



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Biología

Sistemática de *Mirabilis* L.  
(Nyctaginaceae)

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**DOCTORA EN CIENCIAS**

P R E S E N T A

PATRICIA HERNÁNDEZ LEDESMA

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. MA. HILDA FLORES OLVERA

COMITÉ TUTOR: DRA. HELGA OCHOTERENA BOOTH  
DRA. VICTORIA SOSA ORTEGA

MÉXICO, D.F.

MAYO, 2011



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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



Dr. Isidro Ávila Martínez  
Director General de Administración Escolar, UNAM

Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 14 de febrero de 2011, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** de la alumna **HERNÁNDEZ LEDESMA PATRICIA** con número de cuenta **90241329** con la tesis titulada: "**Sistemática de *Mirabilis* L. (Nyctaginaceae)**", realizada bajo la dirección de la **DRA. MARÍA HILDA FLORES OLVERA**:

Presidente:	DRA. TERESA TERRAZAS SALGADO
Vocal:	DRA. GUADALUPE JUDITH MÁRQUEZ GUZMÁN
Secretario:	DR. ÁNGEL SALVADOR ARIAS MONTES
Suplente:	DRA. HELGA OCHOTERENA BOOTH
Suplente	DR. HÉCTOR MANUEL HERNÁNDEZ MACÍAS

De acuerdo con lo anterior, la alumna se acogió a la nueva normatividad, para la integración de su jurado con cinco sinodales, con base en el artículo **QUINTO TRANSITORIO**, en apego a lo establecido en el Artículo 31 del Reglamento General de Estudios de Posgrado.

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

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F. a 13 de abril de 2011.

*M. del Coro Arriaga*  
Dra. María del Coro Arriaga Arizmendi  
Coordinadora del Programa

## **RECONOCIMIENTOS**

El desarrollo de los estudios de Doctorado de la autora, así como el presente manuscrito, se realizaron gracias al apoyo del **Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM)**.

Dichos estudios también fueron posibles gracias al apoyo financiero (núm. 172344) otorgado por el **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT)**.

Se agradece de igual manera el apoyo durante el desarrollo de esta tesis al Comité Tutorial:

- Dra. **Ma. Hilda Flores Olvera** (Directora de Tesis), Instituto de Biología, UNAM
- Dra. **Helga Ochoterena Booth**, Instituto de Biología, UNAM
- Dra. **Victoria Sosa Ortega**, Instituto de Ecología, A. C.

## AGRADECIMIENTOS

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

A la **Dra. Ma. Hilda Flores Olvera**, por su dirección y su apoyo académico incondicional y su constante entusiasmo en el estudio de la botánica. Igualmente le doy las gracias por su amistad y valioso apoyo personal en todos estos años desde que inicié los estudios de licenciatura y hasta este momento.

A los miembros del comité tutorial y/o jurado integrado por: **Dra. Helga Ochoterena Booth, Dra. Victoria Sosa Ortega, Dra. Teresa Terrazas Salgado, Dr. Salvador Arias Montes, Dr. Héctor Manuel Hernández Macías y Dra. Judith Márquez Guzmán**, gracias por todas sus sugerencias y comentarios.

A la **Dra. Helga Ochoterena**, gracias por su apoyo y por todos sus comentarios, siempre tan acertados y principalmente gracias por su amistad.

A los Curadores y técnicos de los herbarios: ARIZ, CAS, DS, ENCB, F, GH, HUH, IEB, MEXU, NY, PH, SMU, UC, US y XAL por las facilidades brindadas al desarrollo de este trabajo.

A la **Dra. Teresa Terrazas** por todo su apoyo y facilidades brindadas para realizar el estudio de anatomía de tallo.

A la **M. en C. Laura Márquez Valdelamar** por todo su apoyo y facilidades brindadas en el Laboratorio de Biología Molecular del Instituto de Biología (UNAM).

A la **Dra. Victoria Sosa** por el apoyo y facilidades brindadas durante la estancia en el Instituto de Ecología, A. C. en Xalapa. Así mismo a Flor Rodríguez, Pablo Carrillo, Dánae García y Arturo de Nova.

A la **M. en C. Beretit Mendoza Garfias** por su ayuda en la preparación y procesamiento de las muestras trabajadas en el Microscopio Electrónico de barrido del Instituto de Biología (UNAM).

A la **Dra. Hilda Flores, Helga Ochoterena, Carlos Gómez Hinostrosa, Fernando Alzate, Jim Cohen y Dra. Lucía Vázquez**, por todo su apoyo en el trabajo de campo.

A la **M. en C. Ma. del Rosario García Peña** por su apoyo en la solicitud de los préstamos de ejemplares de herbario a los diferentes herbarios nacionales y extranjeros.

A **Yetzabelli Martínez Hernández** por su apoyo incondicional en la captura de los datos de los ejemplares de herbario.

Al personal de la Biblioteca del Instituto de Biología (UNAM) por su apoyo en la búsqueda de literatura en otras bibliotecas nacionales y extranjeras, en especial a **Georgina Ortega y Miguel Vilchis**.

Al **Dr. Fernando Chiang** que muy amablemente realizó las diagnósis en latín presentadas en el capítulo 3.

A la Dra. **Hilda Flores** y **Dr. Thomas Borsch**, por su apoyo para presentar parte de este trabajo en el Congreso Latinoamericano de Botánica, en la Serena, Chile.

A mi amiguita **Angélica Cervantes Maldonado** por todo su apoyo académico y personal y principalmente por su amistad.

A mis amigas y amigos: **Liliana Cervantes, Ana Sereno, Mirza Ortega, Alex Montufar, Armando Rincón, Erick García, Genaro Gutiérrez, Jaime Pacheco, Lázaro Guevara, Fernando Alzate, Alejandro Cruz, Carlos Gómez, Sara Fuentes, Leonardo Alvarado y Alberto Reyes**, gracias por su apoyo y amistad.

## DEDICATORIA

A mi querida hija **Yetzabelli**, con todo mi cariño.

A mis papás **Ma. Elena** y **Juan** con todo mi cariño, respeto y admiración, gracias por todo su apoyo y comprensión.

A mis maestras **Hilda Flores** y **Helga Ochoterena**, simplemente gracias por todo durante todos estos años.

A mis hermanos **Mary** y **Octavio**, a **Susi** y a mis sobrinos **Isaac**, **Samuel**, **Jime** y **Edgar**, con cariño.

## ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	I
<b>ABSTRACT</b> .....	II
<b>INTRODUCCIÓN GENERAL</b> .....	1
ANTECEDENTES .....	2
OBJETIVOS .....	14
ESTRUCTURA EL MANUSCRITO.....	15
LITERATURA CITADA .....	15
<b>CAPÍTULO I. COMPARATIVE STEM ANATOMY OF <i>MIRABILIS</i></b> <b>(NYCTAGINACEAE)</b> .....	19
ABSTRACT .....	20
INTRODUCTION .....	20
MATERIALS AND METHODS .....	21
RESULTS .....	21
DISCUSSION .....	27
CONCLUSIONS .....	30
ACKNOWLEDGMENTS .....	30
APPENDIX 1: Representative specimens examined .....	30
REFERENCES .....	34
<b>CAPÍTULO II. PHYLOGENETIC ANALYSIS OF THE FOUR-O’CLOCK</b> <b><i>MIRABILIS</i> (NYCTAGINACEAE) BASED ON MORPHOLOGICAL AND</b> <b>MOLECULAR DATA FROM NUCLEAR AND CHLOROPLAST GENOMES</b> .....	36
INTRODUCTION.....	37
MATERIAL AND METHODS.....	42
RESULTS.....	45
DISCUSSION AND CONCLUSIONS.....	53
LITERATURE CITED .....	58
APPENDIX 1: Species, vouchers, accessions number and literature citations for DNA sequences used in this study .....	63
APPENDIX 2: Morphological and anatomical characters and characters states .....	65
APPENDIX 3: Morphological data matrix analyzed in the study .....	83
<b>CAPÍTULO III. SINÓPSIS TAXONÓMICA</b> .....	84
	85



<i>MIRABILIS</i> .....	
Clave de secciones .....	85
<i>MIRABILIS</i> SECCIÓN <i>MULTIFLORA</i> .....	86
<i>MIRABILIS</i> SECCIÓN <i>OXYBAPHUS</i> .....	96
<i>MIRABILIS</i> SECCIÓN <i>MIRABILIS</i> .....	134
<i>MIRABILIS</i> SECCIÓN <i>LAEVES</i> .....	157
<i>MIRABILIS</i> SECCIÓN <i>OXYBAPHOIDES</i> .....	164
<i>MIRABILIS</i> SECCIÓN <i>HIMALAICAE</i> .....	170
ESPECIES DE POSICIÓN DUDOSA.....	172
LITERATURA CITADA.....	177
<b>DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES</b> .....	179
LITERATURA CITADA .....	182

## RESUMEN

*Mirabilis*, es un género grande dentro de Nyctaginaceae con 50-60 especies americanas y una asiática. Este género que incluye herbáceas, sufruticosas y subarbustos ha sido tradicionalmente reconocido por la presencia de involucros de brácteas acrescentes, generalmente connatas, que rodean una o más flores. Un estudio molecular que incluyó 13 especies de cuatro de las seis secciones definidas por caracteres morfológicos, sugirió la monofilia de tres de ellas. Con el objetivo de someter a prueba la monofilia del género y sus secciones, a excepción de *Watsoniella* (con una especie distribuida en Guatemala), se realizó un análisis cladístico de evidencia total con caracteres morfológicos, anatómicos del tallo y moleculares (ITS y *trnH-psbA*) para 36 especies del género. El estudio anatómico del tallo, que se hizo con el objetivo de evaluar caracteres con potencial filogenético, mostró que en *Mirabilis* hay variación interespecifica en el arreglo y número de bandas de floema secundario, el tamaño y arreglo de los vasos, el lumen y grosor de paredes de fibras, el número de haces medulares y el tipo celular de la médula. Derivado de este estudio se incluyeron cuatro caracteres anatómicos en el análisis cladístico. Se evaluaron caracteres morfológicos, incluyendo los que han sido utilizados taxonómicamente en el género, resultando en la codificación de 59 caracteres. El árbol de consenso generado a partir de 12 árboles igualmente parsimoniosos, recuperó a *Mirabilis* como monofilético. El género está apoyado por una combinación única de cinco caracteres, de los cuales, tan solo el arreglo cimoso de las flores, es sinapomórfico. Con base en los resultados obtenidos se propone una nueva clasificación infragenérica de *Mirabilis*, recircunscribiendo cuatro de las secciones reconocidas anteriormente y describiendo dos secciones nuevas. Este trabajo incluye una sinopsis taxonómica de las secciones y especies de *Mirabilis* incluidas en el análisis.

## ABSTRACT

*Mirabilis*, is a large genus of Nyctaginaceae with 50-60 American species and one Asiatic species. This genus including herbaceous, suffrutescent and subshrubs has been traditionally recognized by the presence of involucre of accrescent bracts, often connate, which surround one or more flowers. A molecular study for 13 species representing four of the six sections morphologically defined suggested three as monophyletic. In order to test the monophyly of *Mirabilis* and its sections, with exception of *Watsoniella* (with one species of Guatemala), we performed a combined cladistic analysis of morphological, stem anatomical and molecular characters (ITS and *trnH-psbA*) for 36 species of the genus. The anatomical study of the stem, which was performed in order to propose phylogenetic informative characters, showed variation in the arrangement and number of bands of secondary phloem, the size and arrangement of the vessels, the lumen and wall thickness of fibres, the number of medullary bundles and the cell type of the pith. Derived from this study we included four anatomical characters in the cladistic analysis, in addition, 59 morphological characters were evaluated and coding, including those used taxonomically in the genus. The consensus, of the 12 MPTs obtained from the total evidence analyses, recovered to *Mirabilis* as monophyletic. The genus is supported by unique combination of five characters, of which only the cymose arrangement of inflorescences is sinapomorphic. Based on the results we propose a new infrageneric classification of *Mirabilis*, recircumscribing four of the traditional sections and describing two new sections. A taxonomic synopsis of sections and species included in the analysis is presented.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

La familia Nyctaginaceae incluye de 21 a 31 géneros y de 300 a 400 especies (Spellenberg, 2001, 2003) que se desarrollan en regiones tropicales y subtropicales, con pocos representantes en las zonas templadas (Zomlefer, 1994). Si bien su distribución abarca principalmente el continente Americano, algunas especies se distribuyen en el viejo mundo. La familia está incluida en el orden Caryophyllales (Bittrich y Kühn, 1993; Cuénud *et al.*, 2002; Hilú *et al.*, 2003) que incluye taxa con placentación libre central (algunas veces basal), con perispermo, embrión curvado, elementos de tubo criboso tipo P3 y betalainas (excepto Caryophyllaceae y Molluginaceae) (Bittrich y Kühn, 1993; Cuénud *et al.*, 2002).

Algunos análisis filogenéticos basados en datos moleculares (Cuénud *et al.*, 2002; Hilú *et al.*, 2003; APG, 2008), sugieren que Nyctaginaceae está estrechamente relacionada con Agdestidaceae, Aizoaceae, Phytolaccaceae y Sarcobataceae (Figura 1). La familia incluye plantas herbáceas o leñosas con hojas generalmente opuestas; flores sostenidas por brácteas libres o unidas que forman o no involucros, perianto petaloide, uniseriado, pistilo unicarpelar, óvulo basal, ovario súpero y aquenio comúnmente envuelto por la base acrescente del perianto (= antocarpo) (Standley, 1911, 1918; Bogle, 1974; Fay, 1980; Spellenberg, 2001, 2003).

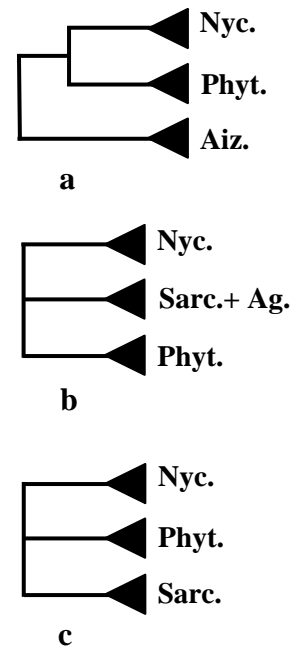


Fig. 1. Hipótesis filogenéticas entre Nyctaginaceae y otras familias dentro de las Caryophyllales: a) Cuénud *et al.*, 2002, b) Hilú *et al.*, 2003, c) APG, 2008. Ag.= Agdestidaceae, Aiz.= Aizoaceae, Nyc.= Nyctaginaceae, Phyt.= Phytolaccaceae, Sarc.= Sarcobataceae.

La clasificación más aceptada de Nyctaginaceae, basada principalmente en caracteres morfológicos y palinológicos, fue la de Bittrich y Kühn (1993) quienes reconocieron seis tribus. Recientemente, Douglas y Spellenberg (2010) basados en la hipótesis filogenética de Douglas y Manos (2007) reconocieron siete tribus (Tabla 1). Sin embargo, esta hipótesis filogenética no incluyó a siete géneros, cuya posición ha quedado incierta. Bajo este sistema de clasificación *Mirabilis* L. junto con otros diez géneros está incluido en la tribu Nyctagineae (Tabla 1).

*Mirabilis* es uno de los géneros más diversos de las Nyctaginaceae y básicamente es americano. La compleja historia taxonómica que se dió durante los siglos XVIII y XIX, tanto en la circunscripción genérica como en la clasificación infragenérica, continuó hasta 1934 cuando Heimerl propuso seis secciones, las cuales fueron revisadas por Le Duc en 1995. Un estudio molecular por Levin (2000) sugiere la monofilia del género, la de las secciones *Mirabilis* y *Oxybaphoides* y como el grupo hermano a la sección monotípica *Mirabilopsis*, sin embargo, la sección *Quamoclidion* resultó parafilética. Debido a la falta de muestreo de dos secciones, *Watsoniella* que es monotípica y *Oxybaphus* la más especiosa, la clasificación tradicional ha permanecido aceptada, quedando pendiente por reevaluar cladísticamente los caracteres taxonómicos.

## I. ANTECEDENTES

### **Distribución**

*Mirabilis* contiene 50-60 especies distribuidas principalmente en regiones templadas y tropicales de América (Spellenberg, 2003) con una especie [*M. himalaica* (Edgew.) Heimerl] nativa del sur de Asia, y otras especies, *M. nyctaginea* (Michx.) MacMill., introducida en Europa y *M. jalapa* L. introducida en todo el mundo, principalmente

cultivada. Un gran número de especies se encuentra en regiones subtropicales, especialmente en los desiertos cálidos de Norteamérica: Mojave, Sonorense y Chihuahuense; sin embargo, algunas especies (*M. albida*, *M. linearis* y *M. nyctaginea*) tienen su límite norte de distribución en el sur de Canadá (Spellenberg, 2003). Con aproximadamente 29 especies distribuidas en su territorio, México es el país con el mayor número de especies, de éstas, cerca del 50% son endémicas. Estados Unidos es el segundo país importante en cuanto a diversidad con aproximadamente 19 especies, de las cuales cerca del 40% son endémicas. En general toda la región de Sudamérica también representa un centro de diversidad de *Mirabilis* con aproximadamente 14 especies, la mayoría endémicas considerando toda esta región (Heimerl, 1934; Le Duc, 1995; Spellenberg, 2001, 2003; Spellenberg y Rodríguez, 2001).

### **Morfología**

El género incluye herbáceas perennes, con frecuencia sufruticosas o subarbustos, y en menor grado herbáceas anuales; las raíces son delgadas y en forma de cordón a robustas y muy tuberosas, incluso se han llegado a reportar raíces de hasta 20 kg; los tallos son decumbentes a erectos y a diferencia de otros géneros de la familia, no presenta anillos mucilaginosos. Las hojas son opuestas y pueden ser de igual o de diferente tamaño y pueden tener la base simétrica o asimétrica; pueden ser sésiles o pecioladas, aunque en algunas especies la reducción o ausencia del peciolo se va evidenciando hacia el ápice. Las inflorescencias son terminales o axilares, cimosas y pueden estar muy ramificadas o presentarse como cimas muy compactas. La característica más distintiva de *Mirabilis*, es la presencia de brácteas conspicuas y acrescentes, que en la mayoría de las especies se encuentran unidas formando un involucre acrescente, que en muchas de las especies da la apariencia de un cáliz, que rodea una o más flores. Las flores son vistosas pero por lo

general efímeras, el perianto puede ser campanulado o infundibuliforme, las flores tienen 3-6 estambres y el estigma es capitado; el fruto es radialmente simétrico, es obovoide u oblongo elipsoide, ligera o evidentemente 5-10 costillado, liso o tuberculado y puede ser o no mucilaginosos cuando húmedo (Fay, 1980; Le Duc, 1995; Spellenberg, 2001, 2003) (Figura 2). Los números cromosómicos que se han reportado son:  $n = 20, 26, 29$  y  $33$  (Federov, 1974; Pilz, 1978; Fernández & Fernández, 1981).

El polen de *Mirabilis* se caracteriza por ser esferoidal, pantoporado, los poros con opérculo y anillo, la exina es tectada y perforada, las perforaciones con borde, presenta nexina y sexina gruesa y es supraequinado, con espinas largas y delgadas (Nowicke, 1970; Pilz, 1978; Reyes-Salas y Martínez Hernández, 1982; Ludlow-Wiechers *et al.*, 1983), en general las especies no presentan diferencias palinológicas que las distinguan (Reyes-Salas y Martínez-Hernández, 1982).

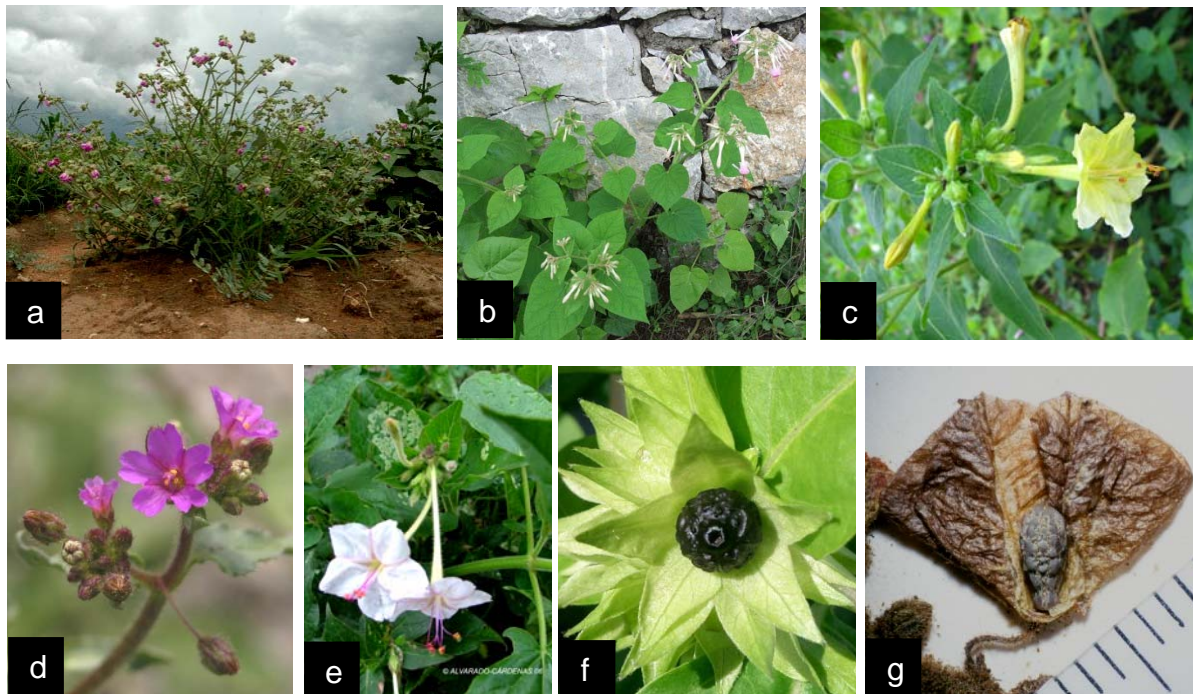


Fig. 2. Algunos aspectos morfológicos de *Mirabilis*: a) hábito en *M. aggregata*, b) hojas e inflorescencia en *M. pringlei*, c) inflorescencia en *M. jalapa*, d) perianto campanulado en *M. violacea*, e) perianto infundibuliforme en *M. longiflora*, f) involucro y fruto en *M. jalapa* y g) en *M. viscosa*.

Tabla 1. Clasificación de Nyctagineae en tribus de acuerdo con Douglas y Spellenberg (2010).

<b>Boldoeae</b> Heimerl	<b>Leucastereae</b> Benth.	<b>Colignonieae</b> Standl.	<b>Bougainvilleae</b> Choisy	<b>Nyctagineae</b> Horan.	<b>Pisonieae</b> Meisn.	<b>Caribeeae</b> Douglas & Spellenb.
<i>Boldoa</i> Cav. ex Lagasca	<i>Andradea</i> Fr. Allemão	<i>Colignonia</i> Endl.	<i>Belemia</i> Pires	<i>Abronia</i> Juss.	<i>Cephalotomandra</i> Kartst. & Triana	<i>Caribea</i> Alain.
<i>Cryptocarpus</i> H. B. K.	<i>Leucaster</i> Choisy		<i>Bougainvillea</i> Comm. ex Juss	<i>Acleisanthes</i> A. Gray	<i>Grajalesia</i> Miranda	
<i>Salpianthus</i> Humb. & Bonpl.	<i>Ramisia</i> Glaz. ex Baillon		<i>Phaeoptilum</i> Radlk.	<i>Allionia</i> L.	<i>Guapira</i> Aubl.	
	<i>Reichenbachia</i> Spreng			<i>Anulocaulis</i> Standl.	<i>Neea</i> Ruiz & Pavon	
				<i>Boerhavia</i> L.	<i>Neeopsis</i> Lundell	
				<i>Commnicarpus</i> Standl.	<i>Pisonia</i> L.	
				<i>Cyphomeris</i> Standl.	<i>Pisoniella</i> (Heimerl) Standl.	
				<i>Mirabilis</i> L.		
				<i>Nyctaginia</i> Choisy		
				<i>Okenia</i> Schldl. & Cham.		
				<i>Tripterocalyx</i> (Torr.) Hook.		

