueron guardados como un archivo *metafile* en WINCLADA y editados en PowerPoint.

Análisis de remoción de caracteres

Con el fin de evaluar el efecto que tiene la remoción secuencial de cada uno de los caracteres en la topología del cladograma (Davis, 1993), se implementó el análisis de remoción de caracteres a través de Winclada (Nixon, 2002). En este análisis, los caracteres se remueven uno a uno secuencialmente de la matriz de datos inicial, obteniéndose un número de árboles de consenso igual al número de caracteres de la matriz de datos. La búsqueda fue conducida haciendo TBR sobre 100 secuencias de adición al azar, reteniendo 20 árboles en cada una, y reteniendo 5000 árboles en la memoria, para cada una de las matrices resultantes de la remoción secuencial de cada

uno de los caracteres. Los árboles de consenso obtenidos se compararon con el árbol de consenso obtenido de la matriz original.

Evolución de caracteres

Para esta etapa se seleccionaron algunos caracteres para los que se tenían hipótesis acerca de las series de transformación entre sus estados o bien caracteres que pudieran tener alguna implicación en la biología reproductiva de las especies.

Sinopsis taxonómica

La sinopsis taxonómica se elaboró depurando el formato de salida de WINCLADA, que proporciona descripciones de las especies y clados señalados, en este caso para cada especie de *Bernardia* sección *Tyria*. Las descripciones obtenidas se editaron para eliminar las características genéricas y se complementaron con la información obtenida de los ejemplares de herbario, parte de la cual no se incluyó en la matriz de datos, como por ejemplo, número de estambres, número de flores pistiladas por inflorescencia, etc. Se incluyeron datos de distribución, hábitat y fenología, así como una lista de ejemplares representativos. Dicha lista incluye al menos un ejemplar representativo por país, aunque si la especie se encuentra ampliamente distribuida, se proporciona un ejemplar por región, ya sea estado, distrito o municipio.

V. RESULTADOS

Morfología

En este apartado se presenta una síntesis de las características morfológicas de *Bernardia* sección *Tyria*, así como de los grupos externos que se incluyeron en el muestreo. Esta información constituye la base para la definición de caracteres y estados de carácter con potencial filogenético que se utilizaron en el análisis cladístico.

Estructuras vegetativas

Hábito.

Pax & Hoffmann (1914) y Radcliffe-Smith (2001) mencionaron que *Bernardia* estaba constituido por arbustos, subarbustos y rara vez hierbas anuales; en 1940, Lundell describe las primeras especies arbóreas del género. De hecho los primeros autores destacan la importancia taxonómica del hábito al utilizarlo como carácter diagnóstico de las secciones; sin embargo, el hábito de las especies de *Bernardia* es difícil de caracterizar con certeza, ya que en ocasiones no es posible determinar la forma de vida de las especies leñosas (árbol o arbusto) por los datos que se mencionan en las etiquetas de los ejemplares de herbario. Por otro lado, tampoco hay consenso para caracterizar a las especies subarborescentes, ya que si bien Pax &

Hoffmann (1914) consignan diferencias en el hábito de las especies de las secciones *Phyllopassaea* y *Passaea*, al estudiar el material disponible, se aprecian en ambos casos, tallos aéreos herbáceos que tienen la base y la raíz leñosa.

En *Bernardia* la mayor parte de las especies tienen tallos aéreos leñosos; solamente *B. hirsutissima*, *B. lorentzii* y *B. spartioides* tienen tallos leñosos en la base y raíces leñosas, aunque la parte aérea de los tallos es herbácea; *B. sidoides* es la única herbácea anual. Si bien se puede establecer claramente el tipo de tallos aéreos de las especies de *Bernardia*, es necesario realizar estudios anatómicos de las zonas con crecimiento secundario para buscar caracteres potencialmente informativos que permitan caracterizar más finamente el hábito. En *Adelia*, *Adenophaedra*, *Discocleidion* y *Necepsia*, los tallos aéreos son leñosos.

Tallos y braquiblastos

Las especies de *Bernardia* sección *Tyria* generalmente tienen tallos alargados, pero algunas especies, generalmente de zonas áridas como *B. chiangii*, *B. incana*, *B. mcvaughii*, *B. myricifolia*, *B. obovata* y *B. viridis*, tienen tallos reducidos o braquiblastos, de los que surgen varias hojas con disposición fasciculada. No se presentan braquiblastos en las especies de las demás secciones de *Bernardia* ni en *Adelia*, *Adenophaedra*, *Discocleidion* y *Necepsia*, en donde las ramas siempre son alargadas.

Hoja

Hickey (1973) propone cuatro formas básicas de hojas: oblongas, elípticas, ovadas y obovadas, y establece las formas especiales dentro de la cual se ha codificado la

única especie de *Bernardia* con hojas de forma triangular (*B. spartioides*). Como los define Hickey, los estados de carácter no pueden ser confundidos unos con otros, dado que cada uno de ellos está claramente definido por el eje de mayor anchura respecto al eje foliar. Para las hojas oblongas, la parte más ancha forma una zona en la mitad del eje mayor de la hoja y los márgenes son paralelos o casi paralelos dentro de esa zona; en las hojas elípticas el eje de mayor anchura es perpendicular al punto medio del eje foliar; en las ovadas y obovadas, la intersección del eje de mayor anchura se encuentran respectivamente por debajo y por encima del punto medio del eje foliar. Si bien en las hojas triangulares el eje de mayor anchura se encontraría por debajo del punto medio del eje foliar, la forma de la hoja es mucho menos amplia que la hoja más angosta de las ovadas que considera Hickey, es por ello que se justifica considerarla como otro estado de carácter. En general, la mayor parte de las especies de *Bernardia* tiene hojas elípticas. *Adelia cinerea*, *Discocleidion*, *B. fruticulosa* y *B. lagunensis* tienen hojas ovadas. Las hojas obovadas se observan consistentemente en *B. chinantlensis*, *B. mcvaughii* y *B. pulchella*; *Adenophaedra* y *Necepsia* tienen hojas oblongas, así como *B. hirsutissima*, *B. lorentzii* y *B. santanae*. Una parte importante de las especies son polimórficas, compartiendo dos estados de carácter.

La mayor parte de las hojas de las especies del muestreo tienen hojas simétricas en la base, salvo *B. gentryana* y *B. yucatanensis* con la base ligeramente asimétrica. *Bernardia corensis* tiene hojas simétricas y asimétricas en la base por lo que es polimórfica para este carácter.

En cuanto al tamaño de las hojas, éste es variable intraespecíficamente. Se midieron solamente las hojas desarrolladas de los ejemplares disponibles, tanto las de mayor como las de menor tamaño. Se utilizó la clasificación de Wing (1999) que maneja unidades de área para delimitar el tamaño de las hojas. Así, según esta clasificación las leptófilas son las de menor tamaño (<25 mm²); le siguen las nanófilas (25-225 mm²), micrófilas (225-2025 mm²), notófilas (2025-4500 mm²) y las más grandes son las mesófilas (4500-18225 mm²). En la mayor parte de las especies el tamaño de la hoja abarca dos de las categorías propuestas que en la matriz se codificaron como polimórficas parciales.

En cuanto a la consistencia de las hojas, *Adelia* y *Bernardia* tienen por lo general hojas cartáceas; sólo *B. chinantlensis* tiene hojas coriáceas. En *Adenophaedra grandifolia*, *B. mexicana*, *B. mirandae* y *B. santanae* las hojas pueden ir de cartáceas a coriáceas por lo que se codificaron como polimórficas parciales. Sólo *B. sidoides* y *Discocleidion* tienen hojas membranáceas. La consistencia de las hojas de *B. crassifolia* es muy distinta del resto de las especies del grupo de estudio, y dado que Pax & Hoffmann (1914) mencionan que tiene hojas crasas, se incluyó este estado de carácter.

Para el margen se codificaron los estados de carácter de acuerdo a la terminología propuesta por Hickey (1973). El margen de la mayor parte de las especies de *Bernardia* es serrado, con los dientes en posición oblicua con respecto al eje mayor de la hoja. Sólo *Adelia cinerea*, *B. mcvaughii*, *B. myricifolia*, *B. obovata* y *B. viridis* tienen el margen crenado. *Bernardia incana*, *B. rzedowskii* y *B. yucatanensis* son polimórficas

con el margen serrado a crenado. *Adenophaedra* y *Necepsia*, tienen el margen denticulado, con los dientes en posición perpendicular o casi perpendicular al eje mayor de la hoja; *Adelia barbinervis*, *A. oaxacana* y *B. spartioides* tienen el margen entero.

Respecto a la seriación de los dientes del margen se consideró simple cuando los dientes del margen son del mismo tamaño; la seriación compuesta comprende dientes de distintos tamaños (Hickey, 1973) (Fig. 2). El carácter es inaplicable para las especies con margen entero. En *Bernardia* hay especies que consistentemente presentan seriación simple o compuesta, solamente *B. dodecandra* es polimórfica; en *A. cinerea*, *Adenophaedra*, *Discocleidion* y *Necepsia* la seriación es simple.

En *Bernardia*, por lo general, los dientes se encuentran distribuidos a lo largo de todo el margen (Fig. 3A). En algunas especies los dientes del margen solamente se encuentran en la mitad distal de la hoja, estando la base generalmente desprovista de dientes, como sucede en *B. corensis*, *B. lorentzii*, *B. pulchella*

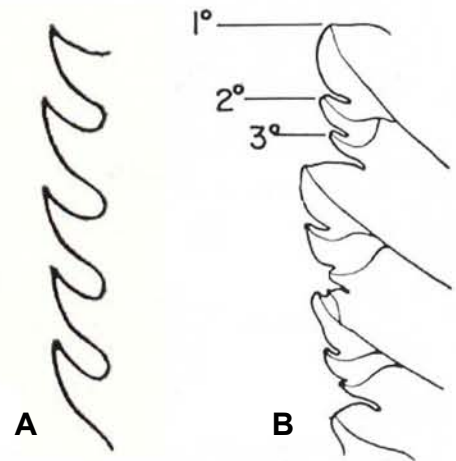


Figura 2. Seriación de los dientes del margen. A. Simple, con dientes de un solo tamaño, B. Compuesta, con dientes de tres tamaños distintos.

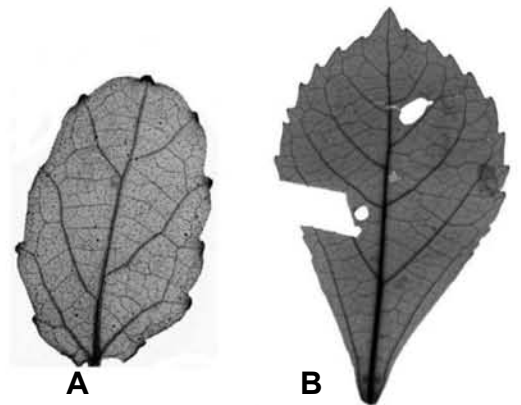


Figura 3. Distribución de los dientes del margen. A. A lo largo de todo el margen (*Bernardia myricifolia*, Sánchez 192, MEXU). B. En la mitad distal (*Bernardia pulchella*, Ortiz 1043, MO).

y *B. chinantlensis* (Fig. 3B). En *Necepsia afzelii* la espaciación también es irregular. El carácter es inaplicable en las especies con margen entero.

Patrones de venación

Pax & Hoffmann (1914), Standley & Steyermark (1949), así como Radcliffe-Smith (2001) describen las hojas de *Bernardia* como penninervadas o trinervadas en la base, mientras que Burger y Huft (1995) consideran las hojas de *Bernardia* como pinnadas o palmadamente trinervadas. Siguiendo la clasificación de Klucking (1995), las hojas de *Bernardia* presentan dos patrones generales que corresponden a los “sistemas pinnado e intermedio”. En el sistema intermedio se da una combinación de venas secundarias palmadas que se dirigen hacia el ápice y secundarias pinnadas que se dirigen hacia los lados de la hoja. Este sistema corresponde al arreglo palmati-pinnado de Melville (1976). La mayor parte de las especies de *Bernardia* tienen un patrón de venación intermedio, con tres nervaduras en la base, una de ellas es la vena media y dos venas secundarias opuestas (Fig. 4A-D); el resto de las secundarias se dirigen lateralmente hacia el margen de la hoja. Sólo unas cuantas especies de *Bernardia* (*B. chinantlensis*, *B. hirsutissima*, *B. kochii*, *B. santanae* y *B. spartioides*), así como *Adenophaedra* y *Necepsia*, tienen las hojas pinnadas, con todas las venas secundarias esencialmente iguales y dirigidas hacia los lados (Fig. 4F-G). Por otro lado, las hojas de *Dicocleidion* son superficialmente similares a las de *Bernardia*. Sin embargo, en *Bernardia* las venas secundarias basales nunca rebasan la porción media de la lámina, mientras que en *Dicocleidion* las venas secundarias se extienden distalmente más allá de la mitad de la lámina (Fig. 4H) siendo entonces, palmatinervadas (de acuerdo con Klucking, 1995).

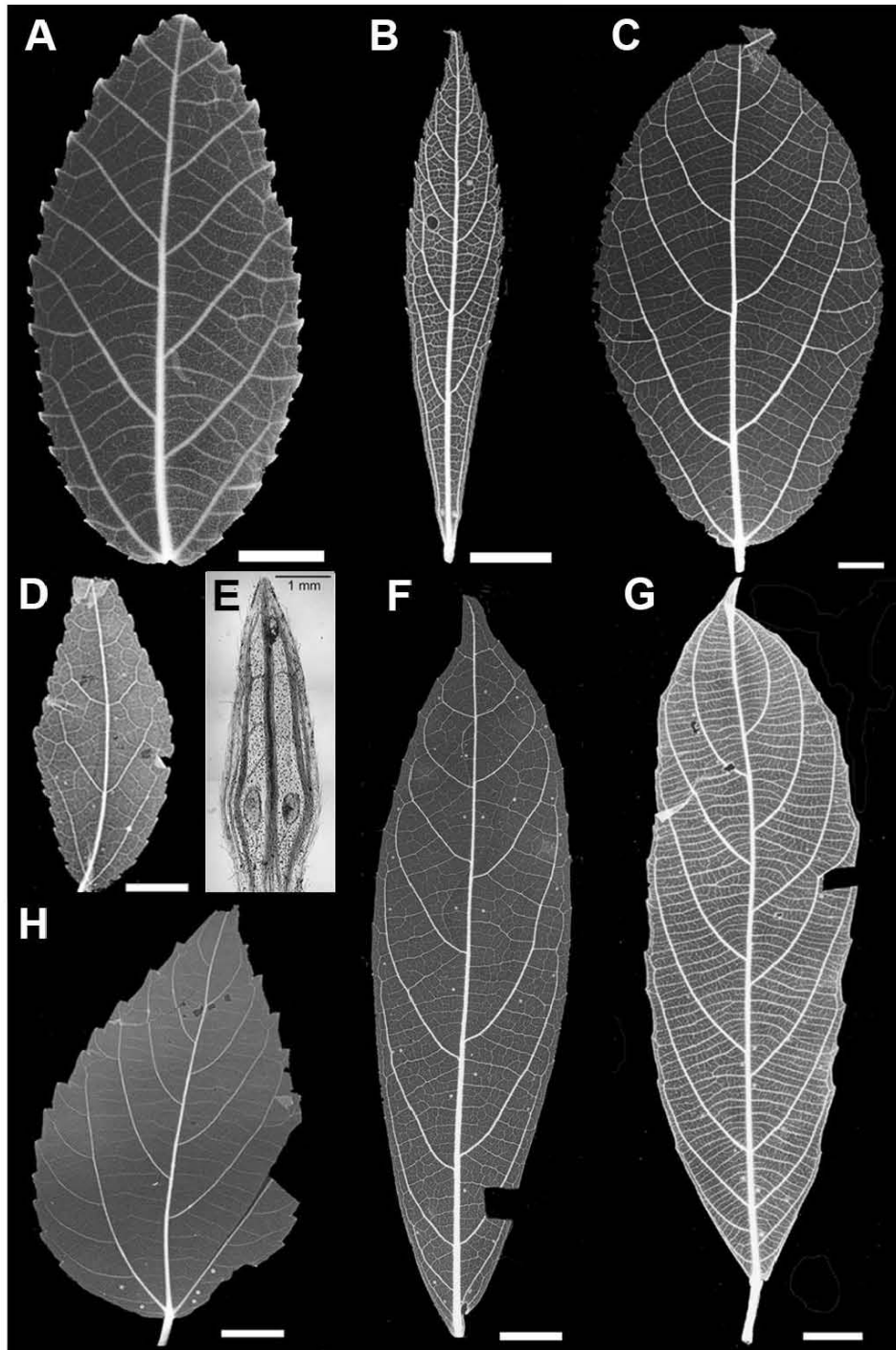


Figura 4. Patrón general de venación en Bernardieae. A—D. Intermedio. A. *Bernardia carpinifolia* (Liogier et al. 29351, NY), B. *Bernardia pulchella* (Legname & Vaca 5656L, NY), C. *Bernardia fonsecae* (Cervantes et al. 188, MEXU), D. *Bernardia yucatanensis* (Lira et al. 383, MEXU). E—G. Pinnado. E. *Bernardia spartioides* (Dusén10421, MO), F. *Adenophaedra grandifolia* (McPherson 11133, MO), G. *Necepsia afzelii* (McPherson 16218, MO), H. Palmado. *Discocleidion rufescens* (Huang 14, MO). Escala = 1 cm (excepto en E).

En *Adelia* hay especies que tienen un patrón pinnado (*A. barbinervis*) y palmado (*A. oaxacana* y *A. cinerea*).

Algunas veces hay más de tres nervios en la base de las hojas de *Bernardia* y *Discocleidion*, como lo notaron Pax & Hoffmann (1914). Estas venas, denominadas agróficas son más delgadas y tienen cursos diferentes que los del resto de las venas secundarias. Wing (1999) las define como aquellas venas que corren de manera exmedial desde el primer par de venas secundarias en cursos casi paralelos hacia el margen (Fig. 5). Se encuentran presentes en la mayor parte de las especies de *Bernardia* excepto en *B. corensis*, *B. chinantlensis*, *B. pulchella* y *B. spartioides*, así como en *Discocleidion*; tampoco se presentan en *Adenophaedra* y *Necepsia*. En *Adelia* se presentan venas agróficas en *A. cinerea* y *A. oaxacana*, estando ausentes en *A. barbinervis*.

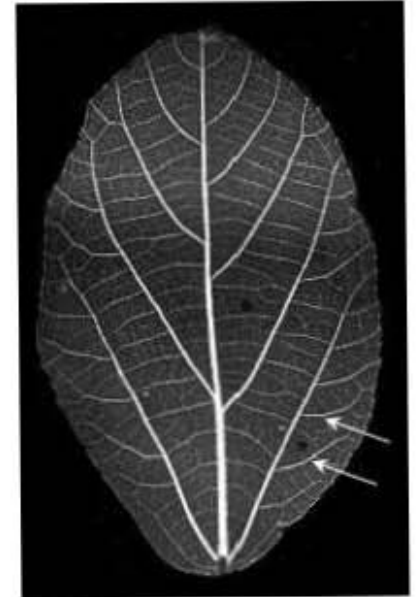


Figura 5. Venas agróficas en *Bernardia mirandae* (Gómez-Hinostrosa 2098a, MEXU), señaladas con flechas.

Respecto a las venas secundarias de *Bernardia*, en la mayor parte de las especies son craspedódromas (Fig. 4A) o semicraspedódromas (Fig. 4B-D) de acuerdo a la terminología de Hickey (1973). La mayor parte de las especies de la sección *Tyria* tienen hojas craspedódromas excepto *B. fonsecae*, *B. gentryana*, *B. mollis*, *B. oblanceolata*, *B. santanae* y *B. yucatanensis*; también *B. dodecandra* y *B. crassifolia* de las secciones *Alevia* y *Crassifoliae* respectivamente, tienen hojas craspedódromas. El resto de las especies de *Bernardia* tienen hojas semicraspedódromas. *Discocleidion*

también tiene hojas semicraspedódromas (Fig. 4H). Solamente *Adelia* y *Adenophaedra* tienen hojas broquidódromas (Fig. 4F). Los casos más divergentes corresponden a *Bernardia spartioides*, que se caracteriza por tener hojas reducidas con venación paralelódrroma (Fig. 4E) y a *Necepsia*, con hojas eucamptódromas (Fig. 4G).

En *Bernardia*, las venas terciarias pueden ser percurrentes opuestas o percurrentes mixtas (donde hay percurrentes alternas, que cambian de curso y percurrentes opuestas). Las especies donde se presentan venas percurrentes alternas son *B. albida*, *B. carpinifolia*, *B. corensis*, *B. chinantlensis*, *B. dodecandra*, *B. fruticulosa*, *B. gentryana*, *B. hirsutissima*, *B. kochii*, *B. lagunensis*, *B. lorentzii*, *B. mcvaughii*, *B. ovalifolia*, *B. pulchella*, *B. rzedowskii*, *B. santanae*, *B. spongiosa*, *B. viridis* y *B. yucatanensis*. En *Adenophaedra*, *Discocleidion* y *Necepsia* no se presentan venas percurrentes alternas ya que las venas de tercer orden siempre son opuestas. *Adelia cinerea* y *A. oaxacana* tienen venas percurrentes opuestas y solamente *A. barbinervis* tiene venas percurrentes alternas.

En casi todas las especies la venación terciaria es regular a lo largo de la lámina. Sin embargo, algunas especies como *B. dodecandra*, *B. kochii*, *B. incana*, *B. obovata*, *B. viridis* y *B. yucatanensis* tienen venas terciarias transversales dispuestas de manera regular sólo por debajo del primer par de venas secundarias. Por arriba de éstas, las venas terciarias se vuelven irregulares y siguen cursos desordenados, casi longitudinales (Fig. 6). En *Adelia*, *Adenophaedra*, *Discocleidion* y *Necepsia* las venas terciarias son regulares a lo largo de toda la lámina.

En *Bernardia* generalmente hay un máximo orden de venación, de quinto o sexto orden. Solamente *B. sidoides* y *B. spartioides* tienen cuatro órdenes de venación. *Adelia*, *Adenophaedra* y *Discocleidion* tienen venas hasta de quinto orden, mientras que en *Necepsia* el máximo orden de venación es de siete.

Se observó una vaina con fibras o esclereidas en las vénulas de algunas de las especies de *Bernardia* (*B. chinantlensis*, *B. corensis*, *B. fonsecae*, *B. santanae* y *B. spongiosa*), así como en *Discocleidion* y *Necepsia*. Solamente unas cuantas especies de *Bernardia* (*B. hirsutissima*, *B. mcvaughii*, *B. mexicana*, *B. mollis* y *B. yucatanensis*), así como *Adenophaedra* son polimórficas para este carácter. No se pudieron observar las vénulas de las especies de *Adelia*.

Siguiendo la terminología de Hickey (1973), en la mayor parte de las especies de *Bernardia*, así como en *Adelia* (*A. barbinervis* y *A. oaxacana*) y *Necepsia* las areolas son imperfectas (Fig. 7A). Las areolas incompletas (Fig. 7B) sólo se presentan en *B. dodecandra*, *B. kochii*, *B. lorentzii*, *B. macrocarpa*, *B. spongiosa* y *B. yucatanensis*, así como en *Discocleidion*. Solamente *B. sidoides* (Fig. 7C) y *B. spartioides* carecen de areolas. En *Adelia cinerea* y algunas especies de *Bernardia* (*B. carpinifolia*, *B.*

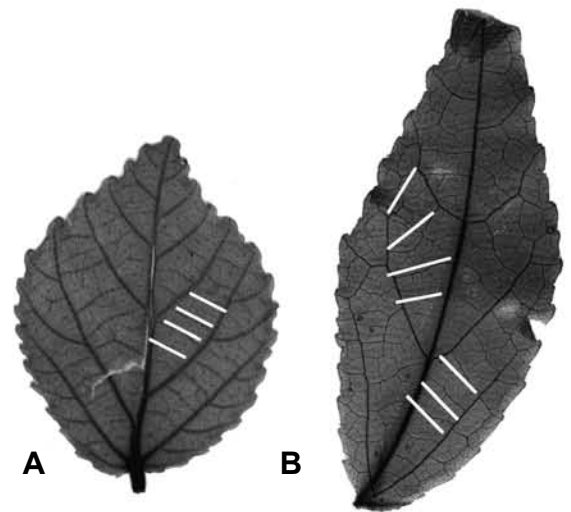


Figura 6. Arreglo de las venas terciarias. A. regular (*Bernardia wilburii* –Wilbur 1677 y Wilbur, MEXU). B. irregular (*Bernardia yucatanensis* –Lira 383 et al., MEXU). Las líneas blancas indican la orientación de las venas terciarias.

crassifolia, *B. nicaraguensis*) no fue posible determinar el tipo de areolas.

Adenophaedra es polimórfico, con areolas imperfectas e incompletas.

Vaina de la vena media

En las especies del grupo en estudio se presentan dos tipos de vaina en la vena media. Una de ellas está compuesta sólo de células de parénquima y la otra de numerosas fibras. Es probable que este último tipo corresponda a los “elementos esclerenquimatosos en el mesófilo” que Metcalfe y Chalk (1950) mencionan para *Bernardia*. Se registró la composición de la vaina de la vena media y de las vénulas. Sólo unas cuantas especies de *Bernardia*, como *B. albida*, *B. carpinifolia*, *B. chiangii*, *B. gentryana*, *B. incana*, *B. viridis*, *B. valdesii* y *B. wilburii* tienen vainas con células de parénquima. En las especies restantes de *Bernardia*, así como en *Adelia* (*A. barbinervis* y *A. oaxacana*), *Adenophaedra*, *Discocleidion* y *Necepsia*, la vaina de la vena media tiene células de esclerénquima. No pudo observarse la vaina de *Adelia cinerea*.

Mesófilo

En *Adenophaedra*, *Bernardia*, *Discocleidion* y *Necepsia*, inmediatamente por debajo de la epidermis simple, en la parte abaxial de la hoja se encuentra un parénquima en empalizada bien definido y el parénquima esponjoso se localiza en la parte abaxial de la hoja (Fig. 8A-F). En *B. macrocarpa* se observan numerosas

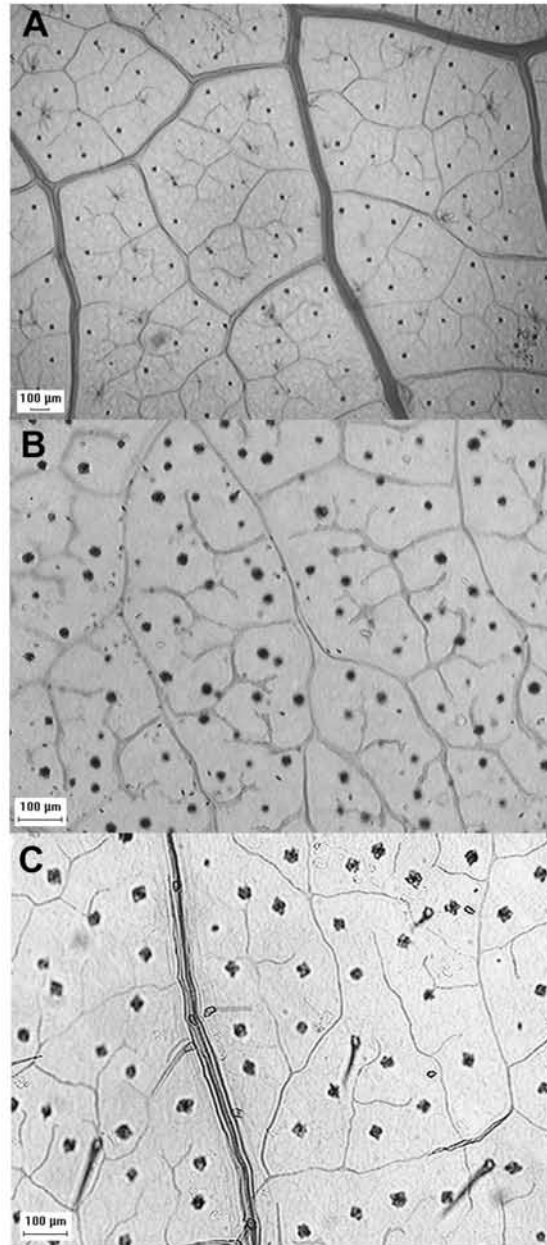


Figura 7. Areolas en *Bernardia*. A. Imperfectas. *Bernardia oblanceolata* (Hampshire et al. 568, MEXU). B. Incompletas. *Bernardia kochii* (Villa et al. 702, IEB). C. Sin areolas. *Bernardia sidoides* (González & Villacorta 50, MO).

cavidades aéreas, características asociadas a la humedad de los bosques de niebla donde habita esta especie.

La observación de las secciones transversales ha revelado la existencia de fibras en el mesófilo, que se reportan por primera vez para *B. corensis*, *B. chinantlensis*, *B. hirsutissima*, *B. pulchella* y *B. spartioides*; también se observaron en *Adenophaedra* y *Necepsia* (Fig. 8C-E). Estas fibras, que se originan en los haces vasculares, corren a lo largo del mesófilo en donde se separan del haz vascular y se tornan en fibras libres. La cantidad y longitud de las fibras es variable, siendo numerosas y largas en *Adenophaedra*, *Necepsia*, *B. chinantlensis* y *B. hirsutissima*, o escasas y cortas en *B. corensis*, *B. pulchella* y *B. spartioides*. El resto de las especies de *Bernardia* no tienen fibras en el mesófilo y están ausentes en *Adelia* y *Discocleidion*.

Solereder (1899) ya había mencionado que la presencia de fibras corriendo libremente a lo largo de la hoja eran comunes en las Acalypheae y registra su presencia en *Bernardia axillaris* var. *genuina* Müll. Arg., *B. celastrinea* Müll. Arg., *B. gambosa* Müll. Arg. y *B. scabra* Müll. Arg. Todas ellas (excepto *B. gambosa*, de sección desconocida por no mencionarse en el protólogo el tipo de tricomas que tiene, ni las flores pistiladas y frutos) pertenecen a la sección *Polyboea*.

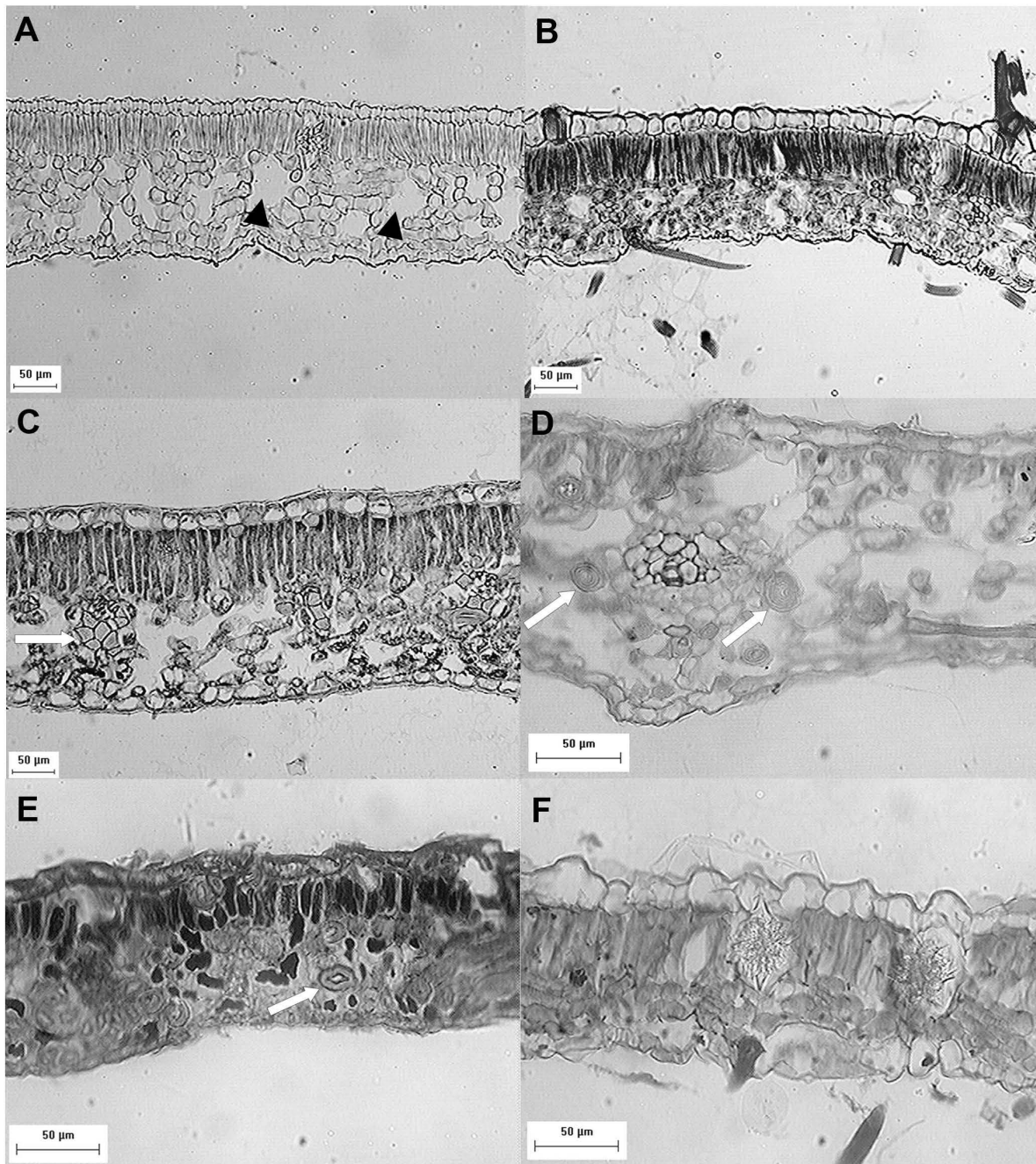


Figura 8. Secciones transversales de hojas de Bernardieae. A. *Bernardia macrocarpa* (Cervantes et al. 283, MEXU), nótese las cavidades aéreas (flechas negras). B. *Bernardia valdesii* (Cervantes et al. 276, MEXU). C-E. Fibras en el mesófilo (flechas blancas). C. *Bernardia chinantlensis* (Ramos & Martínez 699, MEXU). D. *Adenophaedra grandifolia* (McPherson 8340, MO). E. *Necepsia afzelii* (McPherson 16218, MO). F. *Discocleidion rufescens* (Huang 14, MO).

Glándulas foliares

Hay dos tipos de glándulas foliares en *Bernardia*: glándulas laminares, que están embebidas en la lámina y glándulas marginales localizadas a lo largo del margen de la hoja, en el ápice de los dientes. Las glándulas laminares son estructuras circulares, con un borde bien definido, que producen resina de color púrpura o amarilla. Han sido descritas como maculiformes (Pax & Hoffmann, 1914), glándulas en forma de plato (Standley & Steyermark, 1949) o glándulas en forma de anillo (McVaugh, 1995). Sin embargo, el término que mejor describe la forma de estas estructuras es el acuñado por Croizat (1943) de glándulas cicatricoso-crateriformes, retomado por McVaugh (1961) como glándulas crateriformes (Fig. 9A). Se consideró que el término de Croizat era el más adecuado porque las glándulas parecen ser cicatrices en las hojas, pero al verlas con una lupa se aprecia una región central, de naturaleza secretora, rodeada por un borde bien definido. En la mayor parte de las especies están distribuidas a lo largo de la superficie abaxial de la hoja, aunque si se encuentran en la superficie adaxial, se concentran en la base.

Radcliffe-Smith (2001) describió las hojas de *Bernardia* como biglandulares en la base, sin embargo esta condición solamente se observa en *B. corensis*, *B. chinantlensis*, *B. hirsutissima*, *B. lorentzii*, *B. pulchella* y *B. spartioides*. En estas especies, además de las típicas glándulas cicatricoso-crateriformes, hay dos o rara vez cuatro glándulas más grandes que las otras, situadas casi al mismo nivel, cerca de la base de la hoja a ambos lados de la vena media (Fig. 4B, 4E). En este trabajo, estas glándulas se han denominado como glándulas pareadas.

Las glándulas cicatricoso-crateriformes que están presentes en todas las especies de *Bernardia*, excepto en *B. lagunensis* y *B. sidoides*, han sido consideradas diagnósticas del género (Pax & Hoffmann, 1914). Sin embargo, en *Adenophaedra*, *Discocleidion* y *Necepsia* hay glándulas foliares similares en forma, tamaño y distribución, que se han considerado en este trabajo como homólogas a las que se presentan en *Bernardia*, por lo que la presencia de este tipo de glándulas no debiera considerarse un carácter diagnóstico del género. Las especies de *Adelia*, nunca presentan este tipo de glándulas.

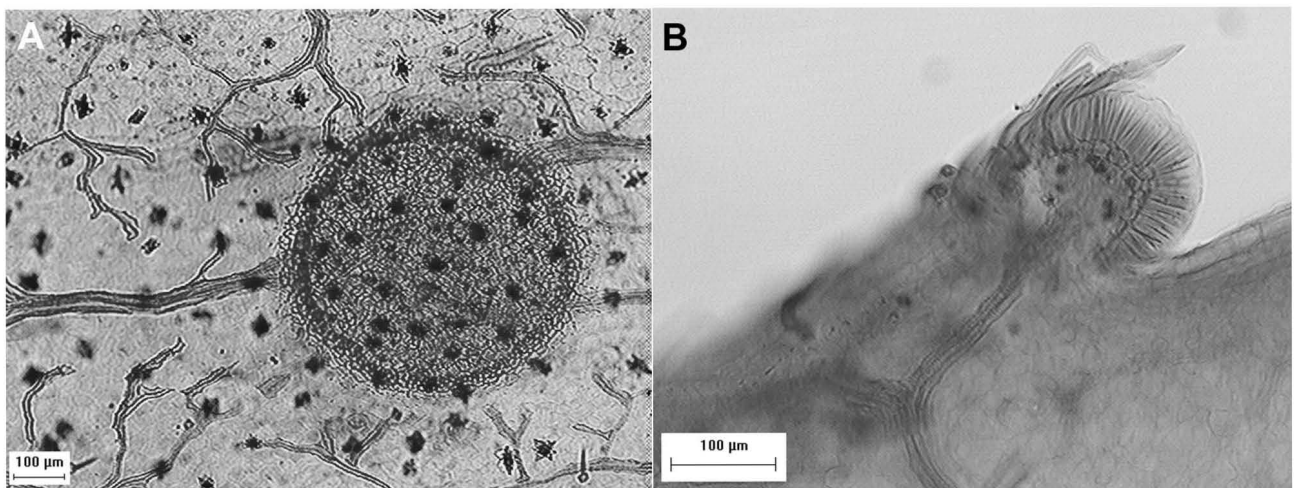


Figura 9. Glándulas foliares en *Bernardia*. A. Cicatricoso-crateriforme. *Bernardia corensis* (Wilbur 7374, MO). B. Marginal. *Bernardia oblanceolata* (Hampshire et al. 568, MEXU).

Las glándulas marginales son de forma esferulada (Fig. 9B), se encuentran en la mayor parte de las especies de *Bernardia* (excepto en *B. incana*), así como en *Adenophaedra* y *Discocleidion*, aunque están ausentes en *Necepsia*. Bernhard (1966) sugiere que las glándulas marginales en los dientes de las hojas que se presentan en Euphorbiaceae pueden tener un origen ontogenético distinto que el de las glándulas laminares y peciolares.

Tricomas

En *Bernardia* se presentan especies que tienen únicamente tricomas simples y otras con tricomas simples junto con diferentes tipos de tricomas estrellados, mientras que en *Adelia*, *Adenophaedra*, *Discocleidion* y *Necepsia*, solamente se presentan tricomas simples. Respecto a *Bernardia*, Pax & Hoffmann (1914) erigieron su sistema de secciones, en primera instancia, con base en el tipo de tricomas. Estos autores caracterizaron a las secciones *Alevia* y *Tyria* por tener tricomas simples y estrellados, mientras que las especies de las secciones *Crassifoliae*, *Passaea*, *Phyllopassaea*, *Polyboea* y *Traganthus* únicamente tienen tricomas simples. Los tricomas estrellados en *Bernardia*, siguiendo la terminología de Webster *et al.* (1996), incluyen tricomas fasciculados (Fig. 10A), estipitado-estrellados (Fig. 10B), estrellados (Fig. 10E), adpreso-estrellados (Fig. 10D) y multirradiados (Fig. 10C). De hecho en *Bernardia* es común encontrar más de dos o tres tipos de tricomas en una misma hoja (Fig. 10C). Dentro de las especies que tienen tricomas simples sólo *Bernardia crassifolia* (Fig. 10F) tiene tricomas recurvados, mientras que en el resto los tricomas son rectos o casi rectos (Fig. 10G-I). La variación intraespecífica de los tricomas estrellados en *Bernardia* dificulta una única caracterización para algunas especies, lo que imposibilita una correcta codificación en términos de caracteres apropiados para un análisis filogenético. De modo que los tricomas estrellados de *Bernardia* para efectos de este tipo de análisis son útiles si se codifican como presencia/ ausencia, como se hizo en este trabajo.