*Mirabilis* ha sido objeto de varios estudios enfocados a la biología reproductiva que han proporcionado información sobre los mecanismos de polinización, los sistemas de reproducción y la influencia de los factores ambientales en la eficiencia de sus polinizadores (Cruden, 1973; Hernández, 1990). Las flores son efímeras y la anthesis de muchas de las especies ocurre de la tarde-noche al amanecer, aunque la duración de ésta varía entre las especies (Cruden, 1970). En aquellas que presentan flores muy atractivas, éstas frecuentemente son fragantes y el disco, o anillo nectarífero, en la base del largo tubo del perianto, secreta néctar que es aprovechado por insectos nocturnos, principalmente esfíngidos (Zomlefer, 1994). Este tipo de polinización ha sido reportado para *M. multiflora* (Cruden, 1970), *M. nyctaginea* (Cruden, 1973), *M. longiflora* (Grant y Grant, 1981) y *M. jalapa* (Cruden, 1973; Martínez y Búrquez, 1981). También han sido reportados otros



polinizadores no nocturnos como colibríes y visitantes como abejas y mariposas, (Cruden, 1973). Si bien, la polinización y fecundación cruzada es un sistema de reproducción que ocurre en *Mirabilis*, también se ha reportado la autopolinización y autogamia en *M. nyctaginea* (Cruden, 1973), *M. jalapa* (Cruden, 1973; Martínez y Búrquez, 1981) y *M. longiflora* (Hernández, 1990). Al parecer, la ocurrencia de un mecanismo u otro, depende de la temperatura o de la disponibilidad de agua.

*Mirabilis jalapa*, la especie más conocida, ha sido motivo de diversas investigaciones en otros campos como la genética (Bogle, 1974) éstas se han enfocado al estudio sobre la herencia del color de la flor, los cuales han demostrado que si bien, la variación de color de las flores se atribuye principalmente a patrones de herencia mendeliana, también se debe a factores no mendelianos como mutaciones somáticas o gaméticas (Showalter, 1934).

Aunque económicamente el género no tiene gran importancia, *M. jalapa*, fue cultivada desde la época de los aztecas, quienes la utilizaban para ornamento y medicina tradicional y desde entonces, sigue teniendo importancia hortícola (Le Duc, 1995; Spellenberg, 2003), otra de las especies, *M. coccinea* también se cultiva en jardinería. En la medicina tradicional, las raíces de *M. jalapa* se ha utilizado como anti-inflamatorio; para reventar abscesos en la piel; para el tratamiento de heridas y como purgante (Fay, 1980; Heywood, 1985). Otra de las especies, *M. nyctaginea*, ha llamado la atención por ser una maleza nociva (Spellenberg, 2003).

### **Historia taxonómica**

La circunscripción de *Mirabilis* ha sido controvertida. Choisy (1849) consideró distinto a *Mirabilis* de *Allionia*, *Oxybaphus* y *Quamoclidion* y junto con *Abronia* y *Nyctagina* los

clasificó dentro de la tribu *Mirabileae*. Gray (1859) realizó la primera clasificación infragenérica de *Mirabilis*; reconoció como sección al grupo *Nyctage* descrito por Van Royen (1740), redujo a *Quamoclidion* a nivel de sección y describió la sección *Oxybaphoides*. Bentham y Hooker (1880) reconocieron la sección *Quamoclidion* y describieron la sección *Eu-Mirabilis* (= *Nyctage*). Heimerl (1889) reconoció las secciones *Oxybaphoides*, *Quamoclidion* y *Eu-Mirabilis* reduciendo además a *Oxybaphus* (= *Eu-Oxybaphus*) como otra de las secciones de *Mirabilis*. Más tarde este mismo autor (Heimerl, 1897) sintetizando la información generada, propuso la clasificación infragenérica de *Mirabilis* más completa de la época, reconociendo las secciones previamente reconocidas (*Eu-Mirabilis*, *Quamoclidion*, *Oxybaphoides* y *Eu-Oxybaphus*) y describiendo dos secciones adicionales: *Mirabilopsis* y *Watsonia*. Rydberg (1902) no reconoció ninguna de las secciones anteriores y consideró distinto a *Quamoclidion* de *Mirabilis*, además, usó el nombre de *Allionia* para las especies anteriormente descritas bajo el género *Oxybaphus*, considerándolo también distinto de *Mirabilis* y utilizó el nombre de *Wedelia* Loeff, para las especies previamente descritas bajo el género *Allionia*. Este autor describió además, al género *Allioniella*, en el cual incluyó a *Allionella oxybaphoides* (A. Gray) Rydb., previamente descrita en el género *Quamoclidion* (Gray, 1853), *Mirabilis* (Gray, 1859) y *Allionia* (Kuntze, 1891). Standley (1909) siguió el punto de vista de Rydberg (1902) y describió además al género *Hesperonia* en el cual incluyó especies previamente descritas en el género *Mirabilis* (Gray, 1859; Watson, 1882; Heller, 1906; Nelson, 1909), *Oxybaphus* (Bentham y Hooker, 1880) o *Quamoclidion* (Rydberg, 1902). En los tratamientos posteriores de Nyctaginaceae, Standley (1911, 1918) mantuvo este punto de vista, sin embargo, en 1931 reconoció a *Mirabilis* en un sentido amplio, mencionando que al estudiar las especies sudamericanas, los caracteres que separan satisfactoriamente a los géneros de

Estados Unidos de Norteamérica, parecen no ser útiles en esa región geográfica. De esta manera, Standley (1931a, b) incluyó en *Mirabilis* a *Allionia* (incluyendo a *Oxybaphus*), *Allionella*, *Hesperonia* y *Quamoclidion*; simultáneamente, siguió utilizando el nombre de *Allionia* para los taxones considerados previamente dentro de *Wedelia* o *Wedeliella* Cockerell. Heimerl (1934) aceptó en parte, la circunscripción de Standley, realizando algunas modificaciones a su clasificación infragenérica de 1897, entre las que destacan el uso de un nuevo nombre (*Watsoniella*) para la sección *Watsonia* y el reconocimiento de la sección *Paramirabilis* en la cual incluyó a taxa anteriormente clasificados en la sección *Quamoclidion*.

Le Duc (1995) tomando en cuenta a Heimerl (1934) revisó la nomenclatura y circunscripción de las secciones, reconociendo las secciones *Mirabilis* (=Eu-*Mirabilis*), *Oxybaphus* (=Eu-*Oxybaphus*), *Mirabilopsis*, *Oxybaphoides* y *Watsoniella*. Consideró la sección *Quamoclidion* en un sentido amplio siguiendo a Pilz (1978) quien incluyó dentro de la sección al género *Hermidium* S. Watson, anteriormente considerado distinto de *Quamoclidion* y *Mirabilis*, e incluyendo la sección *Paramirabilis* de Heimerl.

Las seis secciones reconocidas por Le Duc (1995), los caracteres que las definen, el número de especies y su distribución son:

***Mirabilis***. Plantas con involucros angostamente campanulados, ligeramente acrescentes, que sostienen una flor; perianto infundibuliforme o hipocraterimorfo con el limbo expandido; cinco estambres. Antocarpio elipsoidal, más o menos pubescente, ligeramente angulado o costillado, liso o tuberculado y no mucilaginoso cuando húmedo. Contiene once especies (Tabla 2) que se distribuyen del SW de Estados Unidos al N de Centro América (Le Duc, 1995; Spellenberg, 2003). Le Duc (1995) reconoció diez especies utilizando principalmente caracteres del fruto para diferenciarlas. Le Duc (1993) describió *M. russellii*

colocándola dentro de la sección *Oxybaphoides*, con base en los caracteres del hábito (sufruticoso), involucreo (ligeramente acrescente con la edad), perianto (campanulado) y fruto (mucilaginosos cuando húmedos). Spellenberg y Rodríguez (2001) en la revisión de las especies americanas de la sección *Oxybaphoides*, clasificaron a *M. russellii* en la sección *Mirabilis* con base en las características generales del fruto.

Algunos autores (*i.e.* Spellenberg, 2001) han discutido que en la sección hay un complejo de taxones difíciles de circunscribir que incluye a *M. polonii* Le Duc, *M. gracilis* (Standl.) Le Duc y *M. jalapa* var. *oaxacana* Heimerl. Le Duc (1995) reconoció distintas de *M. jalapa* a *M. gracilis* y *M. polonii* basándose en los caracteres del perianto, estambres y fruto y no reconoció taxones infraespecíficos en *M. jalapa*. Spellenberg (2001) reconoció dos variedades de *M. jalapa* (var. *jalapa* y *oaxacana*). En la var. *oaxacana* incluyó a *M. gracilis* y *M. polonii*, basándose principalmente en la similitud de la base de la hoja, en la presencia de brácteas foliáceas asociadas a las inflorescencias y en la longitud y tubo del perianto. Con base en Le Duc (1995) y Spellenberg y Rodríguez (2001) quienes consideran a *M. russellii* (= *M. grandiflora* (Standl.) Standl.) dentro de esta sección, en este estudio consideramos once especies.

***Mirabilopsis***. Plantas con involucros anchamente campanulados, ligeramente acrescentes, que sostienen 2-3 flores; perianto infundibuliforme-campanulado con el limbo expandido; flores con 4-5 estambres. Antocarpio obovoide, finamente pubescente, costillado y mucilaginoso cuando húmedo. Contiene una especie, *Mirabilsi coccinea*, que se distribuye en el SW de Estados Unidos y N de México (Le Duc; 1995; Spellenberg, 2003).

***Quamoclidion***. Plantas con involucros anchamente campanulados, ligeramente acrescentes, que sostienen 2-12 flores; perianto infundibuliforme, infundibuliforme-campanulado o tubular, con el limbo expandido; flores con cinco estambres. Antocarpio obovoide,

elipsoidal o casi esferoidal, glabro, generalmente liso, y mucilaginoso o no cuando húmedo. Contiene seis especies que se distribuyen en el SW de Estados Unidos y N de México (Pilz, 1978; Le Duc, 1995; Spellenberg, 2003). Pilz (1978) realizó una revisión taxonómica y utilizó principalmente caracteres de la inflorescencia, polen y números cromosómicos para diferenciar a las especies.

***Oxybaphoides***. Plantas con involucros campanulados, ligeramente acrescentes, que sostienen una flor; perianto campanulado, infundibuliforme o casi rotado, con el limbo expandido; flores con 3-5 estambres. Antocarpio elipsoidal u obovoide, casi glabro y rugoso, mucilaginoso cuando húmedo. Contiene de 16 a 20 especies que se distribuyen en el SW de Estados Unidos, N de México, Sudamérica y una especie en el sur de Asia (Le Duc, 1995; Spellenberg y Rodríguez, 2001; Spellenberg, 2003). Spellenberg y Rodríguez (2001) hicieron la revisión de las especies norteamericanas, reconociendo cuatro especies que distinguieron principalmente con caracteres del involucro, perianto y fruto. El número total de especies de esta sección es incierto. En los trabajos de Heimerl (1897, 1932, 1934) se consideran 17 especies (Tabla 2). La sección incluye en su mayoría especies sudamericanas que han sido poco estudiadas y a *M. himalaica* que es la única especie del género distribuida naturalmente más allá del continente americano, en el norte de la India y China.

***Oxybaphus***. Plantas con involucros campanulados, notablemente acrescentes, que sostienen (1) 2-3 flores; perianto campanulado, infundibuliforme o casi rotado; flores con 3-5 estambres. Antocarpio elipsoidal, obovoide o claviforme, pubescente, costillado y mucilaginoso cuando húmedo. Spellenberg (2003) consideró que esta sección contiene cerca de 25 especies que se distribuyen del SW de Estados Unidos a Sudamérica. Esta sección no ha sido revisada taxonómicamente, pero en los trabajos de Standley (1909,

1911, 1918) se proporciona la compilación más completa de especies (bajo *Allionia*), entre estas especies *M. coccinea* [= *A. coccinea* (Torr.) Standl.] fue considerada en la sección *Mirabilopsis* por Heimerl (1897, 1934). Con base en los caracteres de esta sección se sugiere que la sección contiene 20 especies.

***Watsoniella***. Plantas con involucros angostamente campanulados, ligeramente acrescentes, que sostienen una flor; perianto, hipocraterimorfo, con el limbo escasamente expandido; flores con tres estambres. Antocarpio elipsoidal, puberulento, costillado, tuberculado y mucilaginoso cuando húmedo. Contiene una especie, *Mirabilis watsoniana*, que se distribuye en Guatemala (Standley, 1918; Le Duc 1995).

Tabla 2. Especies reconocidas y/o descritas de las secciones de *Mirabilis*

Sección	Autor y año	Especies reconocidas
<b>Mirabilis</b>	Heimerl, 1934 Le Duc, 1995	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>M. donahooiana</i> Le Duc</li> <li>• <i>M. exserta</i> Brandegee</li> <li>• <i>M. gracilis</i> (Standl.) Le Duc</li> <li>• <i>M. hintoniorum</i> Le Duc</li> <li>• <i>M. jalapa</i> L.</li> </ul>
	Spellenberg y Rodríguez, 2001	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>M. longiflora</i> L.</li> <li>• <i>M. polonii</i> Le Duc ,</li> <li>• <i>M. pringlei</i> Weath.,</li> <li>• <i>M. sanguinea</i> Heimerl</li> <li>• <i>M. urbanii</i> Heimerl</li> </ul>
<b>Mirabilopsis Heimerl</b>	Le Duc, 1995 Spellenberg, 2003	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>M. grandiflora</i> (Standl.) Standl.</li> <li>• <i>M. coccinea</i> (Torr.) Hook.</li> </ul>
<b>Quamoclidion Choisy</b>	Pilz, 1978 Spellenberg, 2003	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>M. alipes</i> (S. Wats.) Pilz</li> <li>• <i>M. pudica</i> Barneby</li> <li>• <i>M. greeni</i> S. Wats.</li> <li>• <i>M. macfarlanei</i> Constance &amp; Rollins</li> <li>• <i>M. multiflora</i> (Torr.) A. Gray</li> <li>• <i>M. triflora</i> Benth</li> </ul>
<b>Oxybaphoides A. Gray</b>	Spellenberg y Rodríguez, 2001	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>M. laevis</i> (Benth.) Curran</li> <li>• <i>M. oligantha</i> (Standl.) Macbride</li> <li>• <i>M. oxybaphoides</i> (A. Gray) A. Gray</li> <li>• <i>M. tenuiloba</i> S. Wats.</li> </ul>
	Heimerl, 1934 Hernández – Ledesma, este trabajo	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>M. expansa</i> (Ruíz &amp; Pav.) Standl.</li> <li>• <i>M. glutinosa</i> Kuntze</li> <li>• <i>M. himalaica</i> (Edgew.) Heimerl</li> <li>• <i>M. intercedens</i> Heimerl</li> <li>• <i>M. prostrata</i> (Ruíz &amp; Pav.) Heimerl</li> <li>• <i>M. trolii</i> Heimerl</li> <li>• <i>M. weberbaueri</i> Heimerl</li> </ul>
<b>Oxybaphus (L'Hér. ex Willd.) Heimerl</b>	Spellenberg, 2003 Hernández–Ledesma, este trabajo	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>M. aggregata</i> (Ort.) Cav.</li> <li>• <i>M. albida</i> (Walter) Heimerl</li> <li>• <i>M. austrotexana</i> B. L. Turner</li> <li>• <i>M. gigantea</i> (Standl.) Shinnars</li> <li>• <i>M. glabra</i> (S.Wats.) Standl.</li> <li>• <i>M. glabrifolia</i> (Ort.) I.M.Johnst.</li> <li>• <i>M. latifolia</i> (A.Gray) Diggs</li> <li>• <i>M. linearis</i> (Pursh) Heimerl</li> <li>• <i>M. longipes</i> (Standl.) Standl.</li> <li>• <i>M. melanotricha</i> (Standl.) Spellenb.</li> <li>• <i>M. nesomii</i> B.L. Turner</li> <li>• <i>M. nyctaginia</i> (Michx.) MacMill.</li> <li>• <i>M. ovata</i> (Ruiz &amp; Pav.) Meigen</li> <li>• <i>M. pulchella</i> Standl. &amp; Steyerm.</li> <li>• <i>M. rotundifolia</i> Standl.</li> <li>• <i>M. suffruticosa</i> (Standl.) Standl.</li> <li>• <i>M. texensis</i> (J.M.Coult.) B.L. Turner</li> <li>• <i>M. violacea</i> (L.) Heimerl</li> <li>• <i>M. viscosa</i> Cav.</li> </ul>
<b>Watsoniella Heimerl</b>	Le Duc, 1995	<ul style="list-style-type: none"> <li>• <i>M. watsoniana</i> Heimerl</li> </ul>

## Estudios filogenéticos

Algunos representantes de *Mirabilis* han sido incluidos en estudios filogenéticos. Levin (2000) hizo un análisis filogenético de la subtribu Nyctagininae, incluyendo representantes de cuatro de las secciones de *Mirabilis*: *Quamoclidion* (seis especies), *Mirabilis* (cuatro especies), *Oxybaphoides* (erróneamente nombrada secc. *Oxybaphus*) (dos especies) y *Mirabilopsis* (una especie). Su estudio se basó en secuencias de los espaciadores internos ITS-I, ITS-2 y el gen 5.8S del ADN ribosomal, además del espaciador localizado entre los genes *rbcL* y *accD* del ADN del cloroplasto. Por otro lado, Douglas y Manos (2007) realizaron un estudio sobre las relaciones filogenéticas entre la mayoría de los géneros de Nyctaginaceae incluyendo tres especies de *Mirabilis*. Su estudio se basó en secuencias de los espaciadores internos ITS-I, ITS-2 y gen 5.8S del ADN ribosomal, además del gen *ndhF* y los intrones *rpL16* y *rpS16* del ADN del cloroplasto.

Los dos estudios moleculares que incluyeron especies de *Mirabilis* sugieren que es monofilético. Los resultados de Levin (2000) (Figura 3), sugieren la monofilia de las secciones *Mirabilis* y *Oxybaphoides*, y la parafilia de la sección *Quamoclidion*, mientras que la sección *Mirabilopsis* (*M. coccinea*) se sugiere como el grupo hermano de las especies incluidas.

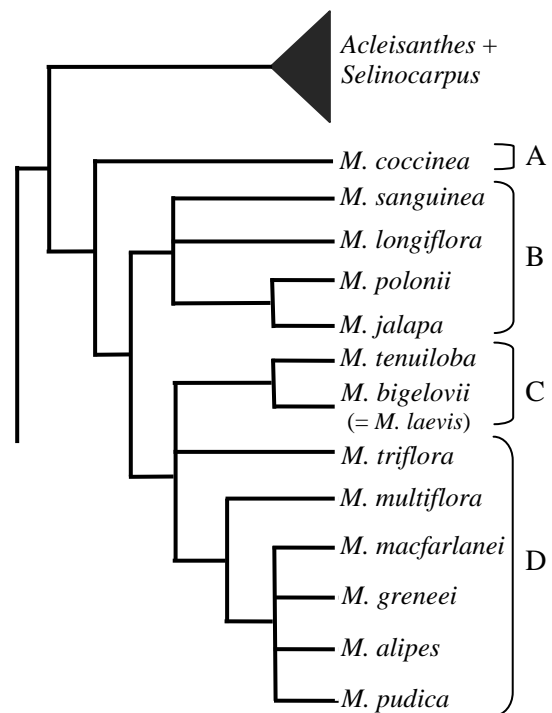


Fig. 3. Hipótesis filogenética entre algunas especies de *Mirabilis* (modificada de Levin, 2000). A= Secc. *Mirabilopsis*, B= Secc. *Mirabilis*, C= Secc. *Oxybaphoides*, D= Secc. *Quamoclidion*.



## **Estudios anatómicos**

La anatomía del tallo y raíces de *Mirabilis* se ha estudiado únicamente para *M. jalapa*. Mikesell y Popham (1976) estudiaron el meristemo primario de engrosamiento en tallos y raíces, y Carlquist (2004, 2007) estudió el cámbium sucesivo y sus productos en raíces. Estos estudios sugieren que los tejidos secundarios en *M. jalapa*, como en todas las Nyctaginaceae, surgen de la actividad de dos meristemos, el master cámbium y el cámbium vascular, que dan como resultado un cilindro vascular con series de bandas vasculares, cada una conformada por xilema y floema secundarios, embebidas en una matriz de tejido conjuntivo.

## **II. OBJETIVOS**

Esta investigación se propone hacer un análisis cladístico utilizando un muestreo amplio representativo de *Mirabilis* y caracteres morfológicos, anatómicos del tallo y moleculares con los siguientes objetivos:

- Someter a prueba las hipótesis de monofilia de *Mirabilis* y de sus secciones.
- Evaluar la importancia cladística de los caracteres morfológicos que han sido utilizados tradicionalmente para clasificar a *Mirabilis*.
- Evaluar el potencial filogenético de otras fuentes de evidencia taxonómica como lo son los caracteres anatómicos del tallo y moleculares como el ITS del genoma nuclear y *trnH-psbA* del genoma del cloroplasto.

### III. ESTRUCTURA DEL MANUSCRITO

Los resultados de este trabajo se presentan en tres capítulos. El primero consiste en el estudio comparativo de la anatomía del tallo de 24 especies de las cuales se tuvo material disponible, de tantas de las seis secciones reconocidas de *Mirabilis*. El segundo capítulo consiste del análisis cladístico realizado bajo el criterio de parsimonia y basado en caracteres morfológicos, anatómicos y moleculares. El análisis incluyó 36 especies de cinco de las seis secciones del género. El tercero consiste en la sinopsis taxonómica de las especies utilizadas en el análisis cladístico que conforman clados bien representados. La sinopsis se generó a partir de la matriz de los caracteres morfológicos que se pusieron a prueba de homología. Finalmente se presentan la discusión y conclusiones generales.

#### LITERATURA CITADA

- BENTHAM G. Y J. D. HOOKER. 1880. Nyctagineae. En: G. BENTHAM Y J. D. HOOKER. *Genera Plantarum*. Vol. 3. L. Reeves & Co., London. Pp. 1-11.
- BITTRICH, V. Y U. KÜHN. 1993. Nyctaginaceae. En: K. KUBITZKI, G. ROHWER Y V. VITTRICH (eds.). *The families and genera of vascular plants*, Vol. 2. Springer Verlag, Berlin. Pp. 473-486.
- BOGLE, A. L. 1974. The genera of Nyctaginaceae in the Southeastern United States. *Journal of Arnold Arboretum* 55: 1-37.
- CARLQUIST, S. 2004. Lateral meristems, successive cambia and their products: a reinterpretation based on roots and stems of Nyctaginaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 146: 129-143.
- CARLQUIST, S. 2007. Successive cambia revisited: ontogeny, histology, diversity, and functional significance. *Journal of the Torrey Botanical Society* 134: 301-332.
- CHOISY, J. D. 1849. Nyctaginaceae. En: A. DE CANDOLLE (ed.). *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*. Pars 13. Victoris Masson. Paris. pp. 425-458.
- CRUDEN, R. W. 1970. Hawkmoth pollination of *Mirabilis* (Nyctaginaceae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 97: 89-91.

- CRUDEN, R. W. 1973. Reproductive biology of weedy and cultivated *Mirabilis* (Nyctaginaceae). *American Journal of Botany* 60: 802-809.
- CUENUD, P., V. SAVOLAINEN, L.W. CHATROU, M. POWELL, R.J. GRAYER Y M.W. CHASE. 2002. Molecular phylogenetics of Caryophyllales based on nuclear 18S rDNA and plastid *rbcL*, *atpB*, and *matK* DNA sequences. *American Journal of Botany* 89: 132-144.
- DOUGLAS, N.A. Y P.S. MANOS. 2007. Molecular phylogeny of Nyctaginaceae: taxonomy, biogeography, and characters associated with a radiation of xerophytic genera in North America. *American Journal of Botany* 94: 856-872.
- DOUGLAS, N.A. Y R. SPELLENBERG. 2010. A new tribal classification of Nyctaginaceae. *Taxon* 59: 905-910.
- FAY, J. J. 1980. Nyctaginaceae. En: A. GÓMEZ-POMPA (ed.). *Flora de Veracruz*. Fascículo 13. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa. pp. 1-54.
- FEDEROV, A. 1974. *Chromosome numbers of flowering plants*. Otto Koeltz Science Publisher, Alemania.
- FERNÁNDEZ, C. & J. FERNÁNDEZ, P. 1981. Estudio carológico de algunas plantas Bolivianas. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 38: 245, 447.
- GRANT, V. & K. A. GRANT. 1981. Hawkmoth pollination of *Mirabilis longiflora* (Nyctaginaceae). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 80: 1298-1299.
- GRAY A. 1853. Brief characters of some New Genera and Species of Nyctaginaceae, principally collected in Texas and New Mexico, by Charles Wright, Esq., under the direction of Col. J. D. Graham. *American Journal of Science, and Arts, ser. 2*, 15: 319-323.
- GRAY A. 1859. Nyctaginaceae. *Report of the United States and Mexican Boundary* 2: 168-175.
- HEIMERL, J. D. 1889. Nyctaginaceae. En: A. ENGLER Y K. PRANTL (eds.). *Die Natürlichen Pflanzenfamilien* III(1b). Verlag von Wilhelm Engelmann. Leipzig. pp. 14-32.
- HEIMERL, J. D. 1897. Beiträge zur systematik der Nyctaginaceen. *Jahresberichte der k.k. Staats-Oberrealschule. Funfhaus. Wien* 23: 1-40.
- HEIMERL, J. D. 1934. Nyctaginaceae. En: A. ENGLER Y K. PRANTL (eds.). *Die Natürlichen Pflanzenfamilien* 2a ed. (16c). Verlag von Wilhelm Engelmann Leipzig. pp.86-134.
- HELLER, A. A. 1906. Los Gatos, California, December 31, 1906: Botanical exploration in California. *Muhlenbergia* 2: 193.
- HERNÁNDEZ, H. M. 1990. Autopolinización en *Mirabilis longiflora* L. (Nyctaginaceae). *Acta Botánica Mexicana* 12: 25-30.
- Heywood, V. H. 1985. *Las plantas con flores*. Reverté, S. A. Barcelona. 332 pp.
- HILU, K. W., T. BORSCH, K. MÜLLER, D.E. SOLTIS, P.S. SOLTIS, V. SAVOLAINEN, M.W. CHASE, M.P. POWELL, L.A. ALICE, R. EVANS, H. SAUQUET, C. NEINHUIS, T.A.B. SLOTTA, J.G.

- ROHWER, C.S. CAMPBELL Y L.W. CHATROU. 2003. Angiosperm phylogeny based on *matK* sequence information. *American Journal of Botany* 90: 1758-1776.
- KUNTZE, O. 1891. *Revisio Generum Plantarum*. Universitätsdruckerei. Würzburg. 2: 332-334.
- NELSON A. 1909. Contributions from the Rocky Mountain Herbarium VIII. *Botanical Gazette* 47: 425-437.
- LE DUC, A. 1993. A new species of *Mirabilis* (Nyctaginaceae) from Jalisco, Mexico. *Sida* 15: 585-587.
- LE DUC, A. 1995. A revision of *Mirabilis* section *Mirabilis* (Nyctaginaceae). *Sida* 16: 613-648.
- LEVIN, R. A. 2000. Phylogenetic relationships within Nyctaginaceae tribe Nyctagineae: evidence from nuclear and chloroplast genomes. *Systematic Botany* 25:738-750.
- LUDLOW-WIECHER, B., M. REYES-SALAS Y E. MARTÍNEZ HERNÁNDEZ. 1983. Morfología del polen de las Nyctaginaceae de México. *Biotica* 8: 107-148.
- MARTÍNEZ, R. C. Y A. BÚRQUEZ. 1986. Nectar production and temperature dependent pollination in *Mirabilis jalapa* L. *Biotropica* 18: 28-31.
- MIKESELL, J. E. Y R. A. POPHAM. 1976. Ontogeny and correlative relationships of the primary thickening meristem in Four-O'clock plants (Nyctaginaceae) maintained under long and short photoperiods. *American Journal of Botany* 63: 427-437.
- NOWIKE, J. W. 1970. Pollen morphology in the Nyctaginaceae. *Grana* 10: 79-88.
- REYES-SALAS, M. Y E. MARTÍNEZ HERNÁNDEZ. 1982. Catálogo palinológico para la flora de Veracruz. No. 8. Familia Nyctaginaceae. *Biotica* 7: 423-456.
- PILZ, G. 1978. Systematics of *Mirabilis* subgenus *Quamoclidion* (Nyctaginaceae). *Madroño* 25:113-176.
- RYDBERG P. A. 1902. The Nyctaginaceae of the Rocky Mountain Region. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 29: 687. 1902.
- SHOWALTER, H. M. 1934. Self flower-color inheritance and mutation in *Mirabilis jalapa* L. *Genetics* 19: 568-580.
- SPELLENBERG, R. 2001. Nyctaginaceae. En: J. RZEDOWSKI Y G. CALDERÓN DE RZEDOWSKI (eds.). *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes*. Fascículo 93. Instituto de Ecología A. C. Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro. pp. 1-98.
- SPELLENBERG, R. 2003. Nyctaginaceae. En: FLORA OF NORTH AMERICA EDITORIAL COMMITTEE (ed.). *Flora of North America*. Vol 4. Oxford University Press, Inc. New York. pp. 14-74.
- SPELLENBERG, R. Y S. RODRÍGUEZ T. 2001. Geographic variation and taxonomy of North American Species of *Mirabilis*, section *Oxybaphoides* (Nyctaginaceae). *Sida* 19: 539-570.
- STANDLEY, P. C. 1909. The Allionaceae of the United States, with notes on Mexican species. *Contributions from the United States National Herbarium* 12: 302-389.
- STANDLEY, P. C. 1911. The Allionaceae of Mexico and Central America. *Contributions of United*

*States Natural Herbarium* 13: 377-430.

STANDLEY, P. C. 1918. Allionaceae. En: N. L. BRITTON (ed.). *North American Flora*. Vol. 21, part 3. New York Botanical Garden. New York. pp. 171-254.

STANDLEY, P. C. 1931a. Studies of American plants. *Publications of the Field Museum of Natural History, Botanical Series* 8: 304-310.

STANDLEY, P. C. 1931b. The Nyctaginaceae of northwestern South America. *Publications of the Field Museum of Natural History, Botanical Series* 11: 73-114.

STEVENS, P. F. 2001 onwards. Angiosperm Phylogeny Website. Version 9, June 2008. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>.

VAN ROYEN, A. 1740. *Florae leydenis prodromus, exhibens plantas quae in Horto Academico Lugduno-Batavo aluntur*. Academiae Typographum. Leiden. pp 417.

WATSON S. 1882. Contributions to American Botany: Descriptions of New Species of Plants, chiefly from our Western Territories. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 17: 362-382.

ZOMLEFER, B. W. 1994. *Guide to flowering plant families*. The University of North Carolina Press Chapel Hill. North Carolina. pp 63-65.

Créditos de las imágenes de la figura 2:

Fig. 1a: <http://jehuite.blogspot.com/>, con permiso de Heike Vibrans.

Fig.1b: <http://www.conabio.gob.mx/malezasdemexico/2inicio/home-malezas-mexico.htm>, con permiso de Heike Vibrans.

Figs, 1c y 1f: Cortesía de Jaime Pacheco

Fig. d: Cortesía de Carlos Gómez Hinostroza

Fig. e: Cortesía de Leonardo Alvarado Cárdenas

## **CAPÍTULO I**

### **Comparative stem anatomy of *Mirabilis* (*Nyctaginaceae*)**

Publicado en: *Plant Systematics and Evolution* 292: 117-132. 2011

## Comparative stem anatomy of *Mirabilis* (Nyctaginaceae)

Patricia Hernández-Ledesma · Teresa Terrazas ·  
Hilda Flores-Olvera

Received: 12 February 2010 / Accepted: 20 December 2010  
© Springer-Verlag 2011

**Abstract** *Mirabilis*, a primarily American genus of 50–60 species almost restricted to the New World, is the most diverse within Nyctaginaceae. It not only has the greatest number of species, but also many life forms, with annual herbaceous, suffrutescent and shrubby species and with prostrate, decumbent to erect stems that are sometimes clambering. Stem anatomy has been studied only for *M. jalapa*, and its characteristics extrapolated to the entire genus. In this study we evaluated the taxonomic significance of stem anatomical characters from 24 species of *Mirabilis*, as well as their potential relation to habit evolution. Qualitative and quantitative characters of transverse and longitudinal sections were evaluated using light and scanning electron microscopy. Stem anatomy varies in several features. The phloem is arranged in short tangential spreading bands or in large tangential bands forming semi-complete rings; the conjunctive tissue is fibrous, with thin-walled sclereids and fibres, or parenchymatous; the vessels are solitary or grouped in radial multiples or clusters; the xylem fibres are very thin-walled or thin- to thick-walled with simple to minutely bordered pits; most species are raylessness; the pith has parenchyma or thin-walled sclereids or brachysclereids. The distribution of anatomical characters in *Mirabilis* does not correspond with the current infrageneric classification. We suggest that some stem anatomical characters are correlated with habit and that the vascular cylinder and pith characters are related to an increase in mechanical strength. This study provides new

information and novel characters about the stem anatomy not only of *Mirabilis*, but of the family.

**Keywords** *Mirabilis* · Nyctaginaceae · Paedomorphic rays · Raylessness · Secondary thickening · Stem anatomy

### Introduction

*Mirabilis* is a diverse genus of Nyctaginaceae with 50–60 species distributed in temperate and tropical regions of America, and only one indigenous species in southern Asia (Spellenberg 2003). A large number of species are found in warm regions, especially in the deserts of North America (Le Duc 1995). Members of *Mirabilis* vary from herbaceous annuals to suffrutescent or shrubby perennials. The taproots are slender and rope-like to swollen and tuberous, and the stems are prostrate, decumbent, erect or sometimes clambering through other vegetation. All species have opposite leaves and inflorescences with five accrescent and usually connate involucre bracts, which subtend one or more flowers (Standley and Steyermark 1946; Fay 1980; Le Duc 1995; Pool 2000; Spellenberg 2001, 2003). Currently *Mirabilis* is classified into six sections, these defined by involucre, floral and fruit characters (Heimerl 1934; Pilz 1978; Le Duc 1995; Spellenberg and Rodríguez 2001). No anatomical characters have been used for taxonomic purposes. Preliminary molecular phylogenetic studies support the monophyly of *Mirabilis* with a limited sampling of 13 (Levin 2000) and 3 (Douglas and Manos 2007) species. The study by Levin (2000), with a sample from four sections (sections *Oxybaphus* and *Watsoniella* not sampled), also supported the monophyly of sections *Mirabilis* and *Oxybaphoides* (erroneously cited as section

P. Hernández-Ledesma · T. Terrazas · H. Flores-Olvera (✉)  
Departamento de Botánica, Instituto de Biología,  
Universidad Nacional Autónoma de México,  
Apartado Postal 70-367, 04510 Mexico, D.F., Mexico  
e-mail: mahilda@servidor.unam.mx

*Oxybaphus*), but section *Quamoclidion* was found to be paraphyletic; *M. coccinea* (section *Mirabilopsis*) was recovered as sister to the remaining included species of the genus.

Anatomical studies on *Mirabilis* have been restricted to *M. jalapa* and compared the meristems involved in the secondary thickening and its derivatives either to other members of Nyctaginaceae or other Caryophyllales (i.e. Balfour 1965; Esau and Cheadle 1969; Pulawska 1973; Stevenson and Popham 1973; Mikesell and Popham 1976; Plugia and Norverto 1990; Rajput and Rao 1998; Carlquist 2004, 2007). These studies revealed that *Mirabilis* has successive cambia which occurs in vascular strands or bands, each with secondary phloem and xylem (vascular increments) embedded in a background of parenchyma or fibres (conjunctive tissue). The meristems involved are the master cambium-producing secondary cortex externally and conjunctive tissue internally, and the vascular cambium-producing secondary phloem externally and secondary xylem internally, each resulting in a vascular increment (Carlquist 2004, 2007).

The lack of comparative anatomical data on the stems of *Mirabilis*, in spite of its diversity and habit variation, motivated a morphoanatomical study of a representative sample of the genus. The goals of this study were (1) to describe the stem anatomy of *Mirabilis*, (2) to evaluate the taxonomic significance of the anatomical characters, and (3) to explore potential relations with habit.

## Materials and methods

The study included 24 species of *Mirabilis* from five of the six sections: six species from section *Mirabilis*, the single species (*M. coccinea*) of section *Mirabilopsis*, the four North American species of section *Oxybaphoides*, nine species from section *Oxybaphus*; and four species from section *Quamoclidion* (Tables 1 and 2). The monotypical section *Watsoniella* was not included due to a lack of material. The sampling spans the habit variation for the genus. For the morphological study, both field and herbarium specimens from ARIZ, CAS, ENCB, GH, IEB, MEXU, US and XAL (acronyms according to Holmgren et al. 1990) were studied. For the anatomical study one to three mature specimens (with flowers or fruits) per species were used (Appendix 1). Samples were either collected in the field or obtained from herbarium specimens. Stem cylinders of 1–2 cm length, obtained from the first and second node above the roots, were softened in a glycerin–ethanol–water (1:1:1) solution. Transverse and serial longitudinal sections (20–40 µm) from the epidermis to pith were obtained using a sliding microtome. For each sample, unbleached and bleached (50% commercial bleach) sections were stained with safranin-fast green (Ruzin 1999)

and mounted with synthetic resin. No macerations were prepared because it was not possible to separate the different rings of vascular tissue from each other. Moreover, it has been documented that differences exist in the size of tracheary elements among the rings (Lujan 1974; Terrazas 1991). Stem anatomy was described using the terminology of Carlquist (2001, 2004, 2007) and the IAWA Committee (1989). The quantitative characters, including stem and pith diameter, xylem and pith proportions (based on stem radius), radial and tangential diameter of vessels (excluding walls), number of vessels per unit area (millimetres squared), index of vessel grouping (Ivg) (Carlquist 2001), lumen diameter and wall thickness of fibres and number of medullary bundles per pith, were obtained with an image analyser (Image Pro-Plus, ver. 6.01; Media Cybernetics) connected to an Olympus BX51 light microscope. Mean and standard deviation for vessel and fibre characters were obtained (Table 2).

Ten species from the five sections were studied to characterize the intervessel pitting under scanning electron microscopy (SEM) (Table 1, Appendix 1). For this, tangential or radial sections of 60 µm were cut, dehydrated and fixed to aluminium specimen holders with double-sided tape, and coated with gold/palladium in a sputter coater prior to viewing in a Hitachi S-2460N microscope at the Institute of Biology, UNAM.

The habit and two wood characters were manually optimized according to Fitch (1971) on the available phylogeny for *Mirabilis* (Levin 2000).

## Results

### Stem morphology and anatomy

*Mirabilis* includes herbaceous (*M. longiflora*, *M. oxybaphoides*, and *M. violacea*), suffrutescent (most species) and shrubby (*M. oligantha* and *M. tenuiloba*) species. In some cases, after reviewing herbarium specimens, we concluded that the habit was different from that previously reported. For example, Spellenberg (2003) considered *M. laevis* to be herbaceous, suffrutescent or woody basally, whereas we believe the species to be suffrutescent. Stems are prostrate, decumbent, erect or sometimes clambering in *M. laevis*; smooth or lightly striated, brown-reddish to brown-greenish, circular in most species (Fig. 1a), but slightly grooved in *M. viscosa* (Fig. 1b) and square (Fig. 2c) or elliptical in *M. melanotricha*, with diameters less than 1.5 cm in cross section. Lenticels are inconspicuous, except in *M. jalapa*, *M. multiflora*, and *M. viscosa*.

All species have a vascular cylinder with successive rings of increments of secondary xylem and phloem (often termed collateral bundles) embedded in a background of conjunctive tissue with some semiconcentric rings (Fig. 1d,



**Table 1** Habit and stem anatomical characters for the studied species of *Mirabilis*

Section (studied species/total)	Habit	Stem		Conjunctive tissue			Pith			
		Diameter (mm)	Vascular cylinder (%)	Pith (%)	Parenchymatous	Thin-walled sclereids	Fibrous	Parenchymatous	Thin-walled sclereids	Brachysclereids
<i>Mirabilis</i> (6/11)										
<i>M. gracilis</i> (Standl.) Le Duc	Suffrutescent	1.7–2.0	29	63		+				
<i>M. grandiflora</i> Standl.	Suffrutescent	1.9–2.5	51	30		+				
<i>M. jalapa</i> L.	Suffrutescent	4.2–6.4	43	51	+					
<i>M. longiflora</i> L. <sup>a</sup>	Herbaceous	2.1–3.2	22	71	+					
<i>M. pringlei</i> Weath.	Suffrutescent	1.2–1.3	39	65		+				
<i>M. sanguinea</i> Heimerl	Suffrutescent	0.9–1.1	27	61		+				
<i>Mirabilopsis</i> (1/1)										
<i>M. coccinea</i> (Torr.) Hook. <sup>a</sup>	Suffrutescent	1.6–2.7	69	22		+				+
<i>Oxybaphoides</i> (4/20–30)										
<i>M. laevis</i> (Benth.) Curran <sup>a</sup>	Suffrutescent	1.3–1.4	56	38		+				+
<i>M. oligantha</i> (Standl.) Macbride <sup>a</sup>	Shrubby	1.4–1.6	35	54		+			+	
<i>M. oxybaphoides</i> (A. Gray) A Gray	Herbaceous	1.7–2.1	30	50	+					
<i>M. tenuiloba</i> S. Wats. <sup>a</sup>	Shrubby	1.6–2.3	39	48		+				+
<i>Oxybaphus</i> (9/±22)										
<i>M. albida</i> (Walter) Heimerl	Suffrutescent	2.9–3.1	82	7		+				
<i>M. glabra</i> (S. Wats.) Standl. <sup>a</sup>	Suffrutescent	1.7–3.2	51	41		+				
<i>M. glabrifolia</i> (Ort.) I.M. Johnston.	Suffrutescent	1.4–3.3	81	9	+					
<i>M. linearis</i> (Pursh) Heimerl <sup>a</sup>	Suffrutescent	2.7–2.8	69	22		+				
<i>M. melanotricha</i> (Standl.) Spellentb.	Suffrutescent	1.6–2.3	61	31		+				
<i>M. nyctaginea</i> (Michx.) MacMill. <sup>a</sup>	Suffrutescent	2.4–2.5	48	46		+				
<i>M. suffruticosa</i> (Standl.) Standl. <sup>a</sup>	Suffrutescent	1.5–1.7	65	27		+				
<i>M. violacea</i> (L.) Heimerl	Herbaceous	2.0–2.2	49	32	+					
<i>M. viscosa</i> Cav.	Suffrutescent	2.1–3.2	51	41		+				
<i>Quamoclidion</i> (4/6)										
<i>M. alipes</i> (S. Wats.) Pilz	Suffrutescent	1.9–2.7	20	69		+				
<i>M. multiflora</i> (Torrey) A. Gray <sup>a</sup>	Suffrutescent	1.2–1.3	34	57		+				
<i>M. pudica</i> Barneby	Suffrutescent	2.0–2.1	15	76		+				+
<i>M. triflora</i> Benth.	Suffrutescent	1.6–1.7	32	62		+				

<sup>a</sup> Studied under SEM.

**Table 2** Vessel and fibre characters for the studied species of *Mirabilis*

Section	Vessels						Fibres		
	Arrangement			Index of vessel grouping	Radial diameter ( $\mu\text{m}$ )	Tangential diameter ( $\mu\text{m}$ )	Number / $\text{mm}^2$	Diameter ( $\mu\text{m}$ )	Wall thickness ( $\mu\text{m}$ )
	Solitary	Radial multiples	Clusters						
<i>Mirabilis</i>									
<i>M. gracilis</i>	?	?	?	?	$68.13 \pm 18.16$	$54.56 \pm 18.04$	26	$4.72 \pm 0.79$	$2.46 \pm 0.48$
<i>M. grandiflora</i>	56			1.92	$24.61 \pm 12.35$	$23.09 \pm 11.98$	55	$10.09 \pm 2.18$	$2.06 \pm 0.52$
<i>M. jalapa</i>	50	+		2.42	$66.66 \pm 25.02$	$46.99 \pm 14.66$	42	$7.40 \pm 3.65$	$1.05 \pm 0.41$
<i>M. longiflora</i>	76			1.28	$38.84 \pm 13.46$	$39.61 \pm 11.51$	24	$20.88 \pm 5.46$	$1.8 \pm 0.57$
<i>M. pringlei</i>	57			1.38	$20.14 \pm 8.70$	$18.02 \pm 9.89$	14	$5.27 \pm 1.21$	$1.17 \pm 0.40$
<i>M. sanguinea</i>	71.4			1.42	$8.65 \pm 2.22$	$7.29 \pm 1.96$	53	$4.9 \pm 1.21$	$1.0 \pm 0.23$
<i>Mirabilopsis</i>									
<i>M. coccinea</i>	48	+	+	2.84	$40.47 \pm 8.64$	$33.40 \pm 10.28$	54	$4.97 \pm 2.21$	$2.56 \pm 0.61$
<i>Oxybaphoides</i>									
<i>M. laevis</i>	15.3	+	+	2.06	$31.80 \pm 8.70$	$29.25 \pm 8.58$	60	$7.75 \pm 3.57$	$3.57 \pm 0.70$
<i>M. oligantha</i>	32		+	3.28	$32.15 \pm 7.09$	$30.72 \pm 10.76$	57	$6.69 \pm 1.82$	$4.2 \pm 0.78$
<i>M. oxybaphoides</i>	20	+	+	3.48	$46.11 \pm 17.74$	$42.38 \pm 15.73$	63	$9.07 \pm 3.50$	$2.15 \pm 0.87$
<i>M. tenuiloba</i>	44	+		2.12	$36.44 \pm 16.99$	$35.51 \pm 15.43$	35	$12.75 \pm 3.85$	$3.19 \pm 0.77$
<i>Oxybaphus</i>									
<i>M. albida</i>	16	+	+	4.14	$40.34 \pm 16.55$	$33.17 \pm 14.08$	89	$13.78 \pm 9.24$	$1.72 \pm 0.40$
<i>M. glabra</i>	33	+	+	3.03	$35.72 \pm 12.53$	$27.04 \pm 9.28$	92	$7.8 \pm 1.61$	$2.47 \pm 0.67$
<i>M. glabrifolia</i>	24			4.8	$7.07 \pm 2.57$	$6.91 \pm 2.28$	128	$7.46 \pm 2.76$	$1.22 \pm 0.55$
<i>M. linearis</i>	37.5	+		3.27	$37.47 \pm 9.41$	$28.81 \pm 6.39$	97	$9.04 \pm 2.71$	$1.82 \pm 0.48$
<i>M. melanotricha</i>	54.6	+	+	1.95	$32.21 \pm 11.14$	$25.87 \pm 8.90$	57	$12.58 \pm 3.32$	$2.98 \pm 1.08$
<i>M. nyctaginea</i>	68	+		1.76	$41.77 \pm 15.33$	$33.25 \pm 10.22$	66	$10.50 \pm 1.35$	$1.28 \pm 0.25$
<i>M. suffruticosa</i>	84			1.16	$32.66 \pm 14.26$	$33.26 \pm 12.25$	76	$9.81 \pm 3.69$	$8.40 \pm 1.64$
<i>M. violacea</i>	36		+	3.68	$49.01 \pm 12.03$	$45.43 \pm 12.06$	31	$14.29 \pm 6.01$	$2.01 \pm 0.50$
<i>M. viscosa</i>	42			1.92	$35.58 \pm 14.13$	$36.36 \pm 16.21$	41	$9.64 \pm 2.34$	$1.7 \pm 0.57$
<i>Quamoclidion</i>									
<i>M. alipes</i>	56	+		1.74	$37.51 \pm 18.72$	$32.07 \pm 14.66$	54	$8.15 \pm 2.91$	$1.79 \pm 0.37$
<i>M. multiflora</i>	77.3		+	1.37	$36.80 \pm 15.92$	$31.92 \pm 13.70$	89	$9.45 \pm 2.26$	$2.3 \pm 0.41$
<i>M. pudica</i>	78	+	+	1.34	$30.43 \pm 0.54$	$30.46 \pm 9.90$	48	$9.52 \pm 2.57$	$3.43 \pm 0.54$
<i>M. triflora</i>	88		+	1.16	$31.97 \pm 19.40$	$26.86 \pm 16.61$	50	$9.07 \pm 1.91$	$2.33 \pm 0.37$

e). The number of successive rings is 2–3, except in *M. jalapa* and *M. violacea* (4–5), and *M. albida* and *M. glabrifolia* (8–11). The proportion of pith (7–76%) to vascular (15–82%) cylinder (xylem, phloem plus conjunctive cells) is highly variable (Table 1). Two species (*M. albida* and *M. glabrifolia*) have the highest amount of vascular cylinder and the narrowest pith, whereas *M. alipes*, *M. longiflora* and *M. pudica*, have the widest pith and lowest amount of vascular cylinder (Fig. 2f). Abundant raphides are present in the cortex, secondary phloem and pith.