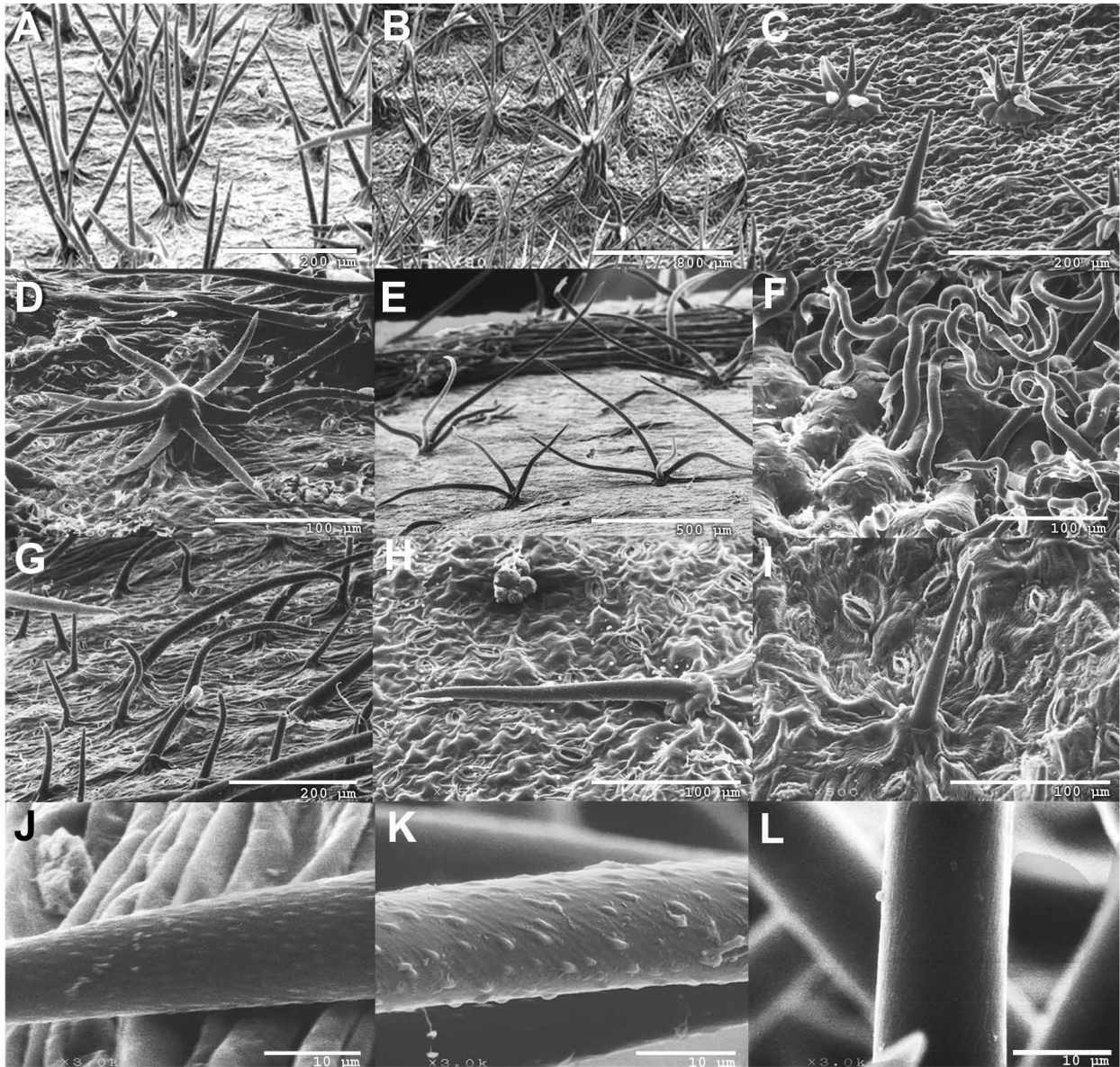


Figura 10. Tricomas en *Bernardia*. A—E. Tricomas estrellados. A. *Bernardia dodecandra* (Rubio 1692, MEXU). B. *Bernardia viridis* (Moran 9475, MEXU). C. *Bernardia mexicana* (Cervantes et al. 270, MEXU). D. *Bernardia rzedowskii* (Rzedowski 37489, IEB). E. *Bernardia mollis* (Cervantes et al. 256, MEXU). F—I. Tricomas simples. F. *Bernardia crassifolia* (Maxwell & Wasshausen 20419, MO), tricomas recurvados. G. *Bernardia lorentzii* (Montes 1142, MO). H. *Bernardia sidoides* (Martínez 1962, MEXU). I. *Bernardia corensis* (Liesner & Medina 13439, MO). J—K. Tricomas pailados. J. *Bernardia mexicana* (Cervantes et al. 270, MEXU). K. *Bernardia dodecandra* (Rubio 1692, MEXU). L. Tricoma liso. *Bernardia spongiosa* (Cervantes et al. 278, MEXU). Nótese la presencia de tricomas simples y estrellados en C. *Bernardia mexicana*.

Vistos bajo el microscopio electrónico de barrido, la mayor parte de los tricomas de *Bernardia*, así como los de *Adenophaedra* y *Discocleidion*, son papilados (Fig. 10J-K). En *Bernardia* solamente unas cuantas especies *B. carpinifolia*, *B. crassifolia*, *B. spongiosa* (Fig. 10L) y *B. valdesii* tienen tricomas lisos. No se observó la ornamentación de los tricomas de *Necepsia*.

La densidad del indumento se observó en la porción media de hojas maduras, lo que reduce la variación que pudiera presentarse debido a la edad o distinta posición. Se consideró la densidad del indumento de la hoja como baja cuando los radios de los tricomas no se cruzan entre sí y permiten observar la superficie foliar; media cuando los radios de los tricomas se cruzan entre sí, pero permiten observar la superficie foliar; alta, cuando los radios de los tricomas se entrecruzan y no permiten observar la superficie foliar. En algunas especies hay poca variación intraespecífica, pudiendo codificarse el carácter fácilmente, sin embargo, en otros casos la variación es mayor y algunas especies son parcialmente polimórficas para este carácter (con dos de los tres posibles estados de carácter). *Bernardia gentryana* es la especie que exhibe la mayor variación para este carácter, siendo completamente polimórfica (con todos los estados de carácter).

Estomas

Se observaron estomas paracíticos en todas las especies de *Bernardia*, como ha sido reportado para la mayor parte de las Euphorbiaceae (Metcalf & Chalk, 1950; Raju & Rao, 1977). *Discocleidion* y *Adenophaedra* también tienen estomas paracíticos.

No fue posible determinar el tipo de estomas presentes en *Necepsia*. En cuanto a la distribución de los estomas, las hojas de la mayor parte de las especies de *Bernardia* son hipostomáticas, pero *B. incana*, *B. obovata*, *B. spartioides*, *B. sidoides*, *B. lorentzii* y *B. hirsutissima* son anfistomáticas. Estos resultados no coinciden con lo observado por Raju y Rao (1977) quienes reportaron que la mayor parte de las Euphorbiaceae tenían hojas anfistomáticas, pero sí con Solereder (1899) y Metcalfe & Chalk (1950) quienes mencionan que excepto en Crotonaeae, los estomas están confinados a la superficie abaxial. En *Adenophaedra* y *Necepsia* las hojas son hipostomáticas, mientras que en *Adelia barbinervis*, *A. oaxacana* y *Discocleidion* las hojas son anfistomáticas. No fue posible verificar la distribución de los estomas en *A. cinerea*, *B. carpinifolia* y *B. ovalifolia*.

Se observaron estriaciones en las células subsidiarias de los estomas de la mayor parte de las especies de *Bernardia* (Fig. 11A-C), excepto en *B. hirsutissima* (Fig. 11D) y *B. chinantlensis*. Bajo el microscopio electrónico de barrido, la arquitectura de las estriaciones es variable. Se observaron estriaciones cortas circundando las células oclusivas (Fig. 11B) y estriaciones largas y paralelas en las células subsidiarias, perpendiculares al eje mayor de las células guarda (Fig. 11A). No hay estriaciones ni en *Adenophaedra* ni en *Necepsia* (Fig. 11E-F) y no fue posible observar las células oclusivas de *Discocleidion*. Las estriaciones de las células subsidiarias son un carácter muy consistente, que no varía en respuesta a las condiciones ecológicas (Rao & Raju, 1975; Raju & Rao, 1977).

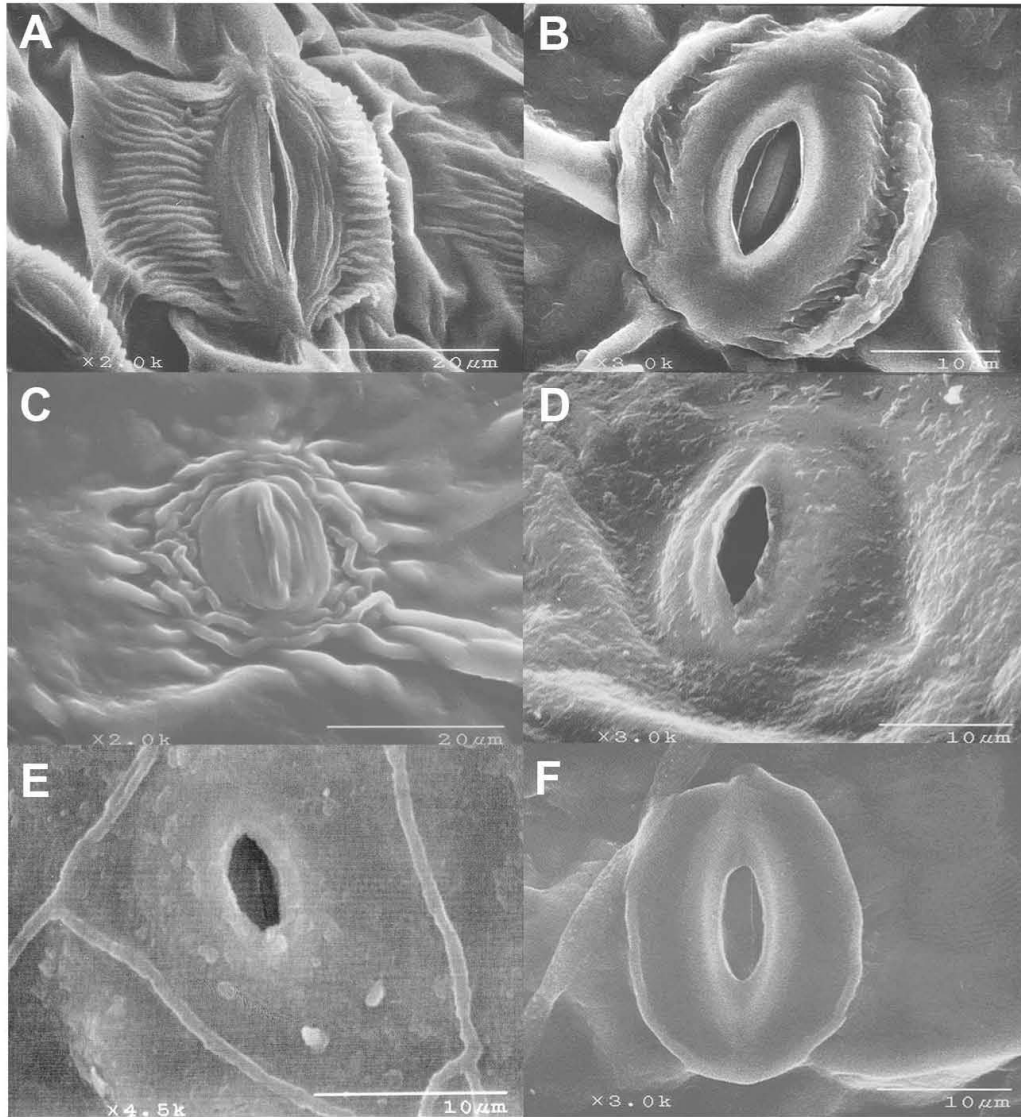


Figura 11. Estomas y ornamentación de las células subsidiarias en Bernardieae. A-C. Células subsidiarias con estriaciones. A. *Bernardia spongiosa* (Cervantes et al. 278, MEXU). B. *Bernardia nicaraguensis* (Cervantes et al. 246, MEXU), C. *Bernardia kochii* (Villa et al. 702, IEB). D-F. Células subsidiarias sin estriaciones. D. *Bernardia hirsutissima* (Allem & Vieira 1091, NY). E. *Necepsia afzelii* (McPherson 16218, MO). F. *Adenophaedra grandifolia* (McPherson 11133, MO).

También se observaron estriaciones cuticulares sobre la lámina de algunas especies de *Bernardia*, como fue previamente reportado para las Euphorbiaceae por Rao & Raju (1975) y Raju & Rao (1977). Estos últimos autores mencionaron que los tipos de estomas, su distribución y otros caracteres cuticulares, no varían en respuesta a las condiciones ecológicas, lo que incrementa su relevancia como caracteres de utilidad sistemática.

Cristales

Se encontraron dos tipos de cristales de oxalato de calcio: drusas y cristales prismáticos. Las drusas están en la vaina, en las células del parénquima del floema y en el mesófilo de *Bernardia* (Fig. 12A), así como en el mesófilo de *Adenophaedra*, *Discocleidion* y *Necepsia*. Este último género tiene además cristales primáticos en las células de la vaina de los haces vasculares (Fig. 12B). En las hojas de *Adelia*, se encontraron numerosos cristales prismáticos, concentrándose especialmente en la vaina de los haces vasculares. No se encontraron estiloides en las hojas de *Bernardia*, como refirieron Solereder (1899) y Metcalfe & Chalk (1950). Dado que la presencia de drusas es constante en todas las especies de la muestra, solamente se codificó la presencia de cristales prismáticos en el análisis filogenético.

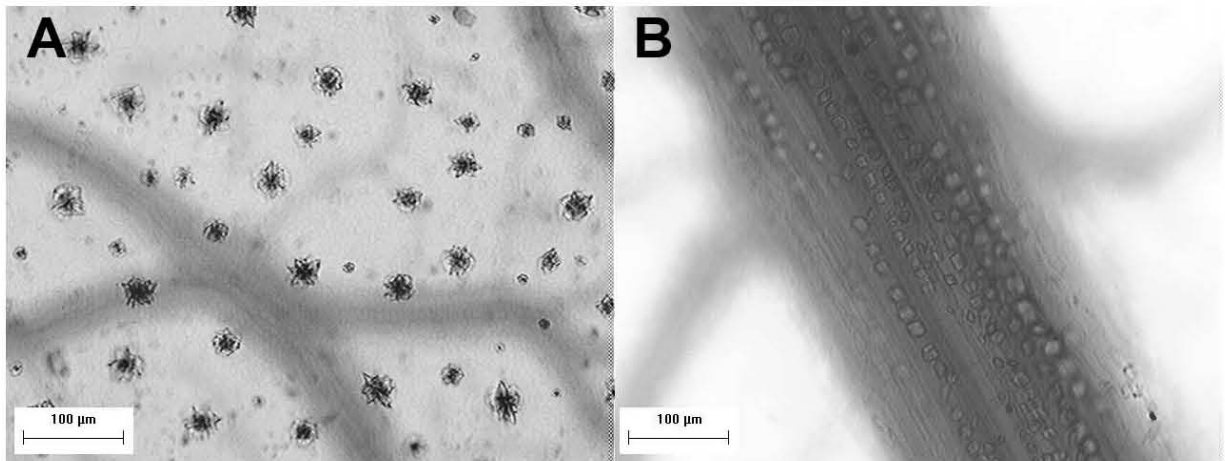


Figura 12. Cristales en Bernardieae. A. *Bernardia corensis* (Nee & Mori 4114, MO), drusas en el mesófilo. B. *Necepsia afzelii* (McPherson 16218, MO), cristales prismáticos en las células de la vaina de la vena media.

Estructuras reproductivas

Inflorescencias y expresión sexual

En *Bernardia* se presentan tanto especies monoicas como dioicas, siendo estas últimas las más comunes; *B. lagunensis* es monoica con inflorescencias unisexuales; *B. santanae* presenta inflorescencias unisexuales y bisexuales, siendo las plantas dioicas o monoicas. Esta condición polimórfica se presenta también en *B. corensis*, *B. hirsutissima*, *B. lorentzii* y *B. pulchella*. *Adelia barbinervis*, *A. oaxacana* y *Adenophaedra* son dioicas; *Adelia cinerea*, *Discocleidion* y *Necepsia* pueden ser monoicas o dioicas.

En *Adelia cinerea*, *Adenophaedra*, *Bernardia*, *Discocleidion* y *Necepsia* las flores se encuentran dispuestas en ejes floríferos, tallos que únicamente producen flores. En *Adelia barbinervis* y *A. oaxacana* las flores se encuentran en tallos que portan flores y hojas, considerándose ejes no especializados.

Las inflorescencias estaminadas de *Bernardia* se han descrito como espigas en donde las flores están dispuestas en capítulos (Müller, 1874; Pax & Hoffmann, 1914), como subespigadas (Lundell, 1940), o bien como de tipo espiciforme; sin embargo, dado que las flores estaminadas son pediceladas, el término que mejor se ajusta a este tipo de inflorescencia es pseudoracimo (Tucker, 1987), que también se presenta en *Necepsia*. Según esta autora en un pseudoracimo cada bráctea sostiene dos o más flores, asociadas a brácteas de primer y segundo orden (Fig. 13). En *Bernardia*, se

presentan brácteas de primer orden, que son conspicuas y están dispuestas a lo largo del eje de la inflorescencia; su forma puede ser aplanada, cimbigiforme o cotiliforme. La bráctea primaria es cimbigiforme en la mayor parte de las especies de *Bernardia*, así como en

Adenophaedra y *Adelia cinerea*. En algunas especies como *B. chinantlensis*, *B. dodecandra*, *B. hirsutissima*, *B. kochii*, *B. macrocarpa*, *B. spartioides*, *Necepsia afzelii* y *Discocleidion rufescens* los márgenes de la bráctea no están

recurvados, siendo aplanados. También se presentan brácteas cotiliformes que rodean totalmente a las flores estaminadas, como es el caso de *B. corensis*, *B. lorentzii* y *B. sidoides*. El carácter es inaplicable para *Adelia barbinervis* y *A. oaxacana* en donde las flores están dispuestas en fascículos, cuyas inflorescencias no se consideraron homólogas con las del resto de los grupos estudiados.

Las brácteas primarias se disponen de forma laxa o congestionada sobre el eje de la inflorescencia. Cuando están dispuestas en forma laxa, los entrenudos entre las brácteas son largos, dejando ver porciones del raquis. Cuando las brácteas se encuentran muy cercanas entre sí, los entrenudos son muy cortos y no se puede ver el raquis de la inflorescencia. Así en la mayor parte de las especies de *Bernardia* y en *Adenophaedra*, *Discocleidion* y *Necepsia*, los entrenudos de la inflorescencia estaminada son largos, excepto en *B. chiangii*, *B. crassifolia*, *B. fruticulosa*, *B.*

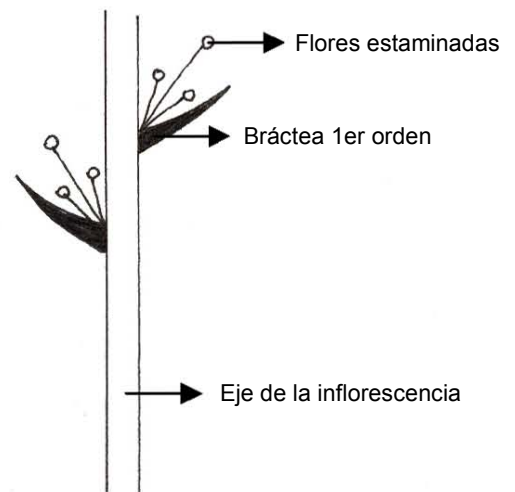


Figura 13. Disposición de las flores y las brácteas de primer orden de *Bernardia* (vista lateral).

spartioides, *B. viridis* y *B. yucatanensis*; no se tienen inflorescencias estaminadas en anthesis de *B. valdesii*. Pax & Hoffmann (1914) describieron la inflorescencia estaminada de *Bernardia hirsutissima* como subcapitada, ya que es común encontrar las flores sobre brácteas congestionadas en el ápice de un pedúnculo largo. En esta especie hay también inflorescencias con brácteas dispuestas en forma congestionada en la parte media de dichos pedúnculos. De modo que en *Bernardia hirsutissima* las brácteas pueden estar concentradas en el ápice del raquis (entrenudos cortos) y también en la parte media muy separadas entre sí (entrenudos largos). En *Adelia cinerea*, que tiene las flores dispuestas en ejes floríferos, los entrenudos son largos. En *A. barbinervis* y *A. oaxacana*, cuyas flores están dispuestas sobre el tallo, el carácter es inaplicable.

Las brácteas de segundo orden son más pequeñas que las de primer orden y se disponen a los lados de ésta, aunque su presencia no es constante y por tanto carecen de valor informativo. Las brácteas de tercer orden se encuentran sobre la bráctea primaria, entre las flores o rodeándolas (Fig. 14). Las brácteas de tercer orden en *Necepsia* y *Discocleidion* son estructuras cotiliformes, conspicuas, que se encuentran en la parte adaxial de la bráctea primaria rodeando por completo a cada una de las flores. En *Adenophaedra* y *B. pulchella* las brácteas son muy pequeñas, lineares y se encuentran dispuestas entre las flores. En *Bernardia* las brácteas de tercer orden son muy pequeñas y semejan yemas foliares, que se encuentran entre las flores. Dado que en algunos casos no es posible decir con certeza que están ausentes, se decidió codificar el carácter como inconspicuas o ausentes. En *Adelia barbinervis* y

A. oaxacana donde las flores no se consideran homólogas el carácter es inaplicable.

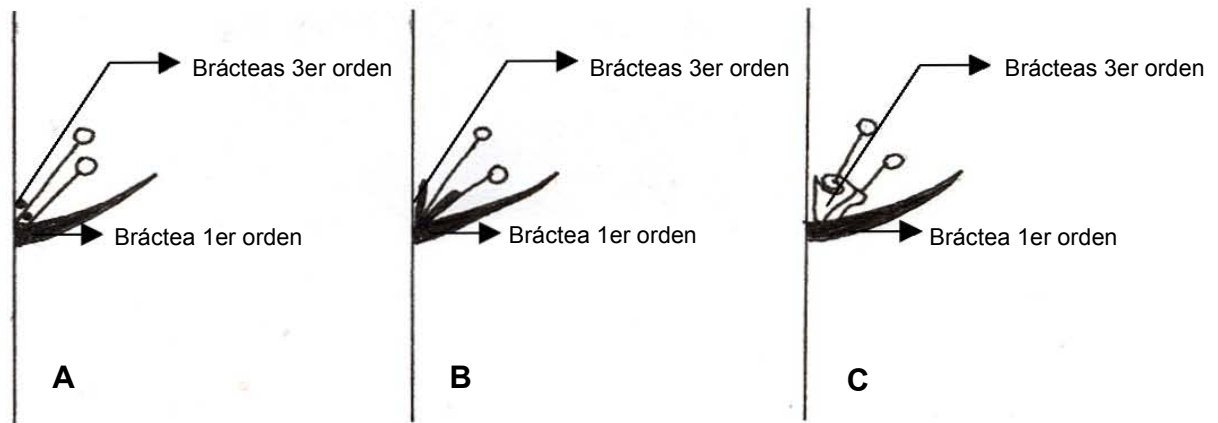


Figura 14. Forma de las brácteas de tercer orden. A. Inconspicuas en *Bernardia*. B. Lineares en *Adenophaedra*. C. Cofiliformes en *Discocleidion* y *Necepsia*.

Algunas especies de *Bernardia* (*B. obovata* y *B. rzedowskii*) presentan inflorescencias péndulas en antesis, mientras que en el resto de los taxones las inflorescencias están en posición ascendente (Fig. 15). *Bernardia incana* y *B. myricifolia* presentan ambos tipos de inflorescencias. Algunas especies (*B. crassifolia*, *B. chiangii* y *B. viridis*) tienen inflorescencias muy cortas (de 5 mm de longitud o menos), y los entrenudos del raquis de la inflorescencia estaminada son tan cortos que no es posible determinar la orientación del raquis, por lo que este tipo de inflorescencias se ha denominado como congestionada y en el análisis cladístico el carácter de orientación de la inflorescencia estaminada se codificó como inaplicable para estos terminales.

Respecto a las inflorescencias estaminadas de *Adenophaedra* y *Discocleidion*, éstos pueden tener tanto pseudoracimos como panículas. Las flores de *Adelia barbinervis* y

A. oaxacana están dispuestas en fascículos caulinares, que se consideran ejes no especializados, y por tanto no homólogos con los del resto del grupo de estudio.

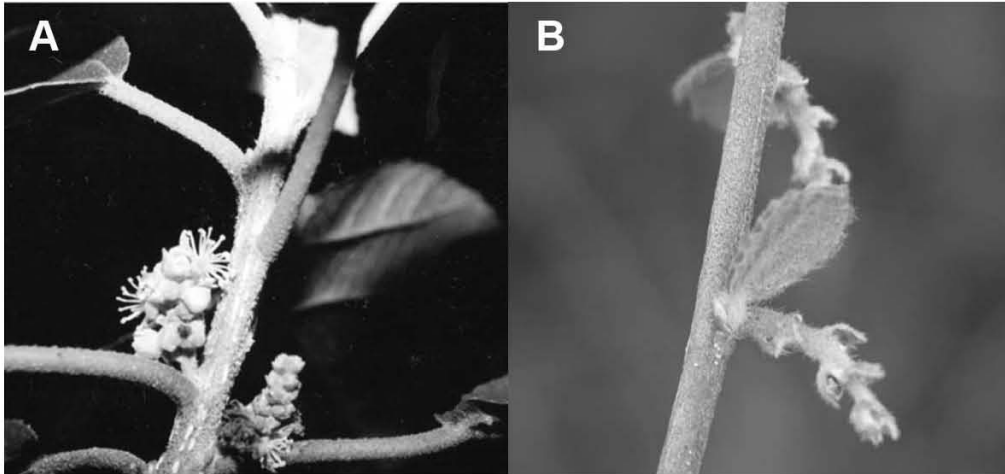


Figura 15. Orientación de la inflorescencia estaminada. A. Ascendente (*Bernardia fonsecae*, Cervantes 188 et al., MEXU), B. Péndula (*Bernardia rzedowskii*, Cervantes 291 et al., MEXU).

Para los pseudoracimos, Tucker (1987) menciona que hay variación en el número de flores por bráctea y describe un número básico de tres flores (tríada); comenta así mismo que se presentan formas reducidas con dos flores y formas amplificadas que tienen más de tres flores. Esta variación también se presenta en *Bernardia*, donde el número básico de flores es de tres o cuatro; así mismo se presentan especies que tienen una sola flor por bráctea (e. g., *Bernardia yucatanensis*) y con numerosas flores por cada bráctea primaria (e. g., *Bernardia dodecandra*). En *Discocleidion* y *Necepsia*, los números de flores por bráctea son variables intraespecíficamente, mientras que en *Adenophaedra* hay de cinco a siete flores por bráctea.

Históricamente ha habido confusión para describir las inflorescencias pistiladas de *Bernardia*, Pax & Hoffmann (1914) las describen como *espigas racemiformes* y en las

descripciones específicas mencionan que las flores pueden ser sésiles (como en *B. mexicana*) o bien cortamente pediceladas (como en *B. carpinifolia*); cuando describen la inflorescencia de *B. hirsutissima*, mencionan que las flores tienen un *pedicelli sub fructu* de 4 a 12 mm de largo. Al examinar ejemplares herborizados de *B. hirsutissima* y *B. carpinifolia* se observa un pedúnculo por debajo de los tépalos y brácteas que sostienen al fruto, que bien pudo haber sido considerado por estos autores como un pedicelo. Radcliffe-Smith (2001) en su diagnosis genérica menciona que las flores pistiladas de *Bernardia* son cortamente pediceladas o subsésiles, sin embargo, en el material examinado no se encontraron nunca flores pediceladas.

Las inflorescencias pistiladas de *Bernardia* se componen generalmente de un sólo eje, sobre el que están dispuestas las brácteas y sobre ellas las flores pistiladas, sésiles, formando una espiga típica (Fig. 16A). Algunas especies de este género tienen inflorescencias con más de un eje. Estas inflorescencias tienen un eje central, del que surgen pequeños pedículos (otros ejes) sobre los cuales se encuentran las brácteas que sostienen a las flores femeninas. Cuando los pedículos se encuentran dispuestos lateralmente sobre el eje, la inflorescencia da la apariencia de ser un racimo, por lo que ésta se denominó como racemiforme (Fig. 16E); en dichas inflorescencias las flores pistiladas se encuentran sésiles sobre las brácteas. Este tipo de inflorescencias se observan en *B. corensis*, *B. lorentzii*, *B. pulchella* y *B. sidoides*. En *B. hirsutissima* las inflorescencias se componen de un eje principal en cuyo ápice se originan de forma verticilada varios pedículos que sostienen las brácteas sobre las cuales están las flores sésiles, dando la apariencia de ser una umbela (Fig. 16D); estas inflorescencias se

denominaron umbeliformes. *Bernardia hirsutissima* tiene flores pistiladas dispuestas en inflorescencias umbeliformes y también flores solitarias, dispuestas en un solo eje.

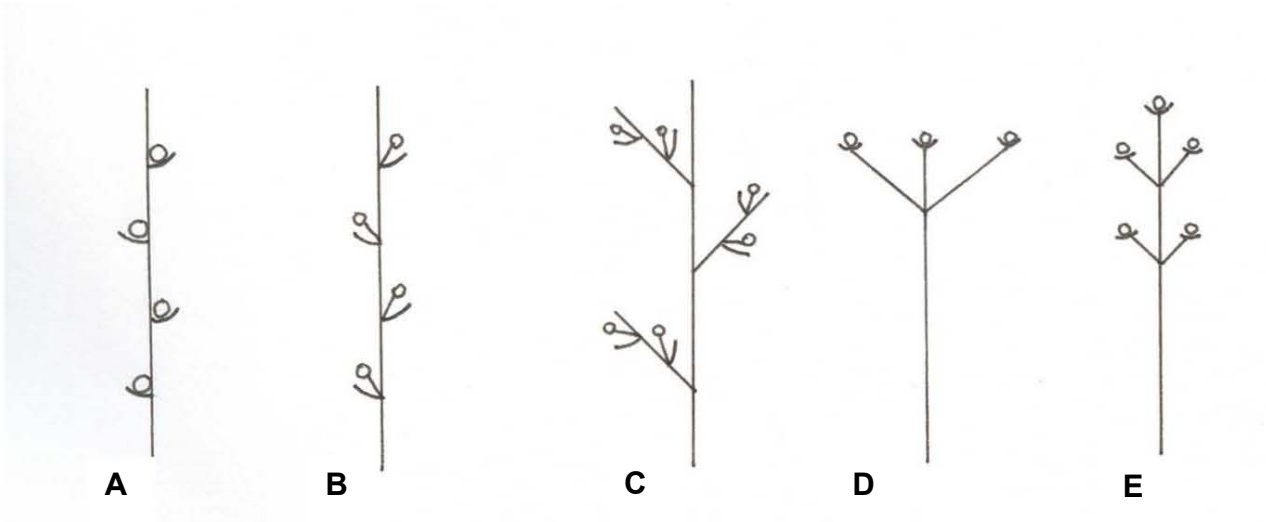


Figura 16. Inflorescencias pistiladas del grupo en estudio. A y B. Con un solo eje (A. espiga, B. racimo). C-E. Con más de un eje (C, panícula, D. umbeliforme, E. racemiforme). A, D y E son los tipos de inflorescencia que presentan en *Bernardia*. Nótese que en todos los casos las flores son sésiles sobre la bráctea.

Se consideró que incluso las flores pistiladas solitarias que se presentan en algunas especies de *Bernardia* (*B. incana*, *B. lagunensis*, *B. mcvaughii*, *B. myricifolia*, *B. obovata*, *B. viridis* y *B. spartioides*) son parte de un eje florífero reducido, dado que se encuentran en el ápice de tallos, que en esta porción terminal ya no tienen hojas. Las flores pistiladas de *Bernardia* son siempre sésiles, ya sea que se presenten solitarias, en espigas o en inflorescencias racemiformes o umbeliformes. En el resto de las especies del grupo en estudio las flores pistiladas son pediceladas.

Respecto a las inflorescencias pistiladas de los otros géneros, en *Necepsia* las flores están dispuestas en racimos típicos, compuestos por un solo eje (Fig. 16B). En

Adenophaedra y *Discocleidion* las inflorescencias pueden tener un solo eje (racimos) o bien más de un eje (panículas) (Fig. 16C), siendo entonces polimórficas. En *Adelia cinerea* se presentan flores en un solo eje, ya sea que estén solitarias o bien arregladas en racimos. Las flores dispuestas en fascículos sobre los tallos que se presentan en *A. barbinervis* y *A. oaxacana* no se consideran homólogas de las que se disponen en ejes floríferos.

Flor

En todo el grupo de estudio las flores son imperfectas y apétalas. En la mayor parte de las flores estaminadas de *Bernardia* el perigonio está dividido en 3 ó 4 tépalos, lo mismo que en *Adenophaedra*, *Necepsia* y *Adelia oaxacana*. En *B. hirsutissima*, *Discocleidion*, *Adelia barbinervis* y *A. cinerea* hay de 5 a 6 tépalos. En *Bernardia*, *Adenophaedra* y *Necepsia*, los tépalos se encuentran libres desde la base mientras que en *Adelia* y *Discocleidion* están unidos en cerca de una cuarta parte de su longitud total. La mayor parte de las especies de *Bernardia*, todas las de *Adelia* y *Necepsia* tienen los tépalos densamente pilosos. *Discocleidion*, *Adenophaedra* y algunas especies de *Bernardia* (*B. corensis*, *B. dodecandra*, *B. kochii*, *B. lorentzii*, *B. obovata*, *B. pulchella*, *B. sidoides* y *B. spartioides*) tienen los tépalos esparcidamente pilosos.

En *Bernardia*, *Discocleidion* y *Necepsia*, el disco estaminal consiste en una estructura, aparentemente de tipo glandular, que se encuentra sobre el receptáculo de la flor; no se presenta en *Adenophaedra*. Esta estructura, ha sido denominada como disco yuxtaestaminal (Pax & Hoffmann, 1914) y más recientemente como disco intraestaminal (Webster, 1994a). La forma del disco puede apreciarse en el material

herborizado hidratado. Las observaciones se realizaron en flores en antesis. Aún es necesario recolectar flores estaminadas en antesis de *Bernardia mcvaughii*, *B. mirandae* y *B. ovalifolia*.

En algunos casos el disco forma una estructura continua, entre la cual surgen los estambres (Fig. 17A); este tipo de disco se ha denominado entero (como en *B. albida*, *B. carpinifolia*, *B. chiangii*, *B. valdesii*, *B. gentryana*, *B. hirsutissima*, *B. incana*, *B. kochii*, *B. oblanceolata*, *B. santanae*, *B. spongiosa*, *B. viridis* y *B. yucatanensis*). En las especies restantes de *Bernardia* el disco se compone de fragmentos de tejido, por lo que se le ha denominado como segmentado (Fig. 17B); solamente *B. sidoides* carece de disco estaminal. En *Adelia*, el disco se encuentra también sobre el receptáculo de la flor pero por fuera de los estambres, por lo que se le denomina extraestaminal y se encuentra formando un anillo alrededor de los estambres.

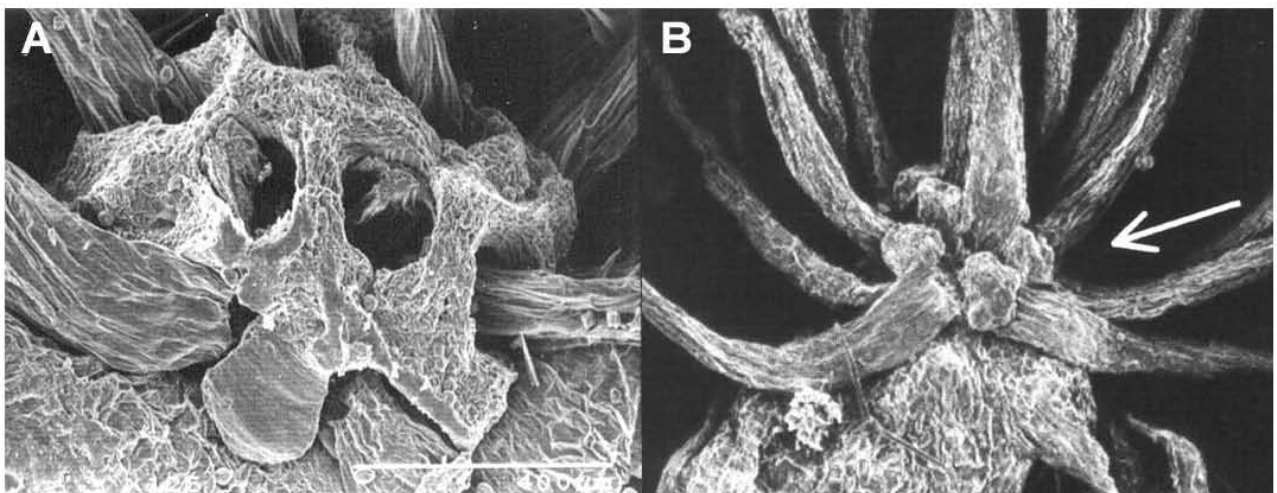


Figura 17. Forma del disco intraestaminal. A. Entero (*Bernardia chiangii*, Salinas 5785 et al., MEXU). B. Segmentado (*Bernardia dodecandra*, Durán 253, MEXU).

El número de estambres que se presenta en *Bernardia* es de 22 a 44; algunas especies presentan consistentemente menos de 10 (e. g., *B. chinantlensis*, *B. incana*, *B. lagunensis*, *B. obovata*, *B. sidoides*) y otras cuentan con más de 30 (*B. fonsecae* y *B. kochii*). En *Adenophaedra* se presentan tres, rara vez dos estambres; en *Discocleidion* los estambres van de 35 a 60; en *Necepsia* de 30 a 50, algunas veces hasta 90; en *Adelia* el número de estambres varía de 8 a 30. En *Bernardia*, *Necepsia* y *Discocleidion* los filamentos son libres; en *Adelia barbinervis* son libres y en *A. cinerea* y *A. oaxacana* son connados. Para *Adenophaedra*, Radcliffe-Smith (2001) menciona que los filamentos están unidos en la base, sin embargo en los ejemplares examinados nunca se observó esta condición, por lo que se considera que en *A. grandifolia* los estambres son libres.

Aunque Radcliffe-Smith (2001) menciona que la inserción del filamento en *Bernardia* es apicifija, al analizar los ejemplares se aprecia que el filamento se inserta en el conectivo que se encuentra entre las tecas, en la base de la antera, por lo que aquí se ha considerado como basifija, lo mismo que para *Adenophaedra* y *Adelia oaxacana*. En *Discocleidion* el punto de inserción se observa claramente en el ápice de las anteras, por lo que es apicifija. En *Necepsia* la inserción es dorsifija; sin embargo, cuando se observan las anteras en botón, el filamento está unido a la antera por el ápice, pero al madurar las flores el conectivo se va engrosando y se dispone a lo largo de la parte dorsal de la antera, por lo que se codificó como dorsifija, pensando en estados de desarrollo comparables para todas las anteras. En *Adelia barbinervis* y *A. cinerea* la inserción del filamento en la antera es dorsifija.

En *Adenophaedra*, *Bernardia* y *Necepsia* las anteras son ampliamente elípticas. Las anteras de *Discocleidion* son transversalmente elípticas y en *Adelia* son angostamente elípticas. Las anteras de *Adelia*, *Adenophaedra* y *Bernardia* son siempre emarginadas, mientras que las de *Necepsia* son apiculadas y en *Discocleidion* son muticosas.

El conectivo en *Bernardia* y *Adelia* es inconspicuo, difícil de observar; en *Necepsia* es muy dilatado y en *Discocleidion*, aunque menos desarrollado, también es conspicuo. En *Adenophaedra* el conectivo también es conspicuo y se encuentra algo engrosado apicalmente, estando además desplazado lateralmente (Fig. 18).

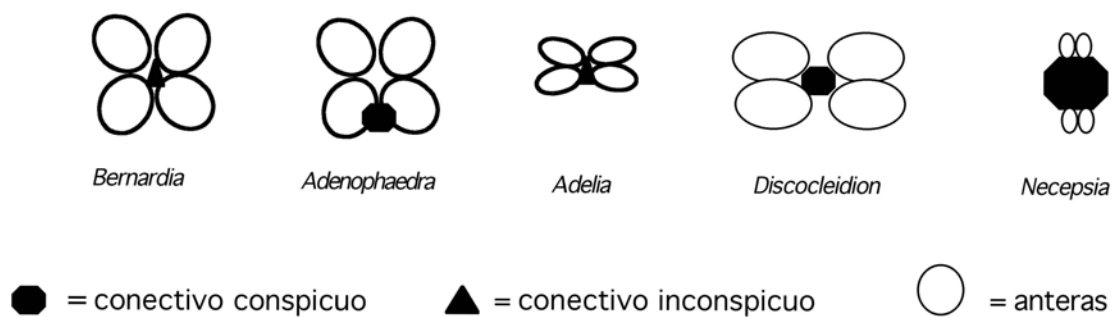


Figura 18. Tamaño y posición del conectivo de los géneros que integran el grupo de estudio (vista superior).

En cuanto a la dehiscencia de las anteras, en *Bernardia* es extrorsa, con las líneas de dehiscencia dirigidas hacia la parte externa de la flor, mientras que en *Adenophaedra* y *Necepsia* es introrsa, es decir con la línea de dehiscencia dirigida hacia la parte interna de la flor. En *Adelia* la dehiscencia es latrorsa, con las líneas de dehiscencia dirigidas hacia los lados y en *Discocleidion* las líneas de dehiscencia de las

anteras se encuentran de forma transversal sobre las anteras y dirigidas hacia arriba de la flor, siendo entonces, supertrorsas.

Por otro lado, las flores femeninas de *Bernardia* tienen de cinco a siete tépalos, desiguales en forma y tamaño, imbricados y dispuestos en uno o dos verticilos. En *Adenophaedra* y la mayor parte de las especies de *Bernardia* (excepto *B. valdesii*, que tiene también tépalos valvados), los tépalos están imbricados, mientras que en *Adelia* y *Discocleidion* los tépalos son valvados. Si bien los tépalos de *Discocleidion* se han descrito como imbricados (Radcliffe-Smith, 2001), en todos los ejemplares examinados los tépalos están parcialmente unidos en la base y los lóbulos se encuentran adyacentes, siendo entonces, valvados. En *Necepsia* también se han descrito tépalos imbricados (Bouchat & Leonard, 1986; Radcliffe-Smith, 2001), sin embargo, se encontraron algunos ejemplares en donde los tépalos están valvados.

Con ayuda del material fijado en el campo se observó que el perigonio de *B. macrocarpa* formaba una estructura cotiliforme, en forma de copa. Al momento de ser herborizados, los tépalos se deshidratan y aplastan perdiendo la forma, sin embargo se buscaron con especial cuidado muestras lo menos alteradas posible para observar la forma del perigonio. Así, con el análisis del perigonio fijado y seco, pudo concluirse que las tres especies muestreadas de la sección *Alevia* presentan un perigonio en forma de copa, que no se encuentra en ninguna de las especies restantes dentro de *Bernardia*, ni en las especies de los grupos externos, cuyo perigonio es aplanado.

En todos los géneros estudiados se presenta un disco en la flor pistilada, generalmente anular, aplanado e inconspicuo en la mayor parte de las especies. Su consistencia puede ir de membranosa a ligeramente engrosada; puede ser glabro o piloso. El disco pistilado en *Bernardia* y *Discocleidion* es una estructura membranácea en forma de anillo aplanado alrededor del ovario. *Bernardia sidoides* es la única especie en donde no se presenta un disco pistilado, por lo que el carácter se considerará como inaplicable. En *Adelia* y *Necepsia* el disco también es anular, pero está muy engrosado.

En *Bernardia* el pistilodio está siempre ausente, al igual que en *Discocleidion* y *Necepsia*. En *Adenophaedra*, el pistilodio aunque presente es pequeño. Burguer & Huft (1995) mencionaron que en esta misma especie el pistilodio era diminuto o ausente; sin embargo, en el material examinado siempre se encontró esta estructura. En *Adelia* el pistilodio siempre se encuentra presente.

El gineceo de los géneros del estudio es sincárpico y el ovario es súpero. Como en la mayoría de las Euphorbiaceae, éstos tienen típicamente tres carpelos, aunque muy rara vez puede darse el caso de cuatro carpelos. Así mismo tienen un sólo óvulo en cada lóculo del ovario, característico de la subfamilia Acalyphoideae.

En todas las especies estudiadas puede observarse que los estilos forman una estructura tubular que proviene del ovario y que se denomina columna estilar. Se codificó la proporción entre la longitud de la columna estilar respecto a la longitud de las ramas de los estilos. La columna estilar suele ser muy corta, casi inconspicua tanto en *Bernardia* como en el resto de los géneros estudiados excepto en *Adelia barbinervis*, *A. cinerea*, *B. kochii* y *B. macrocarpa* donde la parte unida de los estilos es más larga que la porción dividida de los mismos (Fig. 19).

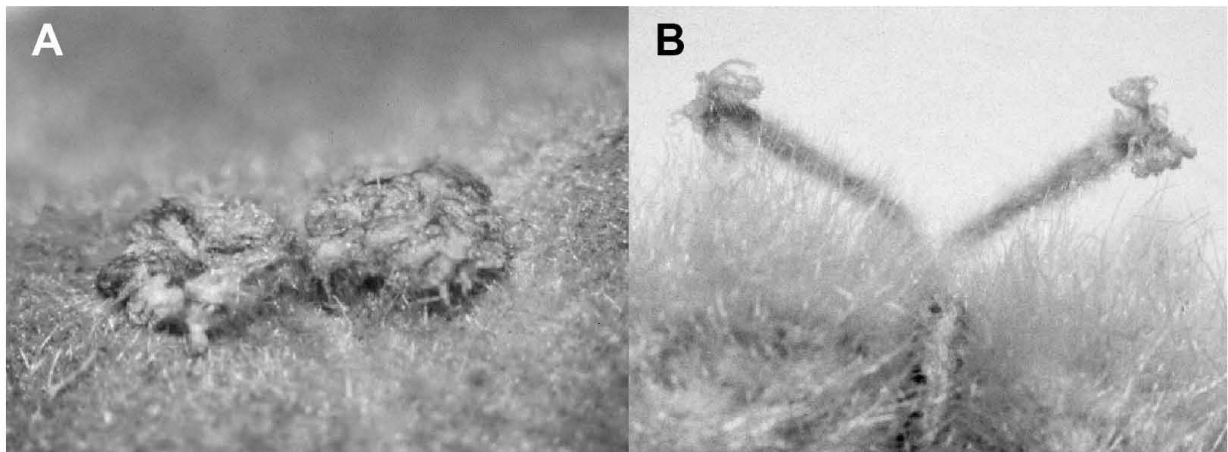


Figura 19. Longitud de la columna estilar. A. Corta (*Bernardia spongiosa*, McVaugh 15777, holotipo MICH). B. Larga (*Adelia cinerea*, Felger 85-808 y Dimmit, MEXU).

Al igual que en las especies de *Adelia*, el ápice de los estilos en las especies muestreadas de *Bernardia* es generalmente lacerado. Solamente algunas especies de *Bernardia* (*B. chinantlensis*, *B. crassifolia*, *B. corensis*, *B. dodecandra*, *B. hirsutissima*, *B. kochii*, *B. lorentzii*, *B. macrocarpa*, *B. pulchella* y *B. sidoides*), así como *Discocleidion* y *Necepsia* tienen los estilos bifidos en el ápice. En *Adenophaedra* los estilos no se ramifican, son enteros y forman un capuchón estigmatoide característico del género.

Fruto

Los frutos de *Bernardia* son cápsulas depresas, aunque *B. kochii* presenta el único fruto levemente comprimido lateralmente. La condición más frecuente entre las especies del género es la de frutos tricarpelares. Sin embargo, dado que en este género el fenómeno de aborción es frecuente, de un ovario tricarpelar pueden derivarse frutos de uno y dos carpelos. Tal es el caso de *B. lagunensis*, *B. spongiosa*, *B. obovata* y *B. valdesii* que presentan consistentemente frutos bicarpelares, si bien derivados de un ovario tricarpelar. Los frutos pueden ser trígonos, trilobados o esferoidales. Dentro de los frutos con dos carpelos, pueden encontrarse tanto lobados (*B. lagunensis* y *B. obovata*), como esferoidales (*B. spongiosa* y *B. valdesii*).

El tamaño es característico de ciertas especies y en algunas ocasiones ha sido un carácter importante en la delimitación de especies. Los frutos de los géneros de *Adelia*, *Adenophaedra*, *Discocleidion* y *Necepsia* también son cápsulas depresas, trilobadas y no se observaron frutos abortivos.

Respecto a la densidad del indumento, en los frutos esparcidamente pilosos es posible observar el exocarpo; se consideró densamente pilosos a los que la cantidad de tricomas impide la observación del exocarpo. En *Adenophaedra*, *Discocleidion*, *Necepsia* y *Adelia barbinervis*, así como en *B. chinantlenis*, *B. corensis*, *B. dodecandra*, *B. kochii*, *B. lorentzii*, *B. macrocarpa*, *B. obovata*, *B. pulchella*, *B. santanae* y *B. sidoides* los frutos son esparcidamente pilosos. En el resto de las especies, así como en *Adelia oaxacana* y *Adelia cinerea* los frutos son densamente pilosos. Como es posible que haya variación respecto a la densidad del indumento dependiendo de la madurez del

fruto, solamente se tomaron en cuenta frutos abiertos o bien completamente desarrollados (excepto en *B. mcvaughii*, donde se presume que están casi completamente desarrollados).

En algunas especies el exocarpo es seco, de apariencia leñosa, y en otras solamente se aprecian los tricomas que lo cubren. Vista bajo el microscopio, la superficie del exocarpo puede ser lisa u ornamentada. Cuando los frutos son densamente pilosos, los tricomas deben removerse para observar la superficie del pericarpo. El exocarpo rugoso es el que se encuentra presente en la mayor parte de las especies de *Bernardia*, así como en *Adelia*, *Adenophaedra* y *Discocleidion*. Cuando éste es aculeado, los tricomas están concentrados sobre las partes prominentes dando al fruto un aspecto característico como en *B. chiangii*, *B. fonsecae*, *B. mollis*, *B. oblanceolata*, *B. viridis* y *Necepsia afzelii*. El exocarpo liso sólo se encuentra presente en algunas especies de *Bernardia* (*B. corensis*, *B. hirsutissima*, *B. pulchella*, *B. sidoides* y *B. spongiosa*).

Si bien aparentemente el mesocarpo esponjoso era una característica única para *Bernardia spongiosa* (McVaugh, 1961) y *B. valdesii*, al observar detenidamente el mesocarpo de todas las especies de *Bernardia* y del resto de los géneros de los grupos externos se aprecia que el mesocarpo es esponjoso en todos ellos, aunque lo que varía es su grosor respecto del endocarpo (Fig. 20A). Se compararon frutos maduros y la proporción entre las capas del fruto se midió en la parte ecuatorial. Así, se observaron especies en donde el mesocarpo es más grueso que el endocarpo (*B. chiangii*, *B.*

valdesii, *B. fonsecae*, *B. kochii*, *B. macrocarpa*, *B. mollis*, *B. oblanceolata* y *B. spongiosa*).

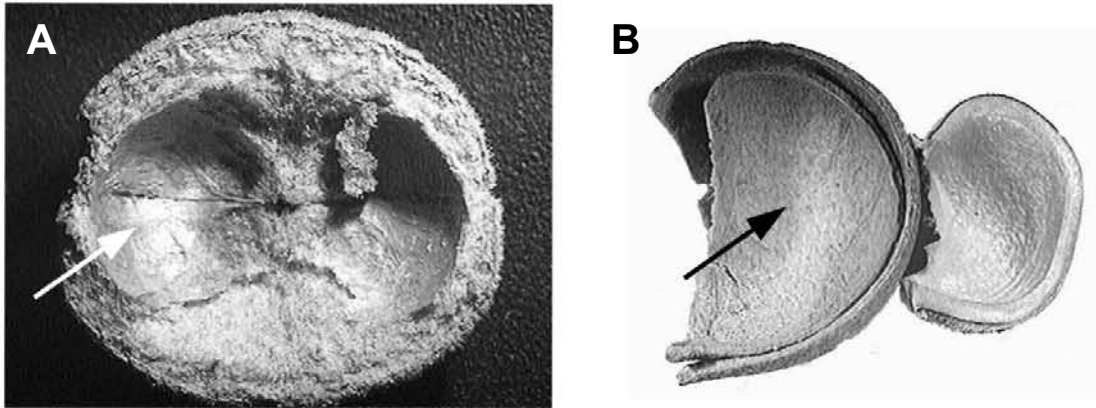


Figura 20. Consistencia del endocarpo y mesocarpo. A. Endocarpo crustáceo (señalado con una flecha blanca) en *Bernardia valdesii* (Cervantes 96 et al., MEXU). Nótese el mesocarpo esponjoso y su relación respecto al grosor del endocarpo. B. Endocarpo leñoso crustáceo (señalado con una flecha negra).

En *B. albida*, *B. chinantlensis*, *B. crassifolia*, *B. dodecandra*, *B. gentryana*, *B. lagunensis*, *B. myricifolia*, *B. obovata*, *B. pulchella* y *B. sidoides* el endocarpo es aproximadamente del mismo grosor del mesocarpo. En el resto de las especies de *Bernardia*, así como en *Adenophaedra*, *Discocleidion* y *Necepsia* el endocarpo es más grueso que el mesocarpo.

En las especies estudiadas, el endocarpo crustáceo es de color café y puede romperse fácilmente, mientras que el leñoso es de color amarillo y es muy resistente por lo que no puede romperse fácilmente; en *Adenophaedra*, *Discocleidion*, *Necepsia* y *Adelia* el endocarpo es leñoso (Fig. 20B). En *Bernardia* el endocarpo puede ser crustáceo o leñoso. La mayor parte de las especies tienen un endocarpo leñoso,

mientras que el crustáceo sólo se presenta en *B. valdesii*, *B. lagunensis*, *B. macrocarpa*, *B. mollis* y *B. spongiosa*. En *B. chiangii* se presenta endocarpo crustáceo y endocarpo leñoso. Aunque Radcliffe-Smith (2001) menciona que en *Bernardia* el endocarpo puede ser sub-leñoso, es posible que este autor haya llamado sub-leñoso a un endocarpo lignificado pero muy delgado, que aquí en todo caso se codificó como leñoso.

Semilla

Hay una semilla en cada lóculo del fruto de *Bernardia*. La forma de las semillas es un carácter taxonómico importante para distinguir algunas especies. En vista ventral se observan tres formas básicas de las semillas: cordiformes, elípticas y circulares. En las semillas cordiformes el ápice es cordado y la base aguda; se encuentran en la mayor parte de las especies de *Bernardia*. Las semillas elípticas, que tienen claramente definido un eje mayor y uno menor; se encuentran en *Adelia barbinervis*, *Discocleidion*, *Adenophaedra*, *B. fonsecae*, *B. kochii*, *B. lagunensis*, *B. macrocarpa*, *B. mollis*, *B. oblanceolata* y *B. spongiosa*. Sólo unas cuantas especies tienen semillas circulares, con dos ejes de igual longitud como *Adelia cinerea*, *A. oaxacana*, *Necepsia*, *B. valdesii* y *B. obovata*. Adicionalmente se identificaron dos formas del dorso de la semilla en vista superior en donde sólo *B. corensis*, *B. pulchella*, *B. lorentzii* y *B. sidoides* tienen el dorso de forma triangular, mientras que el resto de las especies de los géneros estudiados lo tienen semicircular.

Las semillas de *Bernardia* son ecarunculadas y con una quilla que va desde muy pronunciada hasta inconspicua. La quilla es una proyección más o menos conspicua

que se encuentra en la parte dorsal de la semilla y que ha sido considerada como una de las características diagnósticas de *Bernardia* (Pax & Hoffmann, 1914; Radcliffe-Smith, 2001); solamente *Bernardia spongiosa* no tiene quilla, y tampoco se encuentra en *Adelia*, *Adenophaedra*, *Discocleidion* y *Necepsia*.

La testa es crustácea en todos los casos y puede estar ornamentada. *Adelia*, *Adenophaedra* y *Necepsia*, así como la mayor parte de las especies de *Bernardia* tienen semillas lisas. Las ornamentadas (rugosas, verrucosas o con surcos) sólo se presentan en *B. chinantlensis*, *B. dodecandra*, *B. valdesii*, *B. santanae*, *B. spongiosa* y en *Discocleidion*. En *B. rzedowskii* y *B. gentryana* se presentan semillas lisas y ornamentadas.

La coloración de las semillas en *Bernardia* es generalmente variegada (excepto en *B. kochii*, *B. obovata* y *B. spongiosa*), lo mismo que en *Adenophaedra* y *Necepsia*. *Discocleidion* y todas las especies de *Adelia* tienen semillas de color pardo, sin manchas; *B. viridis* tiene semillas de coloración uniforme y variegadas.

El endospermo en *Bernardia*, así como el de *Adenophaedra*, *Discocleidion* y *Necepsia* es abundante y tiene una consistencia grasosa. El color del endospermo puede ser púrpura como el que se presenta en *Adenophaedra*, *Bernardia albida*, *B. dodecandra*, *B. fonsecae*, *B. macrocarpa*, *B. mollis*, *B. oblanceolata* y *B. rzedowskii*, bien blanco, mismo que toma un color amarillo conforme más viejas son las semillas; este tipo de endospermo se encuentra en el resto de las especies de la muestra. Se encontró que el endospermo de *B. lagunensis* es de color rosa, mismo que fue

codificado como un tercer estado de carácter. *Bernardia mexicana*, *B. sidoides* y *B. viridis* tienen endospermo blanco/amarillo y púrpura. En *Adelia* no se presenta endospermo por lo que el carácter fue codificado como inaplicable.

Análisis filogenético

Listado de caracteres

El análisis incluyó un total de 70 caracteres potencialmente informativos de los cuales 27 se refieren a estructuras vegetativas (la mayor parte de ellos derivados de la arquitectura y anatomía foliar) y 43 a estructuras reproductivas. Se incluyeron algunos caracteres que habían sido considerados como de importancia taxonómica en tratamientos previos, como tricomas, estilos y nervaduras (Pax & Hoffmann, 1914). La discusión de la mayor parte de los caracteres de este listado se encuentra en el apartado de morfología, si bien aquí se comentan brevemente algunos de ellos.

0. TIPO DE TALLOS AÉREOS. 0= herbáceos, 1= leñosos.

1. BRAQUIBLASTOS. 0= presentes, 1= ausentes.

2. TAMAÑO DE LA HOJA. 0= leptófila (<25 mm²), 1= nanófila (25-225 mm²), 2= micrófila (225-2025 mm²), 3= notófila (2025-4500 mm²), 4= mesófila (4500-18225 mm²).

3. FORMA DE LA HOJA. 0= oblonga, 1= elíptica, 2= ovada; 3= obovada, 4= triangular.

4. SIMETRÍA DE LA BASE DE LA HOJA. 0= simétrica, 1=asimétrica.

5. CONSISTENCIA DE LA HOJA. 0= cartácea, 1= coriácea, 2= membranácea, 3= crasa.

6. ÁNGULO DE LA BASE DE LA HOJA. 0= agudo, 1= obtuso.
Debido a la diversidad de formas de la base de la hoja se optó por codificar solamente el ángulo de la base. Wing (1999) propone que el ángulo se mida trazando dos líneas imaginarias desde el punto de inserción del pecíolo, hacia el margen de la hoja, en el punto donde alcanza una cuarta parte de su longitud total (Fig. 21).

7. ÁNGULO DEL ÁPICE DE LA HOJA. 0= agudo, 1= obtuso.
El ángulo se midió trazando dos líneas imaginarias desde el ápice, hacia el margen de la hoja, en el punto donde alcanza una cuarta parte de su longitud total (Fig. 21).

8. MARGEN DE LA HOJA. 0= serrado, 1= crenado, 2= denticulado, 3= entero.

9. SERIACIÓN DE LOS DIENTES. 0= simple, 1= compuesta.

10. DISTRIBUCIÓN DE LOS DIENTES. 0= a lo largo de todo el margen, 1= en la mitad distal.

11. PATRÓN GENERAL DE VENACIÓN. 0= palmado, 1= intermedio, 2= pinnado.
Klucking (1995) propone que el *sistema intermedio* es una forma transicional entre el *sistema palmado* y *pinnado*, lo que permitiría suponer una serie de transformación entre estos estados de carácter, sin embargo, se decidió codificar este carácter como no aditivo y verificar si el análisis corrobora esta hipótesis.

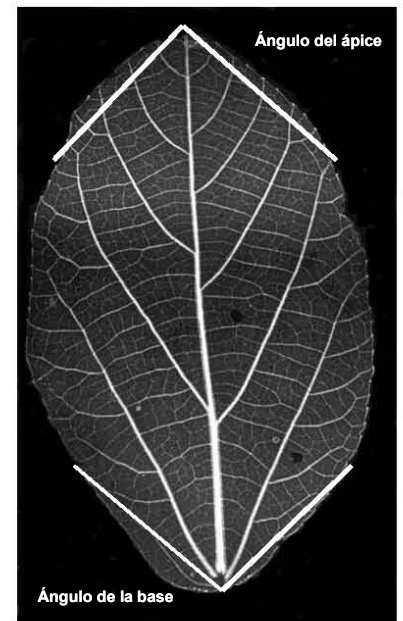


Figura 21. Ángulos del ápice y la base de la hoja.

12. ARREGLO DE LAS VENAS SECUNDARIAS. 0= craspedódroma, 1= semicraspedódroma, 2= broquidódroma, 3= paraledódroma, 4= eucamptódroma.
13. VENAS AGRÓFICAS. 0= presentes, 1= ausentes.
14. VENAS Terciarias Percurrentes Alternas. 0= ausentes, 1= presentes.
15. ARREGLO DE LAS VENAS Terciarias. 0= regular, 1= irregular.
16. TIPO DE AREOLAS. 0= imperfectas, 1= incompletas, 2= ausentes.
17. MÁXIMO ORDEN DE VENACIÓN: 0= cuarto, 1= quinto, 2= sexto, 3=séptimo.
18. VAINA DE LA VENA MEDIA. 0= parenquimatosa, 1= esclerificada.
19. CÉLULAS DE LA VAINA DE VÉNULAS CON ESCLERÉNQUIMA. 0= presentes, 1=ausentes.
20. FIBRAS EN EL MESÓFILO. 0= presentes, 1= ausentes.
21. GLÁNDULAS CICATRICO-CRATERIFORMES. 0= presentes, 1= ausentes.
22. GLÁNDULAS BASALES PAREADAS. 0= presentes, 1= ausentes.
23. DISTRIBUCIÓN DE LOS ESTOMAS. 0= hipostomáticas, 1= anfiestomáticas.
24. ESTRIACIONES EN LAS CÉLULAS SUBSIDIARIAS. 0= presentes, 1= ausentes.
25. TRICOMAS ESTRELLADOS EN LA HOJA. 0= ausentes, 1= presentes.
26. DENSIDAD DEL INDUMENTO DE LA HOJA. 0= baja, 1= media, 2= alta.

27. CRISTALES PRISMÁTICOS. 0=presentes, 1= ausentes.

Los cristales prismáticos se encuentran solamente en *Necepsia* y *Adelia*.

28. EXPRESIÓN SEXUAL. 0= monoicas, 1= dioicas.

29. DISPOSICIÓN DE LAS FLORES. 0= en ejes floríferos, 1= en tallos.

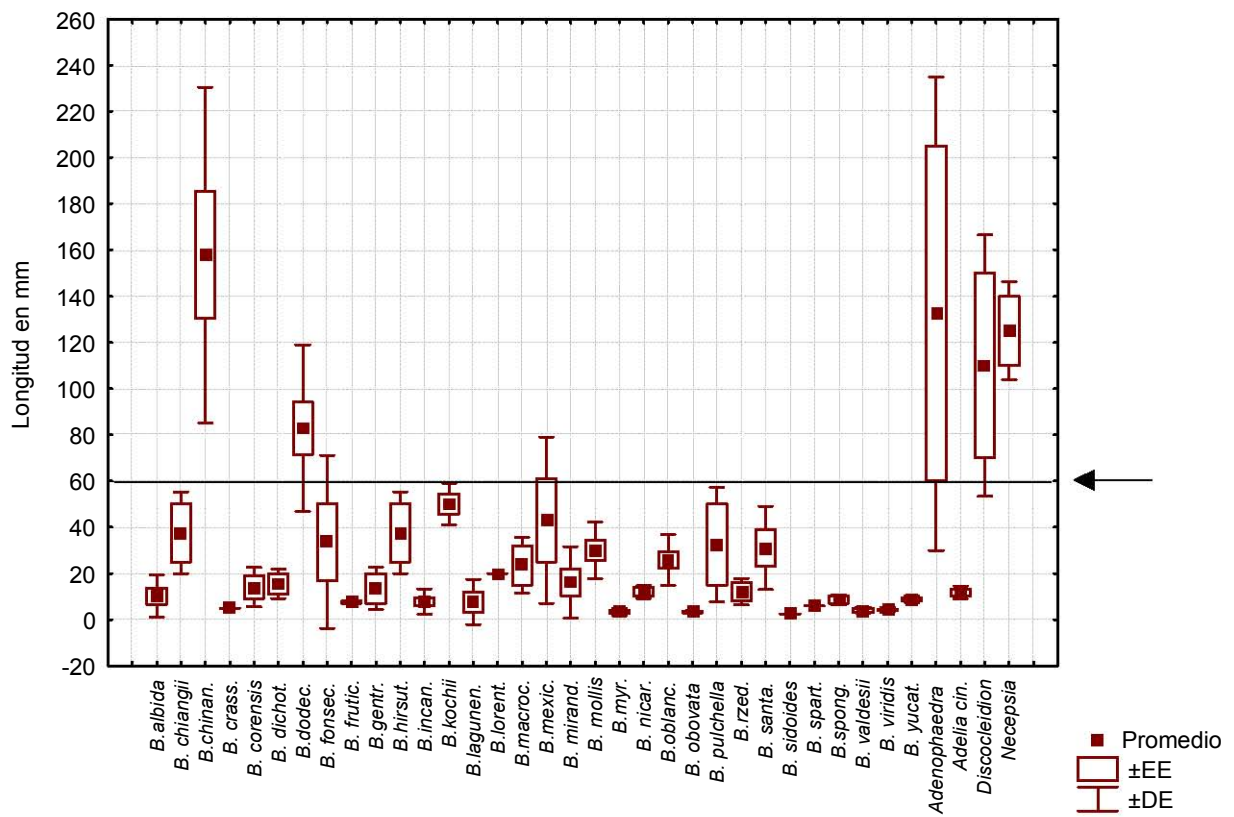
30. LONGITUD DE LA INFLORESCENCIA ESTAMINADA. 0= menos de 60 mm, 1= más de 60 mm.

La longitud de la inflorescencia permite delimitar algunas especies de *Bernardia*. Se midió la longitud de las inflorescencias y se graficaron los datos en donde se muestran claramente dos grupos, que corresponden a los estados de carácter que aquí se manejan (Fig. 22). Es posible que en algunas especies del género (e.g., *Bernardia fonsecae*) se presenten dos épocas de floración al año. Al parecer en una de ellas las inflorescencias son largas, aunque cuentan con un número menor de estambres, en la otra las inflorescencias son cortas y tienen muchos estambres. A pesar de la existencia de estas dos épocas de floración, la diferente longitud de las inflorescencias se trató como parte de la variación de la especie.

31. ENTRENUDOS EN EL RAQUIS DE LA INFLORESCENCIA ESTAMINADA. 0= largos, 1=cortos.

32. ORIENTACIÓN DE LA INFLORESCENCIA ESTAMINADA. 0= ascendente, 1= péndula.

33. NÚMERO DE FLORES EN LA BRÁCTEA PRIMARIA. 0= una o dos, 1= tres o cuatro, 2= cinco a siete, 3= más de 10.



34. FORMA DE LA BRÁCTEA PRIMARIA. 0= cimbriforme, 1= aplanada, 2= cotiliforme.

35. BRÁCTEAS TERCARIARIAS. 0= inconspicuas o ausentes, 1= lineares, 2= cotiliformes.

36. NÚMERO DE TÉPALOS EN FLORES ESTAMINADAS. 0= tres a cuatro, 1= cinco a seis.

37. FUSIÓN DE TÉPALOS DE FLORES ESTAMINADAS. 0= libres, 1= parcialmente fusionados.

38. INDUMENTO EXTERNO DE LOS TÉPALOS ESTAMINADOS. 0= densamente pilosos, 1= esparcidamente pilosos.

39. FUSIÓN DE LOS FILAMENTOS. 0= libres, 1= fusionados.

40. DISCO ESTAMINAL. 0= presente, 1= ausente.

41. POSICIÓN DEL DISCO ESTAMINAL. 0= extraestaminal, 1= intraestaminal.

42. FORMA DEL DISCO ESTAMINAL. 0= entero, 1= segmentado.

43. INSERCIÓN DE LA ANTERA EN EL FILAMENTO. 0= basifija, 1= dorsifija, 2= apicifija.

44. ÁPICE DE LAS ANTERAS. 0= emarginado, 1= no emarginado.

Dado que la condición de apiculadas y muticosas implica una proyección del conectivo más allá del extremo distal del cuerpo de la antera, se decidió codificar estos caracteres como no emarginados.

45. CONECTIVO. 0= inconspicuo, 1= conspicuo.

46. FORMA DE LAS ANTERAS (vista lateral). 0= ampliamente elípticas, 1= angostamente elípticas, 2= transversalmente elípticas.

47. DEHISCENCIA DE LA ANTERA. 0= extrorsa, 1= introrsa, 2= latrorsa, 3= supertrorsa.

48. PISTILODIO. 0= presente, 1= ausente.

49. NÚMERO DE EJES DE LA INFLORESCENCIA PISTILADA. 0= uno, 1= más de uno.

50. PEDICELO DE LAS FLORES PISTILADAS. 0= ausente, 1= presente.

51. POSICIÓN DE LAS FLORES RESPECTO DEL FOLLAJE. 0= insertas, 1= exertas.
Con la evidencia de campo y la observación detallada de las inflorescencias en el material herborizado se han notado dos arreglos diferentes de las flores e inflorescencias respecto al follaje. En *Adelia* así como en *B. corensis*, *B. kochii*, *B. lorentzii*, *B. macrocarpa*, *B. oblanceolata*, *B. pulchella* y *B. soides*, las inflorescencias son muy cortas y no sobresalen al follaje (insertas), mientras que en *Adenophaedra*, *Discocleidion* y *Necepsia* las inflorescencias o flores siempre están exertas.

52. ESTIVACIÓN DE LOS TÉPALOS DE LAS FLORES PISTILADAS. 0= imbricados, 1= valvados.

53. FORMA DEL PERIGONIO. 0= cotiliforme, 1= aplanado.

54. CONSISTENCIA DEL DISCO PISTILADO. 0= membranáceo, 1= engrosado.

55. COLUMNA ESTILAR. 0= corta, 1= larga.

Se codificó la proporción entre la longitud de la columna estilar respecto a la longitud de la porción dividida de los estilos.

56. ÁPICE DE LOS ESTILOS. 0= bífidos, 1= lacerados, 2= enteros.

57. FORMA DEL FRUTO. 0= esferoidal, 1=lobado.

58. NÚMERO MÁXIMO DE CARPELOS DEL FRUTO. 0= dos, 1= tres.

59. DIÁMETRO DEL FRUTO. 0= menor de 15 mm, 1= mayor de 15 mm.

Se midió el diámetro del fruto y al graficar estos datos se encontró que podían establecerse dos estados de carácter. Solamente *Adenophaedra*, *Bernardia fonsecae*,

B. kochii, *B. lagunensis*, *B. macrocarpa*, *B. mollis*, *B. oblanceolata* y *B. spongiosa* tienen frutos mayores a 15 mm.

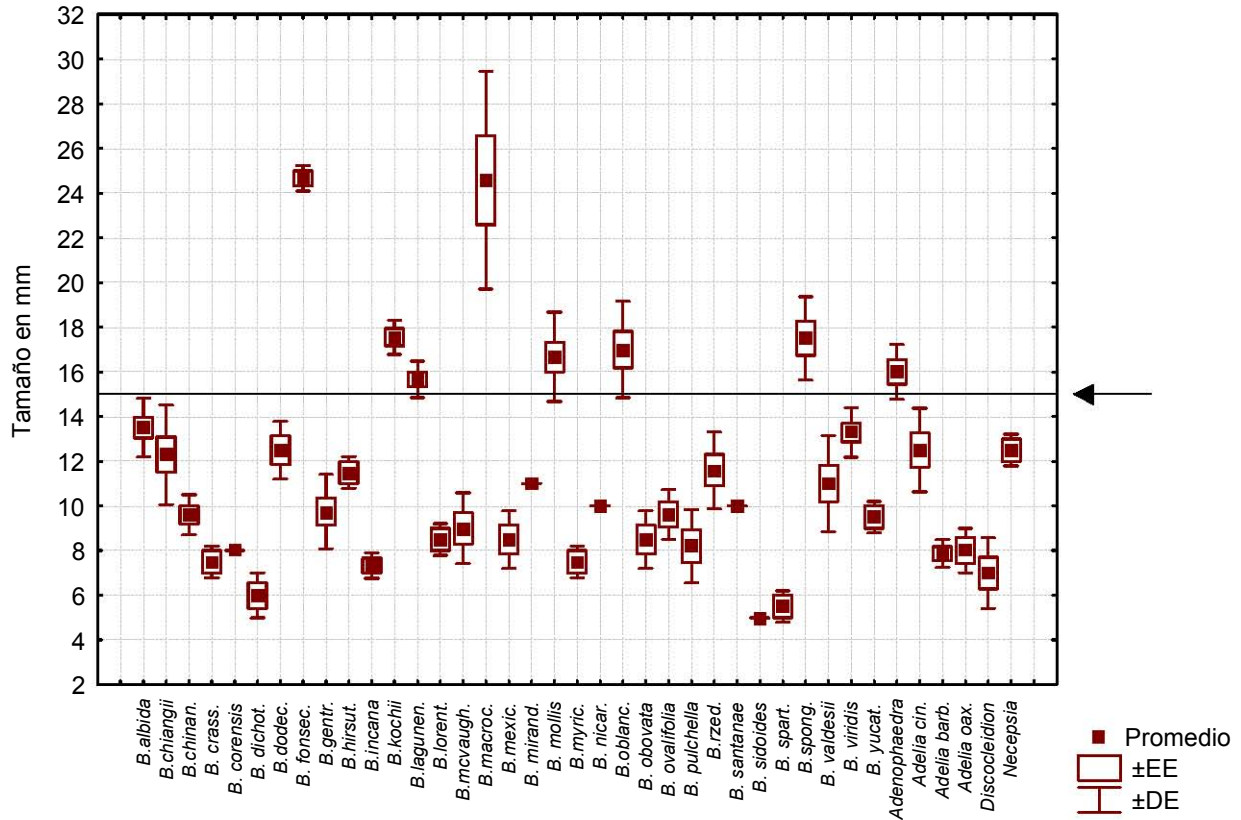


Figura 23. Diámetro del fruto (mm) en las especies muestreadas y la línea horizontal marca la distribución de los estados de carácter.

60. CONSISTENCIA DEL ENDOCARPO. 0= crustácea, 1= leñosa.

61. GROSOR DEL MESOCARPO RESPECTO DEL ENDOCARPO. 0= igual (1:1), 1= mesocarpo engrosado, 2= endocarpo engrosado.

62. ORNAMENTACIÓN DEL EXOCARPO. 0= liso, 1= rugoso, 2= aculeado.

63. DENSIDAD DEL INDUMENTO DEL FRUTO. 0= esparcidamente piloso, 1= densamente piloso.

64. FORMA DE LA SEMILLA. 0= cordiforme, 1= elíptica, 2= circular.
65. FORMA DEL DORSO DE LA SEMILLA. 0= triangular, 1= semicircular.
66. ORNAMENTACIÓN DE LA SEMILLA. 0= lisa, 1= ornamentada.
67. COLORACIÓN DE LA SEMILLA. 0= uniforme, 1= variegada.
68. QUILLA DORSAL. 0= presente, 1= ausente.
69. COLOR DEL ENDOSPERMO. 0= blanco o amarillo, 1= púrpura, 2= rosa.

Caracteres excluidos

Hábito

No se puede determinar con base en el material de herbario el hábito de las especies, especialmente entre las arbustivas y las arbóreas. Si bien el hábito ha sido considerado como un carácter de importancia taxonómica, hasta no corroborarlo para todas las especies con observaciones de campo, no puede ser utilizado para el análisis filogenético. El carácter 0, denota parcialmente características del hábito, pero para hacer una caracterización más fina y diferenciar entre árboles y diferentes arbustos son necesarias las observaciones de campo.

Número de estambres

A pesar de que el número de estambres ha sido utilizado para delimitar las especies de *Bernardia*, debe señalarse que es un carácter muy variable

intraespecíficamente. Además es posible que en algunas especies (e. g., *Bernardia fonsecae*), se presenten dos épocas de floración al año. En una de ellas las inflorescencias son cortas y las flores presentan un gran número de estambres; en la otra, las inflorescencias son más largas y el número de estambres es menor. Además de la variación intraespecífica, la longitud de la inflorescencia puede estar correlacionada con el número de estambres por flor, por lo que este carácter que no fue considerado en el análisis.

Pedúnculo de las inflorescencias estaminadas

Las inflorescencias estaminadas generalmente cuentan con un pedúnculo más o menos conspicuo, que se inicia en la axila de la rama y termina donde se encuentra la primera bráctea proximal. Se encontró variación intraespecífica para este carácter. En algunas especies la bráctea proximal se encontraba muy cerca de la axila de la rama, sin que se notara un pedúnculo bien definido y otros ejemplares de la misma especie se apreciaba un pedúnculo bien definido. Debido a esta variación no fue posible establecer estados de carácter e incluir este rasgo en el análisis.

Análisis cladístico

Se generó una matriz de datos para 40 terminales con 70 caracteres (Cuadro 3). En la matriz resultante el 3% (108 celdas) corresponden a valores faltantes, el 1% (35 celdas) a valores inaplicables y el 4% (135 celdas) a polimorfismos, ya sean parciales o totales. La ambigüedad total para la matriz fue del 9% (278 celdas). Para algunos terminales como *Bernardia mcvaughii* y *B. ovalifolia* la ambigüedad total (valores faltantes, inaplicables y polimorfismos) fue mayor al 30%. De estas especies no se

tienen datos acerca de las inflorescencias estaminadas, ya que las especies fueron descritas con material pistilado y no hay colectas de flores masculinas. Adicionalmente, dado que el material tipo de *B. mcvaughii* cuenta con frutos casi totalmente cerrados que dejan ver parte de las semillas, solamente fueron codificados algunos caracteres de semilla.

Del análisis de parsimonia se obtuvieron 60 árboles más parsimoniosos de 281 pasos, con un índice de consistencia (Ci) de 0.35 y un índice de retención (Ri) de 0.57. Del árbol de consenso (Fig. 24), que muestra los caracteres optimizados de forma no ambigua en todos los árboles más parsimoniosos y donde están colapsadas las ramas sin soporte, se obtienen los siguientes resultados: Siendo *Discocleidion rufescens* el grupo externo funcional, *Adelia* se recupera como grupo monofilético hermano del clado que contiene a *Necepsia*, *Adenophaedra* y *Bernardia*. Los caracteres que definen este clado son las sinapomorfías: hojas mesófilas (2-4), hojas oblongas (3-0), fibras en el mesófilo presentes (20-0), tépalos estaminados libres (37-0) y semillas variegadas (67-1); además del estado homoplásico, hojas hipostomáticas (23-0).

En este clado *Necepsia* y *Adenophaedra* aparecen sin resolver junto con el clado que agrupa a todas las especies de *Bernardia*. Este último género se recupera como un grupo monofilético que comparte las sinapomorfías: pedicelo de las flores pistiladas ausente (50-0), semilla cordiforme (64-0) y quilla dorsal de la semilla presente (68-0), además del estado de carácter homoplásico venas terciarias percurrentes alternas ausentes (14-0).

Dentro de *Bernardia*, *B. chinantlensis* de la sección *Polyboea* es hermana del resto de las especies que comparten dos sinapomorfías y una homoplasia. Las sinapomorfías son patrón de venación intermedio (11-1) y células de la vaina esclerenquimatosas en vénulas ausentes (19-1); el estado de carácter homoplásico es longitud de la inflorescencia estaminada de menos de 55 mm (30-0). Las especies de *Bernardia* se agrupan en dos grandes clados caracterizados por una combinación única de caracteres que incluyen en ambos casos una sinapomorfía. El primero de ellos, el clado A, agrupa a las especies de las secciones monotípicas *Passaea* y *Traganthus*, así como a las especies de las secciones *Phyllopassaea*, *Polyboea* (excepto *B. chinantlensis*).

El siguiente gran clado – el clado B – concentra a las especies de la sección *Alevia*, las de la sección *Tyria* y también a *Bernardia crassifolia*, de la sección monotípica *Crassifoliae*. Los caracteres que definen este agrupamiento son la sinapomorfía tricomas estrellados presentes en la hoja (25-1) y los estados homoplásicos hojas elípticas (3-1), venas agróficas presentes (13-0) y fibras en el mesófilo ausentes (20-1).

Dentro del clado B, se resuelven dos subclados: el primero es un grupo monofilético que contiene a las especies de la sección *Alevia* (*B. dodecandra*, *B. kochii* y *B. macrocarpa*) y que a su vez es hermano del subclado que contiene a las especies de las secciones *Tyria* y *Crassifoliae*. Los caracteres que definen a *Alevia* como grupo monofilético son la sinapomorfía perigonio cotiliforme (53-0) y las homoplasias: areolas incompletas (16-1), tépalos estaminados esparcidamente pilosos (38-1) y endospermo púrpura (69-1).

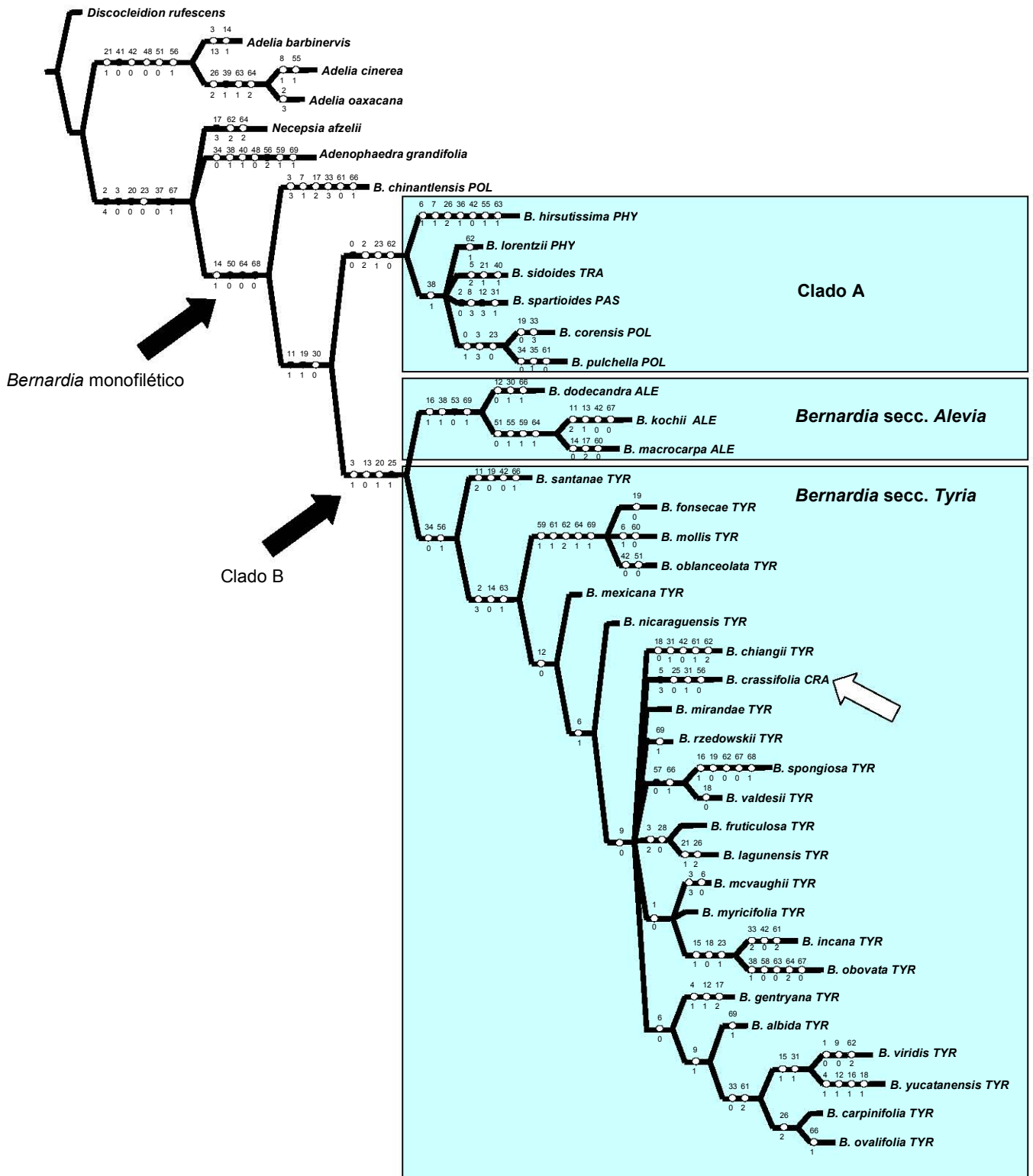


Figura 24. Árbol de consenso generado a partir de 60 árboles más parsimoniosos (L= 281, CI= 0.35, RI =0.57) mostrando únicamente los caracteres que pueden ser optimizados sin ambigüedad en todos los árboles más parsimoniosos. La flecha blanca indica la posición de *B. crassifolia*.