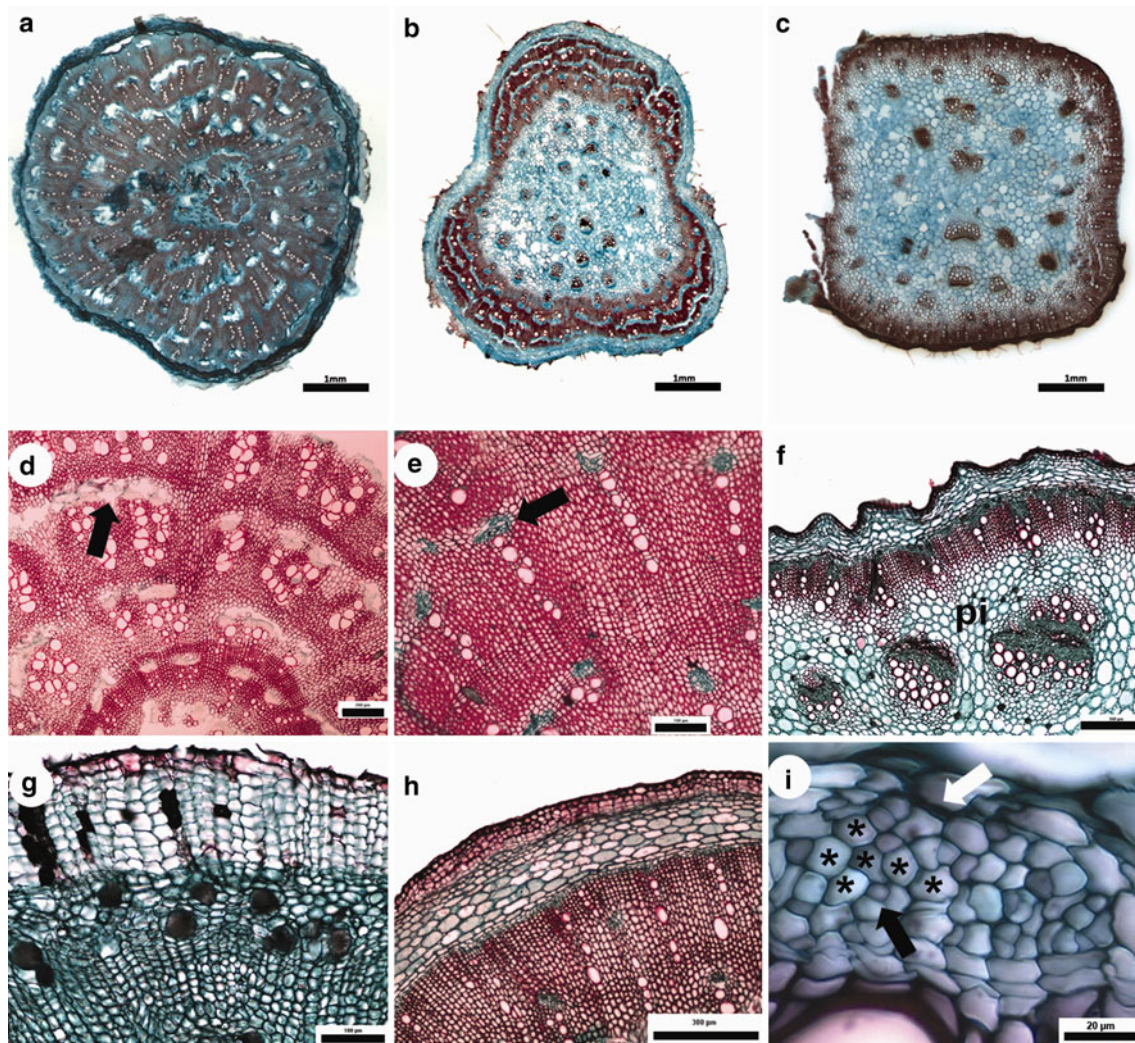
#### Epidermis and periderm

In some species a simple glabrous epidermis with a thick cuticle is observed, and there are either single multicellular

trichomes (*M. melanotricha*, *M. multiflora*, *M. oligantha*) or glandular pedunculate trichomes (*M. viscosa*). Although most species have a single unidirectional periderm, with 4–12 layers of phellem with square to rectangular non-obiterated cells, a well-developed phellem of more than 12 layers was observed in *M. coccinea*, *M. grandiflora*, *M. oxybaphoides* and *M. suffruticosa* (Fig. 1g).

#### Cortex

The cortex contains two to nine layers of cells. *Mirabilis oligantha* and *M. tenuiloba* have two or three layers and *M. alipes*, *M. melanotricha* (Fig. 1h), *M. nyctaginea*, *M. violacea*, and *M. viscosa* have eight or nine layers. The cortical parenchyma cells are often tangentially stretched



**Fig. 1** Transverse sections of stems. **a** *M. linearis*: circular stem. **b** *M. viscosa*: slightly grooved stem. **c** *M. melanotricha*: square stem. **d** *M. glabrifolia*: general appearance of successive rings with short tangential spreading bands (islands) of phloem. **e** *M. albida*: successive rings forming semiconcentric rings. **f** *M. alipes*: stem with

narrow vascular cylinder and wide pith. **g** *M. oxybaphoides*: well-developed phellem with non-obiterated cells. **h** *M. melanotricha*: cortex general view. **i** *M. alipes*: non-collapsed phloem with polygonal sieve elements (asterisks), companion cells (black arrow) and collapsed phloem (white arrow). *pi* pith, asterisks phloem

with oblique divisions, except in *M. longiflora*, which has parenchyma and angular collenchyma.

#### Secondary phloem and conjunctive tissue

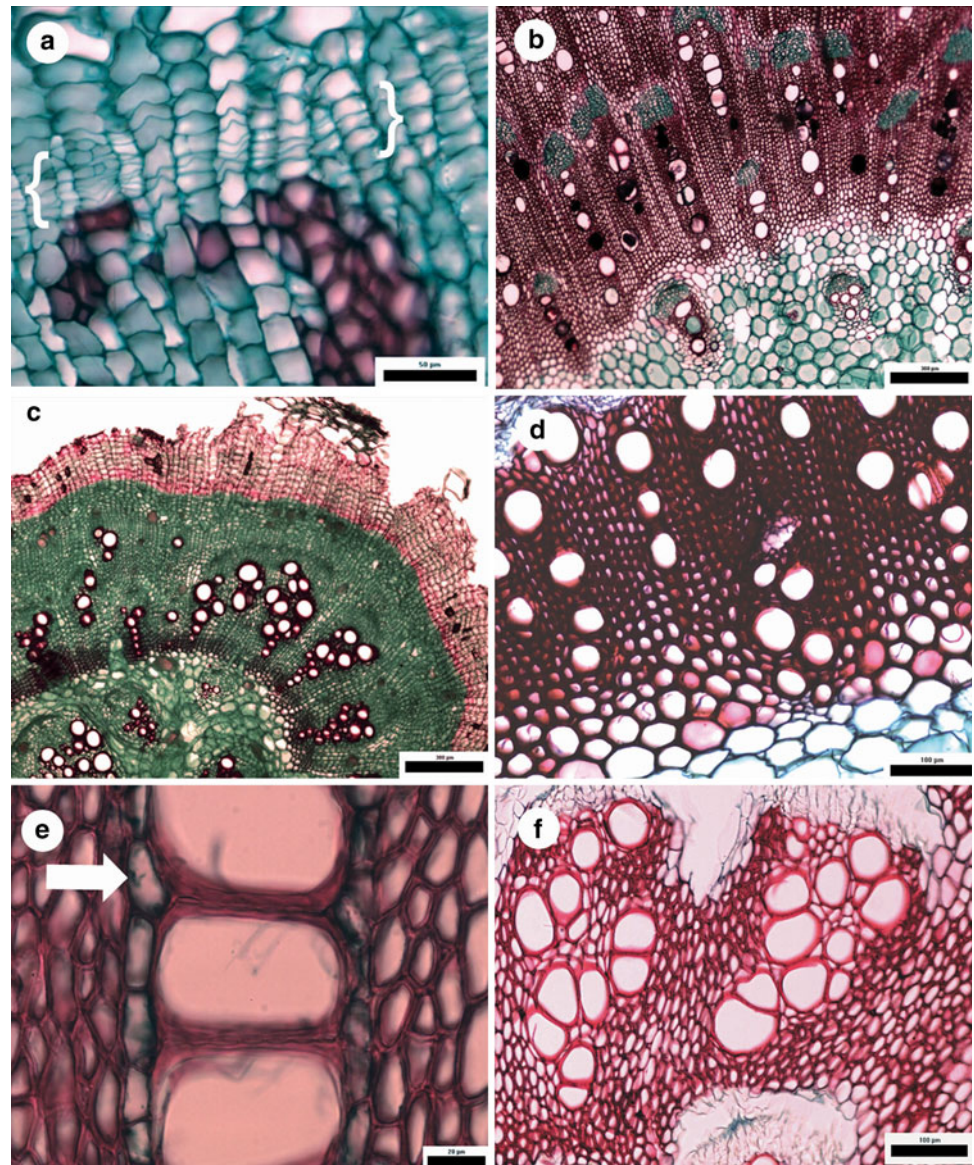
The non-collapsed phloem consists of polygonal sieve elements and companion cells (Fig. 1i); the collapsed phloem has obliterated, non-lignified cells. Phloem associated with conjunctive tissue of parenchyma is arranged either in short tangential spreading bands (“islands”) throughout the conjunctive tissue, or large tangential bands in semiconcentric rings (Fig. 1d, e). Conjunctive tissue derived from the master cambium (Fig. 2a) is fibrous in most species, but *M. glabrifolia*, *M. jalapa*, and *M. viscosa* have thin-walled sclereids and fibres (Fig. 2b), whereas

*M. longiflora*, *M. oxybaphoides* and *M. violacea* possess only parenchymatous conjunctive tissue (Fig. 2c).

#### Secondary xylem

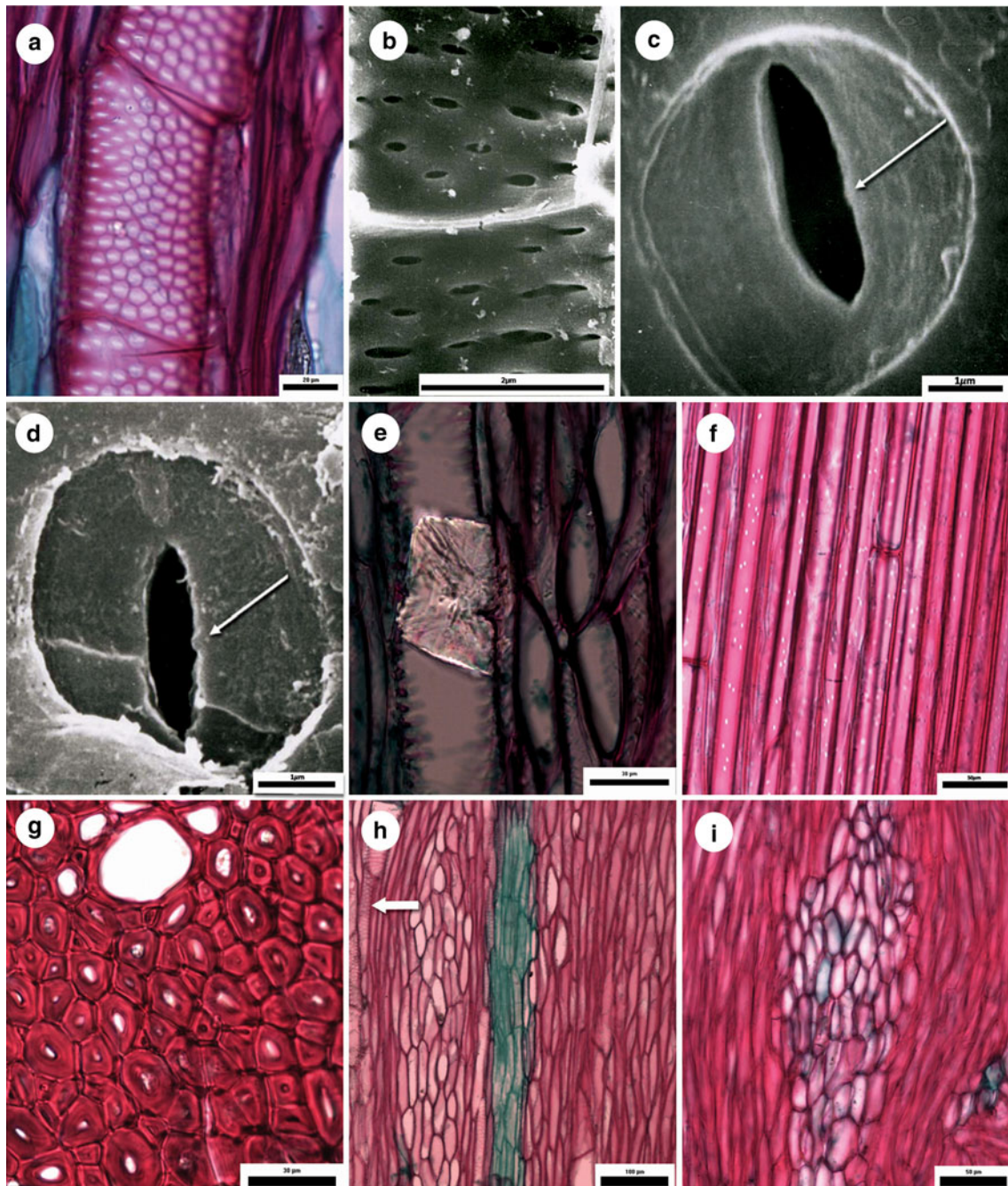
The mean vessel density is 58 vessels/mm<sup>2</sup>, with *M. pringlei* having the lowest density (14) and *M. glabrifolia* the highest (128) (Table 2). The vessels are solitary, grouped in radial multiples of 9 vessels (to 16 in *M. jalapa*), or in clusters of 18 or 19 vessels (*M. albida*, *M. oxybaphoides* and *M. violacea*) (Fig. 2d–f). The Ivg ranges from 1.16 to 4.8 (Table 2). All species have solitary vessels, but *M. alipes*, *M. jalapa*, *M. linearis*, *M. nyctaginea* and *M. tenuiloba* also have radial multiples; *M. multiflora*, *M. oligantha*, *M. triflora* and *M. violacea* also have

**Fig. 2** Transverse sections of stems. **a** *M. alipes*: master cambium general view (*braces*). **b** *M. jalapa*: thin-walled sclereids and fibres surrounding vascular increments. **c** *M. oxybaphoides*: parenchyma surrounding vascular increments. **d** *M. multiflora*: solitary vessels. **e** *M. jalapa*: vessels in radial multiples and paratracheal parenchyma (*arrow*). **f** *M. albida*: vessels in clusters



clusters, whereas *M. albida*, *M. coccinea*, *M. glabra*, *M. laevis*, *M. melanotricha*, *M. oxybaphoides* and *M. pudica* possess the three-vessel arrangement (Table 2). The percentage of solitary vessels is generally higher in the species with only one type of arrangement, but otherwise there is no correlation between percentage and the number of vessel arrangements (Table 2). Vessels are most frequently slightly elliptical in cross-section. The mean vessel radial diameter is 35  $\mu\text{m}$ , and the mean tangential diameter is 31  $\mu\text{m}$ ; *M. glabrifolia* and *M. sanguinea* have the narrowest vessels, while *M. gracilis* and *M. jalapa* have the widest vessels (Table 2). Vessel elements have slightly oblique or transverse simple perforation plates with a highly reduced border and alternate intervessel pits (Fig. 3a, b). Intervessel pits, with an average diameter of

7.07  $\pm$  1.78  $\mu\text{m}$ , are non-vestured but depositions of secondary compounds were observed, and very small wall irregularities in the pit aperture were present in *M. glabra* and *M. tenuiloba* (Fig. 3c, d). Occasional prismatic crystals occlude the vessel lumina in *M. jalapa* (Fig. 3e). Fibres have simple to minutely bordered pits, with an average diameter of 2.12  $\pm$  0.51  $\mu\text{m}$ , concentrated in radial walls (Fig. 3f); fibre diameter varies from 4.72  $\pm$  0.79  $\mu\text{m}$  in *M. gracilis* to 20.88  $\pm$  5.46  $\mu\text{m}$  in *M. longiflora* (Table 2). Most species have thin-walled fibres. *Mirabilis glabrifolia*, *M. jalapa*, *M. nyctaginea*, *M. pringlei* and *M. sanguinea* have the thinnest walls, and *M. laevis* (Fig. 3g), *M. oligantha*, and *M. pudica* have thick walls; *M. suffruticosa* has the thickest walled fibres (Table 2). Nearly all of the species have fibres without content, but *M. grandiflora* has



**Fig. 3** a *M. viscosa*, tangential section: alternate intervessel pit. b–d SEM photographs of pith surface: joint of two vessel elements in *M. laevis* (b); pits viewed from outer surfaces in *M. tenuiloba* (c) and *M. glabra* (d); arrows modifications of the wall aperture. e *M. jalapa*: prismatic crystal occluding vessel element lumen. f *M. multiflora*:

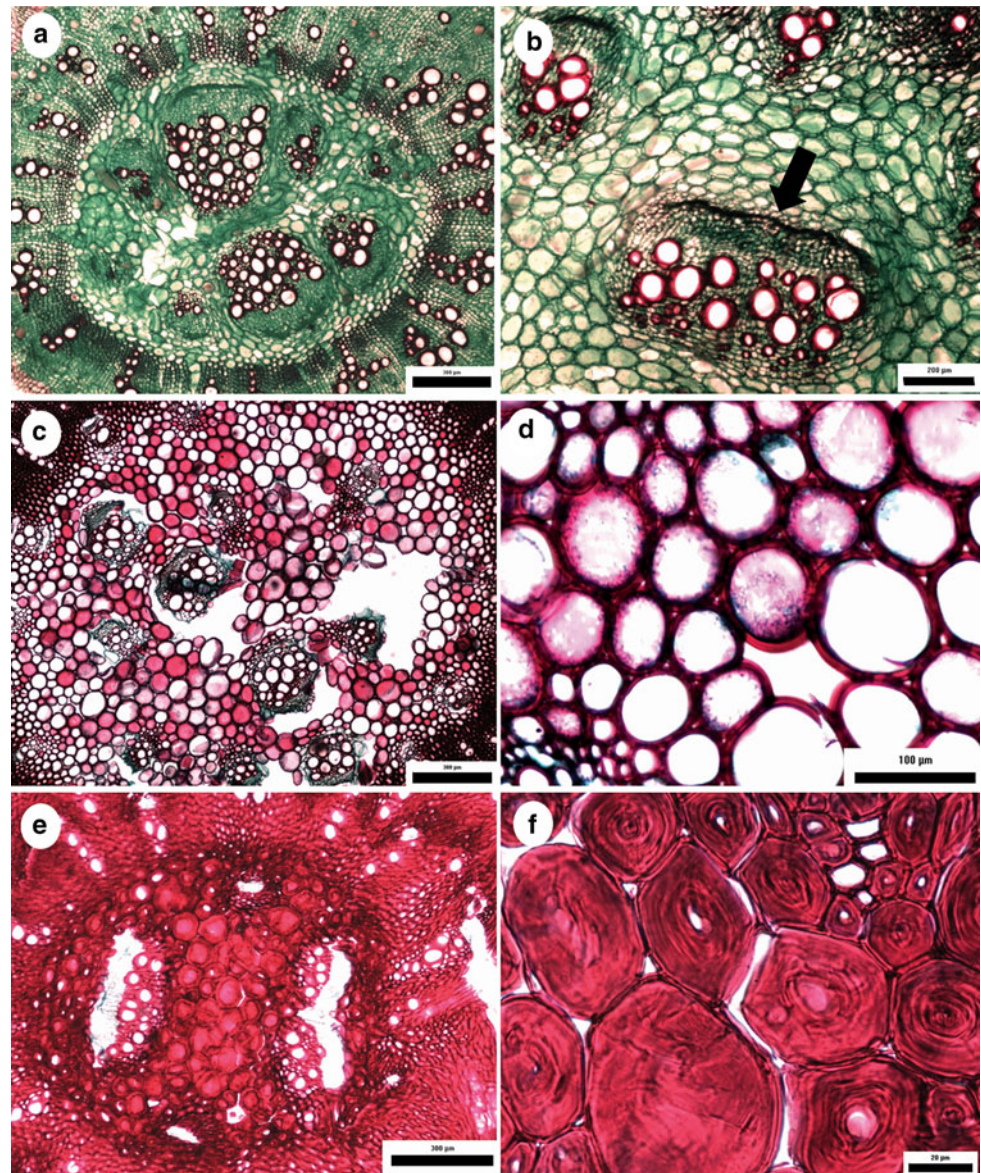
fibres with small simple pits. g *M. laevis*, transverse section showing thick-walled fibres. h *M. jalapa*, tangential section: left to right parenchyma slightly storied, vessel elements (arrow), nonstoried fibres and pedomorphic ray. i *M. glabrifolia*, tangential section: pedomorphic ray

fibres with starch grains. Axial parenchyma is rare, but scanty paratracheal parenchyma was observed in *M. jalapa* (Fig. 2e). Although most species do not have rays, *M. glabrifolia*, *M. jalapa* (Fig. 3h, i) and *M. viscosa* have multiseriate pedomorphic rays with (1–2) 3–9 or 6–9 upright cells.

#### Pith

Three types of pith cells were observed (Table 1): parenchyma, thin-walled sclereids and thick-walled sclereids (brachysclereids) (Fig. 4a–f). Most species have pith with parenchyma cells (Fig. 4a, b), but *M. albida*, *M. glabra*, *M.*

**Fig. 4** Pith. **a** *M. oxybaphoides*: parenchymatous pith with two major medullary bundles. **b** *M. longiflora*: parenchymatous pith with medullary bundles showing collapsed phloem (arrow). **c** *M. glabra*: slightly sclerified pith. **d** *M. oligantha*: detail of slightly sclerified cells. **e** *M. coccinea*: sclerified pith showing major medullary bundles. **f** *M. laevis*: detail of brachysclereids



*linearis*, *M. oligantha*, *M. pudica* and *M. tenuiloba* have thin-walled sclereids (Fig. 4c, d), whereas *M. coccinea* and *M. laevis* have brachysclereids (Fig. 4e, f). The number of medullary vascular bundles varies from 4 to 40. In general, a pair of large, central medullary bundles is present, either alternating with a pair of small bundles or surrounded by several bundles. Most species have abundant idioblasts with raphides or starch grains (e.g. *M. multiflora*).