El clado *Tyria-Crassifoliae* está apoyado por las homoplasias: bráctea primaria cimbiforme (34-0) y ramas de los estilos lacerados (56-1). *Bernardia santanae* es hermana del resto de los taxones, mismos que se agrupan en un clado definido por las homoplasias: hojas notófilas (2-3), venas terciarias percurrentes alternas ausentes (14-0) y fruto densamente piloso (63-1). Anidado dentro de este clado se encuentra el clado que agrupa en una politomía a *Bernardia fonsecae*, *B. mollis* y *B. oblanceolata*, definido por las homoplasias: diámetro del fruto mayor a 15.0 mm (59-1), mesocarpo de mayor grosor que el endocarpo (61-1), exocarpo aculeado (62-2), semilla elíptica (64-1) y endospermo púrpura (69-1). Este clado es a su vez es hermano de otro clado que comparte la homoplasia venación craspedódroma (12-0). Dentro de este grupo *Bernardia mexicana* es la especie hermana del resto de los taxones, que se caracterizan por la homoplasia, ápice obtuso de la hoja (6-1); el siguiente clado donde *B. nicaraguensis* es hermana del resto de los taxones que forman una politomía y que se agrupan por la homoplasia, seriación simple de los dientes del margen (9-0). En dicha politomía *B. chiangii*, *B. crassifolia*, *B. mirandae* y *B. rzedowskii* permanecen sin resolver en la base de la misma, junto con otros grupos monofiléticos. Uno de ellos es el que agrupa a *B. spongiosa* y *B. valdesii* que se caracterizan por la sinapomorfía fruto esferoidal (57-0) y la homoplasia semilla ornamentada (66-1); *B. fruticulosa* y *B. lagunensis*, forman otro grupo monofilético caracterizado por las homoplasias forma ovada de la hoja (3-2) y monoecia (28-0); *B. incana*, *B. mcvaughii*, *B. myricifolia* y *B. obovata* conforman un grupo monofilético caracterizado por la homoplasia braquiblastos presentes (1-0). Dentro de este clado, no se resuelven las relaciones entre *Bernardia mcvaughii* y *B. myricifolia* que quedan anidadas junto con un grupo monofilético integrado por *B. incana* y *B. obovata* y que se caracteriza por las

homoplasias: arreglo irregular de las venas terciarias (15-1), vaina de la vena media parenquimatosa (18-0) y hojas anfistomáticas (23-1); el último grupo monofilético está caracterizado por la homoplasia: ángulo agudo de la base de la hoja (6-0). Dentro de éste, *Bernardia gentryana* es la especie hermana de un grupo monofilético que contiene a *B. albida*, *B. carpinifolia*, *B. ovalifolia*, *B. viridis* y *B. yucatanensis* y que comparten el carácter homoplásico seriación compuesta de los dientes del margen (9-1). En este clado *B. albida* es la hermana de un clado que contiene dos grupos monofiléticos caracterizado por las homoplasias: una o dos flores por bráctea primaria (33-0) y endocarpo de mayor tamaño que el mesocarpo (61-2). El primero de los grupos monofiléticos es el que agrupa a *B. viridis* con *B. yucatanensis* por el arreglo irregular de las venas terciarias (15-1) y entrenudos cortos en el raquis de la inflorescencia estaminada (31-1); el segundo contiene a *B. carpinifolia* y a *B. ovalifolia* que comparten la homoplasia: densidad alta de tricomas en la hoja (26-2).

Análisis de remoción de caracteres

Con el fin de evaluar el efecto que tiene cada uno de los caracteres en la estabilidad de los clados y para detectar caracteres potencialmente problemáticos que afecten la topología del árbol, se implementó el análisis de remoción de caracteres (Davis, 1993) a través de Winclada. La identificación de los caracteres problemáticos pone de manifiesto la necesidad de revisar las hipótesis de homología primaria, ya sea planteando codificaciones alternativas o bien haciendo investigación que ayude a interpretar mejor dichos caracteres (Luna y Ochoterena, 2004).

Los resultados de este análisis se pueden agrupar en dos conjuntos respecto a la resolución obtenida: cuando la remoción de un carácter no ocasiona cambios en la topología del consenso y cuando se pierde resolución respecto al consenso original.

Resolución igual o similar respecto al consenso original.

Al removerse individualmente los siguientes 34 caracteres no ocurren cambios en la topología respecto al consenso original: base de la hoja (4), consistencia de la hoja (5), patrón general de venación (11), venas agróficas (13), células de la vaina esclerenquimatosas en vénulas (19), glándulas cicatricoso crateriformes (21), glándulas basales pareadas (22), distribución de los estomas (23), estriaciones en las células subsidiarias (24), tricomas estrellados en la hoja (25), cristales prismáticos (27), disposición de las flores (29), longitud de la inflorescencia estaminada (30), entrenudos en el raquis (31), orientación de la inflorescencia estaminada en anthesis (32), número de tépalos en flores estaminadas (36), fusión de los tépalos de flores estaminadas (37), fusión de los filamentos (39), disco estaminal (40), posición del disco estaminal (41), ápice de las anteras (44), conectivo (45), forma de las anteras (46), dehiscencia de la antera (47), pistilodio (48), estivación de los tépalos de las flores pistiladas (52), forma del perigonio (53), disco de la flor pistilada (54), columna estilar (55), ápice de los estilos (56), diámetro del fruto (59), consistencia del endocarpo (60), coloración de la semilla (67) y color del endospermo (69).

Al ser removido el carácter número máximo de carpelos del fruto (58) mejora la resolución en el clado *Tyria-Crassifoliae*: se resuelven las relaciones entre *B.*

crassifolia, *B. mexicana* y *B. nicaraguensis*; por otra parte *B. chiangii*, *B. fruticulosa*, *B. lagunensis*, *B. spongiosa* y *B. valdesii* se agrupan en un grupo monofilético.

Pérdida de resolución respecto al consenso original.

La remoción de ciertos caracteres como tallos aéreos (0), venas terciarias percurrentes alternas (14), brácteas terciarias (35), pedicelo de las flores pistiladas (50), ornamentación del exocarpo (62) y quilla dorsal (68) ocasionan la pérdida de *Bernardia* como grupo monofilético.

El clado *Tyria-Crassifoliae* se mantiene en casi todos los casos (excepto cuando se remueve el carácter 14), aunque pierde resolución al ser removidos los caracteres: braquiblastos(1), tamaño de la hoja (2), forma de la hoja (3), ángulo de la base de la hoja (6), ángulo del ápice de la hoja (7), margen de la hoja (8), seriación de los dientes (9), arreglo de las venas secundarias (12), arreglo de las venas terciarias (15), vaina de la vena media (18), densidad del indumento de la hoja (26), expresión sexual (28), número de flores de la bráctea primaria (33), forma del disco estaminal (42), forma del fruto (57), grosor del mesocarpo con respecto al endocarpo (61), ornamentación del exocarpo (63), ornamentación de la semilla (66).

Al remover los caracteres forma de la bráctea primaria (34) y ornamentación del exocarpo (62), el clado que agrupa a las especies de la sección *Alevia*, se pierde como hermano de *Tyria-Crassifoliae* y queda anidado dentro de éste. Es necesario revisar estos caracteres para evaluar la relación de este clado con las especies de *Tyria-Crassifoliae*.

Evolución de caracteres

Algunos caracteres utilizados en el análisis filogenético se contrastan con la propuestas de Webster (1994b) de caracteres plesiomórficos y apomórficos para Euphorbiaceae s. l. y de Klucking (1995), quien propone para sus sistemas de venación una hipótesis de evolución de caracteres, que es interesante corroborar para este estudio.

Tipo de tallos aéreos (0). En todos los árboles más parsimoniosos, utilizando optimización no ambigua, se observa que en *Bernardia* los tallos leñosos son el estado plesiomórfico. *Bernardia chinantlensis*, hermana de todas las especies de *Bernardia*, tiene tallos leñosos. En el clado A aparece el estado apomórfico de tallos herbáceos (1-0); dentro de este clado se presenta una regresión en *B. corensis* y *B. pulchella*, que tienen tallos leñosos. En el mismo nivel jerárquico que el clado A se encuentra el clado B, cuyas especies tienen tallos leñosos. Al optimizar el carácter se observa que el estado plesiomórfico es tallos leñosos y el apomórfico, tallos herbáceos. Esto coincide con la propuesta de Webster (1994b) que indica que en las Euphorbiaceae el hábito leñoso es primitivo y el herbáceo, derivado. Este resultado sugiere además un posible centro de origen norteamericano del género, dado que la mayor parte de las especies de tallos leñosos se concentran en Norteamérica y las Antillas, y las especies derivadas –de tallos herbáceos– se concentran en Sudamérica.

Patrón general de venación (11). Para este carácter, Klucking (1995) propuso un sistema de clasificación de los patrones de venación en que propone que el sistema intermedio es una forma transicional entre el sistema pinnado y palmado. Webster

(1994b) sugirió que en las Euphorbiaceae la venación pinnada es el estado primitivo y la venación palmada es el estado derivado. En el cladograma de consenso, puede apreciarse, que el estado palmado se encuentra en los nodos basales del cladograma, pero su optimización es ambigua. Con la optimización ACCTRAN (que favorece las regresiones) el estado pinnado aparece en el internodo *Discocleidion-Adelia*, habiendo una regresión al estado palmado en el clado *Adelia cinerea-A. oaxacana*. Con la optimización DELTRAN (que favorece los paralelismos), el estado el pinnado aparece en el internodo *Adelia-Necepsia* y como un paralelismo en *A. barbinervis*. El estado de carácter de venación intermedia aparece en el internodo de *B. chinantlensis* y los clados A y B, de manera que no se confirman las hipótesis de Klucking, ni la de Webster para este estudio, y se caracteriza al sistema intermedio de venación como un estado derivado.

Vaina de la vena media (18). El estado de carácter ancestral son las vainas esclerificadas, mientras que el derivado son las vainas parenquimatosas en los árboles más parsimoniosos. Las vainas parenquimatosas tienen dos orígenes independientes en el clado *B. incana-B. obovata* y otro en el clado terminal que agrupa a *B. albida*, *B. carpinifolia*, *B. chiangii*, *B. fruticulosa*, *B. gentryana*, *B. lagunensis*, *B. ovalifolia*, *B. spongiosa*, *B. valdesii*, *B. viridis* y *B. yucatanensis*; en *B. lagunensis*, *B. spongiosa* y *B. yucatanensis*, hay una regresión al estado de vainas esclerificadas.

Fibras en el mesófilo (20). Las fibras en el mesófilo se encuentran ausentes en los grupos externos *Adelia* y *Discocleidion*. Posteriormente surgen en el ancestro común inmediato de *Necepsia*, *Adenophaedra* y *Bernardia*. Siendo el estado de fibras

presentes plesiomórfico para *Bernardia*, éste se mantiene en el clado A y se pierde tres veces tanto en *B. sidoides*, como en *B. lorentzii*, así como en el clado B que agrupa a las especies de las secciones *Alevia* y *Tyria-Crassifoliae*.

Ramas de los estilos (56). En todos los árboles más parsimoniosos, el estado plesiomórfico es el de estilos bífidos y el apomórfico estilos lacerados, que caracteriza al clado *Tyria-Crassifoliae*, excepto en *B. crassifolia* que tiene estilos bífidos, donde se presenta una regresión. Estos resultados coinciden con el criterio de Webster (1994b) quien ya había sugerido para las Euphorbiaceae que los estilos bífidos son caracteres primitivos y los multífidos (lacerados en este caso), derivados.

VI. DISCUSIÓN

El análisis de parsimonia de la muestra integrada por 23 especies de *Bernardia* sección *Tyria* y representantes de todas las demás secciones del género, así como por otros tres géneros de la tribu Bernardieae y uno de la tribu Adelleae, basado en 70 caracteres morfológicos, sugiere que *Bernardia* sección *Tyria* es parafilética, en su concepción original. A pesar de que el muestreo es bajo para algunas de las secciones propuestas por Pax y Hoffmann (1914), puede afirmarse, de manera preliminar, no se confirma el esquema de clasificación infragenérica. Así mismo, los resultados del análisis filogenético corroboran, de manera preliminar, la monofilia de *Bernardia*.

En todos los árboles más parsimoniosos se reconoce un par de grupos monofiléticos que se pueden correlacionar con dos de las secciones sugeridas por Pax y Hoffmann (1914): *Bernardia* sección *Alevia* y *Bernardia* sección *Tyria*. Se recupera un tercer grupo monofilético, el clado A, donde se anidan las secciones monotípicas *Passaea*, y *Traganthus* y se agrupan las especies de las secciones *Phyllopassaea*, *Polyboea*, excepto *Bernardia chinantlensis* de la sección *Polyboea* que se resuelve como la especie hermana de todas las especies de *Bernardia*.

En el contexto de la sistemática filogenética solamente los grupos monofiléticos deben ser llevados a la clasificación. De modo que el reconocimiento del grupo monofilético *Bernardia* sección *Tyria* implica aceptar como parte de éste a *B. crassifolia*. Así, la sección *Tyria* conceptualizada de esta manera, esta caracterizada por dos homoplasias: bráctea primaria cimboriforme y ramas de los estilos lacerados, este último ya había sido considerado por Pax y Hoffmann (1914) como carácter diagnóstico de la sección; *B. crassifolia* es la única especie de la sección *Tyria* que no presenta estilos lacerados (se presenta una regresión). Estos autores también consideraron a los tricomas estrellados como diagnósticos de la sección, pero el análisis filogenético sugiere que definen clados a un nivel jerárquico superior, pues agrupan a las especies de dos secciones *Tyria* y *Alevia*; *B. crassifolia* es la única especie del clado que no tiene tricomas estrellados.

En cuanto a las agrupaciones resultantes dentro de *Bernardia* sección *Tyria*, en el consenso se aprecian algunos clados que son congruentes con la distribución geográfica, como *B. spongiosa* y *B. valdesii*, especies hermanas del oeste de México.

La primera de ellas, se encuentra en la región costera de Jalisco y Colima, mientras que la segunda es endémica de los alrededores de la Sierra de Manantlán. En este caso hay coherencia entre la hipótesis filogenética y la distribución geográfica, que sugiere incluso un mecanismo de especiación alopátrica. Otros clados muestran también cierta congruencia con la distribución como es el caso del clado *B. fonsecae*-*B. oblanceolata*-*B. mollis*, especies que se distribuyen en Guerrero, Oaxaca y Chiapas; ocurriendo lo mismo con el clado que agrupa a *B. incana*, *B. mcvaughii*, *B. myricifolia* y *B. obovata*, donde la mayor parte son especies que se distribuyen en el norte de México, excepto *B. mcvaughii* que se encuentra en la parte norte de Jalisco, en la vertiente este de la Sierra Madre Occidental. Por el contrario, otros clados parecen no ser congruentes con la hipótesis filogenética, como el de *B. fruticulosa*-*B. lagunensis* y *B. dichotoma*-*B. ovalifolia*. En el primero de ellos, *B. fruticulosa* es una especie endémica de República Dominicana, mientras que *B. lagunensis* es endémica de la Sierra de la Laguna en Baja California Sur. El segundo caso es similar pues *B. dichotoma* es una especie ampliamente distribuida en las Antillas y *B. ovalifolia* es una especie endémica de Durango. A pesar de esta aparente incongruencia, algunos estudios paleobotánicos explican la relación de las floras de la costa del Pacífico con aquellas de Centroamérica y las Antillas (Ramírez & Cevallos, 2000), por lo que será muy interesante corroborar estas hipótesis a la luz de nuevas fuentes de evidencia.

El análisis filogenético sugiere que el grupo hermano de *Bernardia* sección *Tyria* es *Bernardia* sección *Alevia* que se caracteriza por una sinapomorfia: perigonio cotiliforme y tres estados homoplásicos: areolas incompletas, indumento externo de los tépalos estaminados esparcidamente pubescente y endospermo púrpura. Ninguno de estos

caracteres habían sido utilizados anteriormente para circunscribir a la sección *Alevia*. Aunque estos resultados apoyan preliminarmente la monofilia de la sección, debe notarse que el muestreo incluye únicamente a las especies mexicanas de la sección, y que es deseable incluir al resto de las especies (5) que se distribuyen en Sudamérica y las Antillas.

El grupo monofilético que conforma el clado A agrupa a especies de Sudamérica y sólo una de ellas, *B. corensis*, se distribuye en las Antillas. Los caracteres que definen a dicho clado son la sinapomorfia tallos aéreos herbáceos y los estados homoplásicos hojas micrófilas, hojas anfiestomáticas y exocarpo liso. El muestreo realizado de las especies que integran el clado A no permite hacer conclusiones respecto a su clasificación, para ello debería incluirse en un análisis futuro un mayor número de especies de las secciones parafiléticas *Phyllopassaea* y *Polyboea*, ya que el muestreo de éstas fue muy limitado. Por otro lado, si bien Webster (1994a) y Radcliffe-Smith (2001) sugirieron que *Bernardia spartioides* de la sección monotípica *Passaea* y *B. sidoides*, única especie de la sección *Traganthus* podrían considerarse como géneros aparte, en el cladograma se encuentran situadas inequívocamente dentro de *Bernardia* y más específicamente relacionadas con el resto de las especies de este clado, si bien las relaciones entre ellas no están resueltas.

Las sinapomorfias que corroboran a *Bernardia* como monofilético son pedicelo de las flores pistiladas ausente, semillas cordiformes y quilla dorsal de la semilla presente, además de la homoplasia, venas terciarias percurrentes alternas presentes. Solamente la forma de las semillas y la quilla habían sido considerados previamente como

caracteres diagnósticos por Pax y Hoffmann (1914) y Radcliffe-Smith (2001), quienes en sus descripciones genéricas mencionan que las semillas de *Bernardia* son prismático-trígonas, descripción que corresponde con la forma cordiforme utilizada por Croizat (1943) y McVaugh (1961) y adoptada en este trabajo.

Resulta interesante destacar que el análisis detallado de la morfología de las inflorescencias pistiladas ha revelado que, a pesar de la diversidad de formas que se presentan en *Bernardia*, las flores pistiladas siempre son sésiles y se encuentran sobre la bráctea primaria. Este rasgo, que es una de las sinapomorfias del género, no coincide con las descripciones de otros autores que habían considerado que las flores pistiladas de *Bernardia* son cortamente pediceladas o subsésiles (Radcliffe-Smith, 2001). Es posible que esto se deba a que las inflorescencias de *Bernardia* no habían sido bien caracterizadas.

En su descripción genérica de *Bernardia*, Radcliffe-Smith (2001) incluye muchos rasgos de hojas y estructuras florales que se estudiaron detalladamente en este trabajo. Muchos de esos caracteres (por ejemplo los macromorfológicos de hojas: forma, márgenes, patrón de venación, consistencia, glándulas y tricomas) son homoplásicos, pero proporcionan importante información que permite definir clados dentro de *Bernardia*.

Las relaciones de *Bernardia* con *Adenophaedra* – su género hermano según estudios moleculares– se corroboran con este análisis, aunque no en todas las hipótesis más parsimoniosas, pues en algunas de ellas *Adenophaedra* y *Necepsia* se

agrupan en una politomía junto *Bernardia*. El carácter 8 (margen de la hoja) es conflictivo para resolver las relaciones entre *Adenophaedra* y *Necepsia*, ya que al removerlo se resuelven las relaciones entre estos géneros, quedando *Necepsia* como género hermano del clado *Adenophaedra-Bernardia*, como lo sugieren los estudios moleculares de Wurdack *et al.* (2005).

VII. CONCLUSIONES

Bernardia sección *Tyria* es monofilético si se incluye a *B. crassifolia* (única especie de la secc. *Crassifoliae*).

El grupo hermano de la sección *Tyria* es la sección *Alevia*, si bien la monofilia de este grupo es preliminar dado que no se incluyeron todas las especies de dicha sección.

El esquema de clasificación infragenérica de Pax y Hoffmann (1914) no se corrobora. Solamente las secciones *Tyria* y *Alevia* se recuperan como monofiléticas; las secciones monotípicas *Passaea* y *Traganthus* se anidan con las especies de las secciones *Phyllopassaea* y *Polyboea*, que son parafiléticas. Sin embargo, este resultado es preliminar dado que el muestreo no fue diseñado para poner a prueba el sistema de secciones.

Se confirma la monofilia de *Bernardia* y se reconoce como parte de éste grupo a *B. sidoides* y *B. spartioides*, que Webster (1994a) y Radcliffe-Smith (2001) habían sugerido segregar.

El análisis cladístico basado en morfología revela, que a pesar de problemas tales como la homoplasia, los polimorfismos y la falta de datos para algunos de los taxones, es posible recuperar agrupaciones jerárquicas que permiten plantear hipótesis sobre las relaciones genealógicas entre las especies.

Para resolver de mejor manera las agrupaciones ambiguas (politomías) es necesario revisar algunos de los caracteres que generan conflicto entre las topologías de los árboles más parsimoniosos, detectados en el análisis de remoción de caracteres. Adicionalmente es deseable incorporar un mayor número de caracteres obtenidos de otras fuentes de evidencia (anatomía de tallos, desarrollo floral, molecular), dado que el estudio de la morfología de las especies de *Bernardia* sigue siendo problemático por diversas causas, entre las que destacan el desconocimiento de plantas de uno u otro sexo y el escaso número de recolectas que hace difícil documentar la variación intraespecífica para muchos de los taxones.

VIII. SINOPSIS TAXONÓMICA

En el contexto de la sistemática filogenética, solamente deben ser reconocidos en una clasificación los grupos monofiléticos, que reflejen una relación de ancestría-descendencia. De modo que en este capítulo se incluye la descripción genérica de *Bernardia* y su sinonimia, así como la descripción de *Bernardia* sección *Tyria*, una clave de identificación para las especies de dicha sección, su sinonimia y datos acerca de su hábitat, distribución y fenología.

Bernardia Houst. ex Mill., Gard. Dict. Abr. Ed. 1754.

Tipo: *Bernardia carpinifolia* Griseb., Fl. Brit. W. Ind. 45. 1859.

Bivonia Spreng., Neue Entd. 2: 116. 1821.

Traganthus Klotzsch, Arch. Naturgesch. 7(1): 188. 1841.

Phaedra Klotzsch in S. L. Endlicher, Gen. Pl., Suppl. 4(3): 88. 1850.

Polyboea Klotzsch in S. L. Endlicher, Gen. Pl., Suppl. 4(3): 88. 1850.

Tyria Klotzsch in S. L. Endlicher, Gen. Pl., Suppl. 4(3): 88. 1850.

Alevia Baill., Étude Euphorb. p. 508. 1858.

Passaea Baill., Étude Euphorb. p. 508. 1858.

Buchheim (1962) presentó una detallada discusión acerca del tipo de *Bernardia*, indicando que el tipo del género es *B. carpinifolia* Griseb. Sin embargo, cuando este autor mencionó que al considerarse *B. carpinifolia* y *B. dichotoma* (Willd.) Müll. Arg. como coespecíficas, señaló que el nombre válido para el taxón era *B. dichotoma*, argumentando la prioridad del basónimo *Croton dichotomus* de Willdenow publicado en 1805. Anteriormente, Müller (1865, 1866) también había aceptado a *B. dichotoma* como nombre válido para la especie dejando a *B. carpinifolia* bajo sinonimia, criterio que fue aceptado por autores posteriores (Pax & Hoffmann, 1914; Sauget & Liogier, 1953; Govaerts *et al.*, 2000). A pesar de esto, el Código Internacional de Nomenclatura Botánica de Saint Louis (Greuter *et al.*, 2002) en su artículo 11.4 menciona que “para cualquier taxón inferior al rango de género, el nombre correcto es la combinación del epíteto final del primer nombre legítimo del taxón en el mismo rango, con el nombre correcto del género o especie a la que es asignado”. De tal

manera que *B. carpinifolia* de Grisebach, publicado en 1859, es el nombre válido para el taxón ampliado pues tiene prioridad sobre *B. dichotoma* que se publicó en 1865, siendo entonces incorrecta la apreciación de los autores antes mencionados.

Árboles, arbustos o hierbas; monoicos o dioicos. **Hojas** alternas, enteras, crenadas o serradas; patrón de venación generalmente intermedio, rara vez pinnado, venas secundarias generalmente craspedódromas o semicraspedódromas, venas agróficas generalmente presentes, areolas imperfectas, rara vez incompletas o ausentes. Vaina de la vena media esclerificada o parenquimatosa; hojas hipostomáticas, algunas veces anfiestomáticas, generalmente con estriaciones en las células subsidiarias; indumento formado por tricomas simples, fasciculados, estrellados y multirradiados; glándulas cicatricoso-crateriformes, rara vez ausentes, algunas veces pareadas. **Inflorescencias** generalmente unisexuales, las estaminadas en pseudoracimos, las pistiladas en espigas, racemiformes o umbeliformes. **Flores estaminadas** pediceladas, perigonio valvado con 3-4 tépalos, disco interestaminal entero o segmentado, estambres 4-44, anteras ampliamente elípticas, basifijas, emarginadas, conectivo inconspicuo; pistilodio ausente. **Flores pistiladas** sésiles sobre la bráctea, perigonio cupuliforme o aplanado, con 4-7 tépalos imbricados; estilos (2-)3, bífidos o lacerado-lacinulados. **Frutos** capsulares 2-3 (-4)-lobados o esferoidales (no abortivos); esparcida a densamente pilosos; dehiscentes o indehiscentes; exocarpo liso, rugoso o aculeado; endocarpo crustáceo o leñoso. **Semillas** cordiformes, rara vez elípticas o esferoidales en vista ventral, carinadas, testa crustácea, lisa u ornamentada, generalmente variegadas.

Bernardia sección ***Tyria*** (Klotzsch) Müll. Arg., *Linnaea* 34: 172. 1865.

Tyria Klotzsch in S. L. Endlicher, *Gen. Pl.*, Suppl. 4(3): 88. 1850. Tipo: *Tyria ovata* Klotzsch [según Racliff-Smith, 2001= *Bernardia mexicana* (Hook. & Arn.) Müll. Arg.].

Bernardia sección *Crassifoliae* Pax & K. Hoffm., *Pflanzenr.* IV. 147. VII (Heft 63): 24. 1914. Tipo: *Bernardia crassifolia* Müll. Arg., in C. F. P. von Martius, *Fl. Bras.* 11 (2): 394. 1874.

Plantas con tallos aéreos leñosos. Hojas generalmente elípticas, nanófilas a mesófilas, patrón de venación intermedio rara vez pinnado, venas agróficas presentes, venación hasta de quinto orden, areolas generalmente imperfectas, sin fibras en el mesófilo, con o sin células de la vaina esclerenquimatosas en vénulas , generalmente hipostomáticas, tricomas estrellados y simples (excepto en *B. crassifolia*, donde son únicamente simples). Inflorescencias estaminadas de 5 a 75 mm de longitud, 1-10 flores por bráctea. Inflorescencias pistiladas espigadas. Perigonio de la flor pistilada aplanado, estilos lacerados (excepto en *B. crassifolia*). Frutos de 7-25 mm de diámetro, con exocarpo rugoso o aculeado, rara vez liso, generalmente densamente pilosos. Semillas lisas u ornamentadas.

Con base en los resultados del análisis filogenético, se propone un cambio de circunscripción. *Bernardia crassifolia* de la sección *Crassifoliae* se incluye en *Bernardia* sección *Tyria*.

CLAVE PARA LAS ESPECIES DE *BERNARDIA* SECC. *TYRIA*

1. Hojas únicamente con tricomas simples, recurvados.....*B. crassifolia*
1. Hojas con tricomas estrellados y simples, estos últimos nunca recurvados.....2
 2. Dientes del margen de la hoja con seriación simple3
 3. Braquiblastos presentes.....4
 4. Frutos bilobados; estambres 4-6;*B. obovata*
 4. Frutos trilobados; estambres generalmente más de 6.....5
 5. Hojas obovadas..... *B. mcvaughii*
 5. Hojas elípticas.....6
 6. Hojas micrófilas a notófilas, o si nanófilas con entrenudos cortos en el raquis de la inflorescencia estaminada.....7
 7. Margen crenado; estambres 9-16; frutos de 12-14 (-15) mm de diámetro; plantas de Baja California Sur, Sonora, Chihuahua e Islas Marías.....*B. viridis*
 7. Margen serrado; estambres (15-) 18-29 (-33); frutos 8.8-14.5 mm de diámetro; plantas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán.....*B. chiangii*
 6. Hojas nanófilas con entrenudos largos en el raquis de la inflorescencia estaminada.....8
 8. Bráctea primaria sosteniendo 5-7 flores estaminadas; estambres 5-8; hojas densamente pilosas con arreglo irregular de las venas terciarias.....*B. incana*
 8. Bráctea primaria sosteniendo (1-) 3-4 flores estaminadas; estambres 6-11(-18); hojas mediana a densamente pilosas con arreglo regular de las venas terciarias.....*B. myricifolia*
 3. Braquiblastos ausentes.....9
 9. Venas secundarias semicraspedódromas; frutos de 8-9 mm de diámetro*B. gentryana*
 9. Venas secundarias craspedódromas; frutos 11-20 mm de diámetro.....10
 10. Frutos esferoidales.....11
 11. Bráctea primaria sosteniendo 1-2 flores estaminadas; fruto dehiscente*B. valdesii*
 11. Bráctea primaria sosteniendo 3-4 flores estaminadas; fruto indehiscente*B. spongiosa*
10. Frutos lobados.....12
 12. Plantas monoicas.....13
 13. Hojas ovadas sin glándulas cicatricoso-crateriformes, densamente pilosas, que no permiten observar la superficie foliar; estambres 6-12.....*B. lagunensis*
 13. Hojas elípticas con glándulas cicatricoso-crateriformes, medianamente pilosas, donde se puede observar la superficie foliar; estambres 13.....*B. fruticulosa*
12. Plantas dioicas.....14
 14. Inflorescencias estaminadas péndulas; endospermo púrpura.....*B. rzedowskii*
 14. Inflorescencias estaminadas ascendentes o congestionadas;

endospermo blanco o amarillo.....	15
15. Estambres ca. de 36; hojas con el ápice obtuso.....	<i>B. mirandae</i>
15. Estambres 9-16; hojas con el ápice agudo.....	<i>B. chiangii</i>
2. Dientes del margen de la hoja con seriación compuesta	16
16. Patrón de venación pinnado.....	<i>B. santanae</i>
16. Patrón de venación intermedio.....	17
17. Semillas elípticas en vista ventral; frutos generalmente mayores de 15 mm de diámetro.....	18
18. Ángulo de la base de la hoja obtuso.....	<i>B. mollis</i>
18. Ángulo de la base de la hoja agudo.....	19
19. Disco estaminal entero; hojas escasamente pilosas.....	<i>B. oblanceolata</i>
19. Disco estaminal segmentado; hojas medianamente pilosas	<i>B. fonsecae</i>
17. Semillas cordiformes en vista ventral; frutos generalmente menores de 15 mm de diámetro.....	20
20. Venas secundarias semicraspedódromas.....	<i>B. yucatanensis</i>
20. Venas secundarias craspedódromas.....	21
21. Hojas densamente pilosas, que no permiten observar la superficie foliar	22
22. Ramillas rojizas; fruto de 8-11 mm de diámetro; plantas de Durango	<i>B. ovalifolia</i>
22. Ramillas cafés; fruto de 5-6 (-7) mm de diámetro; plantas de las Antillas	<i>B. carpinifolia</i>
21. Hojas escasa a medianamente pilosas, donde es posible observar la superficie foliar.....	23
23. Inflorescencias pistiladas con 3-8 (-15) flores.....	<i>B. mexicana</i>
23. Inflorescencias pistiladas con 1 a 3 flores.....	24
24. Frutos maduros de 12-15 mm de diámetro; estambres 12-21.....	<i>B. albida</i>
24. Frutos maduros de ca. 10 mm de diámetro; estambres (12-) 20-27 (-30)	<i>B. nicaraguensis</i>

1. ***Bernardia albida*** Lundell, *Wrightia* 5 (7): 245-246. 1976.

Tipo: México, San Luis Potosí, 20 km E of San Francisco on San Luis Potosí-Río Verde Highway, 22°00' N, 100°37' W, 1 jul. 1972, *Chiang 8183, Wendt & Johnston* (Holotipo: LL!).

Plantas dioicas de 1.5-5.0 m de altura, con tallos leñosos, ramillas cafés, braquiblastos ausentes. **Hoja** micrófila o notófila, elíptica u ovada, base simétrica, ángulo de la base agudo u obtuso, ángulo del ápice agudo, margen serrado, seriación de los dientes compuesta, espaciación regular; cartácea; patrón de venación intermedio, venas secundarias craspedódromas, venas agróficas presentes, venas terciarias percurrentes mixtas, de curso regular, areolas imperfectas, venación hasta de quinto orden; vaina de la vena media parenquimatosa, células de la vaina esclerenquimatosas en vénulas ausentes, fibras en el mesófilo ausentes; glándulas cicatricoso-crateriformes presentes, glándulas pareadas ausentes; hojas hipostomáticas con estriaciones en las células subsidiarias; mediana a densamente pilosas. **Inflorescencia estaminada** ascendente, de 13-35 mm de largo en anthesis, con entrenudos largos en el raquis de la inflorescencia; bráctea primaria cimbiforme, sosteniendo 3-5 (-7) flores, brácteas terciarias ausentes o inconspicuas. **Flor estaminada** con 3 tépalos, de 2.0-2.5 mm de largo, densamente pilosos por fuera, estambres 12-21, disco interestaminal entero. **Inflorescencia pistilada** espiga, sosteniendo 1-2 (-3) flores, exerta. **Flor pistilada** con perigonio aplanado, disco membranáceo, ramas de los estilos lacerados. **Fruto** 3-lobado (no abortivo), de 12-15 mm de diámetro, endocarpo leñoso, de igual grosor que el mesocarpo, exocarpo rugoso, densamente piloso. **Semilla** cordiforme (en vista ventral), dorso de la semilla semicircular (en vista superior), lisa, variegada, endospermo púrpura.

Distribución: Endémica de México, en Tamaulipas, Aguascalientes, San Luis Potosí, Guanajuato, Querétaro e Hidalgo.

Hábitat: Bosque tropical caducifolio y matorral xerófilo.

Suelo: Calizo, basáltico, andesítico, riolítico, arcilloso.

Altitud: 300-2200 m.s.n.m.

Fenología: Caducifolia; floración en abril y de agosto a noviembre; fructificación de abril a noviembre.

Ejemplares representativos examinados: **MÉXICO. Tamaulipas:** Mpio. Tula: 3 km al SE de las Cruces, *Medrano 10503 et al.* (MO, NY). **Aguascalientes:** Mpio. Calvillo: 4 km al NNO de Presa de los Serna, 21 ago. 1996, *García 3571* (MEXU). **San Luis Potosí:** Mpio. Zaragoza: Carretera Federal 70 San Luis Potosí-Río Verde, en el entronque que lleva a San Martín de Abajo, 20 km al E de San Francisco, 22°04'21"N, 100°29'51"W, 27 jul. 1998, *Cervantes 142, 143, 144* (MEXU). **Guanajuato:** Mpio. Uriangato: 4 km N de Uriangato, 16 oct. 1992, *Rzedowski 51819* (IEB, MEXU, MICH). **Querétaro:** Mpio. San Joaquín: Cañada La Culebra, 1 km al NE de La Tinaja, asociado con *Helietta parviflora*, *Sophora secundiflora*, *Acacia berlandieri*, *Neopringlea integrifolia*, 18 nov. 1978, *Zamudio 3544* (IEB, MEXU). **Hidalgo:** Mpio. Atotonilco el Grande: Barranca de Venados, 8 may. 1981, *Hernández 6061 et al.* (CAS, MEXU, MO).

El análisis cladístico sugiere que *B. albida* comparte un ancestro común con *B. carpinifolia*, *B. ovalifolia*, *B. viridis* y *B. yucatanensis*. Se diferencia de estas especies por tener de 3 a 7 flores estaminadas por bráctea en la inflorescencia masculina y por tener el mesocarpo de igual grosor que el endocarpo, mientras que las especies antes mencionadas tienen solamente una o dos flores por bráctea y el endocarpo de mayor grosor que el mesocarpo.

2. *Bernardia carpinifolia* Griseb., Flor. Brit. West Ind. p. 45. 1859.

Adelia bernardia L., Syst. Nat. ed. 10: 1289. 1759. Tipo: Jamaica, *Patrick Browne 1201.1* (LINN). *Bernardia bernardia* (L.) Millsp., Publ. Field Columbian Mus., ser. 2 (1): 58. 1900, *nom. inval.* *Bernardia dichotoma* var. *carpinifolia* (Griseb.) Pax & K. Hoffm., in H. G. A. Engler, Pflanzenr. IV, 147, VII: 23. 1914.

Bernardia dichotoma (Willd.) Müll. Arg., Linnaea 34: 172. 1865. *Croton dichotomus* Willd., Sp. Pl. 4: 537. 1805. Tipo: República Dominicana, Santo Domingo, *Rudolphi*

17857 (B). *Bernardia dichotoma* var. *genuina* Müll. Arg., Linnaea 34: 172. 1865, *nom. inval.*

Plantas dioicas de 2.5-4 m de altura, con tallos leñosos, ramillas cafés, braquiblastos ausentes. **Hoja** micrófila o notófila, elíptica, base simétrica, ángulo de la base agudo, ángulo del ápice agudo, margen serrado, seriación de los dientes compuesta, espaciación regular; cartácea; patrón de venación intermedio, venas secundarias craspedódromas, venas agróficas presentes, venas terciarias percurrentes mixtas, de curso regular, areolas no vistas, venación hasta de quinto orden; vaina de la vena media parenquimatosa, células de la vaina esclerenquimatosas en vénulas ausentes, fibras en el mesófilo ausentes; glándulas cicatricoso-crateriformes presentes, glándulas pareadas presentes o ausentes; disposición de estomas en la hoja no vista, estomas con estriaciones en las células subsidiarias; densamente pilosas. **Inflorescencia estaminada** ascendente de 10-20 mm de largo en anthesis, con entrenudos largos en el raquis de la inflorescencia; bráctea primaria cimboriforme, sosteniendo 1-2 flores, brácteas terciarias ausentes o inconspicuas. **Flor estaminada** con 3-4 tépalos, de 2 mm de largo, densamente pilosos por fuera, estambres ca. 27, disco interestaminal entero. **Inflorescencia pistilada** espiga, sosteniendo 3-8 flores, exerta. **Flor pistilada** con perigonio aplanado, disco membranáceo, ramas de los estilos lacerados. **Fruto** 3-lobado (no abortivo), de 5-6 (-7) mm de diámetro, endocarpo leñoso, de igual grosor que el mesocarpo, exocarpo rugoso, densamente piloso. **Semilla** cordiforme (en vista ventral), dorso de la semilla semicircular (en vista superior), lisa, variegada, endospermo blanco o amarillo.

Distribución: Bahamas, Cuba, Jamaica, Haití, República Dominicana, Puerto Rico, San Vicente y Las Granadinas y Granada.

Hábitat: Bosques secos, bosques costeros, matorrales costeros y como ruderal.

Suelo: Calizo, bauxita.

Altitud: 0-700 m.s.n.m.

Fenología: Caducifolia; floración de enero a diciembre; fructificación en septiembre.

Nombres comunes: cacapul (Sauget & Liogier, 1953).

Ejemplares representativos examinados: BAHAMAS. Acklin's Island: Durcan Hill, 21 dic. 1905 - 6 ene. 1906, *Brace 4485* (F, NY). **Cat Island:** the Bight and vicinity, 1 mar. 1907, *Britton 5195, 5814* (F, NY). **Eleuthera:** on coppice-covered high hills about midway between Palmeto Point and Governor's Harbour, 16 may. 1975, *Correll 45192* (F, GH, MO, NY). **Rum Cay:** edge of coppice near Mermaid Pool along trail between Port Nelson and Port Boyd, 16 feb. 1976, *Correll 46808 & Wasshausen* (F, MO, NY). **Turks and Caicos Islands:** Middle (Grand) Caicos, E of Flamingo Pond, 5 mi E of Conch Bar airstrip, 14 jun. 1974, *Gillis 12306 & Proctor* (A). **Watling's Island:** Graham's Harbor to Cockburn Town, 15 mar. 1907, *Britton 6209 & Millspaugh* (F, NY).