## Discussion

### Taxonomic significance

Stem anatomy within *Mirabilis* is highly variable and demonstrates novel characters for the Nyctaginaceae, such

as pedomorphic rays, observed in some species of sections *Mirabilis* and *Oxybaphus*, and pith with brachysclereids observed in the only species of section *Mirabilopsis* and one species of section *Oxybaphoides*. *Mirabilis* also shares the minimally bordered perforation plate with other Caryophyllales (Carlquist 2000, 2001, 2003).

There is not a single anatomical feature or combination of features that supports the current sectional classification of *Mirabilis*. Section *Oxybaphoides* is the most variable for habit and stem anatomy. This section includes herbaceous, suffrutescent and shrubby species with three types of pith cells, which are not correlated to the growth form. The vascular cylinder is either parenchymatous in the herbaceous species (*M. oxybaphoides*) or fibrous in the suffrutescent and shrubby species. Within section *Oxybaphoides* vessels are solitary or grouped in radial multiples or

**Fig. 5** Evolution of paedomorphic rays, brachysclereids and habit according to the phylogeny of *Mirabilis* by Levin (2000). The figure shows the conditions for each terminal taxon and for the hypothetical ancestor of *Mirabilis*



clusters with *M. laevis* and *M. oxybaphoides* polymorphic for this character. Sections *Mirabilis* and *Oxybaphus* include herbaceous and suffrutescent species with pith only consisting of parenchymatous cells, but the vascular cylinder is more variable with fibrous, parenchymatous, and thin-walled sclereids and fibres. Vessels are mostly solitary within section *Mirabilis*, but *M. jalapa* also has vessels grouped in radial multiples. Within section *Oxybaphus* vessel arrangement is variable with polymorphic species. Section *Quamoclidion* includes only suffrutescent species, and the pith with parenchyma or thin-walled sclereids, a fibrous vascular cylinder, and variable vessel arrangement. The only species of section *Mirabilopsis* (*M. coccinea*) and one species (*M. laevis*) of section *Oxybaphoides* have pith with brachysclereids; both are suffrutescent with a fibrous

vascular cylinder, and they are polymorphic for vessel arrangement. Most species of *Mirabilis* are rayless, and only the stems of *M. jalapa* (section *Mirabilis*), and *M. glabrifolia* and *M. viscosa* (section *Oxybaphus*) have rays.

Quantitative characters such as stem diameter and Ivg show an overlapping range of variation among the sections. The vascular cylinder and the pith proportion differ between sections *Oxybaphus* and *Quamoclidion* but their ranges overlap with the values for the other sections. The solitary vessel percentage range of section *Oxybaphoides* does not overlap with sections *Mirabilis* or *Quamoclidion*, but the range for this character does overlap with section *Oxybaphus*. For these characters, *M. coccinea* (section *Mirabilopsis*) is within the range of variation of section *Oxybaphus*.

## Raylessness and paedomorphic rays

Rays of upright cells observed in the stems of *M. glabrifolia*, *M. jalapa*, and *M. viscosa* may be considered as paedomorphic rays type I (Carlquist 2001). These are the only species within *Mirabilis* that possess conjunctive tissue with thin-walled sclereids and fibres. *M. jalapa* and *M. viscosa* have similar vessel densities (41–42 vessels/mm<sup>2</sup>), whereas *M. glabrifolia* has higher densities (128). Carlquist (2004) observed roots with conjunctive tissue of parenchyma between the vascular strands with radially stretched background parenchyma rather than ray tissue in *M. jalapa*.

The absence of rays, as in the remaining species of *Mirabilis*, occurs in plants with secondary thickening with cambial variants and has been the focus of several evolutionary and systematic studies within the dicotyledons (e.g. Barghoorn 1941; Carlquist 1970; Gibson 1978; Rajput and Rao 2000). For Nyctaginaceae, raylessness has been observed in *Boerhavia diffusa* L., *B. rependa* Willd., and *B. verticillata* Poir. (Rajput and Rao 1998), all of them herbaceous. It has also been observed in the woody climbing *Bougainvillea glabra* Choisy (Pulawska 1973). Raylessness is associated with the lack of ray initials in the cambium, and this is probably related to a reduction or loss of cambial activity during the evolution of a herbaceous habit, and it is associated with very short fusiform initials (Gibson 1973, 1978; Rajput and Rao 1998, 2000). Uniseriate, and rarely biseriate rays, heterogeneous or homogeneous and often very short and narrow, have been described for trees and vines of *Bougainvillea*, *Colignonia*, *Guapira*, *Neea* and *Pisonia* (Chalk and Chattaway 1937; Barajas-Morales and León-Gómez 1989; Plugia and Norverto 1990). Stems with cell-like rays, which include “radial panels of conjunctive parenchyma” have been described for *Bougainvillea* (Esau and Cheadle 1969; Carlquist 2004), whereas “small ray-like cell configurations” have been described for *Commicarpus africanus* Dandy (Fahn et al. 1986).

## Primary growth and pith

Medullary bundles, considered supplementary vascular bundles, have been reported in more than 30 angiosperm families, including Nyctaginaceae (Balfour 1965; Metcalfe and Chalk 1989; Costea and DeMason 2001). The arrangement of the medullary bundles in *Mirabilis*, which consists mainly of a pair of central large medullary bundles alternating with small bundles, is similar to that observed in *Bougainvillea* and related to the primary leaf traces (Balfour 1965). Although all species of *Mirabilis* have opposite leaves, the number of medullary bundles is variable; therefore, it is possible that the medullary bundles within *Mirabilis* resemble the two types described by

Costea and DeMason (2001) for Amaranthaceae. One type consists of an inner ring, with major central bundles, that gives rise to either opposite leaf traces and an inner branch trace. The second type consists of an outer ring of minor bundles that gives rise to the outer branch traces (Costea and DeMason 2001). In addition, some medullary bundles have limited secondary growth, resulting in an increase in size due to the cambium activity (Balfour 1965).

The presence of pith with brachysclereids in the erect stems of *M. coccinea* and in the clambering stems of *M. laevis*, reported for the first time here for Nyctaginaceae, suggests that the lignified pith could be correlated to an increase in mechanical strength. This hypothesis needs further empirical studies. Carlquist (1975) suggested that lignifications in primary tissues of stems and branches lead to the acquisition of great mechanical strength. Pith lignification in *Mirabilis* does not appear to be related to habit or stem size (Table 2), but stem age is unknown for the specimens, although all samples were removed from the wider fertile stems.

## Master cambium and vascular cambium

The secondary thickening in Nyctaginaceae involves both master cambium and vascular cambium (Carlquist 2007). The master cambium occurs as a ring around the axis, and produces outward secondary cortex and inward vascular cambia and conjunctive tissue. The vascular cambium produces outward secondary phloem and inward secondary xylem. The activity of both cambia produces stems with successive rings or bands of vascular increments, each consisting of secondary phloem and xylem embedded in a background of conjunctive tissue (Carlquist 2004, 2007). In our study involving *Mirabilis*, both the master cambium (Fig. 2a) and the vascular cambium were observed, but detailed observations are required in order to identify their products, especially in species that have fibrous conjunctive tissue. This is because these fibres, along with xylem fibres, form a single successive ring, and the boundary between the two types of fibres is not evident. In contrast, species with parenchymatous thin-walled conjunctive tissue possess xylem fibres that are easily identifiable. In order to properly interpret secondary growth in Nyctaginaceae, it is important to recognize the variation of the conjunctive tissue, as was pointed by Mikesell and Popham (1976). In general it is also important to recognize and differentiate the histological products of each type of meristem.

## Anatomical characters, habit and duration of the stems

Some stem anatomical characters such as pith and vascular cylinder cells are related to habit within *Mirabilis*



(Table 1). The three sampled herbaceous species (*M. longiflora*, *M. oxybaphoides* and *M. violacea*) with annual, prostrate or slightly decumbent stems have a vascular cylinder possessing parenchymatous conjunctive tissue. Shrubby and suffrutescent species with erect to decumbent or ascending stems, have fibrous conjunctive tissue, and *M. glabrifolia*, *M. jalapa* and *M. viscosa* also have thin-walled sclereids and pedomorphic rays. Herbaceous and suffrutescent species have parenchymatous pith, and with the exception of *M. coccinea* and *M. laevis* have brachysclereids. However, the shrubby species, *M. oligantha* and *M. tenuiloba* have pith with thin-walled sclereids (also observed in the suffrutescent *M. pudica*). Species with less parenchyma between the bands of the vascular tissue supposedly mimic more closely the xylem produced by a normal cambium (Carlquist 1975). For the herbaceous species the xylem has thin-walled wide fibres, and wide vessel tangential diameter, whereas the shrubby species have thick-walled fibres not only in the xylem but also in the conjunctive tissue.

#### General evolution

According to Carlquist (2001), normal cambial growth is a primitive state for the betalain-containing families, and cambial variants have evolved multiple times within the group as an alternative solution to the production of secondary tissues. For Nyctaginaceae, the ontogeny of secondary growth, which occurs due to the activity of the master cambium and the vascular cambium, does not greatly differ within the group and is a constant taxonomic character (Plugia and Norverto 1990). The distribution of the anatomical stem characters on the molecular phylogeny by Douglas and Manos (2007) suggests secondary growth by successive cambia as a potential synapomorphy for Nyctaginaceae, as well as a general trend to the herbaceous habit. The optimization (Fitch 1971) of anatomical features onto the *Mirabilis* molecular phylogeny by Levin (2000) suggests that the plesiomorphic condition for the genus is the absence of pedomorphic rays with an autapomorphic secondary origin in *M. jalapa* (Fig. 5). Nevertheless, we concur with Carlquist (2001) that without understanding the ontogeny of this tissue, it is not possible to understand the resulting array of ray types or to use them accurately in a comparative manner. The optimization of brachysclereids suggests independent origins in *M. coccinea* and *M. laevis*. The habit optimization suggests suffrutescence as the plesiomorphic condition for the genus, with an autapomorphic secondary change to shrubby habit in *M. tenuiloba* and an independently originated secondary herbaceous habit in *M. longiflora*.

With regard to the evolution of successive rings, Joshi (1937) suggested the presence of several consecutive rings of growth as the most primitive condition in some Amaranthaceae and Chenopodiaceae. Costea and DeMason (2001) suggested two evolutionary trends towards a reduction of the secondary cambia to smaller segments: a decrease in the number of successive rings, and the development of short bands or islands of phloem conjunctive tissue (foraminate structure). However, our observation of semicomplete rings or outward tangential bands of phloem conjunctive tissue-like “concentric rings”, as well as inward short bands or islands in the stems of *M. albida* and *M. viscosa*, suggests that both arrangements are probably related to the accumulation of secondary thickening rather than the result of common ancestry.

#### Conclusions

This study provides new information about the stem anatomy of little-known species of *Mirabilis*, showing that it has a greater variability than previously described. The distribution of the observed anatomical stem characters does not support the current infrageneric classification. Some stem anatomical characters such as pith and vascular cylinder cells are apparently related to the habit within *Mirabilis*. This study also revealed novel anatomical characters for Nyctaginaceae and suggests that different anatomical strategies for achieving a herbaceous suffrutescent habit and mechanical strength occurred during the evolution of *Mirabilis*. Further molecular phylogenies, including a broader sample of *Mirabilis*, may corroborate the evolutionary hypothesis suggested for some anatomical characters. Moreover, additional ontogenetic studies for the pedomorphic rays within *Mirabilis* will improve our knowledge about its anatomical characters.

**Acknowledgments** We thank the curators of ARIZ, CAS, ENCB, GH, IEB, MEXU, US and XAL for granting permission to remove samples for this study; Berenit Mendoza for SEM technical assistance; and Julio Cesar Montero and Helga Ochoterena for art work. We appreciate the critical revision of the manuscript by S. Carlquist, F. Lens, H. Ochoterena and V. Steinmann, which greatly improved the original version. This research was supported by the Posgrado en Ciencias Biológicas-Universidad Nacional Autónoma de México and Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT; fellowship and grant 172344 to the first author).

#### Appendix 1

*Mirabilis* representative specimens examined with acronyms following Holmgren et al. (1990). Those used for anatomical studies are marked with an asterisk (\*).

*M. albida*

**MEXICO: Baja California.** Moran 18526 (CAS, ENCB). **Chihuahua.** Stewart 2379 (GH); 2498 (GH). **Coahuila.** Hinton et al. 20417 (MEXU). Johnston 8942 (GH). Palmer 1113 (GH). **Durango.** Gentry 8426 (US). González & Rzedowski 1600 (MEXU). Shreve 9125 (GH). **Nuevo León.** Hernández-Ledesma et al. 87 (MEXU\*). Hinton et al. 19780 (MEXU). **San Luis Potosí.** Lundell 5291 (US). Schaffner 177 (GH, MEXU). **Sonora.** White 2710 (GH). **Tamaulipas.** Ginzburg & Whittemore 130 (MEXU). **Zacatecas.** Henrickson 13383 (MEXU). **USA: Arizona.** Eastwood 17639 (CAS). Gentry 4549 (CAS). Spellenberg & Spellenberg 3498 (ENCB). **Arkansas.** Demaree 8435 (GH, US). **California.** Alexander & Kellog 2339 (GH). Morefield 3997 (GH). Peñalosa 1783 (CAS). **Nevada.** Alexander & Kellog 2455 (GH). Clokey 8337 (ARIZ, CAS, MEXU). **New Mexico.** Bennett 212 (ARIZ). Gentry 59 (ARIZ). Ripley & Barneby 8359 (CAS). **Oklahoma.** Palmer 8992 (CAS). Waterfall 8173 (CAS). **South Dakota.** Over 5057 (US). Rydberg 956 (US). **Missouri.** Henderson 67-1654 (CAS). Standley 8345 (US). **Texas.** Cory 16302 (GH). Fryxell 1888 (ENCB). Hanson 537 (ARIZ, ENCB). **Utah.** Ripley & Barneby 9263 (CAS).

*M. alipes*

**USA: California.** Heller 8230 (GH, US). Morefield & McCarty 3334 (ARIZ\*, GH). Lemmou 1875 (US). **Nevada.** Archer 6192 (ARIZ, GH). Mason 15187 (ARIZ\*). Purpus 5862 (US). **Utah.** Cronquist 10014 (ARIZ, GH). Harrison 6363 (US). Holmgren & Reveal (ARIZ).

*M. coccinea*

**MEXICO. Sonora.** White 3884 (GH). **USA: Arizona.** Forbes 1733 (ENCB). Hodgson 2229 (MEXU). McGill LAM1439 (ENCB\*). McLaughlin 9354 (ARIZ). **California.** Henrickson 10847 (MEXU\*). **New Mexico.** Barneby 12926 (CAS). Hess 1984 (US). Metcalfe 1379 (GH, US).

*M. glabra*

**MEXICO: Chihuahua.** LeSueur 390 (MEXU). Pringle 1126 (MEXU\*). **USA: Arizona.** Maki s/n (US\*). **Colorado.** Piemeisel 1503 (US). Rogers 4886 (US). Kansas. Hitchcock 421b (US\*). **New Mexico.** Pearce 2912 (ARIZ). Standley 7980 (US). Wooton s/n (US\*). **Oklahoma.** Rogers 4741 (US). Stevens 3303(US). Waterfall 7449 (CAS). **Texas.** Haward 18 (US). Hitchcock 2781 (CAS). Palmer 9794 (US).

*M. glabrifolia*

**MEXICO: Aguascalientes.** Rollins & Roby 74109 (ENCB). **Chihuahua.** Wilkinson 75 (CAS). **Coahuila.** Hinton et al. 22851 (IEB, MEXU). Nesom et al. 7676 (IEB, MEXU). Spellenberg et al. 10695 (MEXU). **Durango.** Acevedo 196 (IEB, MEXU, XAL). Jiménez 199 (IEB, MEXU). Spellenberg 2936 (ENCB). **Estado de México.** Matuda 19523 (MEXU). Salinas 127 (ENCB, IEB). Ventura 127 (IEB, MEXU). **Guanajuato.** Rzedowski 41505 (IEB, MEXU, XAL). Steinmann et al. 3791(IEB, MEXU). Ventura & López 6064 (IEB, MEXU, XAL). **Hidalgo.** Fisher 3776 (US). Hernández 6780 (MEXU, XAL). Hernández-Ledesma et al. 25 (MEXU\*); 35 (MEXU\*). Matuda 19364 (MEXU). **Jalisco.** Santana 2482 (MEXU). Villareal 5185 (ENCB). **Nuevo León.** Hernández-Ledesma et al. 77 (MEXU\*). Hinton 23006 (IEB, MEXU). Spellenberg et al. 10669 (MEXU). **Oaxaca.** Calzada 22044 (MEXU). Dorado & Salinas F-2821 (XAL). Le Duc et al. 233 (MEXU). **Puebla.** Chiang et al. F-18 (ENCB). Le Duc et al. (MEXU). Wolfgang 204 (CAS, MEXU). **Querétaro.** Argüelles 1856 (IEB, MEXU). Rzedowski 43973 (IEB, MEXU). Zamudio 2450 (IEB, MEXU). **San Luis Potosí.** Hinton et al. (ENCB, IEB, MEXU). Pennell 18042 (MEXU, US). Purpus 5411 (MEXU, US). **Zacatecas.** Johnston 11585 (MEXU).

*M. gracilis*

**MEXICO: Jalisco.** Magallanes 3822 (MEXU); 4434 (MEXU). **Michoacán.** Illescas & Sparza 59 (MEXU). Le Duc et al. 246 (MEXU). **Nayarit.** Ramírez & Flores 1054 (ENCB\*); 1089 (ENCB\*). **Nuevo León.** Lavin et al. 4850 (MEXU). **Oaxaca.** Cortés & Torres 49 (MEXU). **Querétaro.** Carranza & Zamudio 5502 (MEXU). Servín 462 (MEXU).

*M. grandiflora*

**MEXICO: Jalisco.** Ayala 847 (MEXU). Calónico & Domínguez 4877 (MEXU). Delgado 73 et al. (MEXU). Delgado & Hernández 322 (MEXU). Domínguez 567 (MEXU\*). Le Duc et al. 250 (MEXU). Lott 4085 (MEXU\*). **Oaxaca.** Castrejón et al. 1098 (MEXU). Perret et al. 673 (MEXU). Zafra et al. 1043 (MEXU).

*M. jalapa*

**BELIZE: Cayo.** Atha 1094 (MEXU). **COSTA RICA: San José.** Burger 10855 (MEXU). Döbbeler 1331 (MEXU). **GUATEMALA: Chiquimula.** Véliz MV 92.2263 (MEXU); MV 99.7095 (MEXU). **Zacapa.** Reyes

1371 (MEXU). **HONDURAS: Tegucigalpa.** Ochoa 50 (MEXU). **MEXICO: Aguascalientes.** Avalos 96 (MEXU). García 4750 (MEXU). **Campeche.** Martínez et al. 35891 (MEXU). Méndez 4654 (MEXU). **Chiapas.** Breedlove 39946 (MEXU). Méndez 6352 (MEXU). Rodríguez & Villareal 1366 (MEXU). **Distrito Federal.** Hernández-Ledesma & Alvarado-Cárdenas 91 (MEXU\*). Panti 528 (MEXU). Vibrans 7002 (MEXU). **Jalisco.** Ochoterena et al. 350 (MEXU\*). **Estado de México.** Bye & Linares 26067 (MEXU). Matuda et al. 3166 (MEXU). **Guanajuato.** Martínez 384 (MEXU). Ocampo 48 (MEXU). **Guerro.** Calónico 17233 (MEXU). Kruse 1440 (MEXU). **Hidalgo.** Guízar et al. 5200 (MEXU). Hernández-Ledesma et al. 34 (MEXU). **Jalisco.** Cortes 246 (MEXU). Jack & Sydor 74 (MEXU). **Michoacán.** Escobedo 1051 (MEXU). Soto 5262 (MEXU). **Morelos.** Cabrera 14593 (MEXU). Monroy 5464 (MEXU). **Nayarit.** Flores et al. 3839 (MEXU). Tenorio & Flores 16206 (MEXU). **Oaxaca.** Acosta 1477 (MEXU). Bruft 1273 (MEXU). Maya 3569 (MEXU). **Puebla.** Dunn et al. 23305 (MEXU). López 229 (MEXU). Nolzco & Miranda 4538 (MEXU). **Quintana Roo.** Balam 389 (MEXU). Gutiérrez 384 (MEXU). Villanueva 744 (MEXU). **San Luis Potosí.** Alarcon 1401 (MEXU). Moran 7650 (MEXU). **Tabasco.** Ortiz 513 (MEXU). Ventura 20043 (MEXU). **Tamaulipas.** Iltis 1758 (MEXU). **Tlaxcala.** Flores 82 (MEXU). Ruiz 208 (MEXU). Sánchez 342 (MEXU). **Veracruz.** Calzada 11711 (MEXU). Castillo 3023 (MEXU). Ortega 313 (MEXU). **Yucatán.** Fores 10330 (MEXU). Gentle 813 (MEXU). Narváez 1039 (MEXU). **Zacatecas.** Henrickson 13390 (MEXU). **USA: Louisiana.** Dutton & Moore 2732 (MEXU). **South Carolina.** Leonard & Radford 1962 (MEXU). **Texas.** Lindheimer 1103 (MEXU).

*M. laevis*

**MEXICO: Baja California.** Moran & Reveal 19671(US). Ochoterena & Little 320 (MEXU\*). Wiggins & Wiggins 15956 (US). **Baja California Sur.** Hernández-Ledesma et al. 55 (MEXU\*). **USA: Arizona.** Bartram 314 (US). Harrison 986 (US). Wright 83876 (ARIZ). **California.** Abrams 3678 (US). Grinnell 399 (US). Shreve 8212 (ARIZ). **Nevada.** Clokey 7079 (US). Kennedy 1585 (ARIZ, US). Watson 963 (US). **New Mexico.** Vasey 22612 (US). **Oregon.** Holmgren & Reveal 870 (US). **Utah.** Bailey 1956 (US). Christian 897 (ARIZ). Hall 1561 (US).

*M. linearis*

**MEXICO: Chihuahua.** Stewart 13268 (MEXU\*); Wendt et al. 9912D (MEXU\*). **Coahuila.** Johnston 8555 (MEXU). Villareal & Carranza 3745 (MEXU). **Durango.** Chávez 38 (MEXU). **Nuevo León.** Chiang et al. 8006

(MEXU). **USA: Arizona.** Ferris 10163 (CAS, US). Harrison 4770 (US). Hodgson 2493 (MEXU). **California.** Cutler 3107 (MEXU). **Colorado.** Ehlers 4657 (MEXU). Ferris 11567 (CAS\*). Shantz 1261 (US). **Kansas.** McGregor 14466 (US). Smith 269 (US). **Montana.** Wilcox 300 (US). Williams 283 (US). **Nebraska.** Clements 2665 (US). Rydberg 308 (US). **Nevada.** Tiehm & Crisafulli 11428 (MEXU). **New Mexico.** Hitchcock 4432 (US). Metcalfe 1349 (US). Standley 13268 (US\*). **Oklahoma.** Carleton 501 (US). Stevens 1790 (US). **Texas.** Mueller 7993 (US). Rose 18009 (US). Wolff 3334 (US). **Utah.** Graham 9910 (US). Watson 964 (US). **Wyoming.** Rollins 1087 (US). School 7196 (US).