CUBA. Camaguey: between Pastelillo and Tarafa, 10 oct. 1922, *Ekman 15449* (F, NY). **Las Villas:** Trinidad Mountains, San Blas-Buenos Aires, 24 mar. 1942, *González 648* (A). **Pinar del Rio:** Sierra de las Animas, 15 mar. 1920, *Ekman 10517* (NY). **Sancti Spiritus:** Sierra del Escambray, Topes de Coyantes, Mogote mi retiro, 22°36'66.7 N, 79°83'33.3W, 2 jul. 1993, *Acevedo 5620 et al.* (NY, US). **Sta. Clara:** Las Vegas de Madagua, above San Blas, 7 abr. 1928, *Jack 5956* (A). **JAMAICA. Clarendon:** west end of Round Hill, 21 nov. 1954, *Proctor 9456* (A, NY). **St. Ann:** along the Queen's Hwy 2 mi E of Río Bueno, Kaiser Nature Preserve area, 20 ene. 1958, *Howard 15092 & Proctor* (A). **St. Catherine:** E slope of the Hellshire Hills, 16 dic. 1952, *Proctor 7517* (GH, US). **St. Elizabeth:** 1 mi NW of Alligator Pond, 14 sep. 1954, *Howard 13808* (A). **St. Thomas:** Albion Mountains, 2 nov. 1915, *Harris 12192* (F, GH, MO, NY, US). **HAITÍ. Port au Prince, Bois St. Marlin, roadsides,** 26 sep. 1924, *Ekman 2012* (F, NY); Ouest Base de Massif de La Selle, en gran cañada al S de Gallette 14.3km al E de Croix 18°5'N, 72°11'66.7 W, 27 ene. 1984, *Zanoni 28847 et al.* (NY). **REPÚBLICA DOMINICANA. Prov. Azua:** Azua Cordillera Central, 5 km al S del pueblo de Padre Las Casas en una lomita, 18°68'33.3 N, 70°91'66.7"W, 2 oct. 1987, *García 2530* (MO, NY). **Prov. Bahoruco:** near the bottom of a ravine, Hoyo de Pelempito, depression in the Baoruco Mts, E of Aceitillar, 6 nov. 1969, *Liogier 16734b* (NY). **Prov. Barahona:** Barahona, 1 oct. 1910, *Fuertes 546* (A); Barahona, 31 dic. 1911, *Fuertes 1359* (A, F, GH, NY). **Prov. Independencia:** Sierra de Bahoruco, 7 km al S de Duvergé camino a Monte Palma, 18°31'66.7 N, 71°5'W, 23 mar. 1993, *García 4368 et al.* (MO). **PUERTO RICO. Mpio. Guanica:** bosque estatal de Guanica, 15 ene 1992, *Acevedo 4768* (F, MO, US). **Mpio.**

Guayanilla: Bo. Cedro, dirt road off Rt 2, km 211, 23 may. 1992, *Axelrod 4499 & Axelrod* (NY). Mpio. Marica: Guánica, 9 nov. 1982, *Liogier 33670 et al.* (MO, NY). Mpio. Peñuelas: in thickets near Peñuelas, 15 oct. 1979, *Liogier 29351 et al.* (NY); in montitus ad Tallaboa, 16 jul. 1986, *Sintenis 3474* (GH, NY). **SAN VICENTE Y LAS GRANADINAS**. Carriacou, 7-25 mar. 1950, *Howard 10889* (GH, NY). **GRANADA**. St. Georges, Richmond Hill, 24 feb. -6 mar. 1950, *Howard 10686* (GH, NY).

Dentro de este taxón pueden observarse ejemplares con hojas densamente pilosas y con hojas glabrescentes. *Bernardia carpinifolia* corresponde a la forma pilosa, considerada en este trabajo, y los nombres *B. venosa* Griseb., *B. intermedia* Griseb. y *B. dichotoma* var. *venosa* (Griseb.) Müll. Arg. pueden ser asociados con la forma glabrescente. Es necesario revisar las diferencias en la pubescencia y otros caracteres para verificar si se justifica considerarlas como entidades taxonómicas diferentes, en cuyo caso, habría que hacer los ajustes nomenclaturales pertinentes.

Bernardia carpinifolia es una especie ampliamente distribuida en las Antillas; se caracteriza por sus hojas densamente pubescentes, con venación craspedódroma y seriación compuesta de los dientes del margen. Estos rasgos la distinguen del resto de las especies de *Bernardia* que se distribuyen en las Antillas.

En el análisis filogenético, *Bernardia carpinifolia* comparte un ancestro común con *B. albida*, *B. ovalifolia*, *B. viridis* y *B. yucatanensis*. En dicho análisis *B. carpinifolia* se recupera como la especie hermana de *B. ovalifolia* y el carácter que las agrupa es la densidad del indumento de la hoja.

3. *Bernardia chiangii* A. Cerv. & Flores Olv., Bot. J. Linn. Soc. 149: 241-244. 2005.

Tipo: México, Puebla, Mpio. Tehuacán: cerros calizos al NE de Tehuacán vecinos al campo de tiro del ejército, 2 jul. 1981, *Chiang 2032, Villaseñor & Durán* (Holotipo: MEXU!; Isotipos: MICH!, TEX!).

Plantas dioicas de (0.6-) 2.0-2.5 m de altura, con tallos leñosos, ramillas cafés, braquiblastos presentes o ausentes. **Hoja** nanófila o micrófila, elíptica, base simétrica, ángulo de la base obtuso, ángulo del ápice agudo, margen serrado, seriación de los dientes simple, espaciación regular; cartácea; patrón de venación intermedio, venas secundarias craspedódromas, venas agróficas presentes, venas terciarias percurrentes opuestas, de curso regular, areolas imperfectas, venación hasta de quinto orden; vaina de la vena media parenquimatosa, células de la vaina esclerenquimatosas en vénulas ausentes, fibras en el mesófilo ausentes; glándulas cicatricoso-crateriformes presentes, glándulas pareadas ausentes; hojas hipostomáticas con estriaciones en las células subsidiarias; densa a medianamente pilosas. **Inflorescencia estaminada** congestionada, de 2.5-5 mm de largo en antesis, con entrenudos cortos en el raquis de la inflorescencia; bráctea primaria cimbiforme, sosteniendo 3-4 flores, brácteas terciarias ausentes o inconspicuas. **Flor estaminada** con 3 tépalos, de 1.5 a 1.9 mm de largo, densamente pilosos por fuera, estambres 9-16, disco interestaminal entero. **Inflorescencia pistilada** espiga, sosteniendo 1-2 flores, exerta. **Flor pistilada** con perigonio aplanado, disco membranáceo, ramas de los estilos lacerados. **Fruto** 3-lobado (no abortivo), 8.8-14.5 mm de diámetro, endocarpo crustáceo o leñoso, de menor grosor que el mesocarpo, exocarpo aculeado, densamente piloso. **Semilla** cordiforme o elíptica (en vista ventral), dorso de la semilla semicircular (en vista superior), lisa, variegada, endospermo blanco o amarillo.

Distribución: Endémica de México en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, en Puebla y Oaxaca.

Hábitat: Bosque tropical caducifolio y matorral xerófilo.

Suelo: Calizo.

Altitud: 1820-2120 m.s.n.m.

Fenología: Caducifolia; floración agosto y marzo; fructificación en julio.

Ejemplares representativos examinados: MÉXICO. Puebla: Mpio. Caltepec: Cerro Yistepec, al NE de La Compañía, asociada con *Vauquelinia australis*, *Pseudosmodingium andrieuxii*, *Hintonia latifolia*, *Bauhinia deserti*, *Dipholis salicifolia*,

Leucophyllum pringlei, 8 jun. 1984, Tenorio 5956 & Romero (MEXU, TEX). Mpio. San Gabriel Chilac: cañada de Tlacuilosto, SW de San Juan Atzingo, 18°12'40" N, 97°20'25" W, 11 jul. 2002, Alvarado 158 et al. (MEXU). **Oaxaca**: Distr. Cuicatlán, Mpio. San Juan Bautista Cuicatlán: 6 km al N de Cuicatlán y 10 km al W por la terracería rumbo a San Pedro Jocotipac, 17°47' N, 97°02' W, 7 may. 1988, Salinas 4723 & Petersen (MEXU).

Cervantes (2002) consideró que esta especie era más afín a *B. albida*, por el tipo de inflorescencias estaminadas y pistiladas, y las características de los frutos y semillas. En el análisis filogenético las relaciones de *B. chiangii* no están resueltas, pues esta especie forma parte de una politomía que agrupa a 17 especies más caracterizadas por la seriación simple de los dientes del margen.

4. *Bernardia crassifolia* Müll. Arg., in C. F. P. von Martius, Fl. Bras. 11 (2): 394. 1874.

Müller cita el el protólogo únicamente el ejemplar *Riedel 1023*. En el herbario de Nueva York (NY) existe un ejemplar de Riedel proveniente de Brasilia, sin número, que está etiquetado como posible isotipo por K. Wurdack. Sin embargo, deberá verificarse la existencia del ejemplar 1023 de Riedel en el herbario de Berlín (B) y en otros herbarios, antes de aceptar el tipo que propone Wurdack.

Plantas dioicas de 0.4- 1 (-1.5) m de altura, con tallos leñosos, ramillas cafés, braquiblastos ausentes. **Hoja** nanófila, elíptica u ovada, base simétrica, ángulo de la base agudo u obtuso, ángulo del ápice agudo u obtuso, margen serrado, seriación de los dientes simple, espaciación regular; crasa; patrón de venación intermedio, venas secundarias craspedódromas, venas agróficas ausentes, venas terciarias percurrentes opuestas, de curso regular, areolas no vistas, venación hasta de quinto orden; vaina de la vena media esclerificada, células de la vaina esclerenquimatosas en vénulas ausentes, fibras en el mesófilo ausentes; glándulas cicatricoso-crateriformes presentes, glándulas pareadas presentes o ausentes; hojas hipostomáticas, estriaciones en las células subsidiarias no vistas; densamente pilosas. **Inflorescencia estaminada** congestionada, de 5 mm de largo en anthesis, con entrenudos cortos en el raquis de la inflorescencia; bráctea primaria cimboriforme, sosteniendo 5-7 flores, brácteas terciarias

ausentes o inconspicuas. **Flor estaminada** con 3 tépalos, de ca. 1.3 mm de largo, densamente pilosos por fuera, estambres (11) 12-18, disco interestaminal segmentado. **Inflorescencia pistilada** espiga, sosteniendo 2 flores, exerta. **Flor pistilada** con perigonio aplanado, disco membranáceo, ramas de los estilos bífidus. **Fruto** 3-lobado (no abortivo), de 7-8 mm de diámetro, endocarpo leñoso, de igual grosor que el mesocarpo, exocarpo rugoso, densamente piloso. **Semilla** no vista.

Distribución: Endémica de Brasil, en el estado de Minas Gerais.

Hábitat: Colinas rocosas con arbustos y árboles bajos, también como ruderal.

Altitud: 850-1250 m.s.n.m.

Fenología: No se conoce si esta especie pierde las hojas en alguna época del año; floración y fructificación en octubre y noviembre.

Ejemplares representativos examinados: BRASIL. Minas Gerais: Diamantina, entrada para Biri-biri, 22 nov. 1985, *Cavalcanti s.n. et al.* (NY); Serra do Cipo, km 104 ao longo da rodovia Belo Horizonte-Conceicao do Mato Dentro, 6 nov. 1980, *Pirani 6678 et al.* (K).

Esta especie se distingue del resto de las especies de la sección por tener hojas crasas, densamente pilosas con tricomas simples y recurvados, y por tener una vaina compleja compuesta por dos capas bien delimitadas de células parenquimatosas y fibras que es única dentro del género. Otras características anatómicas, como la presencia de fibras en el mesófilo y las areolas, así como las características de las células estomáticas y paredes celulares no pudieron observarse debido a la dificultad para observar la epidermis por la cantidad de tricomas. Aunque se aplicaron técnicas para remover los tricomas, éstas dañaban la epidermis, haciendo imposible observar estos detalles. Es deseable contar con material fijado de esta especie que permita observar algunos detalles de su anatomía.

Müller (1874) ubicó esta especie en la sección *Polyboea*. Con base en esta especie Pax & Hoffmann (1914) erigen la sección monotípica *Crassifoliae*.

En el análisis filogenético *B. crassifolia* se encuentra dentro del clado que agrupa a las especies de *Bernardia* secc. *Tyria*. Si bien es la única especie de la sección que no tiene tricomas estrellados y que no tiene estilos bifidos, comparte con las especies de estos clados caracteres que la corroboran como parte de éstos, como las venas secundarias craspedódromas, la ausencia de venas terciarias percurrentes alternas, el mesocarpo de igual grosor que el endocarpo y los frutos densamente pilosos. Se encuentra sin resolver en una politomía que agrupa a 17 especies más caracterizadas por la seriación simple de los dientes del margen de la hoja.

5. *Bernardia fonsecae* A. Cerv. & J. Jiménez Ram., Novon 12 (1): 38-41. 2002.

Tipo: México, Guerrero, Mpio. Leonardo Bravo, Puerto Soleares, 7 km después de Carrizal hacia Atoyac, 17°35'15" N, 99°50' W, 5 nov. 1998, *Fonseca* 2538 (Holotipo: MEXU!; Isotipos: FCME!, MO!).

Plantas dioicas de 6-18 m de altura, con tallos leñosos, ramillas cafés, braquiblastos ausentes. **Hoja** notófila o mesófila, elíptica, base simétrica, ángulo de la base agudo, ángulo del ápice agudo, margen serrado, seriación de los dientes compuesta, espaciación regular; cartácea; patrón de venación intermedio, venas secundarias semicraspedódromas, venas agróficas presentes, venas terciarias percurrentes opuestas, de curso regular, areolas imperfectas, venación hasta de quinto orden; vaina de la vena media esclerificada, células de la vaina esclerenquimatosas en vénulas presentes, fibras en el mesófilo ausentes; glándulas cicatricoso-crateriformes presentes, glándulas pareadas ausentes; hojas hipostomáticas, con estriaciones en las células subsidiarias; medianamente pilosas. **Inflorescencia estaminada** ascendente, de 15-75 (-100) mm de largo en anthesis, con entrenudos largos en el raquis de la inflorescencia; bráctea primaria cimbiforme, sosteniendo 4-7 flores, brácteas terciarias ausentes o inconspicuas. **Flor estaminada** con 3-4 tépalos, de 3.5-4.5 mm de largo, densamente pilosos por fuera, (22-) 26-44 estambres, disco interestaminal segmentado. **Inflorescencia pistilada** espiga, sosteniendo 4-8 flores, exerta. **Flor pistilada** con perigonio aplanado, disco membranáceo, ramas de los estilos lacerados.

Fruto 3-lobado (no abortivo), 24-25 mm de diámetro, endocarpo leñoso, de menor grosor que el mesocarpo, exocarpo aculeado, densamente piloso. **Semilla** elíptica (en vista ventral), dorso de la semilla semicircular (en vista superior), lisa, variegada, endospermo púrpura.

Distribución: Endémica de México, en Guerrero.

Hábitat: Bosque mesófilo de montaña.

Altitud: 2200-2500 m.s.n.m.

Fenología: Perennifolia; floración de marzo a diciembre; fructificación en noviembre.

Ejemplares representativos examinados: MÉXICO. Guerrero: Mpio. Leonardo Bravo: Puerto Soleares, 7 km después de Carrizal hacia Atoyac, 17°24'57.4" N, 99°50'18.6" W, 25 nov. 2000, *Cervantes 188, 189, 190 et al.* (MEXU, MO). Mpio. Gral. Heliodoro Castillo: aprox. 3 km de Puerto Gallo en dirección NE, ladera W del cerro Teotepec, 18 oct. 1999, *Domínguez 1250* (FCME, MEXU). Mpio. Chilpancingo de los Bravo: al O de Omitelmi, cañada de la Laguna de Agua Fría, 19 jul. 1985, *Lozano 710* (FCME, MEXU, MO). Mpio. Zumpango del Río: Carretera Milpillas-Chilpancingo, 20 km después de Milpillas, orientación E-SW, 4 jul. 1980, *Márquez s.n.* (FCME).

Los resultados del análisis filogenético indican que *B. fonsecae* comparte un ancestro común con *B. mollis* y a *B. oblanceolata*, si bien las relaciones entre estas especies no están resueltas.

Cervantes y Jiménez (2002) describen esta especie comentando su semejanza morfológica con *Bernardia mollis*, de la que se distingue por tener hojas elípticas ampliamente elípticas (vs. ovado-elípticas), la base de la hoja atenuada o redondeada pero formando un ángulo agudo (vs. base ampliamente redondeada formando un ángulo obtuso), así como por tener tricomas estrellados en la hoja de 8 a 15 radios de 0.75 mm de largo (vs. tricomas estrellados de 2 a 6 radios de 0.5 mm de largo), así como un mayor número de flores estaminadas por bráctea y los tépalos de las flores estaminadas más grandes. A diferencia de *B. fonsecae*, *B. oblanceolata* tiene hojas

angostamente elípticas, esparcidamente pilosas y flores estaminadas con un menor número de estambres (13-15) y disco interestaminal entero.

6. *Bernardia fruticulosa* Alain, Phytologia 22: 164. 1971.

Tipo: República Dominicana, Prov. Pedernales, Aceitillar-Cayo, Sierra del Barouco, 9 feb. 1969, *Alain Liogier 13693* (Holotipo: NY!; Isotipos: US!, GH, IJ, P).

Plantas monoicas de 0.4 m de altura, con tallos leñosos, ramillas café, braquiblastos ausentes. **Hoja** micrófila, ovada, base simétrica, ángulo de la base obtuso, ángulo del ápice agudo, margen serrado, seriación de los dientes simple o compuesta, espaciación regular; cartácea; patrón de venación intermedio, venas secundarias craspedódromas, venas agróficadas presentes, venas terciarias percurrentes mixtas, de curso regular, areolas imperfectas, venación hasta de quinto orden; vaina de la vena media parenquimatosa, células de la vaina esclerenquimatosas en vénulas ausentes, fibras en el mesófilo ausentes; glándulas cicatricoso-crateriformes presentes, glándulas pareadas ausentes; hojas hipostomáticas, con estriaciones en las células subsidiarias; escasa a medianamente pilosas. **Inflorescencia estaminada** ascendente, de 8-13 mm de largo en anthesis, con entrenudos cortos en el raquis de la inflorescencia; bráctea primaria cimbiforme, sosteniendo 3-4 flores, brácteas terciarias ausentes o inconspicuas. **Flor estaminada** con 3-4 tépalos, de 1.0 a 1.8 mm de largo, densamente pilosos por fuera, estambres ca. 13, disco interestaminal segmentado. **Inflorescencia pistilada** espiga, sosteniendo 2-3 flores, exertas. **Flor pistilada** con tépalos imbricados, perigonio aplanado, disco no visto, ramas de los estilos lacerados. **Fruto** no visto. **Semilla** no vista.

Distribución: Endémica de República Dominicana, de la Provincia de Pedernales.

Hábitat: Barrancas.

Suelo: Calizo con bauxita.

Altitud: 1300 m.s.n.m.

Fenología: No se conoce si esta especie pierde las hojas en alguna época del año; el material tipo aún conserva las columelas por lo que es posible que la fructificación haya sido en el mes de enero.

Esta especie es conocida solamente por el material tipo. Liogier (1972) mencionó que se trataba de una especie cuyos rasgos distintivos son sus hojas pequeñas, la inflorescencia pistilada y el hábito decumbente, características que la distinguen de *B. tenuifolia*, con la que se distribuye simpátricamente y que tiene hojas e inflorescencias más grandes.

Los resultados del análisis filogenético indican que *B. fruticulosa* es la especie hermana de *B. lagunensis*, endémica de la Sierra de la Laguna en Baja California Sur, porque comparten los estados de carácter: forma de la hoja (carácter 4-2) y monoecia (carácter 29-0). *Bernardia lagunensis* se distingue de *B. fruticulosa*, por tener hojas densamente pilosas, sin glándulas cicatricoso-crateriformes.

7. *Bernardia gentryana* Croizat, J. Arnold Arbor. 24: 165. 1943.

Tipo: México, Sinaloa, basaltic cerro by Nuevo Mundo, 26 ene. 1940, *Gentry* 5372 (Holotipo: GH!; Isotipos: MEXU!, MO!, NY!, UC!).

Plantas dioicas de 2-6 m de altura, con tallos leñosos, ramillas cafés, braquiblastos ausentes. **Hoja** micrófila o notófila, elíptica, base asimétrica, ángulo de la base agudo, ángulo del ápice agudo, margen serrado, seriación de los dientes simple, espaciación regular; cartácea; patrón de venación intermedio, venas secundarias semicraspedódromas, venas agróficas presentes, venas terciarias percurrentes mixtas, de curso regular, areolas imperfectas, venación hasta de sexto orden; vaina de la vena media parenquimatosa, células de la vaina esclerenquimatosas en vénulas ausentes, fibras en el mesófilo ausentes; glándulas cicatricoso-crateriformes presentes, glándulas pareadas ausentes; hojas hipostomáticas, con estriaciones en las células subsidiarias; medianamente pilosas. **Inflorescencia estaminada** ascendente de 10-30 mm de largo

en antesis, con entrenudos largos en el raquis de la inflorescencia; bráctea primaria aplanada, sosteniendo 3-4 flores, brácteas terciarias ausentes o inconspicuas. **Flor estaminada** con 3-4 tépalos, de 1.5 mm de largo, densamente pilosos por fuera, estambres 8-14 (-20), disco interestaminal entero. **Inflorescencia pistilada** espiga, sosteniendo 1-5 flores, exerta. **Flor pistilada** con perigonio aplanado, disco membranáceo, ramas de los estilos lacerados. **Fruto** 3-lobado (no abortivo), 8-9 mm de diámetro, endocarpo leñoso, de igual grosor que el mesocarpo, exocarpo rugoso, esparcida a densamente piloso. **Semilla** cordiforme (en vista ventral), dorso de la semilla semicircular (en vista superior), lisa u ornamentada, variegada, endospermo blanco o amarillo.

Distribución: Endémica de México, en Sonora, Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán y Oaxaca.

Hábitat: Bosque tropical caducifolio y zonas de transición con matorral xerófilo.

Suelo: Basáltico, calizo, calichoso, arcilloso.

Altitud: 20-1650 m.s.n.m.

Fenología: Caducifolia; floración: septiembre a marzo; fructificación: julio a agosto.

Ejemplares representativos examinados: MÉXICO. Sonora: Mpio. Alamos: Arroyo Gochico, ca. 3 km E of San Bernardo and 0.5 km W of Buenavista, 27°24'15"N, 108°47'10"W, asociado con *Baccharis salicifolia*, *Clematis drummondii*, *Montanoa rosei* y *Pisonia capitata*, *Steinmann 587 et al.* (MEXU, MICH, NY, RSA). Mpio. Guaymas: Cañada Prieta, Sierra Libre, al sur de la Ciudad de Hermosillo, por la Carretera Federal 15, 28°34'28"N, 110°58'4"W, 9 ene. 1997, *Búrquez 97-448 et al.* (MEXU). **Sinaloa:** Mpio. Angostura: carretera costera a 30 km de entronque carretera Angostura rumbo a Culiacán, 12 oct. 1987 *Bojórquez 427 & Bladimir* (IEB). **Nayarit:** Mpio. Tepic: Mirador del Aguila, ca. 14 miles NW of Tepic, asociado con *Hura* sp., *Bursera simaruba*, *Enterolobium* sp., 13 sep. 1960, *McVaugh 19003* (MEXU, MICH). **Jalisco:** Mpio. La Huerta: ca. 5.3 km al SE de la Estación de Biología, carretera Barra de Navidad-Puerto Vallarta, 19°30'N, 105°03'W, *Celaenodendron mexicanum*, *Croton* spp., *Phyllanthus* sp., *Bernardia* sp., *Xylosma* sp., 7 dic. 1982, *Lott 1639, 1640 et al.* (IEB, MEXU, RSA,

TEX). **Colima:** Mpio. Manzanillo: rocky hills al road-summit, 8 miles WNW of Santiago, road to Cihuatlán, asociado con leguminosas, *Bursera* sp., *Ficus* sp., 25-26 jul. 1957, *McVaugh 15786* (MEXU, MICH, US). **Michoacán:** Mpio. Coahuana: Chila, 8 km al NW de Aquila, 23 nov. 1963, *Rzedowski 17926* (MICH). **Oaxaca:** Distrito de Tehuantepec, Mpio. La Ventosa: 20 km al N de La Ventosa (carretera a Matías Romero), 16°40'N, 94°56'W, 2 nov. 1998, *Linares 4470 et al.* (MEXU).

Este taxón que se distribuye a lo largo de la costa del Pacífico, exhibe una gran variación en la forma y tamaño de las hojas, por lo que en ocasiones es difícil caracterizarlas. En *B. gentryana* la hoja es generalmente elíptica, rara vez ovada, el margen es serrado con dientes esencialmente del mismo tamaño; las inflorescencias estaminadas miden de 10 a 30 mm de largo y las flores estaminadas generalmente tienen 8-12 estambres; los frutos son secos, tricarpelares de 8 a 9 mm de diámetro y las semillas son cordiformes.

Ejemplares de esta especie han sido identificados como *Bernardia spongiosa*, de la que se distingue por tener frutos secos (vs. esponjosos), dehiscentes (vs. indehiscentes) y semillas cordiformes en vista ventral (vs. circulares). También es frecuente que se le confunda con *B. mexicana*, aunque en esta especie la seriación de los dientes del margen de la hoja es compuesta y en *B. gentryana* es simple. Adicionalmente, las venas secundarias de *B. gentryana* son semicraspedódromas, mientras que las de *B. mexicana* y de *B. spongiosa* son craspedódromas.

En análisis filogenético *B. gentryana* comparte un ancestro común con *B. albida*, *B. carpinifolia*, *B. ovalifolia*, *B. viridis* y *B. yucatanensis*. Se distingue de estas especies por tener una seriación simple de los dientes del margen.

8. *Bernardia incana* C. V. Morton, J. Wash. Acad. Sc. 29 (9): 376. 1939.

Tipo: Estados Unidos de América, Arizona, Sierra Tucson, 21 abr. 1884, *Pringle s.n.* (Holotipo: US-59822!).

Plantas dioicas de 0.3-2 m de altura, con tallos leñosos, ramillas cafés, braquiblastos ausentes. **Hoja** nanófila, elíptica, base simétrica, ángulo de la base obtuso, ángulo del ápice obtuso; margen serrado o crenado, seriación de los dientes simple, espaciación regular; cartácea; patrón de venación intermedio, venas secundarias craspedódromas, venas agróficas presentes, venas terciarias percurrentes opuestas, de curso irregular, areolas imperfectas, venación hasta de quinto orden; vaina de la vena media parenquimatosa, células de la vaina esclerenquimatosas en vénulas ausentes, fibras en el mesófilo ausentes; glándulas cicatricoso-crateriformes presentes, glándulas pareadas ausentes; hojas anfiestomáticas, con estriaciones en las células subsidiarias; densamente pilosas. **Inflorescencia estaminada** ascendente o péndula de 2-10 (-18) mm de largo en anthesis, con entrenudos largos en el raquis de la inflorescencia; bráctea primaria cimboriforme, sosteniendo 5 -7 flores, brácteas terciarias ausentes o inconspicuas. **Flor estaminada** con 3-4 tépalos, de (0.7-) 1.0 mm de largo, densamente pilosos por fuera, estambres 5-8, disco interestaminal entero. **Inflorescencia pistilada** espiga, sosteniendo 1-2 flores, exertas. **Flor pistilada** con perigonio aplanado, disco membranáceo, ramas de los estilos lacerados. **Fruto** 3-lobado (no abortivo), de 7 mm de diámetro, endocarpo leñoso, de mayor grosor que el mesocarpo, exocarpo rugoso, densamente piloso. **Semilla** cordiforme (en vista ventral), dorso de la semilla semicircular (en vista superior), lisa, variegada, endospermo blanco o amarillo.

Distribución: Estados Unidos de América (Morton, 1939) y México. En México, en los estados de Baja California y Baja California Sur.

Hábitat: Matorral xerófilo y ocasionalmente en bosque de *Pinus-Juniperus*.

Suelo: Granítico, riolítico o arenoso.

Altitud: 850-1650 m.s.n.m.

Fenología: Caducifolia; floración de febrero a mayo, septiembre y diciembre; fructificación de abril a diciembre.

Ejemplares representativos examinados: MÉXICO. Baja California: Mpio. Ensenada: Sierra La Asamblea, heading in from El Crucero of Hwy 1, 13.5 mi N of

junction with main road to Bahía de Los Angeles, in SE side of Cerro La Gobernadora, 29°16' N, 11°6' W, *Pachycormus* sp., *Bursera* sp., *Idria* sp., *Pachycereus* sp., 30 mar. 1991, *Boyd 5567 & Ross* (MEXU, RSA); E slope of Volcán las Tres Vírgenes, 27°28' N, 112°35' W, 11 feb. 1964, *Moran 11668* (DS, UC). **Baja California Sur:** Mpio. Mulegé: La Champagna, Sierra de las Palmas, S of Santa Rosalía, *Nolina* sp., 27-29 abr. 1952, *Gentry 11764 & Fox* (ARIZ, LL, MEXU, MICH).

Webster (1993) y Govaerts *et al.* (2000) consideraron esta especie como sinónimo de *B. myricifolia*, sin embargo Steinmann & Felger (1997) consideran que son entidades taxonómicas claramente distintas, criterio con el que coincidimos. *Bernardia incana* tiene hojas densamente pilosas, así como estípulas carnosas, rojizas y flores estaminadas con 5 a 8 estambres, mientras que en *B. myricifolia* el indumento varía de medianamente a densamente piloso, con estípulas foliosas, amarillas o verdosas, rara vez rojizas, y flores estaminadas con 6 a 18 estambres. Por otro lado, *B. incana* se distribuye en Estados Unidos de América en Arizona, y en México en Baja California y norte de Baja California Sur, mientras que *B. myricifolia* se distribuye en la porción nororiental de Sonora y en el Desierto Chihuahuense, en los estados de Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas, Durango y San Luis Potosí.

En el análisis filogenético, *Bernardia incana* es la especie hermana de *B. obovata*, endémica del Desierto Chihuahuense. Ambas especies tienen un arreglo irregular de las venas terciarias, la vaina de la vena media parenquimatosa y hojas anfiestomáticas. Se diferencia de esta última por tener hojas elípticas (vs. obovadas), densamente pilosas (vs. escasa a medianamente pilosas). *Bernardia incana* y *B. obovata* comparten un ancestro común con *B. myricifolia* y *B. mcvaughii* aunque sus relaciones con estas últimas especies no están resueltas ya que forman una politomía. *Bernardia incana* se diferencia de *B. mcvaughii* por tener hojas elípticas (vs. obovadas), inflorescencias con 1-2 flores pistiladas (vs. flores solitarias) y frutos de 7 mm de diámetro (vs. frutos de 7-10 mm).

9. *Bernardia lagunensis* (M. E. Jones) L. C. Wheeler in C. V. Morton, Contr. U.S. Nat. Herb. 29 (2): 106. 1945.

Croton lagunensis M. E. Jones, Contr. West. Bot. 18: 55-56. 1933. Tipo: México, Baja California, Trail down the Lagunas, west side, 24 sep. 1930, *Jones 27827 pro parte* (Holotipo: POM-191683; Isotipos: MO!, NY!).

Croton alvaradonis M. E. Jones, Contr. West. Bot. 18: 48. 1933. Tipo: México, Baja California, Trail down the Lagunas, west side, 24 sep. 1930, *Jones 27827 pro parte* (Holotipo: POM- 191711!).

Plantas monoicas de 1.5- 2 m de altura, con tallos leñosos, ramillas cafés, braquiblastos ausentes. **Hoja** micrófila, ovada, base simétrica, ángulo de la base obtuso, ángulo del ápice agudo; margen serrado, seriación de los dientes simple, espaciación regular; cartácea; patrón de venación intermedio, venas secundarias craspedódromas, venas agróficas presentes, venas terciarias percurrentes mixtas, de curso regular, areolas imperfectas, venación hasta de quinto orden; vaina de la vena media esclerificada, células de la vaina esclerenquimatosas en vénulas ausentes, fibras en el mesófilo ausentes; glándulas cicatricoso-crateriformes ausentes, glándulas pareadas ausentes; hojas hipostomáticas, estriaciones en las células subsidiarias no vistas; densamente pilosas. **Inflorescencia estaminada** ascendente de 1-1.9 mm de largo en antesis, con entrenudos largos en el raquis de la inflorescencia; bráctea primaria aplanada, sosteniendo 3-5 (-7) flores, brácteas terciarias ausentes o inconspicuas. **Flor estaminada** con 3-4 tépalos, de 1.0 mm de largo, densamente pilosos por fuera, estambres 6-12, disco interestaminal segmentado. **Inflorescencia pistilada** espiga, sosteniendo 1-3 flores, exerta. **Flor pistilada** con perigonio aplanado, disco membranáceo, ramas de los estilos lacerados. **Fruto** 2-lobado, 14-17 mm de diámetro, endocarpo crustáceo, de igual grosor que el mesocarpo, exocarpo rugoso, densamente piloso. **Semilla** elíptica (en vista ventral), dorso de la semilla semicircular (en vista superior), lisa, variegada, endospermo rosa.

Distribución: Endémica de México, en Baja California Sur.

Hábitat: Bosque mixto de pino-encino.

Suelo: Granítico.

Altitud: 1500-2200 m.s.n.m.

Fenología: No se conoce si esta especie pierde las hojas en alguna época del año; floración de octubre a diciembre; fructificación: octubre a diciembre.

Ejemplares representativos examinados: MÉXICO. Baja California Sur: Mpio. La Paz: Along trail to La Laguna, Sierra de la Laguna, E of Todos Santos, asociado con *Quercus idonea*, *Q. devia*, *Pinus cembroides*, *Nolina* sp., 29 dic. 1947, *Carter 2444 et al.* (GH, MEXU, MICH, TEX, UC, US). Mpio. Los Cabos: Cape Region, oct. 1899, *Brandegge s.n.* (UC-447207). Mpio. Santiago: El Taste ridge, S side of La Carreterita, Sierra El Taste, 23°11" N, 109°55" W, *Quercus idonea*, *Q. devia*, *Mimosa xanti*, *Jatropha* sp. and *Dodonea* sp., 9 nov. 1955, *Carter 3510 & Chisaki* (MICH, NY, UC, US).

En el análisis filogenético *B. lagunensis* es la especie hermana de *B. fruticulosa* y estas especies se encuentran anidadas en un politomía que agrupa a 16 especies más. Se distingue de *B. fruticulosa* por sus hojas ovadas a ovado-lanceoladas, densamente pilosas, sin glándulas cicatricoso-crateriformes.

10. *Bernardia mcvaughii* A. Cerv. & Flores Oliv., Bot. J. Linn. Soc. 149: 249-251. 2005.

Tipo: México, Jalisco, Mpio. Huejuquilla, Rancho Los Arroyos del Agua, 15 km al NW de Huejuquilla, 4 ago. 1990, *Flores 1989* (Holotipo: MICH!; Isotipos: IEB!, MEXU!, MICH!, TEX!, WIS!).

Plantas dioicas de 1.5 m de altura, con tallos leñosos, ramillas cafés, braquiblastos ausentes. **Hoja** nanófila, obovada, base simétrica, ángulo de la base agudo, ángulo del ápice obtuso, margen crenado, seriación de los dientes simple, espaciación regular; cartácea; patrón de venación intermedio, venas secundarias craspedódromas, venas agróficas presentes, venas terciarias percurrentes mixtas, de curso regular, areolas

imperfectas, venación hasta de quinto orden: vaina de la vena media esclerificada, células de la vaina esclerenquimatosas en vénulas presentes o ausentes, fibras en el mesófilo ausentes; glándulas cicatricoso-crateriformes presentes o ausentes, glándulas pareadas ausentes; hojas hipostomáticas, estriaciones en las células subsidiarias presentes; medianamente pilosas. **Inflorescencia estaminada** no vista. **Flor estaminada** no vista. **Inflorescencia pistilada** solitaria, sosteniendo 1 flor, exerta. **Flor pistilada** con perigonio aplanado, disco membranáceo, ramas de los estilos lacerados. **Fruto** 3-lobado (no abortivo), 7-11 mm de diámetro, endocarpo no visto, exocarpo rugoso, densamente piloso. **Semilla** no vista.

Distribución: Endémica de México, en Jalisco.

Hábitat: Matorral xerófilo.

Altitud: 1550 m.s.n.m.

Fenología: No se conoce si esta especie pierde las hojas en alguna época del año; fructificación en agosto.

Conocida solamente por el material tipo, no ha podido ser recolectada nuevamente debido a que los datos de la etiqueta de herbario del ejemplar no parecen ser verídicos.

La pubescencia de los frutos de esta especie son característicos pues presenta tricomas estrellados de dos tipos, unos cortos de 0.1 mm de largo, con radios orientados en todas direcciones, y tricomas largos de 0.3-0.4 mm de largo, con los radios en posición vertical; las hojas obovadas constituyen otro de los rasgos distintivos de esta especie.

McVaugh (1995) comenta que esta especie está cercanamente relacionada con *B. myricifolia* y *B. obovata*. Esta hipótesis se corrobora con los resultados del análisis filogenético donde *Bernardia mcvaughii* comparte un ancestro común con *B. myricifolia* y con el grupo monofilético formado por *B. incana* y *B. obovata*, aunque sus relaciones

con estas especies no están resueltas. Las diferencias entre estas especies se consignan en el comentario taxonómico de *B. incana*.

11. *Bernardia mexicana* (Hook. & Arn.) Müll. Arg., Linnaea 34: 171. 1865.

Hermesia? mexicana Hook. & Arn., Bot. Beech. Voy. 309. 1838. Tipo: México, *Beechey s.n.* (Tipo: K; Fotografías: MEXU!, MICH!). *Bernardia mexicana* var. *genuina* Müll. Arg., Linnaea 34: 171. 1865, *nom. inval.*

Bernardia aspera Pax & K. Hoffm., Pflanzenr. IV. 147. VII (Heft 63): 24. 1914. Tipo: México, Guerrero, Acapulco, oct. 1894-mar. 1895, *Palmer 493* (Lectotipo: US!; Isolectotipos: A!, F!, MEXU!, NY!, UC!, US!).

Plantas dioicas de 1.5-5 (-10) m de altura, con tallos leñosos, ramillas cafés, braquiblastos ausentes. **Hoja** notófila, elíptica, base simétrica, ángulo de la base agudo, ángulo del ápice agudo, margen serrado, seriación de los dientes compuesta, espaciación regular; cartácea; patrón de venación intermedio, venas secundarias craspedódromas, venas agróficas presentes, venas terciarias percurrentes opuestas, de curso regular, areolas imperfectas, venación hasta de sexto orden; vaina de la vena media esclerificada, células de la vaina esclerenquimatosas en vénulas presentes o ausentes, fibras en el mesófilo ausentes; glándulas cicatricoso-crateriformes presentes o ausentes, glándulas pareadas ausentes; hojas hipostomáticas, estriaciones en las células subsidiarias presentes; mediana a escasamente pilosas. **Inflorescencia estaminada** ascendente, de 35-50 mm de largo en anthesis, con entrenudos largos en el raquis de la inflorescencia; bráctea primaria cimbiforme, sosteniendo (3-) 4-5 (-10) flores, brácteas terciarias ausentes o inconspicuas. **Flor estaminada** con 3-4 tépalos de 1.5 a 1.9 (-3) mm de largo, densamente pilosos por fuera, estambres (5-) 10-15, disco interestaminal entero o segmentado. **Inflorescencia pistilada** espiga, sosteniendo 3-8 (-15) flores, exerta. **Flor pistilada** con perigonio aplanado, disco membranáceo, ramas de los estilos lacerados. **Fruto** 3-lobado (no abortivo) de 7-10 mm de diámetro, endocarpo leñoso, de menor grosor que el mesocarpo, exocarpo liso

o rugoso, esparcida a densamente piloso. **Semilla** cordiforme (en vista ventral), dorso de la semilla semicircular (en vista superior), lisa, variegada, endospermo blanco, amarillo o púrpura.

Distribución: Endémica de México, en Sinaloa, Durango, Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán, Estado de México, Guerrero y Oaxaca.

Hábitat: Bosque tropical caducifolio, bosque tropical subcaducifolio, bosque de pino-encino, bosque de *Quercus*, rara vez en bosque mesófilo de montaña.

Suelo: Calizo, arenoso, arcilloso.

Altitud: 300-2000 m.s.n.m.

Fenología: Caducifolia; floración de febrero a junio y octubre a diciembre; fructificación en enero, marzo y julio.

Ejemplares representativos examinados: **MÉXICO. Sinaloa:** Mpio. San Ignacio: Mesa Cerro Bola, *González 830* (F, MEXU). **Durango:** Mpio. El Salto: El Arroyo de la Puerta, 5.5 Km. E de La Libertad, brecha al Huizache, 23°49' N, 105°37' W, 9 mar. 1985, *Tenorio 8180 y Romero* (MEXU). **Nayarit:** Mpio. Ahuacatlán: Arroyo de la Fundición, 5 miles SE of Ahuacatlán on road to Barranca del Oro, 6 jul. 1957, *McVaugh 15139* (MEXU, MICH). **Jalisco:** Mpio. Autlán: 16.2 km al SE de Autlán, 8-9 km al NE de Casimiro Castillo, La Calera, ", 19°36'40" N, 104°21'09" W, *Brosimum* sp., *Hura* sp., *Cnidocolus* sp., *Faramea* sp., 3 abr. 1988, *Cuevas 2330 y De Niz* (MEXU, WIS, ZEA). Mpio. Cabo Corrientes: La bajada de la Pitarilla, entre la Guázima y Agua Caliente, 20°22'50" N, 105°24'10" W, 1 mar. 1993, *Castillo 10594* (MEXU). Mpio. Casimiro Castillo: vereda del cerro La Petaca, 1 km al SE de Casimiro Castillo, 19°35'23" N, 104°25'31" W, *Brosimum* sp., *Couepia* sp., *Sloanea* sp., *Licania* sp., 24 may. 1989, *Santana 4400* (IEB, MEXU, ZEA, WIS). Mpio. El Limón: Cerro El Carrizal, 4 km al SE de El Limón, *Acacia* sp., *Mimosa* sp., *Celtis* sp., *Ceiba* sp., *Guazuma* sp., *Lysiloma* sp., *Malpighia* sp., 27 oct. 1992, *Flores 3728* (CHAPA, MEXU, MICH). Mpio. Talpa de Allende: precipitous mountainsides 5-8 miles above (N of) La Cuesta, below the pass to Talpa de Allende, *Prunus* sp., *Trema* sp., *Fraxinus* sp., 16 oct. 1960, *McVaugh 20304* (MEXU). **Colima:** Mpio. Comala: 20-21 km E de Minatitlán, 5-6 km. SE de Lagunitas,

19 dic. 1988, Cuevas 3510 e Iltis (ZEA). Mpio. Cuauhtémoc: 3 km. NE. de Quesería, límite de Colima-Jalisco, *Santana 1061* y *Cervantes* (IEB). Mpio. Minatitlán: Entre Campo 1 y El Terrero, 23 feb. 1987, *Santana 2682* (CHAPA, IEB, MEXU). **Michoacán**: Mpio. Aguililla: steep dry mountains ca. 8 km NW of Aguililla, road to Aserradero Dos Aguas, *Ficus* sp., *Croton* sp., *Bursera* sp., *Eupatorium* sp., 2 mar. 1965, *McVaugh 22654* (MEXU, MICH). **Estado de México**: Mpio. Temascaltepec: Guayabal, 10 feb. 1933, *Hinton 3365* (GH, LL, MICH, RSA, US). **Guerrero**: Mpio Chilpancingo de los Bravo: Salto de Valadez, 7 km de Chilpancingo, delante de Petaquillas, 4 feb. 1977, *Germán 682, 683 & Guevara* (MEXU). Distr. Mina: Carrizeras, 3 may. 1937, *Hinton 10410 et al.* (DS, GH, MO, NY, UC, US). Mpio. José Azueta: más o menos a 750 m al SO del caserío "La Vainilla", camino a la "Mesa del Mango", 17°42' N, 101°31'30" W, 27 abr. 1990, *Gallardo et al.* 490 (IEB, MEXU). **Oaxaca**: Distr. Juquila: 14 km al N de Piedra Larga, carr. Puerto Escondido-Oaxaca, 17 mar. 1985, *Torres 6605 & Martínez* (MEXU).