*M. longiflora*

**MEXICO: Aguascalientes.** García 2521 (IEB). **Chihuahua.** Benítez 2003 (MEXU). Henrickson 184225 (MEXU). Stewart 960 (MEXU). **Coahuila.** Carranza 3573 (MEXU). Spencer 1462 (MEXU). Villa real & López 902 (MEXU). **Distrito Federal.** Espinoza & Rivera (MEXU). Lyonnet 985 (MEXU). Ventura 1876 (MEXU). **Durango.** Acevedo 82 (IEB, MEXU). Bravo 126 (MEXU). Jack 180 (MEXU). **Estado de México.** Matuda 26264 (MEXU). Rzedowski 38073 (IEB, MEXU). **Guanajuato.** Castillejos 1133 (MEXU). Hernández-Ledesma 62 (MEXU\*). Ventura & López 8365 (IEB, MEXU). **Hidalgo.** Espinosa 694 (MEXU). Hernández 4867 (MEXU). Hernández-Ledesma et al. 32 (MEXU). **Jalisco.** Sahagún et al. 1715 (MEXU\*). **Michoacán.** Escobedo 1498 (MEXU). Rzedowski 39960 (IEB, MEXU). Spellenberg 12936 (IEB). **Morelos.** Miranda 514 (MEXU). Pringle 6377 (MEXU). **Oaxaca.** Conzatti 973 (MEXU). García 1098 (MEXU). **Puebla.** Koch 9911 (MEXU). Poole & Guzmán 1555 (IEB). **Querétaro.** Hernández et al. 10091 (MEXU). Nava 120 (IEB). Rodríguez & Osorno (IEB). **San Luis Potosí.** Johnston et al. 12267 (MEXU). **Tamaulipas.** Banuet et al. 273 (MEXU). **Tlaxcala.** Ruíz 240 (MEXU). Vibrans 2421 (MEXU). **Veracruz.** Castillo-Campos et al. 18947. (MEXU). Ramos 283 (MEXU). Turner 15209 (MEXU). **USA: Arizona.** Billiet & Jadin 7233 (MEXU). Elias et al. 12097 (MEXU). Holler et al. 1024 (MEXU). **New Mexico.** Le Duc 185 (MEXU).

*M. melanotricha*

**MEXICO: Chihuahua.** Bye 1814 (MEXU). Muller 3456 (GH). Pennel 19187 (GH). **Distrito Federal.** Paray 381(ENCB). Rzedowski 28597 (ENCB\*). **Durango.** Bravo & Ramos 121 (MEXU). **Estado de México.** Rzedowski 32171 (ENCB\*). **Guanajuato.** Genelle & Fleming 887 (MEXU). Rzedowski 52378 (MEXU). Zamudio & Murillo 10830 (MEXU). **Hidalgo.** Díaz et al. 856 (MEXU).

Ventura 1722 (MEXU\*); 1848 (MEXU). **Puebla**. Ventura 22232 (MEXU). **San Luis Potosí**. Fryxell 3807 (ENCB). **USA: Arizona**. Chamberland 1655 (ARIZ). Eggleston 10810 (GH, US). Rusby 952 (US). **New Mexico**. Arsène 17556 (US). Blumer 232 (GH). Norris 17856 (MEXU).

*M. multiflora*

**MEXICO: Baja California**. Moran 13640 (GH). **Chi-huahua**. Chiang et al. 8697 (MEXU). Lasey 45 (GH). LeSueur 396 (GH). Marsh 1464 A (GH). **Guanajuato**. Correl & Johnston 19874 (MEXU). Rzedowski 44720 (MEXU). Ventura & López 8023 (MEXU). **Nuevo León**. Chiang et al. 8258F (MEXU). Hinton 18436 (MEXU). **San Luis Potosí**. Rzedowski 6301 (ENCB). Shreve 8711 (ARIZ). **Zacatecas**. Tenorio & Romero 2178 (MEXU). **USA: Arizona**. Bailey 1937 (US). Cutler 3127 (GH). Deaver 6272 (ARIZ). Landrum et al. 6809 (MEXU). Shreve 4815 (ARIZ, US). **California**. Bacigalupi 3812 (ARIZ). Maguire & Holmgren 26024 (GH). Purpus 5418 (US). Twisselmann 10868 (ENCB). **Colorado**. Baker 81 (GH). Clover 7103 (ARIZ). Rollins 1583 (GH, US). **Nevada**. Beatley 10810 (ENCB). Clokey 5455 (US). Train 1703 (GH, ARIZ). **New México**. Barkley 14583 (GH). Parker 1808 (ARIZ). Standley 6302 (US). Wooton & Standley 3910 (ENCB\*). **Texas**. Correll 31674 (GH). Fryxell 3099 (ENCB\*). Riskind 2018 (MEXU). Tharp 3398 (US). Warnock 37 (ARIZ, GH). **Utah**. Atwood 4114 (US). Cottam 8799 (ARIZ). Neese 13492 (GH). Walker 366 (US, GH).

*M. nyctaginea*

**CANADA: Ottawa**. Boivin et al. 13129 (CAS). **Quebec**. Cayouette & Bernard 73-609 (MEXU). **Manitoba**. Scoggan 11490 (GH). **Ontario**. Soper 2729 (GH). **USA: Arizona**. Davidson 516 (CAS). **Arkansas**. Croker 17003 (CAS). Demaree 6970 (US). **Colorado**. Eastwood 5591 (CAS). Osterhout 4157 (US). Weber 6451 (CAS). **Illinois**. Balduf 81 (ARIZ). Boufford & Muehlenbach 20551 (CAS, GH). Crampton 123 (US). **Indiana**. Davidson 1474 (US). Pammel 234 (GH). Rose 3808 (CAS). **Iowa**. Hayden 4021 (GH, US). Woodland 1399 (CAS). **Kansas**. McGregor 14288 (US). Poole 269 (GH). Rose & Fitch 17002 (US). **Kentucky**. Braun & Cincinnati 3349 (US). McFarland 2 (CAS, GH). **Michigan**. Bennett 2697 (US). Ehlers 5921 (US). **Minnesota**. McNeilus 88-206 (MEXU). Over 17285 (US). Rosenbell 5155 (GH). **Missouri**. Bush 7580 (GH, US). Standley 9246 (US). Thompson 2201 (ENCB). **Nebraska**. Clements 2607 (US). Hapeman 2348 (ARIZ). Morrison 911 (CAS). **Nevada**. Tiehm 2208 (CAS). Williams 75-93 (CAS). **New Mexico**. Niles 638 (ARIZ). Wooton 221 (CAS). **New York**. Cowin 425 (US). House

19201 (GH). Muenscher & Lindsey 3241 (GH, US). Nee 43870 (MEXU\*). **Ohio**. Bartley 1461 (US). Cobbe 95 (CAS). Rose 18132 (US). **Oklahoma**. Clemens 11571 (CAS). Rogers 5107 (US). Stevens 655 (CAS, US). **South Dakota**. Forwood 316 (US). Halse 3241 (ARIZ, CAS). Rydberg 953 (US). **Tennessee**. Beardsley 893 (GH). Donell 194 (US). Mortimer 40 (US). **Texas**. Albee 1955 (ARIZ, US). Cory 8524 (ARIZ). Reverchon 790 (ARIZ). Tharp 1494 (US). **Wisconsin**. Nee 22064 (XAL\*). Steele 61 (US). Ziegler & Leykom (MEXU). **Wyoming**. Macbride 2509 (CAS). Nelson 469 (US). Porter 5345 (CAS).

*M. oligantha*

**MEXICO: Baja California**. Gentry & Fox 11751 (MEXU). Moran 10346 (MEXU). Panero et al. 2816 (MEXU). Porter 173 (MEXU\*). Wiggins 4406 (CAS, US). Wiggins & Wiggins 15940 (MEXU\*).

*M. oxybaphoides*

**MEXICO: Coahuila**. Hinton et al. 17926 (IEB, MEXU). Robert & Passini 5753 (ENCB). Stanford et al. 400 (CAS, GH). **Nuevo León**. Hernández-Ledesma et al. 71 (MEXU\*); 76 (MEXU\*). Hinton 17556 (ENCB); Hinton et al. 18491 (ENCB, MEXU). **USA: Arizona**. Hough 91 (US). Jones 6060 (US). **Colorado**. Anect 224 (US). Standley 6022 (US). Walker 508 (US). **New Mexico**. Eggleston 19104 (US). Spellenberg & Spellenberg 2738 (ENCB\*). Standley 6198 (US). Wooton 2823 (US). **Texas**. Hanson 526b (ENCB). Mueller 7994 (US). Warnock 26 (US).

*M. pringlei*

**MEXICO: Colima**. Santana & Cervantes 379 (MEXU). **Estado de México**. Espejo 1821 (MEXU). Hinton 4356 (MEXU, US). Hinton et al. 6418 (GH, US). **Guerrero**. Catalán et al. 725 (MEXU). Pringle 10384 (ENCB\*). Rzedowski 16089 (ENCB). **Jalisco**. Carrillo-Reyes 2303 (MEXU\*). Gentry 19993 (MEXU). Zamudio 4291 (MEXU). **Michoacán**. Dieterle 4325 (ENCB, MEXU). Hinton et al. 13080 (GH, MEXU). Martínez & Soto 1287 (ENCB, MEXU). **Nayarit**. Calzada et al. 18640 (MEXU). Flores-Franco et al. 2765 (MEXU). **Puebla**. Guízar 1070 (MEXU).

*M. pudica*

**USA: Nevada**. Beatley 10688 (US); 15696 (US). Beatley & Carl 3343 (US\*). Beatley & Reveal 12359 (US). Morefield et al. 4464 (MEXU\*).

*M. sanguinea*

**MEXICO: Chiapas.** Breedlove 28076 (MEXU). **Colima.** Sanders et al. 11529 (MEXU). Vázquez & Phillips 841 (MEXU). **Estado de México.** Hinton et al. 10297 (MEXU). **Guerrero.** Hinton et al. 10452 (MEXU). Soto 9698 (MEXU\*). **Jalisco.** Fishbein & Steinmann 5141 (MEXU). Jack 173-A (MEXU). **Michoacán.** Escobedo 2037 (MEXU). Hinton et al. 11976 (MEXU). **Oaxaca.** Calzada 21058 (MEXU). Campos & Toriz 3209 (MEXU). Reyes 1990 (MEXU\*).

*M. suffruticosa*

**GUATEMALA: El Progreso.** García et al. MG 761 (MEXU). **MEXICO: Oaxaca.** Orcutt 5331 (MEXU\*). Pérez & Reyes 1794 (MEXU). Saynes & Sánchez 3550 (MEXU).

*M. tenuiloba*

**MEXICO: Baja California.** Cowan 2321 (ENCB, MEXU). Gentry 8712 (MEXU\*). Moran 7251 (MEXU). Wiggins & Wiggins 15863 (MEXU\*). **Sonora.** Felger et al. 71-1 (MEXU). Russell & Thomas 17573 (ENCB\*, MEXU).

*M. triflora*

**MEXICO: Baja California.** Hammerly 285 (GH, US). **Baja California Sur.** Brandegees s/n (US\*). Breedlove & Axelrod 43422 (MEXU). Carter 2695 (US). Jones 24151 (GH). **Jalisco.** Cuevas & Guzmán 3415 (MEXU). Pilz 1260 (MEXU\*). Rzedowski 21866 (ENCB\*).

*M. violacea*

**COSTA RICA: Puntarenas.** Weston et al. 5656 (MEXU). **EL SALVADOR: La Libertad.** Renderos 510 (MEXU). **Santa Ana.** Linares et al. 1342 (MEXU). **GUATEMALA: El Progreso.** Ramírez & Véliz 772 (ENCB). Peten 328 (MEXU). **Sacatepéquez.** Véliz 94. 3724 (MEXU). **HONDURAS: Cortes.** Molina & Molina 34432 (MEXU). **Francisco Morazán.** Molina 33876 (MEXU). Williams & Molina 10503 (MEXU). **MEXICO: Chiapas.** Breedlove 37808 (MEXU). Matuda 15967 (MEXU). Méndez & Martínez (CAS, ENCB). Miranda 5361 (MEXU). **Coahuila.** Wendt et al. 1247 (MEXU). **Distrito Federal.** Bopp 78 (ENCB). Hernández-Ledesma 63 (MEXU\*). **Estado de México.** Rzedowski 28386 (ENCB). Ventura 216 (ENCB, MEXU). Vibrans 7248 (MEXU). **Guanajuato.** Ocampo 77 (MEXU). **Hidalgo.** Gonzáles 2880 (CAS). Pringle 11337 (CAS, MEXU). Matuda 18885 (MEXU). **Michoacán.**

Huerta 532 (MEXU). Silva-Sáenz 975 (MEXU). **Oaxaca.** Pérez-García & Reyes 1794 (MEXU). Saynes & Sánchez 3550 (MEXU). **Puebla.** Tenorio et al. 9437 (MEXU). **Querétaro.** Argüelles 2907 (MEXU). **San Luis Potosí.** Gómez-Hinostrosa & Bárcenas CGH01302 (MEXU). **Veracruz.** Acosta & Acosta 373 (MEXU, XAL). Dorantes & Márquez 1502-D (ENCB). Hansen & Nee 7440 (XAL). **Yucatán.** Calzada et al. 6452 (XAL). Enríquez 754 (MEXU). Steere 1578a (MEXU). **NICARAGUA: Granada.** Araquistain & Moreno 2829 (MEXU). **Matagalpa.** Harmon & Fuentes 6349 (ENCB). Sandino & Guzmán 827 (MEXU). **Momotombo.** Smith 158 (MEXU).

*M. viscosa*

**MEXICO: Aguascalientes.** De la Cerda 5662 (MEXU). Hernández et al. 238 (MEXU). **Coahuila.** Lyle & Mueller 622 (ARIZ). **Durango.** Fernández 1201 (MEXU). Kimnach & Brandt 1115 (MEXU). Spellenberg et al. 2725 (MEXU). **Estado de México.** Matuda et al. 27070 (MEXU). **Guanajuato.** Barriga 3335 (IEB, MEXU, XAL). Ventura & López 8442 (IEB, MEXU, XAL). Rzedowski 52141 (IEB, MEXU, XAL). **Guerrero.** Calónico 6048 (MEXU). Cruz 1261 (MEXU). **Hidalgo.** Hernández et al. 6434 (MEXU, XAL). Hernández-Ledesma et al. 4 (MEXU\*); 10 (MEXU\*). Rzedowski 49529 (XAL). **Jalisco.** Acevedo et al. 1195 (MEXU). Cházaro et al. 7045 (MEXU). Flores & Martínez 1761 (XAL). **Michoacán.** Escobedo 1802 (MEXU). Medina 1254 (MEXU). **Morelos.** Boyd 60 (MEXU). Forbey 104 (MEXU). Miranda 1355 (MEXU). **Nuevo León.** Hinton 24403 (MEXU). Rollins & Roby 74139 (ENCB). **Oaxaca.** Breedlove 12256 (CAS). Calzada 23704 (MEXU). Chiang 1982 (XAL). **Puebla.** Cabrera & Flores 12194 (MEXU). Lyonnet 3097 (MEXU). Vibrans 2998 (MEXU). **Querétaro.** Carranza 988 (IEB, MEXU, XAL). González Ponce 1286 (IEB, MEXU). Rzedowski 49632 (IEB, MEXU). **Tamaulipas.** Nee et al. 19448 (MEXU). Rodríguez 184 (MEXU). **Tlaxcala.** Ramírez 404 (MEXU). **Veracruz.** Ventura 8506 (MEXU). **Zacatecas.** Enríquez 809 (MEXU). Rollins & Roby 74131 (ENCB).

## References

- Balfour E (1965) Anomalous secondary thickening in Chenopodiaceae, Nyctaginaceae and Amaranthaceae. *Phytomorphology* 15:111–122
- Barajas-Morales J, León-Gómez C (1989) Anatomía de maderas de México: Especies de una selva baja caducifolia. *Publicaciones especiales I. Instituto de Biología. UNAM, México, DF*
- Barghoorn ES (1941) The ontogenetic development and phylogenetic specialization of rays in the xylem of dicotyledons – III. The elimination of rays. *Bull Torrey Bot Club* 68:317–325

- Carlquist S (1970) Wood anatomy of insular species of *Plantago* and the problem of raylessness. *Bull Torrey Bot Club* 97:353–361
- Carlquist S (1975) Ecological strategies of xylem evolution. University of California Press, Berkeley
- Carlquist S (2000) Wood and stem anatomy of Phytolaccoid and Rivinoid Phytolaccaceae (Caryophyllales): ecology, systematics, nature of successive cambia. *Aliso* 19:13–29
- Carlquist S (2001) Comparative wood anatomy, 2nd edn. Springer Verlag, Berlin
- Carlquist S (2003) Wood and stem anatomy of woody Amaranthaceae s.s.: ecology, systematic and the problem of defining rays in dicotyledons. *Bot J Linn Soc* 143:1–19
- Carlquist S (2004) Lateral meristems, successive cambia and their products: a reinterpretation based on roots and stems of Nyctaginaceae. *Bot J Linn Soc* 146:129–143
- Carlquist S (2007) Successive cambia revisited: ontogeny, histology, diversity, and functional significance. *J Torrey Bot Soc* 134:301–332
- Chalk L, Chattaway MM (1937) Identification of woods with included phloem. *Trop Woods* 50:1–31
- Costea M, DeMason DA (2001) Stem morphology and anatomy in *Amaranthus* L. (Amaranthaceae) taxonomic significance. *J Torrey Bot Soc* 128:254–281
- Douglas NA, Manos PS (2007) Molecular phylogeny of Nyctaginaceae: taxonomy, biogeography and characters associated with a radiation of xerophytic genera in North America. *Am J Bot* 94:856–872
- Esau K, Cheadle VI (1969) Secondary growth in *Bougainvillea*. *Ann Bot* 33:807–819
- Fahn A, Werker E, Baas P (1986) Wood anatomy and identification of trees and shrubs from Israel and adjacent regions. Israel Academy of Sciences, Jerusalem
- Fay JJ (1980) Nyctaginaceae. In: Gómez A (ed) *Flora de Veracruz*, Fasc. 13. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Veracruz
- Fitch WM (1971) Towards defining the course of evolution: minimum change for a specific topology. *Syst Zool* 20:406–416
- Gibson AC (1973) Comparative anatomy of secondary xylem in Cactoideae (Cactaceae). *Biotropica* 5:29–65
- Gibson AC (1978) Rayless secondary xylem of *Halophytum*. *Bull Torrey Bot Club* 105:39–44
- Heimerl JD (1934) Nyctaginaceae. In: Engler A, Prantl K (eds) *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, 2nd edn. 16c. Engelmann, Leipzig
- Holmgren PK, Holmgren NH, Barnett LC (1990) *Index herbariorum*. Part I. The herbaria of the world, 8th edn. New York Botanical Garden, New York
- IAWA Committee (1989) IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bull* 10:219–332
- Joshi AC (1937) Some salient points in the evolution of the secondary vascular cylinder of Amaranthaceae and Chenopodiaceae. *Am J Bot* 1:3–9
- Le Duc A (1995) A revision of *Mirabilis* section *Mirabilis* (Nyctaginaceae). *Sida Contrib Bot* 16:613–648
- Levin RA (2000) Phylogenetic relationships within Nyctaginaceae tribe Nyctaginaceae: evidence from nuclear and chloroplast genomes. *Syst Bot* 25:738–750
- Lujan OE (1974) Anomalous secondary growth in stems of the arborescent ipomeas (Convolvulaceae). Master of Arts thesis, California State University
- Metcalfe CR, Chalk L (1989) Anatomy of the dicotyledons, vol II, 2nd edn. In: Wood structure and conclusion of the general introduction. Clarendon Press, Oxford
- Mikesell JE, Popham RA (1976) Ontogeny and correlative relationships of the primary thickening meristem in Four-O'clock plants (Nyctaginaceae) maintained under long and short photoperiods. *Am J Bot* 63:427–437
- Pilz G (1978) Systematics of *Mirabilis* subgenus *Quamoclidion* (Nyctaginaceae). *Madroño* 25:113–176
- Plugia MP, Norverto CA (1990) Estructura y ontogenia del leño anómalo de *Pisonia zapallo* Griseb. (Nyctaginaceae). *Parodiana* 6:227–239
- Pool A (2000) Nyctaginaceae. In: Stevens DC, Ulloa UC, Pool A, Montiel OM (eds) *Flora de Nicaragua* 85. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis Missouri, pp 1581–1592
- Pulawska Z (1973) The parenchyma-vascular cambium and its derivate tissues in stems and roots of *Bougainvillea glabra* Choisy (Nyctaginaceae). *Acta Soc Bot Pol* 42:41–61
- Rajput KS, Rao KS (1998) Cambial anatomy and absence of rays in the stem of *Boerhaavia* species (Nyctaginaceae). *Ann Bot Fenn* 35:131–135
- Rajput KS, Rao KS (2000) Secondary growth in the stem of some species of *Alternanthera* and *Achyranthes aspera* (Amaranthaceae). *IAWA J* 21:417–424
- Ruzin ES (1999) Plant microtechnique and microscopy. Oxford University Press, New York
- Spellenberg R (2001) Nyctaginaceae. In: Rzedowski J, Calderón de Rzedowski G (eds) *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes*, Fasc. 93. Instituto de Ecología A. C. Centro Regional del Bajío, Michoacán
- Spellenberg R (2003) Nyctaginaceae. In: *Flora of North America* Editorial Committee (ed) *Flora of North America*. Oxford University Press, New York
- Spellenberg R, Rodríguez ST (2001) Geographic variation and taxonomy of North American species of *Mirabilis*, section *Oxybaphoides* (Nyctaginaceae). *Sida Contrib Bot* 19:539–570
- Standley CP, Steyermark JA (1946) Nyctaginaceae. In: Standley CP, Steyermark JA (eds) *Flora of Guatemala*. Part IV. *Fieldiana Bot* 24:174–191
- Stevenson DW, Popham RA (1973) Ontogeny of the primary thickening meristem in seedlings of *Bougainvillea spectabilis*. *Am J Bot* 60:1–9
- Terrazas T (1991) Origin and activity of successive cambia in *Cycas* (Cycadales). *Am J Bot* 78:1335–1344

## **CAPÍTULO II**

### **Phylogenetic analysis of the four-o'clock *Mirabilis* (Nyctaginaceae) based on morphological and molecular data from nuclear and chloroplast genomes**

Para someterse a publicación a TAXON

# Phylogenetic analysis of the four-o'clock *Mirabilis* (Nyctaginaceae) based on morphological and molecular data from nuclear and chloroplast genomes

## INTRODUCTION

*Mirabilis* is one of the most species-rich genus of the Nyctaginaceae and is distributed in temperate and tropical regions of America, with only one species native to Asia (Spellenberg, 2003). This genus includes species with the following combination of characters: perennial herbs, often suffrutescent, robust roots, erect to decumbent stems. The leaves are opposite, thin to thick and fleshy. The inflorescence is terminal or axillar and usually cymose, with one or more flowers subtended by persistent, connate bracts, which form an accrescent involucre of five bracts. The perianth is campanulate to funnelform, with 3-6 stamens and capitate stigma. The fruit is obovoid, cylindrical or nearly spherical, usually 5-10 ribbed or angulate, smooth or tuberculate (Fay, 1980; Le Duc, 1995; Spellenberg, 2001, 2003).

*Mirabilis* is placed in tribe Nyctagineae which has been circumscribed by several authors (Table 1). Among the recent proposals Bittrich & Kühn (1993) included 15 genera classified into four subtribes, but Douglas and Spellenberg (2010) considered to have 10 genera and subtribes were not recognized. As it is accepted, *Mirabilis* is considered in a widely inclusive genus concept (Standley, 1931) which includes the previously segregated genera *Allionella* Rydb, *Allionia* (in part), *Hesperonia* Standl., *Oxybaphus* L'Her., and *Quamoclidion* Choisy (Table 1). Heimerl (1934) accepted this circumscription and classified *Mirabilis* into six sections: *Eu-Mirabilis* Hook., *Eu-Oxybaphus* Heim.,



*Mirabilopsis* Heim., *Oxybaphoides* A. Gray, *Paramirabilis* Heim., and *Watsoniella* Heim. (Table 1). Le Duc (1995) accepted most Heimerl's sections, but renamed *Eu-Oxybaphus* as *Oxybaphus* and reduced the previously segregated genus *Quamoclidion* (Choisy) A. Gray at section level, with section *Paramirabilis* included. The sections were distinguished based on characters of the involucre (shape, accrescent or not with the age), number of flower per involucre, perianth shape, stamens number, fruit and ornamentation shape and presence or not of mucilage on fruit (Table 2).