Bernardia mexicana se caracteriza por tener hojas angostamente elípticas, con el ápice y la base formando un ángulo agudo, con el margen serrado, los dientes del margen compuestos (de dos tipos, pequeños y grandes), venación craspedódroma, con inflorescencias estaminadas erectas, alargadas, con las brácteas laxamente dispuestas sobre el eje de la inflorescencia, además de inflorescencias pistiladas con (3-) 5-8 (-15) flores y frutos de 7-10 mm de largo.

En 1865 Müller describe tres variedades de esta especie: α . *genuina*, β . *subbiflora* y γ . *cinerascens*. Müller cita a *Bernardia intermedia* Griseb., bajo sinonimia de *Bernardia mexicana* var. *genuina* e incluye ejemplares de México y las Antillas. Pax & Hoffmann (1914) reconocen a *B. intermedia* bajo sinonimia de *B. dichotoma* (= *B. carpinifolia*), quedando *B. mexicana* var. *genuina* representada únicamente por ejemplares provenientes de México. Respecto a la variedad *subbiflora* Müller cita un ejemplar de Venezuela y para la variedad *cinerascens*, ejemplares provenientes de México. En 1914, Pax & Hoffmann aceptan las variedades de Müller y describen una nueva, la variedad *albida*. Se estudiaron algunos de los ejemplares citados por Pax &

Hoffmann de la variedad *genuina* y la mayor parte de ellos no pueden ser asociados con el material tipo de *B. mexicana*. Esto ya había sido advertido por McVaugh (1961) quien en su tratamiento de Flora Novo Galiciana, señala que la mayor parte de las colecciones citadas por Pax & Hoffmann pertenecen a otras especies y asume que dichos autores no vieron el tipo de *B. mexicana*. Para verificar la identidad de las variedades es necesario verificar los ejemplares citados en los protólogos. Para *B. mexicana* var. *subbiflora* es necesario revisar el ejemplar *Fendler 1211* de Venezuela citado por Müller (1865). Por otro lado, si bien se cuenta con una fotografía de un ejemplar de Ehrenberg de Kew, que presumiblemente es un isotipo de *B. mexicana* var. *cinerascens*, con este material no se puede establecer su afinidad con *B. mexicana* var. *genuina*. Respecto a *B. mexicana* var. *albida* Pax & K. Hoffm. (con base en el ejemplar *Pringle 3700*), se reconoce su semejanza morfológica con *Bernardia albida* Lundell (que no tiene como basónimo a la variedad *albida* de Pax & Hoffmann) y no con *B. mexicana*. Debido a que en este momento no es posible verificar las variedades, en este trabajo no se reconocen y se acepta solamente a *Bernardia mexicana sensu stricto*, con base en la variedad típica. La dificultad para circunscribir a *Bernardia mexicana* también ha ocasionado dudas respecto a su distribución, ya que en un sentido amplio, de aceptarse las variedades mencionadas, la distribución de este taxón abarcaría de México a Venezuela, como lo consignan Pax & Hoffmann (1914) y Govaerts *et al.* (2000). En su sentido estricto, *B. mexicana* es una especie restringida a México, como se considera en este trabajo.

Otras especies con distribución en México, han sido confundidas con *B. mexicana*. Por ejemplo, Shreve & Wiggins (1964) y Wiggins (1980) mencionaron que este taxón se distribuía en Baja California Sur. Sin embargo, estos autores consideraron erróneamente a *B. brandegei* Millsp. [= *B. viridis*] como coespecífica de *B. mexicana*. Por otro lado, *B. santanae* y *B. yucatanensis* han sido constantemente identificadas como *B. mexicana*. Sin embargo, *B. mexicana* difiere de *B. santanae* por tener hojas más grandes, craspedódromas (vs. semicraspedódromas) y más densamente pilosas; además *B. santanae* tiene un mayor número de flores estaminadas por bráctea que las que se presentan en *B. mexicana*. Por otro lado, *B.*

yucatanensis que se distribuye en la península de Yucatán tiene hojas semicraspedódromas, con inflorescencias estaminadas más cortas, con una sola flor estaminada por bráctea, con 20 a 28 estambres (vs. inflorescencias más largas, con brácteas sosteniendo generalmente 4 a 5 flores estaminadas, con 10 a 15 flores, de *B. mexicana*).

En el análisis filogenético, *B. mexicana* se encuentra como especie hermana de un clado, caracterizado por la homoplasia ángulo de la base de la hoja obtuso (carácter 6-1), que agrupa a la mayor parte de las especies de la sección *Tyria*.

12. *Bernardia mirandae* sp. nov. inéd.

Tipo: México, Chiapas, Mpio. San Fernando, Arriba de La Encañada del antiguo camino a San Fernando, al N de La Chacona, 8 ene. 1950, *Miranda 5873* (Holotipo: MEXU!; Isotipo: US!).

Plantas dioicas de 5-10 m de altura, con tallos leñosos, ramillas café, braquiblastos ausentes. **Hoja** micrófila o notófila, elíptica, base simétrica, ángulo de la base obtuso, ángulo del ápice agudo u obtuso, margen serrado, seriación de los dientes simple, espaciación regular, cartácea o coriácea; patrón de venación intermedio, venas secundarias craspedódromas, venas agróficas presentes, venas terciarias percurrentes opuestas, de curso regular, areolas imperfectas, venación hasta de quinto orden; vaina de la vena media esclerificada, células de la vaina esclerenquimatosas en vénulas ausentes, fibras en el mesófilo ausentes; glándulas cicatricoso-crateriformes presentes, glándulas pareadas ausentes; hojas hipostomáticas, estriaciones en las células subsidiarias presentes; mediana a escasamente pilosas. **Inflorescencia estaminada** ascendente, de (5-)10-20 mm de largo (no en anthesis), con entrenudos largos en el raquis de la inflorescencia; bráctea primaria cimboriforme, sosteniendo 3-5 flores, brácteas terciarias ausentes o inconspicuas. **Flor estaminada** con 3 tépalos, no medidos, densamente pilosos por fuera, estambres ca. 36 (vistos en botón), disco interestaminal presente, forma no vista. **Inflorescencia pistilada** espiga, sosteniendo 5

flores, exertas. **Flor pistilada** con perigonio aplanado, disco membranáceo, ramas de los estilos lacerados. **Fruto** 3-lobado (no abortivo) de 11 mm de diámetro, endocarpo leñoso, de mayor grosor que el mesocarpo, exocarpo liso o rugoso, esparcida a densamente piloso. **Semilla** cordiforme (en vista ventral), dorso de la semilla semicircular (en vista superior), lisa, variegada, conspicuamente carinada, endospermo blanco o amarillo.

Distribución: Endémica de México, en Chiapas.

Hábitat: Bosque tropical caducifolio.

Suelo: Arcilloso.

Altitud: 813-1000 m.s.n.m.

Fenología: Caducifolia; floración en enero y agosto; fructificación en junio y julio.

Ejemplares representativos examinados: MÉXICO. Chiapas: Mpio. Berriozábal: thorn woodland (second growth and tropical deciduous forest) on flats near Berriozábal, 2 ene. 1981, *Breedlove 49071* (CAS). Mpio. San Fernando: La Encañada, 1 km delante de la Virgen, rumbo a San Fernando, La Encañada se encuentra a 13 km al NW de Tuxtla Gutiérrez, 16°48'11" N, 93°11'15" W, 29 jul. 2001, *Gómez-Hinostrosa 2098a* (MEXU).

Esta especie endémica de la Depresión Central de Chiapas ha sido previamente identificada como *B. mexicana* o *B. yucatanensis*. Las hojas de *B. mirandae* al igual que las de *B. mexicana* son craspedódromas, pero las de la primera son ampliamente elípticas y los ángulos de la base y ápice de la hoja son siempre obtusos, además de que la seriación de los dientes del margen de *B. mexicana* es compuesta y la de *B. mirandae* es simple. Por su parte, las hojas de *B. yucatanensis* son semicraspedódromas y la seriación de los dientes del margen es compuesta. Adicionalmente, *B. mirandae* presenta areolas imperfectas, mientras que en *B. yucatanensis* son incompletas. Respecto a las características de las flores estaminadas, en *B. mexicana* se presentan generalmente de 10 a 15 estambres, en *B.*

yucatanensis de 20 a 28 y en *B. mirandae* cerca de 36, aunque este último conteo es una estimación ya que se realizó con botones florales.

En el análisis filogenético *B. mirandae* se recupera sin resolver en una politomía que agrupa a 17 especies más que comparten la homoplasia seriación simple de los dientes del margen.

13. *Bernardia mollis* Lundell, Contr. Mich. Herb. 4: 12-13. 1940.

Tipo: México, Chiapas, N side of Volcán de Tacaná, 2 abr. 1939, *Matuda 2966* (Holotipo: MICH!; Isotipos: LL!, MEXU!, MICH!, MO!, NY!, US!).

Bernardia mollis var. *lanceifolia* Lundell, Contr. Mich. Herb. 4: 13. 1940. Tipo: México, Chiapas, N side of Volcán de Tacaná, 2 abr. de 1939, *Matuda 2978*. (Holotipo: MICH!; Isotipos: LL!, MEXU!, MICH!, MO!, NY!, US!). *Bernardia lanceifolia* (Lundell) Lundell, Phytologia 57 (5): 367. 1985.

Plantas dioicas de 2-15 m de altura, con tallos leñosos, ramillas caféas, braquiblastos ausentes. **Hoja** notófila, elíptica, base simétrica, ángulo de la base obtuso, ángulo del ápice agudo; margen serrado, seriación de los dientes compuesta, espaciación regular; cartácea; patrón de venación intermedio, venas secundarias semicraspedódromas, venas agróficas presentes, venas terciarias percurrentes opuestas, de curso regular, areolas imperfectas o incompletas, venación hasta de quinto o sexto orden. Vaina de la vena media esclerificada, células de la vaina esclerenquimatosas en vénulas presentes o ausentes, fibras en el mesófilo ausentes; glándulas cicatricoso-crateriformes presentes, glándulas pareadas ausentes; hojas hipostomáticas, estriaciones en las células subsidiarias presentes; escasamente pilosas.

Inflorescencia estaminada ascendente, de 25-45 mm de largo en antesis, con entrenudos largos en el raquis de la inflorescencia; bráctea primaria cimbitiforme, sosteniendo 3-5 flores, brácteas terciarias ausentes o inconspicuas. **Flor estaminada** con 3 tépalos de 2.5-4 mm de largo, densamente pilosos por fuera, estambres (16-) 20-

24 (-26), disco interestaminal presente, segmentado. **Inflorescencia pistilada** espiga, sosteniendo 3 flores, exerta. **Flor pistilada** con perigonio aplanado, disco membranáceo, ramas de los estilos lacerados. **Fruto** 3-lobado (no abortivo) de (13-)16-20 mm de diámetro, endocarpo crustáceo, de menor grosor que el mesocarpo, exocarpo aculeado, esparcida a densamente piloso. **Semilla** elíptica (en vista ventral), dorso de la semilla semicircular (en vista superior), lisa, variegada, endospermo púrpura.

Distribución: México y Guatemala. En México, en el estado de Chiapas.

Hábitat: Bosque mesófilo de montaña.

Altitud: 1550-2430 m.s.n.m.

Fenología: Perennifolia; floración de diciembre a abril: fructificación de abril a julio.

Ejemplares representativos examinados: **MÉXICO. Chiapas:** Mpio. Motozintla: Ejido Benito Juárez a 12 km al SO de Motozintla, 17 dic. 1987, *Martínez 22143 & García* (IEB, MEXU). Mpio. Unión Juárez: camino entre Talquián Viejo y Chiquihuite, Puente Malá, Río Malá, 15°05'35" N, 92°05'32" W, 25 jul. 2001, *Cervantes 234, 235 et al.* (MEXU). **GUATEMALA. Dep. San Marcos:** en aldea Toniná, volcán Tacaná, sobre camino Talquián (México)-Toniná-cima del volcán, 7 may. 1987, *Martínez 20810 y Ramírez* (MEXU).

Esta especie fue descrita por Lundell en 1940, quien reconoció dos variedades, la variedad *mollis* y la variedad *lanceifolia*, argumentando diferencias significativas en el hábito y la forma y el tamaño de las hojas. Posteriormente, en 1985, el mismo Lundell eleva la variedad *lanceifolia* a estatus específico. Con base en el estudio del material herborizado de ambas especies y la observación en el campo de las mismas, es posible establecer que son coespecíficas y que las diferencias advertidas por Lundell pueden considerarse como parte de la variación, debida principalmente a la edad de las plantas.

Standley & Steyermark (1949) situaron a *B. mollis* var. *lanceifolia* bajo sinonimia de *B. oblanceolata*; sin embargo, esta última tiene el envés de las hojas glabro o casi glabro, la base de las hojas forma un ángulo agudo y 12 a 15 estambres, mientras que en *B. mollis* el envés de las hojas es esparcidamente piloso, la base de las hojas forma un ángulo obtuso y las flores tienen 20 a 26 estambres, por lo que puede concluirse que son entidades taxonómicas distintas.

En el análisis filogenético *B. mollis* comparte un ancestro común con *B. fonsecae* y *B. oblanceolata*, si bien las relaciones entre ellas no están resueltas. Las diferencias con *B. fonsecae* se consignan bajo los comentarios taxonómicos de esta última especie.

14. *Bernardia myricifolia* (Scheele) S. Watson, Bot. Californ. II: 70. 1880.

Tyria myricaefolia Scheele, Linnaea 25: 581. 1852. Tipo: Texas, Neubraunfels, junio-septiembre 1846, *Lindheimer* [presumiblemente 523] (US). *Ricinella myricifolia* (Scheele) Müll. Arg., Linnaea 34: 154. 1865; en D.C. Prodr. XV. II: 729. 1866.

Bernardia myricifolia var. *incanoides* M. C. Johnston, Phytologia 46 (5): 281-282. 1980. Tipo: México, Durango, northern end of Sierra del Rosario, 24°45' N, 104°00' W, 2 nov. 1972, *Johnston 10022, Wendt & Chiang* (Holotipo: LLI; Isotipo: MEXU!).

Plantas dioicas de 0.6-1.5 m de altura, con tallos leñosos, ramillas cafés, braquiblastos ausentes. **Hoja** nanófila, elíptica, base simétrica, ángulo de la base obtuso, ángulo del ápice obtuso, margen crenado, seriación de los dientes simple, espaciación regular; cartácea; patrón de venación intermedio, venas secundarias craspedódromas, venas agróficas presentes, venas terciarias percurrentes opuestas, de curso regular, areolas imperfectas, venación hasta de quinto orden; vaina de la vena media esclerificada, células de la vaina esclerenquimatosas en vénulas ausentes, fibras en el mesófilo

ausentes; glándulas cicatricoso-crateriformes presentes, glándulas pareadas ausentes; hojas hipostomáticas, estriaciones en las células subsidiarias presentes; mediana a densamente pilosas. **Inflorescencia estaminada** ascendente o péndula, de 2.5-5 mm de largo en anthesis con entrenudos largos en el raquis de la inflorescencia: bráctea primaria cimboriforme, sosteniendo (1-) 3-4 flores, brácteas terciarias ausentes o inconspicuas. **Flor estaminada** con 3 (-4) tépalos de 1.8 mm de largo, densamente pilosos por fuera, estambres 6-11(-18), disco interestaminal presente, segmentado. **Inflorescencia pistilada** espiga, sosteniendo 1 flor, exerta. **Flor pistilada** con perigonio aplanado, disco membranáceo, ramas de los estilos lacerados. **Fruto** 3-lobado (no abortivo), de 7-8 mm de diámetro, endocarpo leñoso, de igual grosor que el mesocarpo, exocarpo rugoso, densamente piloso. **Semilla** cordiforme (en vista ventral), dorso de la semilla semicircular (en vista superior), lisa, variegada, endospermo blanco o amarillo.

Distribución: Estados Unidos de América (Correll & Johnston, 1979) y México. En México, en Sonora, Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas, Durango y San Luis Potosí.

Hábitat: matorral xerófilo, bosque tropical caducifolio, rara vez como ruderal.

Suelo: Calizo, calcáreo, rocoso, arenoso.

Altitud: 850-1850 m.s.n.m.

Fenología: Caducifolia; floración de marzo a septiembre; fructificación de junio a septiembre.

Nombres comunes: palo de tarugo (Correll & Johnston, 1979), oreja de ratón, chaparro prieto, panalero.

Ejemplares representativos examinados: **MÉXICO. Sonora:** Mpio. Bacadehuachi: Cruz del Diablo (Cañada Maimodochi), 7.5 km by air, 13.2 km (by road) NE of Huasabas on road to El Coyote, Cerro El Lobo, 29°56'18" N, 109°14'14" W, 27 may. 1995, *Van Devender 95-535 et al.* (ARIZ, RSA). **Chihuahua:** Mpio. Jiménez: vicinity of the playas (small shelf-like valleys with meadows), just below the high ridge-crests at the northwestern end of the Sierra del Diablo, 27°20' N, 29-30 jul. 1941, *Stewart 995* (F,

GH, TEX). **Coahuila:** Mpio. Castaños: ca 35 (air) miles S of Monclova, in Canyon La Gavia, in N side of Sierra de la Gavia, 26°19' N, 101°16' W, 3 ago. 1973, *Henrickson 11837a* (LL). Mpio. Cuatrociénegas: ca. 35 (air) km of Cuatro Ciénegas, in lower limestone Canyon de la Hacienda, on N side of Sierra de la Madera, 27°05' N, 102°25' W, asociada con *Quercus* sp., *Acacia berlandieri*, *Cercocarpus* sp., *Cercis* sp., *Fraxinus* sp., *Juniperus* sp., *Rhus* sp., *Pinus* sp., *Sophora* sp., 4 ago. 1973, *Henrickson 11862 & Wendt* (LL). **Nuevo León:** Mpio. Mina: Cañón de Potrerillos, 3 km W de Rancho Las Ovejas on the N side of Sierra del Muerto, 26°01' 30" N, 100°42' W, asociada con *Hechtia* sp., *Agave lechuguilla*, *Vauquelinia* sp., *Forestiera angustifolia*, *Cordia* sp., 16 mar. 1973, *M. C. Johnston 10244 et al.* (CAS, LL, MEXU, MO, NY). **Tamaulipas:** Mpio. Hidalgo: on a low limestone ridge at the foot of the east face of the high sierra NW of Santa Engracia, at the mouth of Cañada El Mimbres, near the village of El Veinte along the road leading eventually to Dulces Nombres, ca 17.5 mi from Los Caballos and 0.5 mi E of the lowermost road crossing of Mimbres Creek, 24°05' 47" N, 99°24'27" W, 21 sep. 1994, *Mayfield 2052 et al.* (MEXU, TEX). **Durango:** Mpio. Mapimí: Puente de Hojuelas, 8 km al SE del Municipio de Mapimí, asociada con *Fouquieria* sp., *Dasylyrion* sp., *Acacia* sp., *Berberis* sp., 8 sep. 1983, *Torrecillas 240* (MEXU). Mpio. Simón Bolívar: ca. 54 air km SSE of Torreon in canyon above Estación Otto in SW side of the Sierra de Jimulco, near Mina San José, 25°04'N, 103°13'W, asociada con *Acacia* sp., *Celtis* sp., *Viguiera* sp., *Parthenium* sp., *Jatropha dioica*, *Trixis* sp., ocotillo, *Yucca* sp., grasses, 12 sep. 1980, *Henrickson 18506 & Bekey* (TEX). **San Luis Potosí:** Mpio. Ciudad del Maíz: 10.4 miles E of El Huizache along Hwy 80, K 182, in area of NE facing limestone cliffs, 22°53' N, 100°18' W, asociada con *Celtis* sp., *Larrea* sp., *Acacia* sp., *Prosopis* sp., *Fouquieria* sp., *Hechtia* sp., *Agave* sp., *Bursera* sp., *Leucophyllum* sp., 7 sep. 1971, *Henrickson 6531* (LL).

Esta especie tiene una distribución disyunta pues se encuentra en el Desierto Chihuahuense y hay algunas poblaciones en en el noreste de Sonora; se distribuye simpátricamente con *B. obovata*, aunque esta última tiene una distribución más restringida.

En 1980, Johnston describe *B. myricifolia* var. *incanoides* y menciona que las plantas de esta variedad tienen los tricomas de las hojas adpresos y los estilos rugosos en vez de laciniados. El estudio detallado de un gran número de ejemplares, permite establecer que las diferencias notadas por Johnston son parte de la variación de este taxón, por lo que la variedad queda bajo sinonimia.

En el análisis filogenético comparte un ancestro común con con *B. mcvaughii* y las especies del clado *B. obovata*-*B. incana*, aunque sus afinidades con ellas no están bien definidas.

Las diferencias entre estas especies se consignan bajo el comentario taxonómico de *B. incana*.

15. *Bernardia nicaraguensis* Standl. & L. O. Williams, Ceiba 1: 85. 1950.

Tipo: Nicaragua, Depto. Jinotega, a lo largo de la vereda entre Jinotega y Las Mesitas, W de Jinotega, 21 jun. 1947, *Standley 9772* (Holotipo: FI!).

Plantas dioicas de 2-5 m de altura, con tallos leñosos, ramillas cafés, braquiblastos ausentes. **Hoja** notófila, elíptica, base simétrica, ángulo de la base obtuso, ángulo del ápice agudo; margen serrado, seriación de los dientes compuesta, espaciación regular; cartácea; patrón de venación intermedio, venas secundarias craspedódromas, venas agróficas presentes, venas terciarias percurrentes opuestas, de curso regular, areolas no vistas, venación hasta de quinto orden; vaina de la vena media esclerificada, células de la vaina esclerenquimatosas en vénulas ausentes, fibras en el mesófilo ausentes; glándulas cicatricoso-crateriformes presentes, glándulas pareadas ausentes; hojas hipostomáticas, estriaciones en las células subsidiarias presentes; medianamente pilosas. **Inflorescencia estaminada** ascendente, de 10-40 mm de largo en antesis con entrenudos largos en el raquis de la inflorescencia; bráctea primaria cimbiforme sosteniendo (1-) 3-5 flores, brácteas terciarias ausentes o inconspicuas. **Flor estaminada** con 3 tépalos de 2-2.5 mm de largo, densamente pilosos por fuera,

estambres (12-) 20-27 (-30), disco interestaminal presente, segmentado.

Inflorescencia pistilada espiga, sosteniendo 2-3 flores, exerta. **Flor pistilada** con perigonio aplanado, disco membranáceo, ramas de los estilos lacerados. **Fruto** 3-lobado (no abortivo) de 10 mm de diámetro, endocarpo leñoso, de mayor grosor que el mesocarpo, exocarpo rugoso, densamente piloso. **Semilla** cordiforme (en vista ventral), dorso de la semilla semicircular (en vista superior), lisa, variegada, endospermo blanco o amarillo.

Distribución: México, El Salvador, Honduras, Nicaragua y Costa Rica. En México, en el estado de Chiapas.

Hábitat: Bosque tropical caducifolio, ocasionalmente en bosque de pino-encino, vegetación riparia, plantaciones de café.

Suelo: Rocoso.

Altitud: 10-1300 m.s.n.m.

Fenología: Caducifolia; floración de noviembre a agosto; fructificación de diciembre a mayo.

Ejemplares representativos examinados: MÉXICO. Chiapas: Mpio. Arriaga: along ravines 13 km N of Arriaga along Mexican Highway 195, 23 dic. 1972, *Breedlove 30624 & Thorne* (DS). Mpio. Cintalapa: a 25 km al N de Tapanatepec, por la Carretera Federal 190 hacia Cintalapa, Reserva de la Biosfera La Sepultura, zona de amortiguamiento, 16°26' 52" N, 94°05'19" W, 23 jul. 2001, *Cervantes 228, 228a & Gómez-Hinostrosa* (MEXU). Mpio. Tuxtla Gutiérrez: 2 miles S of Tuxtla Gutiérrez along road to Villa Flores, 16 oct. 1965, *Breedlove 13330 & Raven* (DS, F). Mpio. Tzimol: 15 km S of Comitán on road to Tzimol and Tuxtla Gutiérrez, asociado con *Fraxinus* sp., *Erythoxylon* sp., *Lochocarpus* sp., *Bursera* sp., *Ficus* sp., *Clusia* sp., 19 nov. 1980, *Breedlove 47601 & Almeda* (CAS). **EL SALVADOR:** Depto. Santa Ana: Mpio. Metapán: Río Chimalapa, ca. 3-4 km al N de Matapán, cerca de El Jícaro, 14°21' N, 88°28' W, 18 mar. 2000, *Linares 4933 & Martínez* (EAP, MEXU). Mpio. Texistepeque: Peña del Diablo, 6 km al E de Texistepeque, 2 jul. 2000, *Linares 5069 & Martínez* (EAP, MEXU). **HONDURAS.** El Paraíso, De Moroceli, Quebrada Grande, 4.1 km al N de Morocelí por el camino hacia

Mata de Plátano, 14°14' 86.1"N, 86°85'83.3"W, 9 feb. 2002, *Linares 5643, 6542* (EAP, MEXU). **NICARAGUA.** Esteli: La Gavilana, 10°05'N, 86°31'66.7"W, *Moreno 21882* (F). León: along Hwy 12 ca 1 km SE of Jct with Hwwy 28, first quebrada, 12°25'N, 86°71'66.7"W, 28 may. 1980, *Stevens 17256* (F). Madriz: Cerro Quisuca, summit and upper slopes, 13°15'N, 86°51'.66.7"W, 13 dic. 1979, *Stevens 16439* (F). Managua: upper S slope and rim of Apoyeque, 12°13' N, 86°20' W, 18 nov. 1980, *Stevens 18460 & Moreno* (MEXU). Masaya: 1 km E of Volcán Masaya, Parque Nacional Volcán Masaya, 14 feb. 1978, *Neill 3183* (F). Olancho: vicinity of Juticalpa, 5 mar. 1949, *Standley 18134* (F). **COSTA RICA:** Guanacaste: Parque Nacional Palo Verde, Cerro Guayacán, 10°35'N, 85°35'W, 8 jul. 1992, *Chavarría 217, 383, 607* (F). Puntarenas: Cantón de Puntarenas, Monteverde, Bajo Tigre Reserve, Pacific slope, 10°3'N, 84°8'W, 29 ene. 1991, *Haber 10483 & Zuchowski* (F).

Anteriormente conocida únicamente de Centroamérica, en este trabajo se registra para México, si bien Cervantes (2002) la consideró como *B. breedlovei* (no publicado). Webster (2001) menciona que *B. nicaraguensis* se distribuye en Nicaragua y Costa Rica; sin embargo, es un taxón más ampliamente distribuido y que se ha registrado además en México, El Salvador y Honduras.

En cuanto a sus afinidades, Webster (2001) menciona que está cercanamente emparentada con *B. mexicana* y que posiblemente no sea distinta. Cervantes (2002) comenta que *B. mirandae* es morfológicamente similar a *B. nicaraguensis*, que también se distribuye en Chiapas y se extiende hasta Costa Rica. Se diferencia de *B. mirandae* en la seriación compuesta de los dientes del margen de la hoja (vs. simple) y por tener (12-) 20-27 (-30) estambres (vs. ca. 36); de *B. mexicana* se distingue por tener la base de la hoja obtusa (vs. aguda), tener un mayor número de estambres [vs. (5-) 10-15], menor número de flores pistiladas por inflorescencia [vs. 3-8 (-15)] y frutos generalmente más grandes (vs. 7-10 mm de diámetro).

En el análisis filogenético *B. nicaraguensis*, se recupera como la especie hermana de un clado que comparte la homoplasia seriación simple de los dientes del margen.

16. *Bernardia oblanceolata* Lundell, Contr. Mich. Herb. 4:13-14.1940.

Tipo: México, Chiapas, Hacienda Siltepec, ene. 1938, *Matuda 1891* (Holotipo: MICH!; Isotipos: F!, MEXU!, NY!, UC!, US!).

Plantas dioicas de 4-10 (-20) m de altura, con tallos leñosos, ramillas cafés, braquiblastos ausentes. **Hoja** notófila, elíptica u obovada, base simétrica, ángulo de la base agudo, ángulo del ápice agudo, margen serrado, seriación de los dientes compuesta, espaciación regular; cartácea; patrón de venación intermedio, venas secundarias semicraspedódromas, venas agróficas presentes, venas terciarias percurrentes opuestas, de curso regular, areolas imperfectas, venación hasta de sexto orden; vaina de la vena media esclerificada, células de la vaina esclerenquimatosas en vénulas ausentes, fibras en el mesófilo ausentes; glándulas cicatricoso-crateriformes presentes, glándulas pareadas ausentes; hojas hipostomáticas, estriaciones en las células subsidiarias presentes; escasamente pilosas. **Inflorescencia estaminada** ascendente, de 15-45 mm de largo en anthesis, con entrenudos largos en el raquis de la inflorescencia; bráctea primaria cimbiforme, sosteniendo 3-4 flores, brácteas terciarias ausentes o inconspicuas. **Flor estaminada** con 3 tépalos, de 2-3 mm de largo, densamente pilosos por fuera, estambres 12-15, disco interestaminal presente, entero. **Inflorescencia pistilada** espiga, sosteniendo 3-5 flores, inserta. **Flor pistilada** con perigonio aplanado, disco membranáceo, ramas de los estilos lacerados. **Fruto** 3-lobado (no abortivo) de (14-) 15-20 mm de diámetro, endocarpo leñoso, de menor grosor que el mesocarpo, exocarpo aculeado, densamente piloso. **Semilla** elíptica (en vista ventral), dorso de la semilla semicircular (en vista superior), lisa, variegada, endospermo púrpura.

Distribución: México y Guatemala (Standley & Steyermark, 1949). En México, en el estado de Chiapas.

Hábitat: Bosque mesófilo de montaña, bosque de *Quercus* con *Matudaea*, bosque de pino-encino.

Suelo: Arenoso.

Altitud: 1500-2100 m.s.n.m.

Fenología: Perennifolia; floración en diciembre y febrero; fructificación de abril a julio.

Ejemplares representativos examinados: MÉXICO. Chiapas: Mpio. Escuintla: Monte Ovando near Escuintla, 1-16 jul. 1940, *Matuda 4148* (A, DS, F, LL, MEXU, MICH, NY, US). **Mpio. Jaltenango:** camino del Triunfo para la finca Prusia, 14 may. 1982, *Calzada 8961 et al.* (UC). **Mpio. Motozintla de Mendoza:** SW side of Cerro Mozotal, 11 km NW of the junction of the road to Motozintla along the road to El Porvenir and Siltepec, *Oecopetalum* sp., *Magnolia* sp., *Clethra* sp., *Pinus* sp., *Quecus* sp., *Symplocos* sp., 27 jun. 1972, *Breedlove 25719, 25720* (DS).

El análisis filogenético sugiere que *B. oblanceolata*, *B. mollis* y *B. fonsecae* comparten un ancestro común, si bien las relaciones entre ellas no están definidas. Las diferencias con estas especies se consignan bajo el comentario taxonómico de *B. fonsecae*.

17. *Bernardia obovata* I.M. Johnst., J. Arnold Arbor. 21: 261-263. 1940.

Tipo: Texas, Brewster Co., Chisos Mts., arroyo bank, mesa N of mountains, 27 jun. 1931, *Moore 3289 & Steyermark* (Holotipo: GH!).

Plantas dioicas de 0.6-1.5 m de altura, con tallos leñosos, ramillas cafés, braquiblastos presentes. **Hoja** nanófila, elíptica u obovada, base simétrica, ángulo de la base agudo u obtuso, ángulo del ápice agudo u obtuso; margen crenado, seriación de los dientes simple, espaciación regular; cartácea; patrón de venación intermedio, venas secundarias craspedódromas, venas agróficas presentes, venas terciarias percurrentes

opuestas, de curso irregular, areolas imperfectas, venación hasta de quinto orden; vaina de la vena media parenquimatosa, células de la vaina esclerenquimatosas en vénulas ausentes, fibras en el mesófilo ausentes; glándulas cicatricoso-crateriformes presentes, glándulas pareadas ausentes; hojas anfiestomáticas, con estriaciones en las células subsidiarias; escasamente pilosas. **Inflorescencia estaminada** péndula, de 2-3 mm de largo en anthesis, con entrenudos largos en el raquis de la inflorescencia; bráctea primaria cimboriforme, sosteniendo 2-3 (-4) flores, brácteas terciarias ausentes o inconspicuas. **Flor estaminada** con 3-4 tépalos de 1 mm de largo, esparcidamente pilosos por fuera, estambres 4-6, disco interestaminal presente, segmentado. **Inflorescencia pistilada** espiga, sosteniendo 1 flor, inserta. **Flor pistilada** con perigonio aplanado, disco membranáceo, ramas de los estilos lacerados. **Fruto** 2-lobado, 7-10 mm de diámetro, endocarpo leñoso, de igual grosor que el mesocarpo, exocarpo rugoso, esparcidamente piloso. **Semilla** circular (en vista ventral), dorso de la semilla semicircular (en vista superior), lisa, color uniforme, endospermo blanco o amarillo.

Distribución: Estados Unidos de América (Correll & Johnston, 1979) y México. En México, en Chihuahua y Coahuila.

Hábitat: Matorral xerófilo.

Suelo: Calizo, arenoso, basáltico o yesoso.

Altitud: 850-1900 m.s.n.m.

Fenología: Caducifolia; floración de julio a octubre; fructificación de mayo a septiembre.

Ejemplares representativos examinados: MÉXICO. Chihuahua: Mpio. Aldama: just S and SE of Mina La Nueva Esperanza on the eastern slope of Sierra del Morrión, 28°55'30" N, 105°31'33" W, asociada con *Agave lechuguilla*, *Larrea tridentata*, *Jatropha dioica*, *Parthenium incanum*, *Yucca carnerosana*, 10 jul 1972, Chiang 8407 et al. (CAS, LL, MEXU). Mpio. Jiménez: Microwave station 21 km NW of Escalon, east highway to Jiménez, 26°57' N, 104°35' W, asociada con *Larrea* sp., *Parthenium incanum*, *Fouquieria* sp., *Lippia graveolens*, *Jatropha dioica*, 7 jul. 1972, Chiang 8312 et

al. (LL, MEXU). Mpio. Ojinaga: near Rio Grande, NE of Sierra Mulato, above a narrow side canyon, ca. 1 km below the narrow box canyon in the upper part of Colorado Canyon, 29°18' N, 104°01'30" W, 5 oct. 1985, *M.C. Johnston 12864* (TEX). **Coahuila**: Mpio. Cuatrociénegas: lower canyon and bajada of Sierra San Marcos opposite Laguna Grande, asociada con *Agave* sp., *Hechtia* sp., *Yucca* sp., *Jatropha* sp., *Acacia* sp., 14 ago. 1975, *Pinkava P13079* (LL). Mpio. Ocampo: Sierra del Pino, southern canyon, 26 ago. 1940, *I. M. Johnston 723 & Muller* (CAS, GH, MEXU, MICH, TEX).

Bernardia obovata es la especie hermana de *B. incana* y ambas comparten un ancestro común con *B. myricifolia* y *B. mcvaughii*. Las diferencias entre estas especies se consignan bajo el comentario taxonómico de *B. incana*.

18. *Bernardia ovalifolia* Lundell, *Wrightia* 5 (7): 247-248. 1976.

Tipo: México, Durango, Corral de Piedra, 10 abr. 1943, *Lundell 13002* (Holotipo: LLI; Isotipo: MICH!).

Plantas dioicas de 2 m de altura, con tallos leñosos, ramillas rojizas, braquiblastos ausentes. **Hoja** micrófila, elíptica u obovada, base simétrica, ángulo de la base agudo, ángulo del ápice agudo, margen serrado, seriación de los dientes compuesta, espaciación regular; cartácea; patrón de venación intermedio, venas secundarias craspedódromas, venas agróficas presentes, venas terciarias percurrentes mixtas, de curso regular, areolas imperfectas, venación hasta de quinto orden; vaina de la vena media parenquimatosa, células de la vaina esclerenquimatosas en vénulas ausentes, fibras en el mesófilo ausentes; glándulas cicatricoso-crateriformes presentes, glándulas pareadas ausentes; estomas no vistos; densamente pilosas. **Inflorescencia estaminada** no vista. **Flor estaminada** no vista. **Inflorescencia pistilada** espiga, sosteniendo 1-5 flores, exerta. **Flor pistilada** con perigonio aplanado, disco membranáceo, ramas de los estilos lacerados. **Fruto** 3-lobado (no abortivo) de 8-11 mm de diámetro, endocarpo leñoso, de mayor grosor que el mesocarpo, exocarpo

rugoso, densamente piloso. **Semilla** cordiforme (en vista ventral), dorso de la semilla semicircular (en vista superior), ornamentada, variegada, endospermo no visto.

Distribución: Endémica de México, en Durango.

Hábitat: Bosque tropical caducifolio.

Suelo: Arcilloso.

Altitud: 1300-1700 m.s.n.m.

Fenología: No se conoce si esta especie pierde las hojas en alguna época del año; floración de abril a julio; fructificación de abril a julio.

Ejemplares representativos examinados: MÉXICO. Durango: Mpio. Toyaltita: El Cedral, 68 km al SW de San Miguel de Cruces, brecha a Toyaltita, 24°14' N, 105°53'W, 6 jul. 1984, *Tenorio 6279 et al.* (MEXU).

Es una especie endémica de distribución restringida, que solamente se conoce por el material tipo y otra colecta; aún es necesario conocer los ejemplares estaminados de la especie. Se caracteriza por las ramillas fulvo-puberulentas y por sus hojas elípticas, con venación craspedódroma y la seriación de los dientes del margen compuesta, además de ser densamente pilosas. Lundell (1976) menciona que es notable la ausencia de glándulas cicatricoso-crateriformes en esta especie. Sin embargo, el estudio detallado del tipo y la colecta extra disponible revela que sí se presentan las glándulas en el haz y borde inferior de la lámina, si bien éstas son diminutas.

En el análisis filogenético, *B. ovalifolia* es la especie hermana de *B. carpinifolia*, de la que se distingue por tener ramillas rojizas (vs. cafés) y frutos más grandes [vs. 5-6 (-7) mm de diámetro].

19. *Bernardia rzedowskii* A. Cerv. & Flores Oliv., Bot. J. Linn. Soc. 149: 251-252. 2005.

Tipo: México, Durango, Mpio. El Mezquital, 5 km al E de Mezquital, sobre la carretera a Súchil, 18 ago. 1981, *Rzedowski 37489* (Holotipo: IEB!; Isotipos: ARIZ!, ENCB!, MEXU!).

Plantas dioicas de 1-1.5 m de altura, de tallos leñosos ramillas rojizas, braquiblastos ausentes. **Hoja** micrófila, elíptica, base simétrica, ángulo de la base agudo u obtuso, ángulo del ápice agudo u obtuso, margen serrado o crenado, seriación de los dientes simple, espaciación regular; cartácea; patrón de venación intermedio, venas secundarias craspedódromas, venas agróficas presentes, venas terciarias percurrentes mixtas, de curso regular, areolas imperfectas, venación de quinto o sexto orden; vaina de la vena media esclerificada, células de la vaina esclerenquimatosas en vénulas ausentes, fibras en el mesófilo ausentes; glándulas cicatricoso-crateriformes presentes, glándulas pareadas ausentes; hojas hipostomáticas, con estriaciones en las células subsidiarias;; mediana a densamente pilosas. **Inflorescencia estaminada** péndula, de 0.8-1.6 mm de largo en anthesis, con entrenudos largos en el raquis de la inflorescencia. Bráctea primaria cimbiforme, sosteniendo 3-4 flores, brácteas terciarias ausentes o inconspicuas. **Flor estaminada** con 3-4 tépalos de 1-1.9 mm de largo, densamente pilosos por fuera, estambres 7-9, disco interestaminal presente, segmentado. **Inflorescencia pistilada** espiga, sosteniendo 1-2 (-3) flores, exerta. **Flor pistilada** con tépalos imbricados, perigonio aplanado, disco membranáceo, ramas de los estilos lacerados. **Fruto** 3-lobado de 9.6-14 mm de diámetro, endocarpo leñoso, de mayor grosor que el mesocarpo, exocarpo rugoso, densamente piloso. **Semilla** cordiforme (en vista ventral), dorso de la semilla semicircular (en vista superior), lisa u ornamentada, variegada, endospermo púrpura.

Distribución: Endémica de México, en Durango.

Hábitat: Bosque tropical caducifolio.

Suelo: Riolfítico, arcilloso.

Altitud: 1400-1750 m.s.n.m.

Fenología: Caducifolia; floración en agosto; fructificación de agosto a octubre.

Ejemplares representativos examinados: MÉXICO. Durango: Mpio. El Mezquital, 4.8 km E El Mezquital, por el camino de terracería que lleva a Súchil, 23°27'20"N, 104°22'16.7"W, 19 ago. 2003, *Cervantes et al.* 288, 289, 291 (MEXU); 4 km E El Mezquital, por el camino a Guadalajara, 18 ago. 1981, *González 1849 & Rzedowski* (ENCB, IEB, TEX).

McVaugh (1995) mencionó que esta especie era similar a una especie que describió en ese mismo trabajo y que nombró como *Bernardia* sp. Posteriormente Cervantes & Flores (2005) la nombran formalmente como *B. mcvaughii* y comentan que estas especies difieren en la forma y tamaño de las hojas, así como en diversas características de la infrutescencia y frutos. *Bernardia rzedowskii* también tiene parecido con *B. myricifolia* y *B. obovata* por ser arbustos y tener inflorescencias estaminadas péndulas en antesis, pero difiere de ambas por tener hojas más grandes (micrófilas vs. nanófilas) y frutos densamente pilosos, con tricomas de 1-1.5 mm de largo (vs. frutos esparcida a densamente pilosos con tricomas de menos de 0.5 mm de largo).