Sections *Mirabilopsis* and *Watsoniella* are monotypic with *M. coccinea* (Torr.) Hook. (Southwest United States to north Mexico), and *M. watsoniana* Heimerl (Guatemala), respectively (Standley and Steyermark, 1946; Le Duc, 1995; Spellenberg, 2003). For section *Quamoclidion* (Southwest United States to north of Mexico) Pilz (1978) recognized six species based on inflorescence and pollen characters and chromosome number. For section *Mirabilis* (Southwest United States to north of Central America) Le Duc (1995) recognized ten species based mainly on fruit characters. Section *Oxybaphoides* has 10-20 species (Heimerl, 1934; Spellenberg and Rodríguez, 2001) mainly distributed in South America (Spellenberg and Rodríguez, 2001) but includes *M. himalaica*, the only species of the genus that naturally grows outside of America (North India and China), and four North American species distinguished by involucre, perianth, and fruit characters (Spellenberg and Rodríguez, 2001). Section *Oxybaphus* with ca. 20 species distributed from Southwestern United States to South America (Spellenberg, 2003) has not been revised taxonomically, but Standley (1909, 1911, 1918) provided the most complete compilation of species for the section (under *Allionia*).

Molecular phylogenetic studies from nuclear and chloroplast genomes support the monophyly of *Mirabilis* (Levin, 2000; Douglas and Manos, 2007), but the limited sampling

either for ingroup or outgroup, remains the infrageneric classification in need to be test under cladistic approach. Levin's study (2000) recovered *M. coccinea* (the only species of sect. *Mirabilopsis*) as the sister of the remaining 12 sampled species of *Mirabilis*, and sections *Mirabilis* and *Oxybaphoides* (erroneously cited as section *Oxybaphus*) as monophyletic but section *Quamoclidion* was retrieved as paraphyletic, and sections *Oxybaphus* and *Watsoniella* were not sampled.

To evaluate the monophyly of *Mirabilis* and its sections, using a broad sample, a cladistics analysis including molecular and morphological characters was conducted. In addition, a wide taxon sampling will allow us to test the relationships of *Mirabilis* with other members of tribe Nyctagineae.

**Table 1. Summary of the taxonomic history of the tribe Nyctagineae (= Mirabileae) with emphasis on *Mirabilis* classification. Sbt. = Subtribe, Gen. = Genus, Sect. = Section.**

<b>Choisy (1849)</b>	<b>Heimerl (1889)</b>	<b>Standley (1918)</b>	<b>Heimerl (1934)</b>	<b>Bittrich and Kühn (1993)</b>	<b>Douglas and Spellenberg (2010)</b>
Tribe Mirabileae	Tribe Mirabileae	Tribe Mirabileae	Tribe Mirabileae	Tribe Nyctagineae	Tribe Nyctagineae
	Boerhaviinae (Sbt.)		Boerhaviinae (Sbt.)	Nyctagininae (Sbt.)	
<i>Mirabilis</i> (Gen.)	<i>Mirabilis</i> (Gen.)	<i>Mirabilis</i> (Gen.)	<i>Mirabilis</i> (Gen.)	<i>Mirabilis</i> (Gen.)	<i>Mirabilis</i> (Gen.)
	<i>Eu-Mirabilis</i> (Sect.)		<i>Eu-Mirabilis</i> (Sect.)		
<i>Oxybaphus</i> (Gen.)	<i>Eu-Oxybaphus</i> (Sect.)	<i>Allionia</i> (Gen.)	<i>Eu-Oxybaphus</i> (Sect.)		
			<i>Mirabilopsis</i> (Sect.)		
	<i>Oxybaphoides</i> (Sect.)		<i>Oxybaphoides</i> (Sect.)		
			<i>Watsoniella</i> (Sect.)		
			<i>Paramirabilis</i> (Sect.)		
<i>Quamoclidion</i> (Gen.)	<i>Quamoclidion</i> (Sect.)	<i>Quamoclidion</i> (Gen.)	<i>Quamoclidion</i> (Gen.)		
		<i>Hesperonia</i> (Gen.)			
		<i>Allioniella</i> (Gen.)			
<i>Allionia</i> (Gen.)	<i>Allionia</i>	<i>Wedeliella</i> (Gen.)	<i>Allionia</i> (Gen.)	<i>Allionia</i> (Gen.)	<i>Allionia</i> (Gen.)
<i>Nyctaginia</i> (Gen.)	<i>Nyctaginia</i>	<i>Nyctaginia</i>	<i>Nyctaginia</i> (Gen.)	<i>Nyctaginia</i> (Gen.)	<i>Nyctaginia</i> (Gen.)
			<i>Cuscatlantia</i> (Gen.)	<i>Cuscatlantia</i> (Gen.)	<i>Cuscatlantia</i> (Gen.)
				Boerhaviinae (Sbt.)	
	<i>Acleisanthes</i>	<i>Acleisanthes</i> (Gen.)	<i>Acleisanthes</i> (Gen.)	<i>Acleisanthes</i> (Gen.)	<i>Acleisanthes</i> (Gen.)
		<i>Ammocodon</i> (Gen.)			
		<i>Anulocaulis</i> (Gen.)	<i>Anulocaulis</i> (Gen.)	<i>Anulocaulis</i> (Gen.)	<i>Anulocaulis</i> (Gen.)
	<i>Boerhavia</i>	<i>Boerhavia</i> (Gen.)	<i>Boerhavia</i> (Gen.)	<i>Boerhavia</i> (Gen.)	<i>Boerhavia</i> (Gen.)
				<i>Caribea</i> (Gen.)	
		<i>Commicarpus</i> (Gen.)	<i>Commicarpus</i> (Gen.)	<i>Commicarpus</i> (Gen.)	<i>Commicarpus</i> (Gen.)
		<i>Cyphomeris</i> (Gen.)	<i>Cyphomeris</i> (Gen.)	<i>Cyphomeris</i> (Gen.)	<i>Cyphomeris</i> (Gen.)
<i>Hermidium</i> (Gen.)	<i>Hermidium</i> (Gen.)	<i>Hermidium</i> (Gen.)			
<i>Okenia</i> (Gen.)		<i>Okenia</i> (Gen.)	<i>Okenia</i> (Gen.)	<i>Okenia</i> (Gen.)	<i>Okenia</i> (Gen.)
	<i>Selinocarpus</i> (Gen.)	<i>Selinocarpus</i> (Gen.)	<i>Selinocarpus</i> (Gen.)	<i>Selinocarpus</i> (Gen.)	
<i>Abronia</i> (Gen.)	Abroniinae (Sbt.)				<i>Abronia</i> (Gen.)
	Colignoniinae (Sbt.)			Colignoniinae (Sbt.)	
				Phaeoptilinae (Sbt.)	
	Bougainvilleinae (Sbt.)				

**Table 2. Comparative morphological characters for sections of *Mirabilis* based on Standley (1918), Pilz (1978), Le Duc (1995), Spellenberg and Rodríguez (2001) and Spellenberg (2001, 2003).**

<b>Section</b>	<b>Involucre</b>	<b>Perianth</b>	<b>Fruit</b>
<i>Quamoclidion</i>	Widely campanulate Lightly accrescent 2-12 flowers	Funnelform- campanulate 5 stamens	Obovoid, ellipsoidal or spherical Glabrous, smooth or rugulose Mucilaginous
<i>Mirabilis</i>	Narrowly campanulate Lightly accrescent 1 flower	Funnelform or salverform 5 stamens	Ellipsoidal Pubescent, lightly ribbed, angulated, smooth or tuberculate Non mucilaginous
<i>Mirabilopsis</i>	Widely campanulate Lightly accrescent 2-3 flowers	Funnelform- campanulate 4-5 stamens	Obovoid Pubescent and ribbed Mucilaginous
<i>Oxybaphoides</i>	Campanulate Lightly accrescent 1 flower	Campanulate, funnelform or nearly rotate 5 stamens	Ellipsoidal or obovoid Glabrous and rugulose Mucilaginous
<i>Oxybaphus</i>	Campanulate Very accrescent 2-3 flowers	Campanulate, funnelform or almost rotate 3-5 stamens	Ellipsoidal, obovoid or clavate Pubescent, evidently ribbed and tuberculate Mucilaginous
<i>Watsoniella</i>	Narrowly campanulate Lightly accrescent 2-3 flowers	Funnelform 3 stamens	Ellipsoidal Puberulent, ribbed and tuberculate Not mucilaginous

## **MATERIALS AND METHODS**

**Taxon sampling.** — Fifty eight species were included in the study. As ingroup we included 36 species of *Mirabilis* which represent the diversity and morphological variation of the genus. This sampling includes representative species from five of the six sections (Appendix 1).

To strongly test the monophyly of *Mirabilis*, we included 22 representative species of genera potentially related to it (Appendix 1). according to Douglas and Spellenberg (2010) and we used *Abronia maritima* Nutt. ex S. Watson as functional outgroup.

**Morphological and anatomical data.** — The morphological characters were similarly proposed after Hernández-Ledesma *et al.* (2010), but modify to incorporate *Mirabilis*. Additionally the study is based on field observations from the north and central Mexico and the study from herbarium specimens in loan by: ARIZ, CAS, DS, ENCB, F, GH, HUH, IEB, MEXU, NY, PH, SMU, UC, US and XAL (including some type specimens).

Putative synapomorphies (Ochoterena, 2009) were postulated after the anatomical study of the stem of *Mirabilis* (Hernández-Ledesma *et al.*, 2011) following the criteria of conjunction and similarity (position, form and function) of Patterson (1982) and De Pinna (1991). A total of 63 morphological (including anatomical) potentially informative characters were coded (Appendix 2). Thirteen characters refer to vegetative structures, 30 to floral structures (including inflorescence, bracts, involucre and perianth characters), 16 to fruit, and 4 to anatomical characters.

All morphological characters were measured with millimetrical scale, but fruit length (character 48) and width (character 49) were measured with an electronic caliper

(Mitutoyo mod. CD-6"CS). Fruits of herbarium specimens were moistened to observe the presence or absence of mucilage (character 60). For characters 0, 13, 23, 29, 32, 34, 36, 40, 46, 48 and 49, hierarchical relationships among the states, were postulated therefore considered as additives (see Appendix 2). The continuous characters, involucre length (32); involucre width (33); chasmogamous flower length (40), fruit length (48) and fruit width (49) were analyzed using descriptive statistics to define characters states. Species level box graphs were constructed including all individual measurements considering standard deviation and error, using the program Statistica V.6.0.3. The intervals, which correspond to the proposed character states, were defined in such way that overlap among standard errors was the smallest possible without losing grouping information (i.e., states needed to have at least two species). For other continuous characters it was not necessary to construct box diagrams due to the presence of a discontinuity among the character states. The data matrix was constructed using Winclada (Nixon 2002) (Appendix 3).

**Molecular data.** — Total genomic DNA was extracted from silica gel dried leaf tissue fresh obtained in the field, but in some instances leaf fragments from herbarium specimens were used after permission from ENCB, GH, MEXU, XAL and US. Genomic DNA was extracted using the modified 2X cetyltrimethylammonium bromide (CTAB) procedure based on Doyle and Doyle (1987) and purified with QIAquick PCR Purification Kit (Quiagen, California, USA) following protocols provided by the manufacturer. For nuclear genome, ITS region was amplified and sequenced using the primers ITS4 and ITS5 based on White and al. (1990) with its respective parameters. Additionally, to complete the sampling generated in this study we used some sequences generated by Levin (2000), and Douglas and Manos (2007) obtained from GenBank (Appendix 1). For chloroplast genome, the *trnH-psbA* intergenic spacer was amplified and sequenced using the primer

*trnH*<sup>GUG</sup> based on Tate and Simpson (2003) and the primer *psbA* based on Sang and al. (1997) with its respective parameters. Taxa voucher information for the molecular analyses are listed in Appendix 1.

Amplified, double-stranded DNA fragments were sequenced using Taq BigDye Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction kit version 3.1 (Perkin Elmer Applied Biosystems, Foster City, California, USA). Products of cycle-sequencing were purified using Centri-sep Sephadex columns (Princeton Separations, Adelphia, New Jersey, USA). Both forward and reverse sequences were obtained in ABI Prism 3100 (Applied Biosystems Inc.) automated sequencer. All laboratory work and sequencing was conducted at the Institute of Biology of the UNAM. The sequences were edited with BioEdit Sequence Alignment Editor (Hall, 1999) and WinClada (Nixon, 2002).

**Sequence alignment.** — The ITS and *trnH-psbA* matrices were initially aligned using Clustal W (Thompson and al., 1994) implemented in BioEdit Sequence Alignment Editor (Hall, 1999), and then adjusted manually according to Borsch *et al.* (2003) in WinClada (Nixon, 2002). For each molecular matrix, the indels were coded using “Simple Indel coding” method of Simmons and Ochoterena (2000) and motifs were coded according to Ochoterena (2009). The indels and motifs matrices were constructed in WinClada (Nixon, 2002) and then they were concatenated to the respective matrices and in the combined matrix. In all matrices only potentially informative characters were coded.

**Cladistic analysis.** — Five cladistics analyses were performed: ITS, *trnH-psbA* (with 47 terminals: the same ingroup, but with 10 terminal taxa for the outgroup), combined molecular data, morphology, and a total evidence. Data matrices were constructed using WinClada (Nixon, 2002). For each data set, uninformative characters were removed using the option “Mop uninformative char” of WinClada (Nixon, 2002).

Parsimony searches were conducted using NONA (Goloboff, 1999) submitted through WinClada (Nixon, 2002). A total of 5,000 random addition sequences (seeds) were submitted to tree bisection and reconnection (TBR) searches, holding 50 trees on each repetition. These were conducted in sets of 1,000 seeds followed by a more extensive TBR holding 50,000 (5 times: h50,000; h/50; mu\*1,000; max\*). Ambiguously supported branches on the most parsimonious trees (MPTs) were collapsed and then suboptimal trees were removed using the options “Hard collapse unsupported nodes in ALL trees” and “keep Best trees only (delete suboptimal)” respectively, of Winclada. A consensus tree was calculated using the option “Consensus (strict)” in WinClada (Nixon, 2002).

Support was estimated by bootstrap (BS) as implemented in WinClada (Nixon, 2002), re-sampling 1,000 times with TBR set to 100 replications holding 20 trees, followed by more extensive TBR holding 1,000 trees, and saving the consensus for each re-sampling matrix.

## RESULTS

**Matrices.** — Data and statistics for each data set analyzed are summarized in Table 3. The unaligned molecular matrices show that ITS varies from 622 bp in *Allionia incarnata* to 636 bp in *Boerhavia erecta*, whereas the *trnH-psbA* varies from 291 bp in *Cyphomeris crassifolia* to 346 bp in *Mirabilis laevis*. *TrnH-psbA* was less informative than ITS. The aligned ITS matrix has more potentially informative characters than the aligned *trnH-psbA* matrix, either considering the substitutions or the characters resulted of the alignment codification, or both. The aligned ITS matrix resulted in 194 substitutions and 82 characters derived from the alignment codification, of which 55 (67.0%) are gaps of one position; the remaining characters correspond to gaps of 2-6 positions and one character

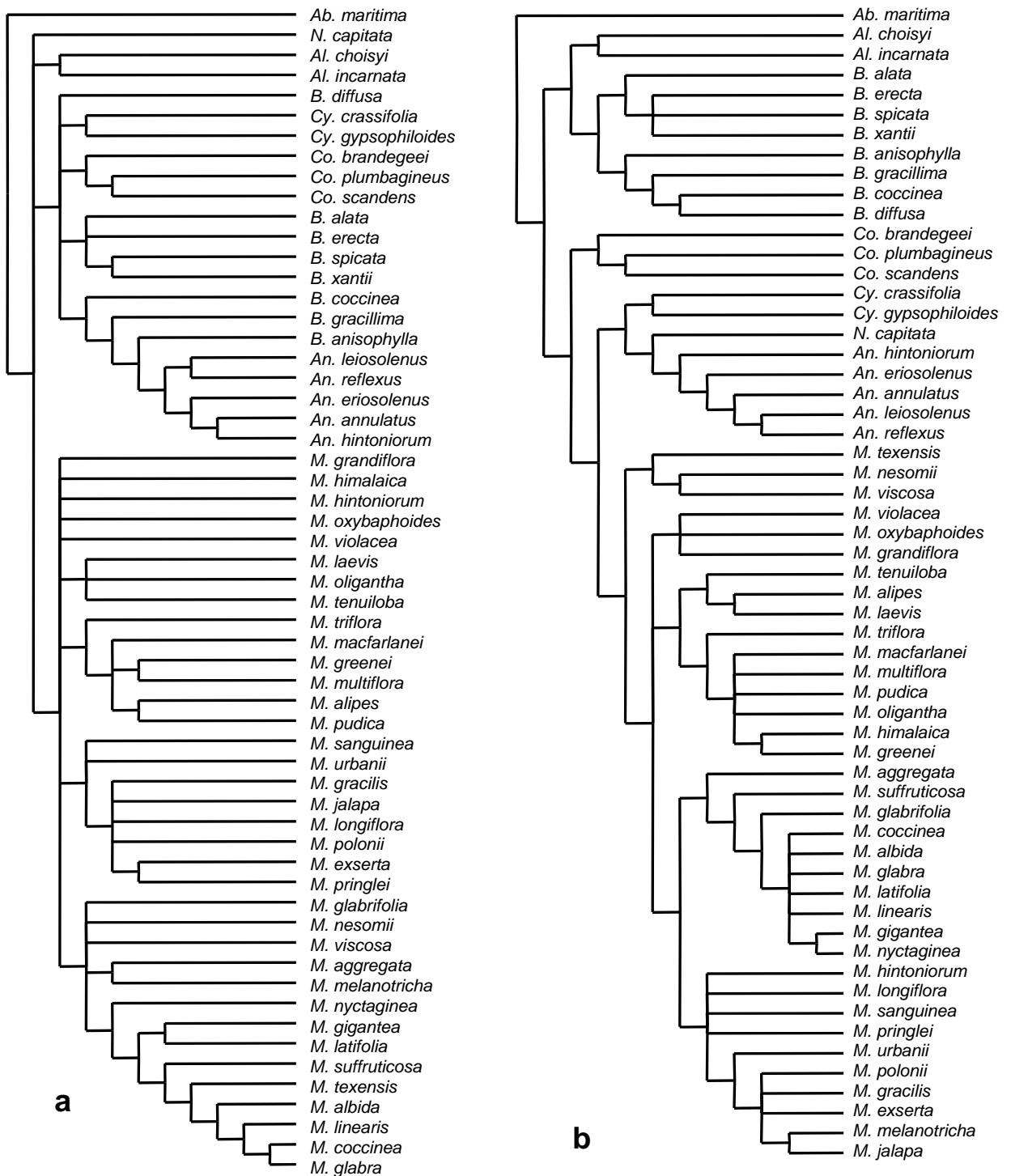


corresponds to one Simple Sequence Repeat (SSR). The aligned *trnH-psbA* matrix resulted in 56 substitutions and 24 characters derived from the alignment codification, of which 29.1% are gaps of one position; the remaining characters correspond to gaps of 5-54 positions. This molecular marker is characterized by the presence of a microsatellite of 7-25 ts, two insertions and one SSR that is repeated once or twice.

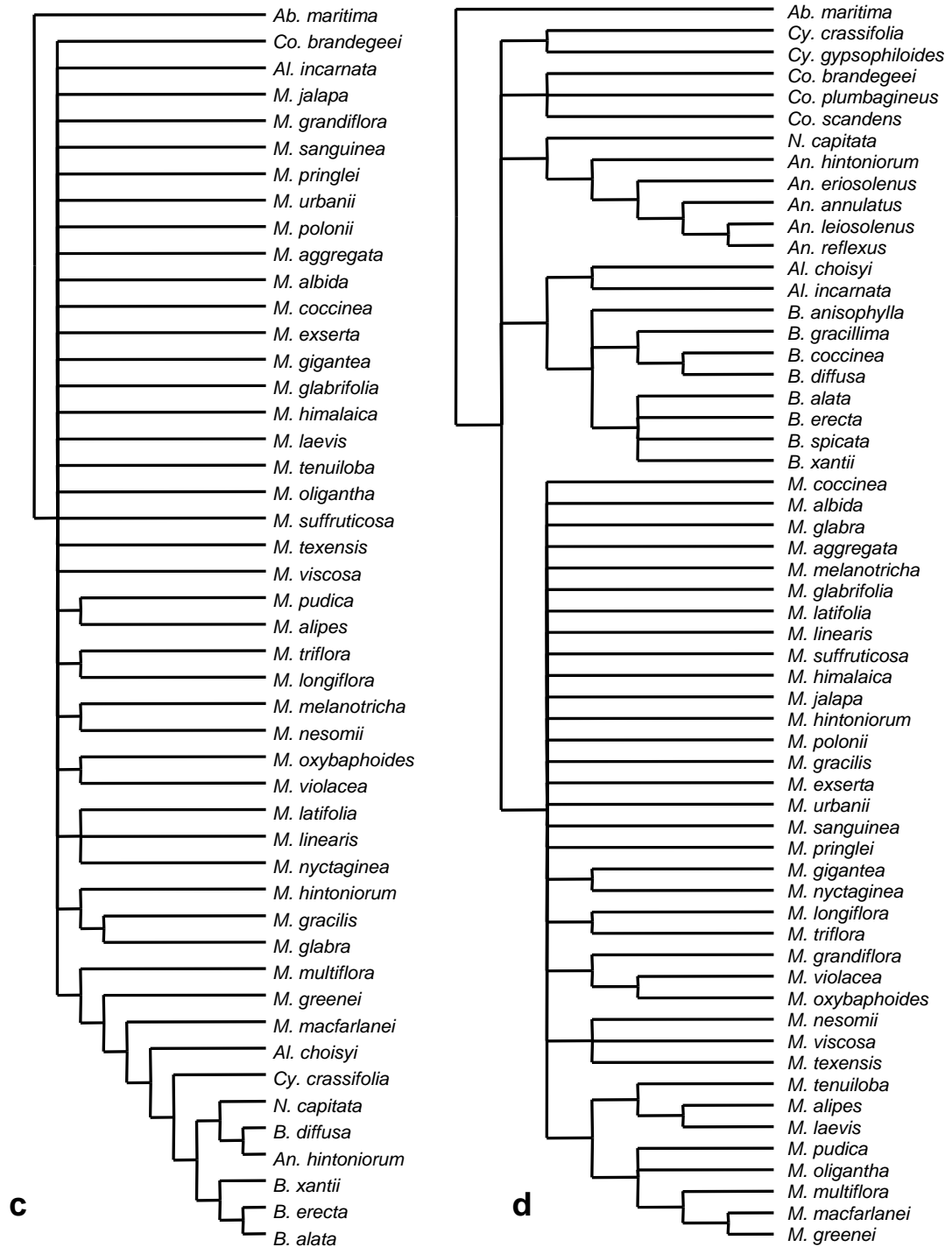
**Analyses.** — The consensus trees of the morphological (Fig. 1a), ITS (Fig. 1b), and total evidence analyses (Fig. 2) show more resolution than the consensus of the *trnH-psbA* (Fig. 1c) and the combined molecular dataset (Fig. 1d), therefore any comparison between these analyses results convenient.