En el análisis filogenético, en algunos de los árboles más parsimoniosos, las relaciones de *B. rzedowskii* no están resueltas pues forma parte de una politomía que agrupa a 17 especies más y que se caracteriza por la seriación simple de los dientes del margen de la hoja.

20. *Bernardia santanae* McVaugh, Contr. Univ. Mich. Herb. 20: 193-194. 1995.

Tipo: México, Jalisco, 2 km SE of Casimiro Castillo, Cerro La Petaca, 19°35'16" N, 104°24'48"W, 19 may. 1992, *Santana 5710 & Benz* (Holotipo: WIS!; Isotipos: MEXU!, ZEA!).

Plantas dioicas o monoicas de 2-7 m de altura, con tallos leñosos, ramillas cafés, braquiblastos ausentes. **Hoja** mesófila, oblonga o elíptica, base simétrica, ángulo de la base agudo, ángulo del ápice agudo, margen serrado, seriación de los dientes compuesta, espaciación regular; cartácea o coriácea; patrón de venación pinnado, venas secundarias semicraspedódromas, venas agróficas presentes, venas terciarias percurrentes mixtas, de curso regular, areolas imperfectas, venación de sexto orden; vaina de la vena media esclerificada, células de la vaina esclerenquimatosas en vénulas presentes, fibras en el mesófilo ausentes; glándulas cicatricoso-crateriformes presentes, glándulas pareadas ausentes; hojas hipostomáticas, con estriaciones en las células subsidiarias; escasamente pilosas. **Inflorescencia estaminada** ascendente, de (8-) 24-48 mm de largo en anthesis, con entrenudos largos en el raquis de la inflorescencia; bráctea primaria cimbiforme, sosteniendo (6-)10 flores, brácteas terciarias ausentes o inconspicuas. **Flor estaminada** con 3 tépalos de 2 mm de largo, densamente pilosos por fuera, estambres (6-) 12-13, disco interestaminal presente, entero. **Inflorescencia pistilada** espiga, sosteniendo 4-8 flores, exerta. **Flor pistilada** con perigonio aplanado, disco membranáceo, ramas de los estilos lacerados. **Fruto** 3-lobado de 10 mm de diámetro, endocarpo leñoso, de mayor grosor que el mesocarpo, exocarpo rugoso, esparcidamente piloso. **Semilla** cordiforme (en vista ventral), dorso de la semilla semicircular (en vista superior), ornamentada, variegada, conspicuamente carinada, endospermo blanco o amarillo.

Distribución: Endémica de México en Jalisco y Estado de México.

Hábitat: Bosque tropical subcaducifolio.

Altitud: 400-800 m.s.n.m.

Fenología: Perennifolia; floración de marzo a junio; fructificación en julio.

Ejemplares representativos examinados: **MÉXICO. Jalisco:** Mpio. Casimiro Castillo: base del Cerro La Petaca, 2-3 km al SE de Casimiro Castillo, 19°35'16" N, 104°24'48"W, *Brosimum* sp., *Annona* sp., *Acacia* sp. y *Sloanea* sp., 21 jun. 1994, *Santana 6685* (MEXU, WIS, ZEA). **Estado de México:** Distr. Temascaltepec: Platanal, 8 feb. 1933, *Hinton 3356* (LL, MICH, US).

En análisis filogenético *B. santanae* es la especie hermana del resto de las especies de *Bernardia* secc. *Tyria*.

Esta especie se ha confundido con *B. mexicana*, de la que difiere por tener hojas más grandes, con diferente patrón de venación y un arreglo distinto de las venas secundarias (semicraspedódromas en *B. santanae*; craspedódromas en *B. mexicana*), y porque las flores estaminadas de *B. santanae* se agrupan en glomérulos de cerca de 10 flores, mientras que las de *B. mexicana* tienen glomérulos con 3 a 5 flores.

21. *Bernardia spongiosa* McVaugh, Brittonia 13:157.1961.

Tipo: México, Colima, 8 miles WNW of Santiago, road to Cihuatlán, 25-26 jul. 1957, *McVaugh 15777* (Holotipo: MICH!; Isotipos: LL!, MEXU!, NY!, US!).

Plantas dioicas de 3-4 m de altura, con tallos leñosos, ramillas cafés, braquiblastos ausentes. **Hoja** micrófila, elíptica, base simétrica, ángulo de la base agudo u obtuso, ángulo del ápice agudo, margen serrado, seriación de los dientes simple, espaciación regular; cartácea; patrón de venación intermedio, venas secundarias craspedódromas, venas agróficas presentes, venas terciarias percurrentes mixtas, de curso regular, areolas incompletas, venación de quinto orden; vaina de la vena media esclerificada, células de la vaina esclerenquimatosas en vénulas presentes, fibras en el mesófilo ausentes; glándulas cicatricoso-crateriformes presentes, glándulas pareadas ausentes; hojas hipostomáticas, con estriaciones en las células subsidiarias; medianamente pilosas. **Inflorescencia estaminada** ascendente, de 10-12 mm de largo en antesis, con entrenudos largos en el raquis de la inflorescencia; bráctea primaria cimbiforme, sosteniendo 1-4 flores, brácteas terciarias ausentes o inconspicuas. **Flor estaminada** con 3 tépalos de 2.0 mm de largo, densamente pilosos por fuera, estambres (6-) 12-13, disco interestaminal presente, entero. **Inflorescencia pistilada** espiga, sosteniendo 1-2 (-4) flores, exerta. **Flor pistilada** con perigonio aplanado, disco membranáceo, ramas de los estilos lacerados. **Fruto** 2-lobado de 15-20 mm de diámetro, indehiscente, endocarpo crustáceo, de menor grosor que el mesocarpo, exocarpo liso, densamente

piloso. **Semilla** elíptica (en vista ventral), dorso de la semilla semicircular (en vista superior), ornamentada, uniforme, quilla ausente, endospermo blanco o amarillo.

Distribución: Endémica de México en Jalisco y Colima.

Hábitat: Bosque tropical subcaducifolio y bosque tropical caducifolio.

Suelo: Arenoso-arcilloso, rocoso y yesoso.

Altitud: 30-500 msnm

Fenología: Caducifolia; floración en febrero, mayo-junio, octubre-noviembre; fructificación: febrero, junio-julio.

Ejemplares representativos examinados: MÉXICO. Jalisco: Mpio. La Huerta: Estación de Biología Chamela, vereda Chachalacas, 16 jul 1998, *Cervantes 107, 108, et. al.* (MEXU). Mpio. Tomatlán: Low deciduous thorny forest ca. 7 km S of Tomatlán, toward Manzanillo-Puerto Vallarta road, *Guaiaecum* sp., *Zizyphus* sp., *Caesalpinia* sp., *Cnidioscolus* sp., *Amphipteryngium* sp. y cactus, 15 feb. 1975, *McVaugh 26315* (MEXU, MICH). **Colima:** Mpio. Coquimatlán: Summits near the pass ca. 11 miles (17-18 km) SSW of Colima on the Manzanillo road; *Juliania* sp., *Cephalocereus* sp., *Cyrtocarpa* sp., *Cassia* sp. e *Ipomoea* sp., 13 mar. 1965, *McVaugh 22971* (MEXU, MICH).

Bernardia spongiosa tiene frutos indehiscentes, característica que la distingue del resto de las especies del género.

En el análisis filogenético *B. spongiosa* es la especie hermana de *B. valdesii*. En ambas especies los frutos son esferoidales y las semillas ornamentadas. Se diferencia de *B. valdesii* por hojas escabrosas (vs. aterciopeladas), frutos más grandes (vs. frutos de 8-14 mm de diámetro), indehiscentes (vs. dehiscentes), semillas verrucosas (vs. semillas con surcos), micrópilo en el ápice de la superficie ventral (vs. micrópilo en la parte media de la superficie ventral). A nivel de la arquitectura foliar fina también hay diferencias entre estas especies: *B. spongiosa* tiene areolas incompletas (vs. areolas

imperfectas), la vaina de la vena media esta esclerificada (vs. parenquimatosa), y la venas órdenes superiores y vénulas presentan esclereidas (vs. sin esclereidas).

22. *Bernardia valdesii* A. Cerv. & Flores Oliv., Bot. J. Linn. Soc. 149: 252-255. 2005.

Tipo: México, Jalisco, Mpio. Tuxcacuexco, Cerro del Palacio, ca. 5.5 km del centro de Tuxcacuexco, 19°41'18" N, 104°00'12", *Cervantes 276, Santana, Domínguez & Flores* (Holotipo: MEXU!; Isotipos: IEB!, K!, MO!, NY!, US!, ZEA!).

Plantas dioicas de 2-2.5 m de altura, con tallos leñosos, ramillas cafés, braquiblastos ausentes. **Hoja** micrófila, elíptica, base simétrica, ángulo de la base agudo u obtuso, ángulo del ápice agudo, margen serrado, seriación de los dientes simple, espaciación regular; cartácea; patrón de venación intermedio, venas secundarias craspedódromas, venas agróficas presentes, venas terciarias percurrentes mixtas, de curso regular, areolas imperfectas, venación de quinto orden; vaina de la vena media parenquimatosa, células de la vaina esclerenquimatosas en vénulas presentes, fibras en el mesófilo ausentes; glándulas cicatricoso-crateriformes presentes, glándulas pareadas ausentes; hojas hipostomáticas, con estriaciones en las células subsidiarias; medianamente pilosas. **Inflorescencia estaminada** ascendente, de 3-5 mm de largo en anthesis, con entrenudos cortos en el eje de la inflorescencia; bráctea primaria cimboriforme, sosteniendo 1-2 (-3) flores, brácteas terciarias ausentes o inconspicuas. **Flor estaminada** con 3-4 tépalos de 1.3 mm de largo, densamente pilosos por fuera, estambres 6-16, disco interestaminal presente, entero. **Inflorescencia pistilada** espiga, sosteniendo 1-2 flores, exerta. **Flor pistilada** con perigonio aplanado, disco membranáceo, ramas de los estilos lacerados. **Fruto** 2-lobado, de 8-14 mm de diámetro, endocarpo crustáceo, de menor grosor que el mesocarpo, exocarpo rugoso, densamente piloso. **Semilla** circular (en vista ventral), dorso de la semilla semicircular (en vista superior), ornamentada, variegada, endospermo blanco o amarillo.

Distribución: Endémica de México, en Jalisco.

Hábitat: Bosque tropical caducifolio.

Suelo: Rocoso.

Altitud: 770 m.s.n.m.

Fenología: Caducifolia; floración en septiembre; fructificación en julio.

Ejemplares representativos examinados: MÉXICO. Jalisco: Mpio. Autlán: Ladera N Cerro San Francisco, 29 sep. 1998, *Linares 4447* (MEXU). Mpio. Tuxcacuesco: Cerro del Palacio, aprox. 5.5 km del centro de Tuxcacuesco, 19°41'18"N, 104°00'12"W, asociado con *Astrocasia tremula*, *Euphorbia tanquahuete* y leguminosas, 15 jul. 1998, *Cervantes 96, 97 et al.* (MEXU).

En el análisis filogenético comparte un ancestro común con *B. chiangii*, *B. fruticulosa*, *B. lagunensis* y *B. spongiosa*. Es la especie hermana de *B. spongiosa* cuyas diferencias se consignan en el comentario taxonómico de ésta última especie.

23. *Bernardia viridis* Millsp., Proc. Calif. Acad. Sci. Ser. II, 2: 223.1889.

Tipo: México, Baja California Sur, San Pablo, 22 abr. 1889, *Brandegees s.n.* (Holotipo: UC; Fotografía del holotipo F!; Isotipos: UC-110442!, UC-447212!).

Bernardia brandegei Millsp., Proc. Calif. Acad. Sci. Ser. II. 3: 172. 1891. Tipo: México, San José del Cabo, 10 sep. 1890, *Brandegees 551* (Holotipo: UC!) *nomen nudum*.

Croton crenulatus M. E. Jones, Contr. W. Bot. 18. 1933. Tipo: México, Baja California Sur, Cayuca Ranch, Loreto, 23 oct. 1930, *Jones 27499* (Holotipo: POM!; Isotipo: UC!).

Plantas dioicas de 1.5-4 m de altura, con tallos leñosos, ramillas cafés, braquiblastos presentes. **Hoja** micrófila o notófila, elíptica u ovada, base simétrica, ángulo de la base agudo, ángulo del ápice agudo, margen crenado, seriación de los dientes simple, espaciación regular; cartácea; patrón de venación intermedio, venas secundarias

craspedódromas, venas agróficas presentes, venas terciarias percurrentes mixtas, de curso irregular, areolas imperfectas, venación de quinto orden; vaina de la vena media parenquimatosa, células de la vaina esclerenquimatosas en vénulas presentes, fibras en el mesófilo ausentes; glándulas cicatricoso-crateriformes presentes, glándulas pareadas ausentes; hojas hipostomáticas, con estriaciones en las células subsidiarias; mediana a escasamente pilosas. **Inflorescencia estaminada** congestionada, de 3-5 mm de largo en anthesis, con entrenudos cortos sobre el raquis de la inflorescencia; bráctea primaria cimbiforme, sosteniendo 1-2 flores, brácteas terciarias ausentes o inconspicuas. **Flor estaminada** con 3 tépalos, de (1.8-) 2.2 mm, densamente pilosos por fuera, estambres (15-) 18-29 (-33), disco interestaminal presente, entero.

Inflorescencia pistilada espiga, sosteniendo 1-2 flores, exerta. **Flor pistilada** con perigonio aplanado, disco membranáceo, ramas de los estilos lacerados. **Fruto** 3-lobado (no abortivo), 12-14 (-15) mm de diámetro, endocarpo leñoso, de mayor grosor que el mesocarpo, exocarpo aculeado, densamente piloso. **Semilla** cordiforme (en vista ventral), dorso de la semilla semicircular (en vista superior), lisa, color uniforme o variegada, endospermo blanco, amarillo o rosa.

Distribución: Endémica de México, en Baja California Sur, Sonora, Chihuahua y Nayarit (Islas Marías).

Hábitat: Matorral xerófilo.

Suelo: Rocas basálticas y rocas graníticas.

Altitud: 10-1290 m.s.n.m.

Fenología: Caducifolia; floración de octubre a abril; fructificación: agosto a marzo.

Ejemplares representativos examinados: MÉXICO. Baja California Sur: Mpio. Comondú: Sierra de la Giganta, N base of Cerro Mechudo, 24°48' N, 110°43' W, 2 nov. 1971, *Moran 18909* (ARIZ, MEXU, UC, US). Mpio. La Paz: 6-10 miles SE of Todos Santos-Cabo San Lucas Highway on small road to Rancho La Burrera, 21 oct. 1977, *Breedlove 43190 & Axelrod* (CAS, MEXU). Mpio. Los Cabos: 7 mi E of Miguerrinio, 23°10' N, 26 mar. 1935, *Shreve 7248 a* (ARIZ). Mpio. Loreto: Arroyo de Tabor, Sierra de la Giganta W of Puerto Escondido, 25°48' N, 111°21' W, *Lysiloma candida*, *Ulmus*

sp., y *Erythea* sp., 3 dic. 1950, *Carter 2860 & Kellogg* (ARIZ, GH, MEXU, MICH, MO, TEX, UC, US, WIS). **Sonora:** Mpio. Alamos: Güicoroba crossing of the Río Cuchujaqui near Rancho Cuchujaqui, S side of the bridge, 12.3 km (by air) SSE of Alamos, 26°56'15" N, 108°53' W, 1 ene. 1995, *Steinmann 95-11 et al.* (MEXU, RSA). Mpio. Huatabampo: Camahuiroa vicinity, 1.4 km up Arroyo Camahuiroa from mouth; 500 m NNE of Camahuiroa; 10.5 km (by air) WNW of Melchor Ocampo, 26°32'55" N, 109°16'45" W, *Pisonia capitata*, *Sejania palmeri*, *Lysiloma microphyllum* and *Diospyros sonorae*, 20 ene. 1995, *Friedman 223-95 & Anguamea-Buitimea* (ARIZ, ASU). **Chihuahua:** Mpio. Batopilas: "La cueva larga" a 4 km al NE de Batopilas, 16 sep. 1983, *Tenorio 4416 & Torres* (MEXU). **Nayarit:** María Madre, Tres Marías islands, woods between penal colony and lighthouse, 22 oct. 1925, *Ferris 5627* (DS, US).

Pax & Hoffmann (1914) mencionan en una nota que Millspaugh (1889) describió *B. viridis*, una especie similar a *B. myricifolia*, pero que no vieron ejemplares de este taxón, sin embargo la mencionan provisionalmente dentro de *B. myricifolia*. Standley (1923) sigue el criterio de Pax & Hoffmann y consideró a *B. viridis* como sinónimo de *B. myricifolia*, citando además a *Bernardia brandegei* [= *B. viridis*] bajo sinonimia de *B. mexicana*. Wheeler (1939a) refiriéndose a *Croton crenulatus* [= *B. viridis*] menciona que el tipo puede ser referido a *B. mexicana* (Hook. & Arn.) Müll. Arg. var. *genuina* Müll. Arg. El mismo Wheeler en una publicación posterior (1939b) insiste en considerar que *B. viridis* y *B. mexicana* son coespecíficas. Por otro lado, Shreve & Wiggins (1964) sitúan a *B. viridis* bajo sinonimia de *B. mexicana*. Wiggins (1980) retoma esta propuesta y proporciona una distribución de *B. mexicana* errónea, pues consiste en la distribución de *B. mexicana sensu lato* (posiblemente incluyendo la variedad sudamericana [var. *subbiflora*]) más la distribución de *B. viridis*. En 1997, Steinmann & Felger reconocen a *B. viridis* como distinta de *B. mexicana* con base en el estudio de los tipos nomenclaturales. Las diferencias que consignan son la forma de las hojas (ampliamente elípticas y con el margen crenado en *B. viridis* y angostamente elípticas con el margen serrado en *B. mexicana*) y la longitud de las inflorescencias estaminadas (cortas y con las brácteas congestionadas en *B. viridis* y largas y con las brácteas laxamente dispuestas en el eje de la inflorescencia en *B. mexicana*).

En el análisis filogenético comparte un ancestro común *B. albida*, *B. carpinifolia*, *B. gentryana*, *B. ovalifolia* y *B. yucatanensis*. Es la especie hermana de esta última especie, de la que se diferencia por tener hojas craspedódromas (vs. semicraspedódromas), inflorescencias estaminadas congestionadas (vs. inflorescencias ascendentes), inflorescencias pistiladas sosteniendo 1-2 flores (vs. 3-5 flores) y frutos de 12-14 (-15 mm) de diámetro (vs. frutos de 9-10 mm de diámetro).

24. *Bernardia yucatanensis* Lundell, Contr. Mich. Herb. 4:14-15.1940.

Tipo: Guatemala, Depto. Petén, La Libertad, 23 may. 1933, *Lundell 3355* (Holotipo: MICH!).

Bernardia mayana Lundell, *Wrightia* 5: 247. 1976.

Tipo: Guatemala, Depto. Petén, Dos lagunas, Ixcanrio, Bajo Ixcanrio, in tinal, 16 may.1969, *Elias Contreras 8575* (Holotipo: LL!).

Plantas dioicas de 5 m de altura, con tallos leñosos, ramillas cafés, braquiblastos presentes. **Hoja** micrófila o notófila, elíptica, base simétrica, ángulo de la base agudo, ángulo del ápice agudo, margen serrado o crenado, seriación de los dientes simple, espaciación regular; cartácea; patrón de venación intermedio, venas secundarias semicraspedódromas, venas agróficas presentes, venas terciarias percurrentes mixtas, de curso irregular, areolas incompletas, venación de quinto orden; vaina de la vena media esclerificada, células de la vaina esclerenquimatosas en vénulas presentes o ausentes, fibras en el mesófilo ausentes; glándulas cicatricoso-crateriformes presentes, glándulas pareadas ausentes; hojas hipostomáticas, con estriaciones en las células subsidiarias; mediana a escasamente pilosas. **Inflorescencia estaminada** ascendente, de 8-10 mm de largo en antesis, con entrenudos cortos en el raquis de la inflorescencia; bráctea primaria cimboriforme, sosteniendo 1 flor, brácteas terciarias ausentes o inconspicuas. **Flor estaminada** con 3 tépalos de 2 mm, densamente pilosos por fuera, estambres 20-28, disco interestaminal presente, entero. **Inflorescencia pistilada** espiga, sosteniendo 3-5 flores, exerta. **Flor pistilada** con

perigonio aplanado, disco membranáceo, ramas de los estilos lacerados. **Fruto** 3-lobado (no abortivo) de 9-10 mm de diámetro, endocarpo leñoso, de mayor grosor que el mesocarpo, exocarpo rugoso, densamente piloso. **Semilla** cordiforme (en vista ventral), dorso de la semilla semicircular (en vista superior), lisa, color uniforme o variegada, endospermo blanco, amarillo o rosa.

Distribución: México y Guatemala (Standley & Steyermark, 1949). En México en Campeche, Yucatán y Quintana Roo.

Hábitat: Bosque tropical subcaducifolio, bosque tropical caducifolio, tintales, alrededor de pastizales.

Suelo: Rocoso y yesoso.

Altitud: 0-270 m.s.n.m.

Fenología: Caducifolia; floración de noviembre a abril; fructificación en mayo, noviembre y diciembre.

Ejemplares representativos examinados: **MÉXICO. Campeche:** Mpio. Calakmul: a 9 km al S de La Nueva Vida, por la carretera Xpujil-Campeche, entrada en el km 25 de esta, 18°44' N, 89°23'41" W, asociada con *Swietenia macrophylla*, 22 nov. 1997, *Lira 383 et al.* (MEXU). **Yucatán:** Mpio. San Felipe: a 6 km al S de San Felipe por el camino a Panaba, 20 dic. 1985, *Cabrera 10070 & Cabrera* (MEXU). **Quintana Roo:** Mpio. Cozumel, Isla de Cozumel, sobre el camino a la Laguna Colombia, a 54 km al S de la desviación a El Cedral, 14 mar. 1986, *Cabrera 11105 & Téllez* (F, MEXU).

Lundell (1976) mencionó que *Bernardia mayana* era distinta de *B. yucatanensis* por tener hojas más angostas, menos pubescentes y margen inconspicuamente serrulado. Sin embargo, el estudio de una mayor cantidad de material hace posible establecer que tales diferencias son parte de la variación de las hojas. En cuanto a las características florales, las infrutescencias son en ambos casos axilares y terminales, y los frutos son del mismo tamaño y pubescencia lo que hace posible establecer que ambos taxa son coespecíficos y el nombre de *B. mayana*, publicado en fecha posterior que *B. yucatanensis*, queda como sinónimo.

Esta especie frecuentemente es identificada como *B. mexicana*, de la que se distingue por tener inflorescencias estaminadas cortas, con las brácteas congestionadas sobre el eje y una sola flor estaminada por bráctea, mientras que *B. mexicana* tiene inflorescencias alargadas, con las brácteas laxamente dispuestas sobre el eje de la inflorescencia y de 3 a 5 flores por bráctea. Los frutos de ambas especies son muy similares en forma y tamaño. Vegetativamente, *B. yucatanensis* tiene hojas cinereas, con venación secundaria semicraspedódroma, arreglo irregular de las venas terciarias y areolas incompletas; *B. mexicana* tiene hojas verdosas, con venación craspedódroma, arreglo regular de las venas terciarias y areolas imperfectas.

En el análisis filogenético comparte un ancestro común con *B. albida*, *B. carpinifolia*, *B. gentryana*, *B. ovalifolia* y *B. viridis*; es la especie hermana de esta última especie cuyas diferencias se consignan bajo el comentario taxonómico de *B. viridis*.

Especies incluidas provisionalmente en *Bernardia* sección *Tyria*.

Dado que estas especies se conocen solamente por el material tipo, la falta de caracteres ha impedido que se incluyan en la sinopsis taxonómica. Sin embargo, dado que presentan estilos lacerados, que es una de las homoplasias que definen a la sección *Tyria*, se incluyen provisionalmente en esta sección.

Bernardia heteropilosa McVaugh, Brittonia 13: 157-159. 1961.

Bernardia wilburii McVaugh, Brittonia 13: 157-159. 1961.

Especies excluidas provisionalmente de *Bernardia* sección *Tyria*.

La falta de especímenes pistilados de estas especies impide que sean reconocidas provisionalmente dentro de alguna sección, si bien es posible que al contar con suficiente material puedan ser incluidas dentro de *Tyria* o *Alevia*, ya que ambas presentan tricomas estrellados, que es la sinapomorfía que define al clado B, donde se anidan dichas secciones.

Bernardia chiapensis Lundell, Wrightia 5 (7): 246-247. 1976.

Bernardia tenuifolia Urb., Symb. Antill. 7: 260. 1912.

Taxones dudosos

Bernardia mexicana* var. *albida Pax & K. Hoffm., in H. G. A. Engler, Pflanzenr. IV, 147, VII: 23.1914.

Bernardia mexicana* var. *subbiflora Müll. Arg., Linnaea 34: 172. 1865

Bernardia mexicana* var. *cinerascens Müll. Arg., Linnaea 34: 172. 1865

Bernardia dichotoma* var. *macrocarpa Pax & K. Hoffm., in H. G. A. Engler, Pflanzenr. IV, 147, VII: 23.1914.

IX. BIBLIOGRAFIA

- Allem, A. C. & B. E. Irgang. 1976. Nuevas especies de Euphorbiaceae de América del Sur. I. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 17: 301-306.
- _____ & J. L. Waechter. 1977. Nuevas especies de Euphorbiaceae de América del Sur. II. *Revista Brasileira de Biologia* 37 (1): 83-90.
- Angiosperm Phylogeny Group (APG II). 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 399-436.
- Baillon, H. M. 1858. *Étude Générale du Groupe de Euphorbiacées*. Victor Masson. Paris.
- Bentham, G. 1878. Notes on Euphorbiaceae. *Journal of the Linnean Society, Botany* 17: 185-267.
- _____. 1880. Euphorbiaceae. *En: Bentham, G. & J. D. Hooker (eds.). Genera Plantarum* 3: 239-340. Novell Reeve & Co., London.
- Bernhard, F. 1966. Contribution a l'étude des glandes foliaires chez les Crotonoidées (Euphorbiacées). *Mémoires de l'Institut Français d'Afrique Noire* 75: 71-156.
- Bouchat, A. & J. Léonard. 1986. Revisión du genre *Necepsia* Prain (Euphorbiacée africano-malgache). *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 56: 179-194.
- Bucheim, G. 1962. Über die Typusart des Gattung *Bernardia* (Euphorbiaceae). *Willdenowia* 3: 217-220.
- Burger, W. & M. Huft. 1995. Euphorbiaceae. *En: Flora Costaricensis. Fieldiana, Botany* 36: 1-169.
- Cavanilles, A. J. 1802. Observaciones Botánicas. *Anales de Ciencias Naturales* 15 (5): 254-256. Imprenta Real, Madrid.
- Cervantes, A. 2002. Revisión taxonómica de las especies mexicanas del género *Bernardia* Hout. ex Mill. (Euphorbiaceae-Bernardieae). Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- _____ & J. Jiménez. 2002. *Bernardia fonsecae* (Euphorbiaceae), a New Species from Guerrero, Mexico. *Novon* 12 (1): 38-41.

- _____, Steinmann V. & H. Flores. 2003. *Adelia cinerea* formerly in *Bernardia*. *Brittonia* 55 (1): 4-9.
- _____ & H. Flores. 2005. Six new Mexican species of *Bernardia* (Euphorbiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 149: 241-256.
- Chase, M. W., S. Zmarzty, M. D. Lledó, K. J. Wurdack, S. Swensen & M. Fay. 2002. When in doubt, put it in Flacoutiaceae: a molecular phylogenetic analysis based on plastid rbcL DNA sequences. *Kew Bulletin* 57: 141-181.
- Corner, E. J. H. 1976. *The Seeds of Dicotyledons*. Vol. 1. Cambridge University Press, Cambridge.
- Correll, D. S. & M. C. Johnston. 1979. *Manual of the vascular plants of Texas*. University of Texas, 2nd ed., Vol. 6. Texas.
- Croizat, L. 1943. Novelties in American Euphorbiaceae. *Journal of the Arnold Arboretum* 24: 165-166.
- _____. 1946. Especies nuevas de la Comisión Botánica del Valle de Cauca (Colombia). *Ciencia (México)* 6: 353-354.
- Davis, J. I. 1993. Character removal as a means for assessing stability of clades. *Cladistics* 9: 201-210.
- Dilcher, D. L. 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. *The Botanical Review* 40: 1-157.
- Endlicher, S. 1850. *Genera Plantarum secundum ordines naturales disposita*. Suppl. 4(3): 88.
- Dizeo de Strittmattter, C. G. 1973. Nueva técnica de diafanización. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 15: 126-129.
- Goloboff, P. 1997. NONA ver. 2.0. Publicado por el autor, Fundación e Instituto Miguel Lillo, Argentina.
- Govaerts, R., D. G. Frodin & A. Radcliffe-Smith. 2000. *World Checklist and Bibliography of Euphorbiaceae*. Vol. 1-3. Royal Botanic Garden, Kew.
- Grisebach, A. H. R. 1859. *Flora of the British West Indian Islands*. Cramer. New York.
- Greuter, R. 2002. Código Internacional de Nomenclatura Botánica (Código de Saint Louis), Instituto de Botánica Darwinion, Buenos Aires.

- Hickey, L. J. 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany* 60: 17-33.
- Holmgren, P. K. 1990. *Index Herbariorum* Part I: The herbaria of the World, *En:* Holmgren N. H. & L. C. Barnett (eds.) International Association for Plant Taxonomy, 8th. ed. New York.
- Howard, R. A. 1986. Three new species of dicotyledoneae from St. Lucia, West Indies. *Phytologia* 61 (1): 1-4.
- Hurusawa, I. 1954. Eine nochmalige Durchsicht des herkömmlichen Systems der Euphorbiaceen im weiteren Sinne. *Journal of the Faculty of Science, University of Tokio, Botany* 6: 209-342.
- Jacquin, N. J. 1760. *Enumeratio Systematica Plantarum*, Inter-Documentation Company AG, Switzerland.
- Johansen, D. A. 1940. *Plant microtechnique*. Mc Graw-Hill Book Co. Inc. New York.
- Johnston, I. M. 1980. *Bernardia myricifolia* var. *incanoides* (Euphorbiaceae) a new variety from the Chihuahuan Desert region. *Phytologia* 46 (5): 281-282.
- Jussieu, A. L. 1789. Euphorbiae. *En: Genera Plantarum*. pp. 384-393. Apud Viduam Herissant et Theophilum Barrois, Paris.
- Kluckling, E. P. 1995. Leaf Venation Patterns. Vol. 7: The classification of leaf venation patterns. J. Cramer, Stuttgart.
- Linnaeus, C. 1759. *Systema Naturae*. t 2. Holmiae.
- Liogier, A. 1971. Miscellaneous new species from the Dominican Republic *In: Novitatis Antillanae* V (part 1). *Phytologia* 22 (3): 163- 174.
- Lourteig, A. 1955. *Euphorbiaceae Argentinae, Addenda II*. Arkiv för Botanik, Band 3 nr 5. Almqvist & Wiksell, Stockholm.
- _____.& C. A. O'Donell. 1942. Acalypheae Argentinae. *Lilloa* 8: 273-333.
- Luna, I. & H. Ochoterena. 2004. Phylogenetic relationships of the genera of Theaceae based on morphology. *Cladistics* 20: 223-270.
- Lundell, C. L. 1940. Studies of Tropical american Plants I. *Contributions from the University of Michigan Herbarium* 4: 12-14.
- _____. 1976. Studies of American Plants XII. *Wrightia* 5 (7): 241-260.
- _____. 1985. Euphorbiaceae from Mesoamerica. *Phytologia* 57 (7): 367-368.

- McVaugh, R. 1961. Euphorbiaceae Novae Novo-Galicianae. *Brittonia* 13: 145-205.
- _____. 1995. Euphorbiaceae Sertum Novo-Galicianarum Revisarum. *Contributions from the University of Michigan Herbarium* 20: 173-215.
- Meeuse, A. D. J. 1990. *The Euphorbiaceae auct. plur: An unnatural taxon*. Eburon, Delft.
- Melville, R. 1976. The terminology of leaf architecture. *Taxon* 25: 549-561.
- Metcalfe, C. R. & L. Chalk. 1950. *Anatomy of the dicotyledons*. Clarendon Press, Oxford.
- Miller, Ph. 1754. *The Gardeners Dictionary*. Abridged from the last Folio Edition. 4th ed., corrected and enlarged. London.
- Millspaugh, M. D. 1889. Contributions to the North American Euphorbiaceae. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, Ser. II, 2: 217- 230.
- Morton, C. V. 1939. A Second United States Species of *Bernardia*. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 29 (9): 376.
- Moscoso, P. R. M. 1943. *Catalogous Florae Domingensis* 1: 303.
- Müller, Jean. 1865. *Bernardia*. *En: Schlechtendal, Linnaea* 34: 171-177.
- _____. 1866. Euphorbiaceae. *En: A. DC. Prodrum Systematis Naturalis Regni Vegetabilis* 15 (2): 189-1261.
- _____. 1874. *Bernardia*. *En: C. F. P. Martius, Flora Brasiliensis* 11 (2): 390-402.
- Klucking, E. P. 1995. Leaf Venation Patterns. Vol. 7: The classification of leaf venation patterns. J. Cramer. Stuttgart.
- Nixon, K. C. 2002. *Winclada ver. 1.00.08*. Publicado por el autor, Ithaca, NY.
- _____ & Q. D. Wheeler. 1992. Extinction and the origin of species; Pp. 119-143. *In: Novacek M. J. & Q. D. Wheeler (eds.), Extinction and Phylogeny*. Columbia University Press, New York.
- _____ & J. Carpenter. 1993. On outgroups. *Cladistics* 9: 413-426.
- Pax, F. 1890. Euphorbiaceae. *En: H. G. A. Engler y K. Prantl (eds.), Die Natürlichen Pflanzenfamilien* Ed. 1, 3(5): 1-119.
- _____. & K. Hoffmann. 1914. *Bernardia*. *En: H. G. A. Engler (ed.), Das Pflanzenreich* IV. 147.VII (Heft 63): 21-45.

- _____. & K. Hoffmann. 1931. Euphorbiaceae. *En*: A. Engler y K. Prantl (eds.), Die Natürlichen Pflanzenfamilien, Band 19c. Pp 11-233. Verlag Von Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Radcliffe-Smith, A. 2001. *Genera Euphorbiacearum*. The Board of Trustees, Royal Botanic Garden, Kew. 455 p.
- Raju, V. S. & P. N. Rao. 1977. Variation in the structure and development of foliar stomata in the Euphorbiaceae. *Journal of the Linnean Society Botany* 75: 69-97.
- Ramírez, J. L. & S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2000. Consideraciones sobre las angiospermas (plantas con flor) fósiles en México. *GEOS, Boletín informativo de la Unión Geofísica Mexicana A. C.* 20 (4): 433-444.
- Rao, P. R. & V. S. Raju. 1975. Little known features in the foliar epidermology of some Euphorbiaceae. *Current Science* 44: 750-752.
- Sauget, J. S. & E. E. Liogier. 1953. *Bernardia* *En*: Flora de Cuba, Vol. III, Num. 13, Pp. 86-87, Imprenta Fernández, La Habana.
- Savolainen, V., M. F. Fay, D. C. Albach, A. Backlund, M. van der Bank, K. M. Cameron, S. A. Johnson, M. D. Ledó, J-C. Pintaud, M. Powell, M. C. Sheahan, D. E. Soltis, P. S. Soltis, P. Weston, W. M. Whitten, K. J. Wurdack, & M. W. Chase. 2000. Phylogeny of the eudicots: a nearly complete familial analysis based on rbcL gene sequences. *Kew Bulletin* 55: 257-309.
- Scheele, A. 1852. Beiträge zur Kenntniss der Euphorbiaceen. *En*: Schlechtendal, *Linnaea* 25: 581-582.
- Shreve, F. & I. L. Wiggins. 1964. Euphorbiaceae. *En*: *Vegetation and Flora of the Sonoran Desert*. Vol. 1. Stanford University Press, Stanford, California. 840 p.
- Solereeder, H. 1899. *Systematic Anatomy of the dycotiledons* (Transl. L. A. Boodle and F. E. Fritsch, revised by D. H. Scott). 2 vols. Clarendon Press, Oxford.
- Soltis, D. E., P. S. Soltis, M. W. Chase, M. E. Mort, D. C. Albach, M. Zania, V. Savolainen, W. H. Hahn, S. B. Hoot, M. F. Fay, M. Axtell, S. M. Swensen, L. M. Prince, W. J. Kress, K. C. Nixon, & J. S. Farris. 2000. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, rbcL, and atpB sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society* 133: 381-461.

- Sprengel, K. 1821. *Neue Entdeckungen im ganzen Umfang der Pflanzenkunde*. F. Fleisher, Leipzig.
- Standley, P. C. 1923. Euphorbiaceae. *En: Trees and shrubs of Mexico. Contributions from the United States National Herbarium* 23 (3): 595-653.
- _____. 1925. New Plants from Central America. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 15: 103.
- _____. & J. A. Steyermark. 1949. Flora of Guatemala, *Fieldiana, Botany* 24: 144-155.
- Steyermark, J. A. 1952. Botanical Exploration in Venezuela II, *Fieldiana, Botany* 28 (2): 304-322.
- _____. & R. S. Felger. 1997. The Euphorbiaceae of Sonora, Mexico. *Aliso* 16 (1): 1-71.
- Tucker, S. C. 1987. Pseudoracemes in papilionoid legumes: their nature, development, and variation. *Botanical Journal of the Linnean Society* 95: 181-206.
- Villa, C. M. 1960. Nueva especie del género *Bernardia* (Euphorbiaceae). *Lilloa* 30: 136-139.
- Webster, G. L. 1975. Conspectus of a new clasification of the Euphorbiaceae. *Taxon* 24: 593-601.
- _____. 1993. Euphorbiaceae. *En: Hickman, J.C., The Jepson Manual, Higher Plants of California*. University of California Press, California, pp. 567-573.
- _____. 1994 a. Synopsis of the genera and suprageneric taxa of Euphorbiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 81: 33-144.
- _____. 1994 b. Classification of the Euphorbiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 81: 3-32.
- _____. 2001. *Bernardia*. *En: Stevens, W. D., C. Ulloa, A. Pool & O. M. Montiel (eds.), Flora de Nicaragua. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden Press, 85-1: 855-856.*
- _____, M. J. Del Arco-Aguilar & B.A. Smith. 1996. Systematic distribution of foliar trichome types in *Croton* (Euphorbiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 121: 41-57.
- Wheeler, L. C. 1939a. A miscellany of the New World Euphorbiaceae. *Contributions of the Gray Herbarium of Harvard University* 124: 35-42.

- _____. 1939b. A miscellany of the New World Euphorbiaceae II. *Contributions of the Gray Herbarium of Harvard University* 127: 48-78.
- Wiggins, I. L. & R. C. Rollins. 1943. New and noteworthy plants from Sonora, México. *Contributions from Dudley Herbarium of The Stanford University* 3 (8): 266-284.
- _____. 1980. Euphorbiaceae. *En: Flora of Baja California*. Stanford University Press, Stanford, California. Pp. 112-135.
- Wing, S. 1999. *Manual of Leaf Architecture-morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms by Leaf Architecture Working Group*. Smithsonian Institution, Washington, D. C.
- Wurdack, K. J. & M. W. Chase 2002. Phylogenetics of Euphorbiaceae s.s. using plastid (*rbcL* and *trnL-F*) DNA sequences. Abstract. Congreso Botany 2002, Madison, Wisconsin.
- Wurdack, K. J., P. Hoffmann & M. W. Chase. 2005. Molecular phylogenetic analysis of uniovulate Euphorbiaceae (Euphorbiaceae *sensu stricto*) using plastid *rbcL* and *trnL-F* DNA sequences. *American Journal of Botany* 92 (8): 1397-1420.

ANEXO A

Técnica de diafanización de Dizeo de Strittmatter (1973) modificada.

1. Colocar la hoja en alcohol etílico (96°) y llevar a ebullición durante 10 minutos.
2. Se pasa a una solución de NaOH (5%) y alcohol 96° y se hierve durante 5-10 minutos (ambos pasos pueden variar en cuanto a la duración según la consistencia de la hoja).
3. Lavar con abundante agua corriente hasta que el agua salga totalmente limpia.
4. Se pasa el material lavado por agua destilada.
5. Se introduce el material en una solución de hipoclorito de sodio al 6% (comercial) y se deja hasta que la hoja se ponga de color blanco o crema. Se debe vigilar el material constantemente.
6. Se enjuaga con agua corriente y se hacen tres cambios de 5 minutos cada uno.
7. El material lavado se enjuaga con agua destilada y se hacen 2 cambios.
7. Se coloca el material 5-10 minutos en una solución sobresaturada de hidrato de cloral (250%) para quitarle opacidad.
8. Enjuagar con agua corriente; hacer un cambio con agua destilada.
9. Deshidratar en series de alcohol etílico (50% y 75%) dejando el material de 10 a 15 minutos en cada solución.
10. Teñir con una solución de safranina O al 1% en alcohol 95% durante 5-10 minutos dependiendo del material.
11. Lavar el fijador en alcohol absoluto hasta que se obtenga el nivel de coloración deseado.
12. Transferir a una solución de alcohol 96° y xileno (1:1) dejándolo durante 5-15 minutos.
13. Pasar a xileno (100%) durante 5-15 minutos.
14. Montar en bálsamo de Canadá o resina sintética, poner peso y revisar diariamente.

ANEXO B

Listado de ejemplares de herbario examinados y herbarios donde están depositados.

***Adenophaedra grandifolia* (Klotzsch) Müll. Arg. :** *Belén 2719 & Pinheiro* (NY); *Berg P18796 et al.* (MO, NY); *Boom 9234 & Samuels* (NY); *Gentry 47921 et al.* (MO); *Gómez 20422, 23800, 23859 et al.* (MO); *Hammel 17688 et al.* (MO); *Hernández 263, 267* (MO); *Herrera 2488 & Solís* (MO); *Hoffmann 3319, 3331 & Haenkel* (NY); *Krukoff 4936, 4992* (NY); *Liesner 976* (MO); *Liesner 23506, 25532, 27784* (MO, NY); *McPherson 8430, 8752, 8775, 10447, 10473, 10555, 11133* (MO); *McPherson 10090 & Aranda* (MO); *Monsalve 1634* (MO); *Pipoly 10343, 10404, 10515, 10526, 10644, 10939 et al.* (NY); *Prance 3054 et al.* (NY); *Ribeiro 1922, 1923 & Assunção* (NY); *Robles 2668 & Chacón* (MO); *Rosas 272 et al.* (MO); *Schunke 825* (NY); *Steyermark 60779* (NY); *Valverde 48* (MO).

***Adelia barbinervis* Cham. & Schldl. :** *Breedlove 42251* (MEXU); *Cowan 2038* (MEXU); *Domínguez 582* (MEXU); *Dwyer 12048 & Liesner* (MEXU); *Magaña 172 & Zamudio* (MEXU); *Martínez 16511* (MEXU); *Martínez 25988 et al.* (MEXU); *Méndez 4987, 5168, 7082* (MEXU); *Shilom 3132* (MEXU).

***Adelia cinerea* (Wiggins & Rollins) A. Cerv. V. W. Steinm., & Flores Olv.:** *Felger 85-808 & Dimmitt* (MEXU, TEX); *Steinmann 971 & Varela* (RSA, MEXU); *Van Davender 94-601 & Yetman* (CAS, MICH, MO, TEX).

***Adelia oaxacana* Hemsl.:** *Barajas 228* (MEXU); *Bullock 1276* (MEXU); *Lott 1611, 1629 & Wendt* (MEXU); *Magallanes 987, 3955, 3958* (MEXU); *Sharp 441834* (MEXU).

***Bernardia carpinifolia* Griseb.:** *Acevedo-Rodríguez 4768 et al.* (F, MO, US); *Acevedo-Rodríguez 5620 et al.* (NY, US); *Acevedo-Rodríguez 6495 et al.* (US); *Alain 1501, 2987* (GH); *Alain 9280* (NY); *Alain 20469 & Liogier* (NY); *Alain 29351 et al.* (NY); *Axelrod 4499* (NY); *Beace 458* (NY); *Breace 3950, 4485* (F, NY); *Britton 816, 1202* (F, NY); *Britton 2056, 2822* (NY); *Britton 5760* (US); *Britton 4612 et al.* (GH); *Britton 12739 & Cowell* (NY); *Britton 5795, 5874, 5879, 5958, 6209 & Millspaugh* (F, NY); *Britton 5879 & Millspaugh* (NY); *Britton 1821 & Shafer* (F, NY); *Britton 4612 et al.* (MO, NY); *Britton 8302 et al.* (NY); *Brother Basilio Augusto 1523* (NY); *Brother León 8437, 11444, 11625* (NY); *Brother León 8814* (GH, US); *Brother León 10886* (GH, NY); *Byrne 360* (A); *Campbell 6146* (NY); *Carson s.n.* (GH); *Coker 405* (NY); *Combs 120a* (F, GH, MO); *Combs 364* (F, GH, MO, NY); *Correll 46077* (F, MO, NY); *Correll 45095 & Hill* (F, GH, MO, NY); *Correll 45192 & Hill* (F, MO, NY); *Correll 46808 & Wasshausen* (F, MO, NY); *Eggers 5367* (A, F); *Ehrenberg s.n.* (NY); *Ekman 2012* (F, NY); *Ekman 3303* (GH); *Ekman 1486, 3524, 8273* (US); *Ekman 3695, 10517, 13822, 14318, 15449* (NY); *Ekman 6350* (F, NY); *Fuertes 546* (A); *Fuertes 1359* (A, F, GH, NY); *García 2530 & Pimentel* (MO, NY); *García 4368 & Caminero* (MO); *Gillis 6302, 12306* (A); *González 648* (A); *Harris 9704, 9902* (NY); *Harris 11945* (F, MO, NY); *Harris 12192* (F, GH, MO, NY, US); *Harris s.n.* (F); *Hioram 1875* (NY); *Hioram 2579* (A); *Hitchcock s.n.* (MO); *Hitchcock s.n.* (F, MO); *Hitchcock s.n.* (MO); *Howard 10686, 10889* (GH, NY); *Howard 11253* (GH); *Howard 13808, 13927 & Proctor* (A,

NY); Howard & Proctor 14914, 15092 (A); Jack 5956 (A, NY); Jack 6755 (A, F); Jack 6981 (A); Leonard 2932 (NY); Leonard 3342 3349 (NY, US); Leonard 7321 (US); Leonard 4934 (GH, NY); Leonard 12756 & Leonard (MO); Leonard 12777 (NY); Leonard 13109 & Leonard (A); Leonard 13350 & Leonard (UC); Leonard 14758 & Leonard (US); Liogier 127 et al. (NY); Liogier 9044-1, 16734b (NY); Liogier 13636 (NY, US); Liogier 13831, 14232, 15336, 15835 (GH, NY); Liogier 33670 et al. (MO, NY); López 445 (US); Nash 978 (NY); Nash 1645 & Taylor (NY, US); Sangster 516 (MO, NY); Shafer 2647 (GH, NY); Shafer 8759 (GH); Shafer 13777 (MO, NY); Smith 1254 & Smith (NY); Smith 1257 & Smith (GH); Proctor 7517 (GH, US); Proctor 9456 (A, NY); Proctor 11772 (GH); Proctor 28596 (F, MO); Proctor 38397 (MO, NY); Rehder 1171 (A); Roig 2710 (NY); Rowe s.n. (A, NY); Webster 5295 & Proctor (A); Wilson 9342 (F, NY); Wilson 11325, 11343 (NY); Wright 1671 (F, NY); Wright 563 (GH); Woodbury s.n. (MO, NY); Woodbury s.n. (NY); Zaroni 28847, 32192, 34545, 35100 et al. (NY).

***Bernardia chiangii* A. Cerv. & Flores Oliv.:** Alvarado 3769 et al. (MEXU); Calónico 23975 et al. (MEXU); Chiang 2320 & Martínez (MEXU, WIS, TEX); Chiang 2406 et al. (MEXU, MICH, TEX, WIS); Chiang F-2608 et al. (MEXU); Medrano F-1332 et al. (MEXU, MO); Medrano F-1411 et al. (MEXU, MO); Miranda 3502 (MEXU); Miranda 4368 (MEXU); Purpus 3441 (NY, UC); Purpus 4057 (F, GH, MO, NY, UC, US); Purpus 4324 (UC); Rose 5860 & Hay (US); Rzedowski 9012 (MEXU); Salinas 4723 & Peterssen (MEXU); Salinas 5785 et al. (CAS, MEXU); Smith 3769 et al. (F, MEXU, US); Tenorio 5956 & Romero (MEXU, TEX); Tenorio 20093 & Kelly (MEXU); Valiente 825 et al. (MEXU).

***Bernardia chinantlensis* A. Cerv. & Flores Oliv.:** Ramos 530 & Martínez (IEB); Ramos 588 & Martínez (MEXU); Robles 604 (F); Robles 1018 (MEXU).

***Bernardia crassifolia* Müll. Arg.:** Cavalcanti s.n. (NY); Hatschbach 36413 (NY); Irwin 20419 et al. (MO, NY); Irwin 22866 et al. (MO, NY); Pirani 6678 et al. (K).

***Bernardia corensis* (Jacq.) Müll. Arg.:** Barrier 2945, 3742 (NY); Beard 1017 (GH, US); Boldingh 7373 (NY); Box 767 (A, US); Box 2016 (NY); Broadway s. n. (F, GH, NY, US); Brother Elias 1560 (A); Chambers 2780 (MO); Correll 45192 & Hill (GH); Eggers 581 (F, GH); Eggers 6594 (A); Egler 39-165, 39-166 (NY); Ernst 1268 (GH); Gallo 2158; Hahn 324 (A, F, UC); Hill 25522 (NY); Hill 28945 & Phillippe (MO, NY); Hodge 2525, 2662 (GH); Howard 10934 (NY); Howard 11048 (GH, NY); Howard 1326, 11333, 18106 (A, NY); Jeremie 306 (A, NY); Jeremie 1157 (A); Liesner 13470 & Medina (MO); Lloyd 670, 735 (NY); Miller 8875 & Merello (MO); Morton 4733 (GH, US); Morton 4788 (GH); Nee 4114 & Mori (MO); Pere Duss 85 (NY); Pere Duss 118 (NY); Pere Duss 2461 (F, MO, NY); Proctor 16958 (A, US); Proctor 19128, 19866, 21218 (A); Proosdij 612, 945 (A); Questel 182, 781 (NY); Questel 4535 (US); Rodríguez 3234, 3344 (A); Sastre 2058, 2750 (A); Sastre 2683 & Fournet (MO); Shafer 460 (F, NY); Shafer 622 (F, NY, US); Shiffers 3162 (A); Shiffers 4099 (NY); Slane 723, 881 (A); Smith 560 (GH, NY); Stehlé 2366 (NY); Stehlé 2665, 3647 (A); Stehlé 5394 (F, US); Steyermark 120225, 120228, 120251 et al. (MO); Webster 13161 (US); Webster 13271 (GH, MO, NY, US); Webster 13306 (GH, MO, NY);

Webster 13434a, 13434b (NY, US); *Whitefoord 4296* (A, US); *Whitefoord 5208* (US); *Whitefoord 5691* (A); *Wilbur 7374* (MO, NY); *Wilbur 8123 et al.* (F, GH, MO, NY, US); *Wilbur 8229 et al.* (F, GH, MO, NY).

***Bernardia dodecandra* (Sessé ex Cav.) McVaugh:** *Acevedo 132 & Acosta* (IEB); *Alcorn 1450, 2709* (MEXU, TEX); *Alcorn 1998* (MEXU, TEX, WIS); *Alcorn 2916* (MEXU, TEX); *Alcorn 2949* (TEX); *Bravo 2* (MEXU); *Brigada Dorantes 2613* (MEXU); *Brigada Dorantes 2959* (F, MEXU, MO, UC); *Brigada Dorantes 3016* (CAS, F, MEXU, TEX); *Brigada Dorantes 3470, 3983* (MEXU, MO); *Brigada Vázquez 14, 761* (F, MEXU, MO); *Cabrera 8159 y Cabrera* (GH, MEXU, MO); *Calzada 2623* (MEXU); *Calzada 5517* (F); *Calzada 5525* (F, MEXU); *Calzada 7604* (CHAPA, MEXU); *Calzada 7635* (MEXU); *Carranza 763* (IEB, MEXU); *Cedillo 2719 & Sinaca* (CHAPA, IEB, MEXU); *Cedillo 3166* (IEB, MEXU); *Cházaro 3145 & Texon* (MEXU, WIS); *Clark 6899* (MO); *Clark 7400* (MO); *Durán 105* (IEB, MEXU); *Durán 114* (IEB, MEXU); *Durán 253* (IEB, MEXU); *Fay 853 & Calzada* (F, MEXU, US); *Fryxell 3590 & Anderson* (CAS, MEXU, MICH, NY, TEX); *Fryxell 3769* (CAS, F, MEXU, MICH, MO, NY, TEX, US); *Gómez-Pompa 2044* (GH); *González-Quintero 1623* (DS, WIS); *González-Quintero 752* (DS, MICH, TEX); *Gutiérrez 3555* (IEB, MEXU); *Ibarra 2329 & Sinaca* (MEXU); *Ibarra 2330 & Sinaca* (CHAPA, MEXU); *Hansen 7362 & Nee* (F, RSA); *Hansen 7382 & Nee* (F, MO); *Hernández 3123* (MEXU); *Liebmann 5474* (US); *Liebmann 5476* (F, GH); *Liebmann s.n.* (GH); *Lundell 7150 & Lundell* (A, F, LL, MICH); *Lundell 12233* (LL, MEXU, MICH, MO, NY, UC, US); *Martínez 57-5* (A, MEXU); *Martínez 3876 et al.* (MO); *Martínez 1660* (CAS, MEXU, NY, UC); *Martínez s.n.* [MEXU-288376]; *Medrano 4252 et al.* (MEXU); *Mendoza 44 & Evangelista* (MEXU); *Miranda 3456* (LL); *Miranda 3674* (MEXU); *Nee 22460 & Castillo* (MEXU, MICH, NY, RSA, TEX, US); *Nee 24500 & Diggs* (F); *Nee 24501 & Diggs* (F, GH, LL); *Pringle 3084* (GH, LL, MEXU, MICH, MO, NY, RSA, UC, US, WIS); *Ortiz 74 & Martiniano* (F, MEXU); *Pérez 44* (MEXU); *Perino 3221* (CAS, CHAPA, F, MEXU, MO, NY); *Puig 4356* (MEXU); *Purpus 5460* (F, GH, MEXU, MO, NY, UC, US); *Purpus 7640* (MO, UC, US); *Purpus 5985* (UC); *Purpus 7660* (UC); *Purpus 10596* (NY); *Purpus 10675* (A, NY); *Purpus 12072* (F); *Purpus 13002* (F); *Ramírez 611* (MEXU); *Ramírez s. n.* [MEXU-17641]; *Richardson 187* (TEX); *Richardson 699* (TEX); *Richardson 1264* (TEX); *Richardson 1350* (TEX); *Rubio 640* (IEB, MEXU); *Rubio 726* (IEB, MICH, MO, TEX); *Rubio 758* (IEB, MEXU); *Rubio 1599* (IEB, MEXU); *Rubio 1662* (IEB); *Rubio 1692* (IEB, MEXU); *Rubio 1697* (IEB, MEXU); *Rubio 1777* (IEB, MO); *Rubio 2296* (IEB); *Rubio 2352* (IEB); *Rzedowski 7924* (MEXU); *Rzedowski 10119* (MEXU); *Rzedowski 10142* (MEXU, TEX); *Sarukhán 3023 et al.* (MEXU); *Schatz 1197 et al.* (MO, WIS); *Seler 895* (GH); *Servín 155* (IEB); *Servín 1034* (IEB); *Sharp 3456 & Miranda* (MEXU); *Solheim 1715 & Cházaro* (CHAPA, MEXU, NY, WIS); *Sousa 2249* (CAS, MEXU); *Sullivan 296* (NY, TEX); *Sullivan 323* (NY, TEX); *Sullivan 401* (TEX); *Sullivan 412* (TEX); *Sullivan 490* (TEX); *Tenorio 567 & Romero* (MO); *Tenorio 578 & Romero* (MEXU); *Tenorio 2713 et al.* (MEXU); *Torres 3112 & Hernández* (MO, NY); *Valiente 514 et al.* (IEB, MEXU); *Vázquez 8 et al.* (F); *Vázquez 2208* (F, MEXU, MO); *Ventura 905* (DS, F, MICH, MO); *Ventura 1107* (DS, F, MICH, MO); *Ventura 1108* (DS, F, MICH, MO, TEX); *Ventura 4700* (CAS, MICH, TEX); *Ventura 11814* (CAS, CHAPA, MEXU); *Ventura 12542* (CHAPA, MEXU); *Ventura 12827* (CAS, CHAPA, MEXU); *Ventura 12864* (MEXU); *Ventura 13618* (CHAPA,

MEXU); *Ventura 14552* (MEXU); *Ventura 14604* (MEXU); *Ventura 14996* (MICH, MO); *Ventura 14999* (MEXU); *Ventura 15085* (MICH, MO); *Ventura 19706* (MEXU); *Ventura 19697* (IEB, MEXU); *Ventura 21201* (MEXU); *Villegas 94* (MEXU, MO); *Wendt 2946 et al.* (CHAPA, IEB, MO); *Zambrano 1199* (CHAPA, MEXU, MO).

***Bernardia fonsecae* A. Cerv. & J. Jiménez Ram.:** *Cervantes 188, 189, 190, 191 et al.* (MEXU, MO); *Domínguez 1250* (FCME, MEXU); *Fonseca 2433* (FCME, MEXU); *Fonseca 2539, 2540* (ENCB, FCME, MEXU, MO); *Fonseca 2951* (MEXU, MO); *Lozano 710* (FCME, MEXU, MO); *Márquez s.n.* (FCME-11080).

***Bernardia fruticulosa* Alain:** *Liogier 13693* (Holotipo: NY; Isotipos: US, GH, IJ, P).

***Bernardia gentryana* Croizat:** *Bojórquez 427 & Bladimir* (IEB); *Búrquez 95-199 & Yetman* (MEXU); *Búrquez 97-448 et al.* (MEXU); *Cervantes 102, 103, 104 et al.* (MEXU); *Hernández 842 et al.* (IEB); *Gentry 5731* (ARIZ, GH, MEXU, MICH, MO, NY, RSA); *González 6584* (DS, GH); *Leger 740* (WIS); *Lott 1639, 1640 et al.* (IEB, MEXU, RSA, TEX); *Lott 2318* (CAS, GH, MICH, MO, TEX US); *Mayfield 1625 et al.* (MEX, TEX); *McVaugh 15786* (MEXU, MICH, US); *McVaugh 1477 & Koelz* (MEXU, MICH, NY, US); *McVaugh 19003* (MEXU, MICH); *McVaugh 20960* (MICH, US); *Ortega 6584* (US); *Sanders 13258 et al.* (ARIZ, MICH), *13259 et al.* (ARIZ, MEXU, MICH); *Santana 5158 et al.* (WIS, ZEA); *Santana 6531 & Benz* (MEXU, ZEA); *Steinmann 587 et al.* (MEXU, MICH, NY, RSA); *Steinmann 94-152A et al.* (ARIZ, MEXU, MICH, NY); *Steinmann 94-152B et al.* (ARIZ, MEXU, MICH); *Van Devender 95-1118 et al.* (ARIZ, RSA); *Vega 3957 et al.* (CHAPA).

***Bernardia hirsutissima* (Baill.) Müll. Arg.:** *Allem 1291 & Vieira* (NY); *Harley 10326 & Souza* (NY); *Heringer 10592, 10598, 10757* (NY); *Irwin & Soderstrom 6777, 6787* (MO); *Irwin 7327 & Soderstrom* (NY); *Irwin 7352 & Soderstrom* (NY); *Irwin 8046 et al.* (MO, NY); *Irwin 8219 et al.* (MO, NY); *Irwin & Soderstrom 8667 et al.* (NY); *Macedo 3605* (NY); *Maguire 57083 et al.* (NY); *Prance 19072 et al.* (NY); *Ratten 4549 & Rocher* (NY).

***Bernardia incana* C. V. Morton:** *Boyd 5567 & Ross* (MEXU, RSA); *Brandege s.n.* (UC); *Broder 595* (DS, US); *Broder 613* (DS, US); *Burgess 6484 & Warshall* (ARIZ); *Gentry & Cech 8930* (ARIZ, MICH, RSA, US); *Gentry 11764 & Fox* (ARIZ, LL, MEXU, MICH); *Moran 7977* (ARIZ, LL, MEXU, MICH, RSA, UC, US); *Moran 11589* (DS); *Moran 11637* (DS); *Moran 11668* (DS, UC); *Moran 13139* (RSA, UC, US); *Moran 15578* (RSA, UC, US); *Moran 21463s* (LL); *Moran 21463 P* (MEXU, POM, UC); *Moran 24818s* (MEXU); *Prigge 4841 et al.* (MO), *Purpus 27* (UC, US); *Raven 16803* (RSA); *Rebman 2670 et al.* (MEXU); *Thorne 32755 & Henrickson* (MICH, RSA); *Thorne 31981* (MICH); *Thorne 57573, 57446 & Wisura* (RSA); *Thorne 60159 & Charlton* (RSA); *Thorne 60250 & Charlton* (MEXU); *Van Devender 92-341* (ARIZ); *Wiggins 9872* (DS, US).

***Bernardia lagunensis* (M. E. Jones) L. C. Wheeler:** *Brandege s.n.* (UC-447207); *Brandege s.n.* (UC-110440); *Breedlove 43321 & Axelrod* (CAS, MEXU); *Breedlove 43377 & Axelrod* (CAS, MEXU, MO), *Carter 2444 et al.* (GH, MEXU, MICH, TEX,

UC, US); *Carter 3510 & Chisaki* (MICH, NY, UC, US); *Domínguez 37* (UC); *Gentry 11221* (ARIZ, LL, MEXU, MICH).

***Bernardia lorentzii* Müll. Arg.:** *Dusén 10963* (MO); *Galanver s.n.* (NY); *Gandoger s.n.* (MO); *Hunziker 1198* (NY); *Jørgensen 3993* (MO); *Jørgensen s.n.* (MO); *Kuntze s. n.* (NY); *Montes 1142* (MO); *Pedersen 9376* (NY); *Pérez 898, 960* (MO); *Schwindt 542* (NY); *Schwindt 2257* (MO, NY); *Woolston 837, 1258* (NY).

***Bernardia macrocarpa* A. Cerv. & Flores Oliv.:** *Calzada 4314* (F, MEXU); *Cervantes 283, 295, 297, 298 et al.* (MEXU); *Cházaro 5405 et al.* (CHAPA, MEXU, MICH, NY, WIS); *Guízar 872* (ENCB); *Ventura 782* (ENCB, DS, F, MICH, MO).

***Bernardia mexicana* (Hook. & Arn.) Müll. Arg.:** *Castillo 10594* (MEXU); *Conzatti 3075 et al.* (GH, MEXU); *Cuevas 2330 & De Niz* (MEXU, WIS, ZEA); *Cuevas 3510 & Iltis* (ZEA); *De Niz 270 et al.* (WIS, ZEA); *Flores 3728* (CHAPA, MEXU, MICH); *Gallardo et al. 490* (IEB, MEXU); *Gentry 5681* (DS, GH, MEXU, MICH, MO, NY); *Germán 682, 683 & Guevara* (MEXU); *González 830* (F, MEXU); *Guzmán 974 & Cuevas* (MEXU, WIS, ZEA); *Haenke 903* (F); *Haenke 1177* (F); *Haenke 1465* (NY); *Hinton 3365* (GH, LL, MICH, RSA, US); *Hinton 6176 et al.* (F, GH, MO, NY, US); *Hinton 6177 et al.* (GH); *Hinton 10410 et al.* (DS, GH, MO, NY, UC, US); *Hinton 11751 et al.* (GH, MEXU, NY, US); *Lott 2725 & Dávila* (MEXU); *Iltis 29698 et al.* (CAS, WIS); *Iltis 30203 et al.* (WIS); *Martínez 3526 et al.* (MEXU); *McVaugh 870 & Koelz* (MEXU, MICH); *McVaugh 15139* (MEXU, MICH); *McVaugh 20304* (MEXU); *McVaugh 22654* (MEXU, MICH); *McVaugh 25493* (MICH); *Medrano 6535 et al.* (IEB, MEXU); *Merril King 4894 & Soderstrom* (MEXU, MICH, NY, TEX, UC, US); *Miller 3122 & Téllez* (MEXU); *Miller 3125 & Téllez* (MEXU, MO); *Miranda 8411* (MEXU); *Miranda 8436* (MEXU); *Narváez 830 & Salazar* (US); *Rzedowski 14575* (IEB, MEXU); *Santana 1061 & Cervantes* (IEB); *Santana 2682* (CHAPA, IEB, MEXU). *Santana 4363 et al.* (WIS, ZEA); *Santana 4400* (IEB, MEXU, ZEA, WIS); *Santana 5435 et al.* (WIS, ZEA); *Sessé 4175, 4776 et al.* (F); *Solano 321* (MO); *Téllez 9880* (MEXU, MO); *Téllez 10127* (MEXU, MICH); *Téllez 10383 et al.* (MEXU); *Tenorio 3604 et al.* (MEXU); *Torres 399 et al.* (MEXU); *Torres 6605 & Martínez* (MEXU).

***Bernardia mcvaughii* A. Cerv. & Flores Oliv.:** *Flores 1989* (Holotipo: MICH; Isotipos: IEB, MEXU, MICH, TEX, WIS).

***Bernardia mirandae* inéd.:** *Breedlove 49071* (CAS); *Breedlove 52393* (CAS); *Gómez-Hinostrosa 2098a* (MEXU); *Miranda 6266* (MEXU, US); *Miranda 6398* (DS, MEXU, US); *Miranda 5500* (MEXU).

***Bernardia mollis* Lundell:** *Cervantes 234, 235 et al.* (MEXU); *Martínez 22143 & García* (IEB, MEXU); *Martínez 19824 et al.* (MEXU); *Martínez 20439 & Reyes* (MEXU); *Martínez 20810 & Ramírez* (MEXU); *Miller 2660 et al.* (F, MEXU); *Miller 2696 et al.* (F, MEXU).

***Bernardia myricifolia* (Scheele) S. Watson:** *Bartlett 10356* (DS, F, GH, MICH, US); *Chiang 7546 et al.* (F, CAS, LL, MEXU, MO, NY); *Crutchfield 5443 & Johnston* (TEX);

Crutchfield 5444 & Johnston (MICH, TEX); *Crutchfield 5761 A & Johnston* (TEX); *García s.n.* (MEXU-633813); *Henrickson 6531* (LL); *Henrickson 11837 a* (LL); *Henrickson 11862 & Wendt* (LL); *Henrickson 13256* (LL); *Henrickson 18506 & Bekey* (TEX); *Hinton 21466 et al.* (ARIZ, TEX); *I. M. Johnston 1345 & Muller* (GH, MICH, TEX); *I. M. Johnston 8691* (GH); *I. M. Johnston 9155* (GH); *I. M. Johnston 9200A* (GH); *Jiménez 41* (MEXU, TEX); *Le Sueur 258* (F, TEX); *Le Sueur 259* (ARIZ, F, TEX); *Marsh 1985* (F, GH, TEX); *Marsh 545* (F, GH, MEXU, TEX); *Martínez 680 et al.* (TEX); *Mayfield 2052 et al.* (MEXU, TEX); *McDonald 1051* (CHAPA, TEX); *M. C. Johnston 5761 A* (MICH); *M. C. Johnston 5371* (MICH, TEX); *M.C. Johnston 10183 A et al.* (TEX); *M.C. Johnston 10244 et al.* (CAS, LL, MEXU, MO, NY); *M.C. Johnston 10283 A, et al.* (LL, MEXU, NY); *Medrano 2990 et al.* (MEXU); *Medrano 4197 et al.* (MO); *Medrano 6311 et al.* (MEXU); *Medrano 17622 et al.* (CAS, F, IEB); *Medrano s.n.* (MEXU-136176); *Méndez 49* (MEXU); *Muller 2636* (GH, LL, MICH, UC); *Mueller 2103* (F, MEXU, MICH, MO, NY, TEX); *Nesom 6063 et al.* (TEX); *Oliver 1107 et al.* (MO); *Palmer 322, 1232* (GH, NY); *Palmer 368* (F, GH, MO, UC, US); *Patterson 6471* (TEX); *Patterson 6493* (TEX); *Patterson 6502* (TEX); *Patterson 6609* (TEX); *Puig 6746* (MEXU); *Reid s.n.* (MEXU-709805); *Romo 281C et al.* (MEXU); *Rzedowski 4551* (MEXU, TEX); *Rzedowski 6681* (TEX); *Rzedowski 24624 et al.* (DS); *Sánchez 123* (MEXU); *Sánchez 192* (MEXU); *Seigler 13158 et al.* (MO); *Stewart 995* (F, GH, TEX); *Stewart 201* (GH); *Stewart 1512* (GH); *Takaki 907* (MEXU); *Taylor 204 et al.* (DS, GH, MO, NY, RSA); *Turner 7920* (ARIZ); *Torrecillas 240* (MEXU); *Van Devender 95-535 et al.* (ARIZ, RSA); *Van Devender s.n. & Urry* (ARIZ-209659); *Viereck 1021* (US); *Villareal & Carranza 4434* (CHAPA, TEX); *Villarreal 7782 & Carranza* (CHAPA); *Villarreal 6051 & Vásquez* (IEB); *Wendt 1235 & Lott* (LL); *White 4870* (MICH); *Wilson 11439* (TEX, WIS); *Wooton s.n.* (US-989722); *Wynd 164 & Muller* (GH, MEXU, NY, US, WIS); *Yañez 827* (MEXU, TEX); *Yatskievych 82-46 et al.* (ARIZ).

***Bernardia nicaraguensis* Standl. & L. O. Williams:** *Breedlove 13330 & Raven* (DS, F); *Breedlove 30624 & Thorne* (DS); *Breedlove 47601, 48089 & Almeda* (CAS); *Breedlove 50221* (CAS); *Cervantes 228, 228a & Gómez-Hinostrosa* (MEXU); *Chavarría 217, 383, 607* (F); *Daubenmire 654* (F); *Haber 10483 & Zuchowski* (F); *Liesner 4409* (F); *Linares 4933, 5069 & Martínez* (EAP, MEXU); *Linares 5643, 6542* (EAP, MEXU); *Moreno 21074* (F); *Neill 3183* (F); *Opler 102, 103, 158* (F); *Palacios 642* (CAS, MEXU); *Standley 18134* (F); *Stevens 16439, 17256, 17338* (F); *Stevens 18460 & Moreno* (MEXU); *Williams 24529, 26640* (F).

***Bernardia oblanceolata* Lundell:** *Breedlove 25719, 25720* (DS); *Breedlove 31109 & Thorne* (DS); *Calzada 8961 et al.* (UC); *Hampshire 568 et al.* (MEXU); *Heath 639 et al.* (MEXU); *Matuda 455* (A, MEXU, MICH, MO, US); *Matuda 4148* (A, DS, F, LL, MEXU, MICH, NY, US); *Matuda, 17728* (F, MEXU).

***Bernardia obovata* I. M. Johnst.:** *Chiang 8312 et al.* (LL, MEXU); *Chiang 8407 et al.* (CAS, LL, MEXU); *Chiang 9686 et al.* (LL, MEXU, MO, NY); *Henrickson 7634, 12790, 12997* (LL); *Hinton 16618 et al.* (GH, IEB, RSA, US); *Johnston 21, 30 & Muller* (GH, MICH, TEX); *Johnston 70 & Muller* (GH, TEX); *Johnston 110 & Muller* (GH, MICH, TEX); *Johnston 317, 1287 & Muller* (GH, LL, MICH); *Johnston 723 & Muller* (CAS,

GH, MEXU, MICH, TEX); *Johnston* 12864 (TEX); *Pinkava* P13079 (LL); *Stewart* 1268 (GH, LL); *White* 2426 (GH, MEXU, MICH).

***Bernardia ovalifolia* Lundell:** *Lundell* 13002 (Holotipo: LL!; Isotipo: MICH!); *Tenorio* 6279 et al. (MEXU).

***Bernardia pulchella* (Baill.) Müll. Arg.:** *Aguayo* 503 (MO); *Allem* 1984, 1985 & *Vieira* (NY); *Alston* 5757 (NY); *Aymard* 8794 (MO); *Belem* 2912 & *Pinheiro* (NY); *Bernardi* 18832 (MO); *Bertom* 3052 (NY); *Bertom* 3754 (MO); *Billiet* 3470 & *Jadin* (MO); *Cristóbal* 1765 & *Krapovickas* (MO); *Croat* 51667 (MO); *Davidse* 11277 et al. (MO, NY); *Degen* 901, 1322, 1512, 1682, 1692 (MO); *Deginiani* 1091, 1249, 1250, 1377 et al. (MO); *Duré* 210 & *Pérez* (MO); *Dusén* 15924, 17514 (MO); *Ekman* 482, 483 (NY); *Ezcurra* 1824 et al. (MO); *Fernández-Casas* 5743, 7621 (MO); *Fernández-Casas* 3740 (MO, NY); *Foster* 5785 (MO); *Guaglianone* 2916 (MO); *Guaglianone* 2972, 2996 et al. (MO, NY); *Hahn* 2752 & *Pérez* (MO); *Hahn* 1653, 2058 (MO); *Hahn* 953, 975 et al. (MO); *Hassler* 5135, 5410 (NY); *Hatschbach* 242, 19088 (MO); *Hatschbach* 16927, 21547, 37354 (NY); *Hatschbach* 13305, 13857 et al. (NY); *Henz* 35739 (NY); *Huzinker* 11869 & *Gamerro* (MO); *Itaipú Binacional* 270, 274 (MO); *Jiménez* 164 & *Marín* (MO); *Jiménez* 1207 & *Peña* (MO); *Jönsson* 11a (NY); *Jorgensen* 3993 (NY); *Jorgensen* 3994, 4007 (MO); *Kozera* 299 & *Dittrich* (NY); *Krapovickas* 33720 & *Cristóbal* (MO); *Legname-Vaca* 5656 & *López* (NY); *Lillo* 12547 (MO, NY); *Lindeman* 1128 & *Haas* (NY); *Morong* 607 (MO); *Morrone* 847, 848 et al. (NY); *Morrone* 716, 801, 820, 847, 848, 1195, 1281, 1441, 2039, 2085 et al. (MO); *Múlgura* 1782, 1834, 2453 et al. (MO); *Nee* 30322 & *Salomón* (MO); *Ortiz* 627, 1043 (MO); *Prance* 6275 et al. (MO); *Rambo* 43144, 44970, 45697 (MO); *Rambo* 49709 (NY); *Reitz* 8071, 8808, 14478, 17530 & *Klein* (NY); *Renvoize* 3203, 3248 (MO, NY); *Rodríguez* 336, 680 (NY); *Rojas* 14413 (MO); *Schinini* 8052 (MO); *Schmeda* 215 (MO); *Schwarz* 2196, 6405 (MO); *Schwindt* 1753, 1982, 2133, 2960, 3918 (MO); *Schwindt* s.n. (MO); *Smith* 13244 & *Klein* (MO); *Smith* 9712, 12893 & *Reitz* (NY); *Smith* 12762 & *Reitz* (MO); *Sobral* 4599 & *Marchiori* (NY); *Soria* 4072, 4084 (MO); *Steyermark* 99475 (NY); *Stutz* 2008 (NY); *Stutz* 2192 (MO, NY); *Riedel* s.n. (NY); *Tressens* 3987, 4086, 4606 et al. (MO); *Tressens* 4087 et al. (MO, NY); *Vanni* 847, 2973 et al. (MO); *Wasum* 3387 et al. (MO); *Wasum* 11206 et al. (NY); *Zardini* 7461 (MO); *Zardini* 7718, 7746 (MO, NY); *Zardini* 37085 & *Guerrero* (MO); *Zardini* 30539 & *Tilleria* (MO); *Zuloaga* 5159 (MO, NY); *Zuloaga* 5500 et al. (MO, NY); *Zuloaga* 4999, 5112, 5621, 5676, 6710 et al. (MO); *Zuloaga* 6639, 6700 (MO); *Zuloaga* 6505, 6818, 6821, 6840 & *Morrone* (MO).

***Bernardia rzedowskii* A. Cerv. & Flores Oliv.:** *Cervantes* 288, 289, 291 et al. (MEXU); *González* 1849 & *Rzedowski* (ENCB, IEB, TEX); *González* 3005 & *Rzedowski* (ENCB, MEXU).

***Bernardia santanae* McVaugh:** *Cervantes* 90, 91, 92 et al. (MEXU); *Cervantes* 172a, 172b et al. (MEXU); *Cochrane* 11700 et al. (WIS, ZEA); *Hinton* 3356 (LL, MICH, US); *Santana* 3370 & *Guzmán* (WIS, ZEA); *Santana* 6685 (MEXU, WIS, ZEA); *Santana* 7124 et al. (ZEA); *Santana* 7150 et al. (ZEA); *Santana* 7792 et al. (ZEA); *Santana* 8266 et al. (ZEA).

***Bernardia sidoides* (Klotzsch) Müll. Arg.:** *Bento 2555* (US), *Burchel 9105* (K), *Cowan 1659* (CAS, CHAPA); *González 50 & Villacorta* (MO); *Harley 18986* (K); *Harmon 3496 & Dwyer* (MO); *Jansen-Jacobs 4166 et al.* (MO); *Linares 5014 & Martínez* (MEXU); *Martínez 1962* (ENCB, F, CHAPA, MEXU, MO, NY); *Orcutt 5138* (MO); *Rondeau (278)*; *Rzedowski 1314 & McVaugh* (ENCB, MICH); *Stergios 3438 et al.* (MO); *Stergios 8786* (MO); *Stevens 4672, 22272* (MO); *Steyermark 130950* (MO).

***Bernardia spartioides* (Baill.) Müll. Arg.:** *Dusén 10421* (MO), *Eiten 2259 & Eiten* (NY), *Hoehne 36881 & Gehrt* (NY), *Riedel s. n.* (NY).

***Bernardia spongiosa* McVaugh:** *Bullock 1337* (MEXU, MICH), *1338* (MEXU, MICH); *Cervantes 107, 108 et al.* (MEXU); *Delgado 318 & Hernández* (CHAPA, MEXU, MICH); *Lott 2128 & Bullock* (CAS, MEXU, MICH, MO, NY); *Lott 3685* (CAS, MEXU, MO, NY, TEX); *Lott 4142* (MICH); *Magallanes 716* (MEXU, MO); *Magallanes 2450* (MEXU); *Magallanes 2752* (MEXU, MO); *Magallanes 3646* (CAS, MEXU, TEX); *Magallanes 3909* (MEXU, MO); *Magallanes 4028* (MEXU); *Magallanes 4029* (CAS, F, MEXU, MICH); *Pérez 1915* (MEXU); *McVaugh 22971* (MEXU, MICH); *McVaugh 26315* (MEXU, MICH).

***Bernardia valdesii* A. Cerv. & Flores Oliv.:** *Linares 4447* (MEXU); *Cervantes 96, 97 et al.* (MEXU); *Cervantes 274, 275, 276, 277 et al.* (MEXU).

***Bernardia viridis* Millsp.:** *Brandegees s.n.* (UC-110441); *Breedlove 43190 & Axelrod* (CAS, MEXU); *Carter 2860 & Kellogg* (ARIZ, GH, MEXU, MICH, MO, TEX, UC, US, WIS); *Carter 3105 & Kellogg* (NY, TEX, UC, US); *Carter 3418 & Ferris* (UC); *Carter 3809 & Ferris* (MICH, UC); *Carter 3985 & Ferris* (MEXU, UC); *Carter 4404* (UC); *Carter 4668 & Medellín* (CAS, MEXU); *Carter 4742* (CAS, WIS); *Carter 5034* (MEXU, UC); *Carter 5119* (NY, TEX, UC); *Carter 5496 & Moran* (MICH, MO, UC); *Carter s.n. & Moran* (US-2952209); *Daniel 2458* (MICH); *Domínguez 206* (IEB); *Felger 3136* (MEXU); *Felger 9643* (MEXU, UC); *Ferris 5627* (DS, US); *Friedman 223-95 & Anguamea-Buitimea* (ARIZ, ASU); *Gentry 14505* (LL, US); *Howell 10479* (A, CAS); *J.L.L.L. 3815* (RSA); *Keil 16723 et al.* (TEX); *Moran 3824* (DS); *Moran 9475* (CAS, MEXU, RSA, TEX, UC); *Moran 18909* (ARIZ, MEXU, UC, US); *Moran 11736* (DS); *Shreve 7248 a* (ARIZ); *Steinmann 93-379a et al.* (MEXU, MICH, RSA); *Steinmann 95-11 et al.* (MEXU, RSA); *Steinmann 611 et al.* (MEXU, RSA); *Steinmann 1258 & LaDoux* (MEXU); *Steinmann 1298* (MEXU); *Van Devender 93-1304 et al.* (ARIZ, RSA); *Van Devender 94-505 et al.* (MICH); *Van Devender 94-807 et al.* (ARIZ, MICH); *Van Devender 94-884* (MEXU, RSA); *Van Devender 95-1163* (RSA); *Van Devender 95-1176 et al.* (ARIZ, MEXU, RSA); *Van Devender 95-1223 et al.* (ARIZ, RSA); *Van Devender 98-2114 et al.* (ASU); *Tenorio 4416 & Torres* (MEXU); *Werner s.n. & Radford* (ARIZ-133784); *Wiggins 16118* (DS, MEXU, US).

***Bernardia yucatanensis* Lundell:** *Cabrera 10070, 10310 & Cabrera* (MEXU); *Cabrera 11105 & Téllez* (F, MEXU); *Lira 383 et al.* (MEXU); *Lira 812, 814 & López* (MEXU); *Lundell 1401* (F, MICH); *Lundell 1433* (F, MICH, NY); *Martínez 29859, 29860, 29907, 29960 et al.* (MEXU); *Martínez 2917, 2938 & Téllez* (MEXU).

***Discocleidion rufescens* (Franch.) Pax & K. Hoffm.:** Boufford 26455 et al. (NY); Chen Liqing 164 (MO); Chow 767 (MO); Fu Kunjun s.n. (MO); Haber 112, 574 (NY); Huang 14 (MO); Huang 61039 (MO); Jian Zhude 209 & Tao Guangfu (MO); Li Hongjun 1954 (MO); Li Wenhai T935076 & Tian Guanghua (MO); Liu 66 (MO); Liu Jimeng 10094, 10095 (MO); Liu Linhan 9625 (MO); Yang Guanghui 58129, 58593, 59921 (MO); Sino-American Guizhou Botanical Expedition 736 (MO, NY); Sino-American Guizhou Botanical Expedition 2421 (NY); Tsiang 8702 (NY); Wang 902, 2770, 3127, 3402 (MO); Xia Jianglin 127, 264 (MO); Wilson s.n. (NY); Xion Bing 1999-01 (MO); Xu Langran 2025 & Zhang Jimin (MO); Zhao Zien 5350 (MO); Zheng 1264 (MO); Zhong 1010 (MO).

***Necepsia afzelii* Prain:** Baldwin 8021 (K, MO); Breteler 5823 (K, MO); Cooper 263 (K); Cooper 13726, 15178 (NY); Deighton 3651 (K); Hansen 44897 & Abbiw (MO); Jansen 1557 (MO); Leeuwenberg 2929 (K); Louis 652 et al. (MO); McPherson 16218 (MO); Morton SL 1727 (MO); Schmidt 3473, 3474 et al. (MO); Zenker 3040 (MO); Thomas 4179 (MO, NY); Thomas 4833 (MO); Thomas 7240 et al. (MO); Thomas 9754 (K); Thomas s.n. (K); Versteegh 385 & Outer (MO).