**Table 3. Data and statistics of matrices and phylogenetic analyses.**

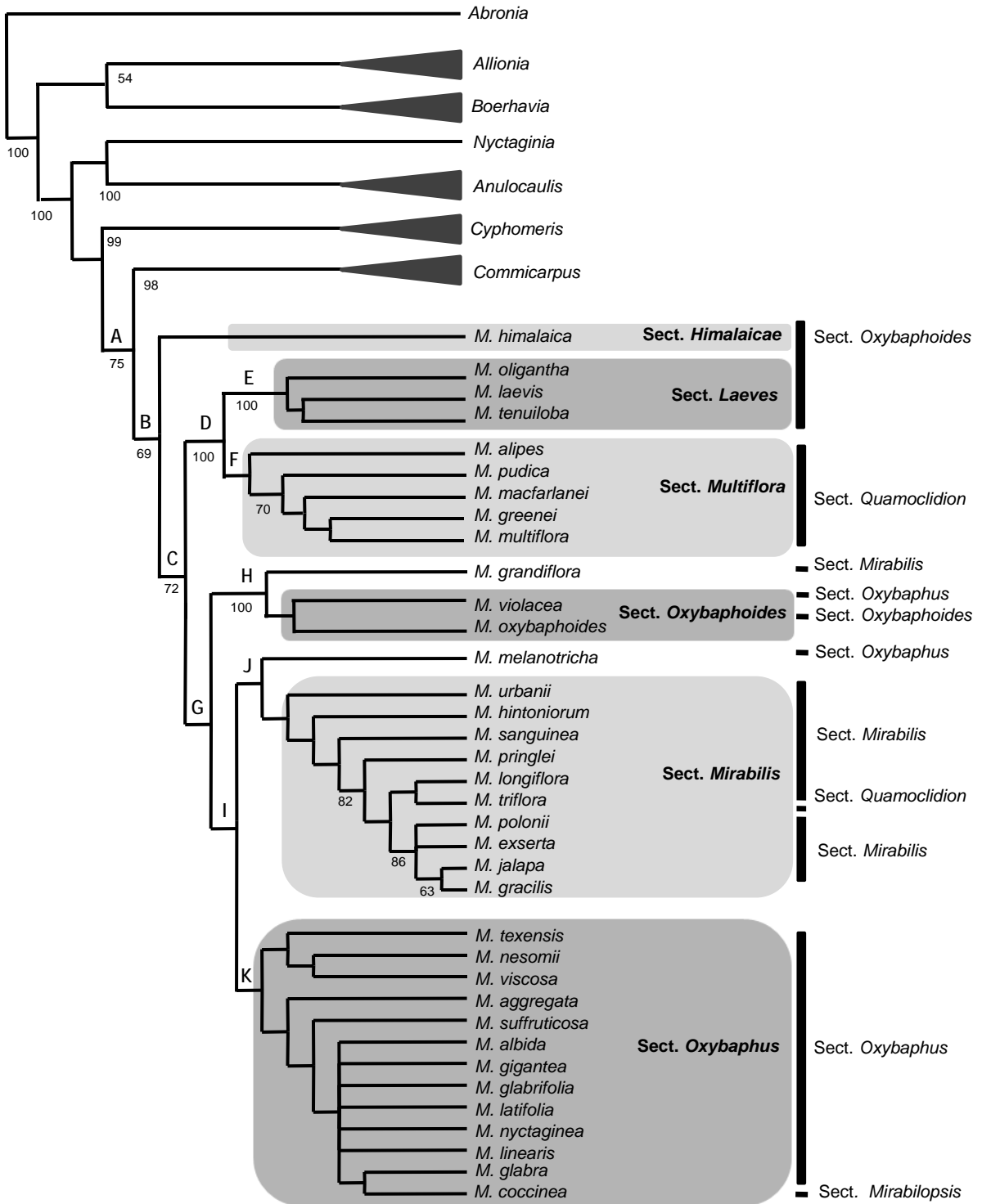
Data partition	No. of taxa	No. of characters	No. potential informative characters (%)	No. of MPTs	MPTs			Consensus Tree		
					L	CI	RI	L	CI	RI
Morphology	58	63	63 (100%)	92	350	0.28	0.71	410	0.24	0.64
ITS	58	769	276 (35.9%)	6	642	0.58	0.88	645	0.57	0.88
<i>trnH-psbA</i>	47	434	80 (18.4%)	218	187	0.53	0.77	277	0.36	0.54
ITS + <i>trnH-psbA</i>	58	1203	356 (29.6)	512	939	0.50	0.82	1232	0.38	0.72
Total evidence	58	1266	419 (33%)	12	1368	0.41	0.77	1388	0.41	0.77



**Fig. 1a-d. Consensus of morphological (a), ITS (b), *trnH-psbA* (c) and combined molecular analyses (d). Ab.= *Abronia*, Al.= *Allionia*, B.= *Boerhavia*, Co.= *Commicarpus*, Cy.= *Cyphomeris*, M.= *Mirabilis*, N= *Nyctaginia*.**



**Fig. 1a-d. Continued.**



**Fig. 2. Consensus of the 12 MPTs obtained from the total evidence analysis. Black bars indicate correspondence with the traditional sectional classification of *Mirabilis*. Gray boxes indicate the sections as recognized in this study. Bootstrap values over 50 % are indicated below braches, M.= *Mirabilis*, Sect.= Section. A – K clades as discussed in text.**

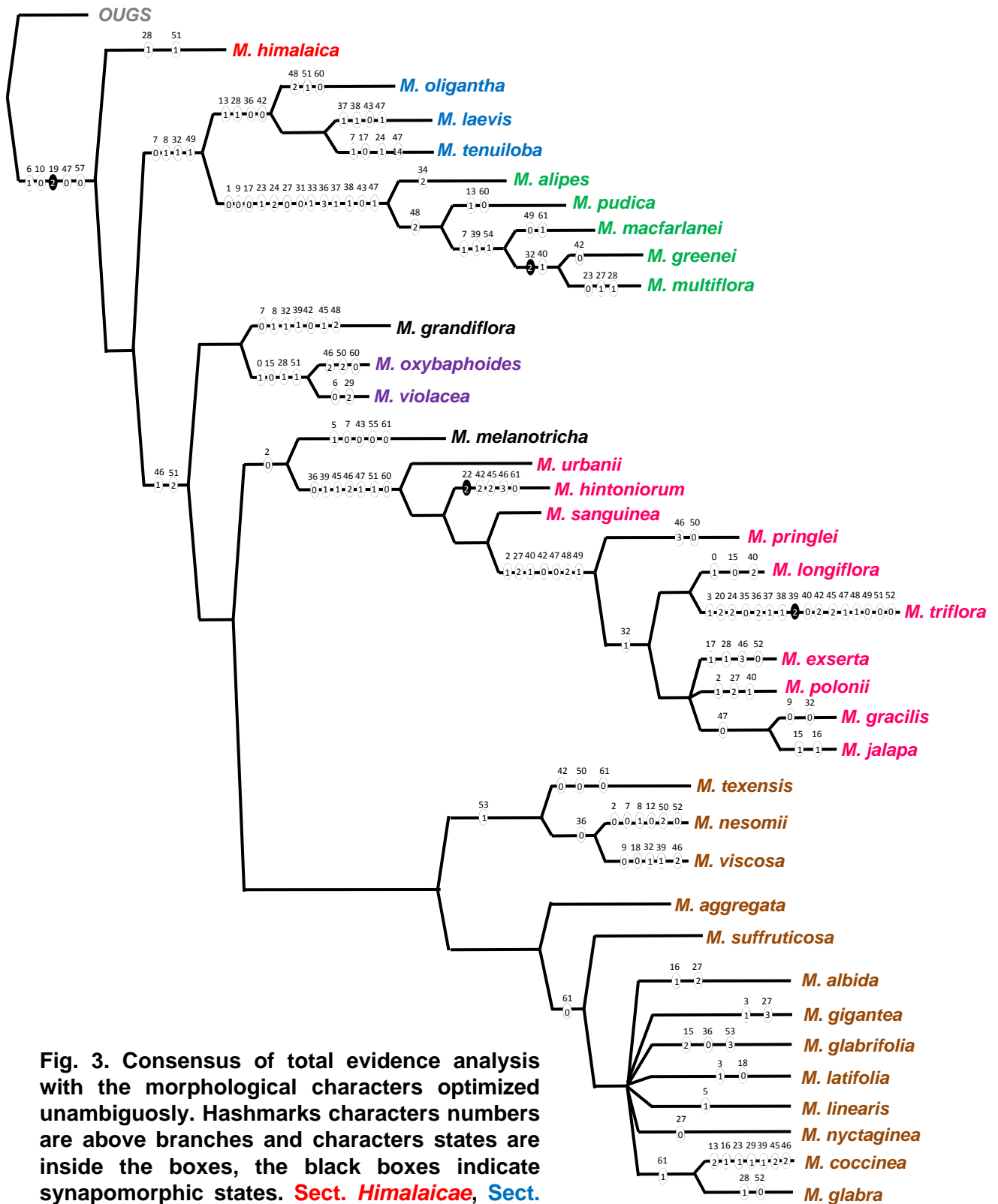


Fig. 3. Consensus of total evidence analysis with the morphological characters optimized unambiguously. Hashmarks characters numbers are above branches and characters states are inside the boxes, the black boxes indicate synapomorphic states. **Sect. Himalaicae**, **Sect. Laeves**, **Sect. Multiflora**, **Sect. Oxybaphoides**, **Sect. Mirabilis**, **Sec. Oxybaphus**, terminals of uncertain position.

The morphological and ITS analyses recovered most of the genera as monophyletic, except that in the morphological analysis *Boerhavia* was recovered as paraphyletic with respect to *Anulocaulis*. The particular arrangement of genera and species varies between the analyses (Fig. 1). In the morphological analysis there is no resolution among the major clades due to the presence of a basal polytomy. The ITS analyses recuperated a monophyletic *Boerhavia* as sister of *Allionia*. *Mirabilis* was not recovered as monophyletic in the *trnH-psbA* analysis. The difference between CIs of the MPTs (218) and the consensus (0.53 vs. 0.36, respectively) suggests conflict between the hypotheses of relationships among the terminals for this molecular marker. When the *trnH-psbA* is analyzed in conjunction with ITS, the results suggest a lot of conflict between the characters due the difference of the CIs of the MPTs, the consensus (0.50 vs. 0.38, respectively) and the number of trees (512).

**Total evidence analysis.** Parsimony analysis of the total evidence (ITS + *trnH-psbA* + morphology) obtained 12 MPTs of 1368 steps (CI: 0.41, RI: 0.77). These trees were retrieved on every random addition sequence replicate. The consensus of the MPTs (L: 1388, CI: 0.41, RI: 0.77) (Fig. 2) shows *Mirabilis* as monophyletic group with *Commicarpus* as sister (clade A), the genus is supported by a unique combination of five characters, one of them, the cymose inflorescences (19/2) is synapomorphic, the remaining four characters are homoplasies: equal leaves size in the same pair (6/1), leaves with entire margin (10/0), obovoid to obpyramidal fruits (47/0), and sessile fruit (57/0).

Within *Mirabilis* (clade B), *M. himalaica* is sister to the remaining species (clade C), which is not supported by any morphological characters. In clade C two main clades, D and G, were recovered. Clade D is supported by a unique combination of four homoplastic characters: light green to glaucous leaves (7/0), succulent leaves (8/1), involucre of 10-23 mm long (32/1) and fruits of 0.5-3.0 mm wide (49/1); in this clade two main clades, E and F, were recovered as sisters. Clade E includes the most species of the traditional section *Oxybaphoides* and is supported by a unique combination of four homoplastic characters: slightly sclerified pith (13/1), involucre with gland-headed, uniseriate trichomes (28/1), involucre one-flowered (36/0) and white to pale pink limb color perianth (42/0). Clade F includes most species of traditional section *Quamoclidion* it is supported by a unique combination of thirteen homoplastic characters (Fig. 3) of which the flowers associated to the mid vein of the involucre bracts (37/1), the presence of pedicel subtending flowers (38/1), and the oblong-ellipsoid fruit (47/1) [ellipsoid *sensu* Pilz (1978) and Le Duc, 1995, and ovoid-ellipsoid *sensu* Spellenberg (2003)] were used to the delimitation of section *Quamoclidion sensu lato*. Clade G is supported by two homoplastic characters: filaments scarcely longer than the perianth length (46/1) and fruits with 3-5 prominent ribs (51/2); in this clade two main clades, H and I, were recovered as sisters. Clade H is not supported by any morphological characters and includes *M. grandiflora* as sister of *M. oxybaphoides* and *M. violacea*. Clade I, also is not supported by any morphological characters, in this, two main clades, J and K, were recovered as sisters. Clade J, is supported by one homoplastic condition (pubescence of the stem distributed on 2-3 longitudinal lines) and includes *M. melanotricha* as sister of a clade that includes the most species of the traditional section *Mirabilis* plus *M. triflora*. Clade K, is not supported by any morphological character and

includes the most species of the traditional section *Oxybaphus* plus *M. coccinea* of the traditional section *Mirabilopsis*.

## DISCUSSION

*Monophyly of Mirabilis.* The total evidence analysis supports the monophyly of *Mirabilis* as previously proposed by Levin (2000) and Douglas and Manos (2007), in spite of the poor sampling of their studies. The synapomorphic character of the genus, the cymose inflorescence, has been considered as diagnostic character for the *Mirabilis* for several authors (i.e. Fay, 1980; Le Duc, 1995; Spellenberg, 2001, 2003). Nevertheless two of the most distinctive characters of *Mirabilis*, the number of involucre bracts (5) and the presentation of these bracts (connate) are derived but not recovered as synapomorphic. For this characters the optimization of number of bracts forming involucre is ambiguous at the base of the tree and it is not possible to infer where the change from more than five bract to five bracts, occurred. The optimization of the presentation of the involucre bracts also is ambiguous in *Cyphomeris* and *Commicarpus* by their absence; therefore it is not possible to infer where the change from distinct bracts to connate bracts occurred. Further ontogenetic studies could improve our homology statements of the bracts and then correct the ambiguity of this character.

*Sectional classification.* Any traditional sections of *Mirabilis* resulted monophyletic. Some clades correspond only in part to some traditional sections. For example, clade J includes the most species of traditional section *Mirabilis*, except *M. grandiflora*, but *M. triflora* (Sect. *Quamoclidion*) is nested within this clade; *M. melanotricha* (sect. *Oxybaphus*) was retrieved as the sister group. This clade is characterized by a unique



combination of homoplastic characters: one flower per involucre (36/0), funnellform perianth (39/1), purple-lavender filaments (45/1) which are exerted less than twice the perianth length (46/2), the oblong-ellipsoid fruits (47/1), 5-weak ribbed (51/1) without mucilage (60/0). All these flower and fruit characters, except those of the filaments, were used to the delimitation of the traditional section *Mirabilis* (Le Duc, 1995; Spellenberg, 2003). The presence of these characters in the other species of the traditional section, which were recovered in other clades, resulted in the homoplastic condition. The inclusion of *M. triflora* within clade J was not expected because the species has many distinctive characters, such as three flowers per involucre and tubular perianth, but the pubescence of the stem, which had not been considered before, relates to the group with the most species of the traditional section *Mirabilis*. Within this clade *M. triflora* is in a clade with other five species of the traditional section *Mirabilis* by the presence of involucre of 10-23 mm long, therefore the relationships within the specie of the clade are uncertain because not all species of the traditional section *Mirabilis* were included. Other scenario for the position of the *M. triflora* according to Levin (2000) whose results recovered this species in a polytomy with a clade corresponding to *Quamoclidion sensu stricto*, and a clade with *M. tenuiloba*-*M. laevis* (section *Oxybaphoides*). Levin suggested *M. triflora* more related to section *Oxybaphus* for the three-flowered involucre or at basal position with respect to the other species of section *Quamoclidion*. Our morphological analysis supported the last hypothesis, but it is not corroborated by the total evidence analyses.

Traditional section *Quamoclidion* was resolved as paraphyletic, the clade that includes the most species (clade F) correspond to *Quamoclidion sensu stricto* of Levin (2000), this clade is supported by the diagnostic characters (six or more flowered

involucres) of the traditional section *Quamoclidion* (= *Quamoclidion sensu lato*), but their presence in *M. triflora* caused its homoplastic condition.

Three species of traditional section *Oxybaphoides* (*M. oligantha*, *M. laevis* and *M. tenuiloba*), are recovered as monophyletic, but *M. oxybaphoides* form a clade with *M. violacea* (traditional section *Oxybaphus*) and *M. grandiflora* (traditional section *Mirabilis*).

Most species of traditional section *Oxybaphus* are recovered as monophyletic, except *M. violacea* and *M. melanotricha*, but *M. coccinea* (traditional section *Mirabilopsis*) is nested within this clade, which is supported by a combination of three homoplastic molecular characters, but not by morphological ones. Traditional section *Oxybaphus* is defined by the characters such as very accrescent involucre, 2-3 flowered, campanulate or funnellform or almost rotate perianth, fruit remarkably 5-ribbed, tuberculate, and mucilaginous when wetted (Le Duc, 1995; Spellenberg, 2003) the result of this studies suggest that this character were optimized ambiguously.

*Mirabilis grandiflora* was described under *Allionia* (= Sect. *Oxybaphus*) by Standley (1923) in spite of the larger perianth, but the author considered that it resembles the one of *Mirabilis* (= Traditional section *Mirabilis*) by its general appearance. Le Duc (1995b) described *M. russellii* (= *M. grandiflora*) under section *Oxybaphoides* by its shrubby habit, one-flowered and slightly accrescent involucre, campanulate perianth, and fruits with mucilage. Spellenberg and Rodríguez (2001) rejected the position of the species within section *Oxybaphoides* by its similarity to section *Mirabilis* in the general fruit morphology, however in this study was observed that the fruit of *M. grandiflora* is similar to that in section *Oxybaphus*. The relationship of *Mirabilis grandiflora* with *M.*

*oxybaphoides* and *M. violacea* has high support values (BS100), but is not supported by morphological characters.

*Taxonomic considerations and phylogenetic relationships.* According to our results, the current infrageneric classification of *Mirabilis* is rejected, but can be emended. Instead we suggest the re-circumscription of four of the traditional sections and the recognition of two new sections.

Traditional section *Quamoclidion* (*sensu* Pilz, 1978 as subgenus *Quamoclidion*) is recircumscribed as *Quamoclidion sensu stricto* by the exclusion of *M. triflora*. But because of the type of the traditional section *Quamoclidion* is *M. triflora*, for this group a new name (section *Multiflora*), is suggested. Traditional section *Mirabilis* is recircumscribed by the inclusion of *M. triflora* and the exclusion of *M. grandiflora*. Other species, *M. donahooiana*, recognized within traditional section *Mirabilis*, was not included in the sampling, so that its position is uncertain, but this species have the characters that define this clade. Section *Oxybaphoides* is re-circumscribed by the inclusion of *M. violacea* and the exclusion of *M. laevis*, *M. oligantha* and *M. tenuiloba*. In this study a group of a little known South American species including in the traditional section *Oxybaphoides*, was not included, so their position is still uncertain. Section *Oxybaphus* is re-circumscribed by the exclusion of *M. violacea* and the inclusion of *M. coccinea*, which traditionally was considered the only species of section *Mirabilopsis*, therefore, in this study section *Mirabilopsis*, is not recognized. In this study six species included in the traditional section *Oxybaphus* were not included, so their position is still uncertain.

Two new sections here proposed are *Himalaicae* and *Laeves*. The former includes *M. himalaica*, the only species that naturally grows in Asia, and characterized by the habit (annual herb). Section *Laeves* correspond to the clade *M. oliganta*+*M. laevis*+*M. tenuiloba*, which is supported by four homoplastic characters, slightly sclerified pith, one flowered and slightly accrescent involucre, and white to pale pink perianth. The clade also is characterized by its distribution in southern United States north of Mexico in Baja California, Baja California Sur and Sonora which is the limit of its range.

*Species of uncertain position.* *M. grandiflora* and *M. melanotricha* are considered of uncertain position, The former was recovered as sister to *M. oxybaphoides*+*M. vilolacea*, and the latter, as sister to *Mirabilis* clade. In both cases there are no morphological characters that support the position of these species in section *Oxybaphoides* or *Mirabilis* respectively. The position of *M. grandiflora* remains controversial because its general appearance resembles to the species of the new section *Laeves*, while fruits characters resembles the re-circumscribed section *Oxybaphus*, but the flower characters resembles the re-circumscribed section *Mirabilis*. On the other hand, *M. melanotricha* has the characters that define the traditional section *Oxybaphus*, but in this study the section as was recognized, do not have any morphological characters that support it. Further studies with more species of *Mirabilis* included or other molecular markers or morphological characters, could provide resolution for the position of these species.

Another species with uncertain position is *M. watsoniana*, the only species of the section *Watsoniella*. The species is characterized by narrowly campanulate and slightly accrescent involucre, with 2-3 flowers, funnellform perianth with three stamens, fruit

ellipsoid, tuberculated-ribbed and not mucilaginous when wet. Based in the involucre, perianth and mucilage characters *M. watsoniana* could be related to section *Mirabilis*, but by the number of flowers per involucre and number of stems it could be related to section *Oxybaphus*.

*Subtribal classification.* This study supports the non recognition of subtribes for Nyctagineae as proposed by Douglas and Spellenberg (2010). The three genera of subtribe Nyctagininae are sisters of genera of subtribe Boeharviinae: *Allionia* is the sister of *Boerhavia*, *Nyctaginia* is the sister of *Anulocaulis*, and *Commicarpus* is the sister of *Mirabilis*.

*Some biogeographical considerations.* Although *Mirabilis* is mainly distributed in America (Spellenberg, 2003), the occurrence of *M. himalaica* in Asia (Lu and Gilbert, 2003) and the distribution of *Commicarpus*, the sister of *Mirabilis*, a pantropical genus, which is most diverse in Africa and the Middle East (Spellenberg, 2003), suggest an origin of *Mirabilis-Commicarpus* from a widespread ancestor. Probably prior to the fragmentation of their distribution area, there was a divergence event giving rise to the two groups. Within *Mirabilis*, *M. himalaica* was the first to diverge, followed by a diversification process in America.

## LITERATURE CITED

**Balfour, E. 1965.** Anomalous secondary thickening in Chenopodiaceae, Nyctaginaceae and Amaranthaceae. *Phytomorphology* **15**: 111-122.

**Bittrich, V. and Kühn, U.** 1993. Nyctaginaceae. Pp. 473-486 in: Kubitzki, K., Rohwer, J.G. and Vittrich, V. (eds.), *The families and genera of vascular plants* vol. 2, Berlin: Springer.

**Borsch, T., Hilu K. W., Quandt D., Wilde V., Neinhuis C. and Barthlott W.** 2003. Non-coding, fast evolving plastid *trnT-trnF* sequences reveal a well resolved phylogeny of basal angiosperms. *J. Evol. Biol.* 16: 558-576.

**Carlquist, S.** 2004. Lateral meristems, successive cambia and their products: a reinterpretation based on roots and stems of Nyctaginaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* **146**: 129-143.

**Douglas, N. A. and Manos, P.S.** 2007. Molecular phylogeny of Nyctaginaceae: taxonomy, biogeography, and characters associated with a radiation of xerophytic genera in North America. *Amer. J. Bot.* 94: 856-872.

**Douglas, N.A. and Spellenberg, R.** 2010. A new tribal classification of Nyctaginaceae. *Taxon* 59: 905-910.

**Doyle, J.J. and Doyle, L.** 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochem. Bull.* 19: 11-15.

**Fay J, J. 1980. 1980.** Nyctaginaceae. Fac. 13 of: Gómez-Pompa, A. (ed.), *Flora de Veracruz*. México, Xalapa: Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos.

**Goloboff, P.** 1999. NONA (NO NAME). v. 2. Tucumán: Publisher by the author.

**Hall, T.A.** 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequences alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucl. Acids. Symp. Ser.* 41: 95-98.

**Heimerl, A.** 1889. Nyctaginaceae. Pp. 14-32 in: Engler, A. and Prantl, K. (eds.), *Die natürlichen pflanzenfamilien* vol. 1b. Leipzig: Engelmann.

**Heimerl, A.** 1934. Nyctaginaceae. Pp. 86-134 in: Engler, A. and Prantl, K. (eds.), *Die natürlichen pflanzenfamilien* 2nd ed., vol. 16c. Leipzig: Engelmann.

**Hernández-Ledesma, P. and Flores O. H.** 2003. Nyctaginaceae de Hidalgo, México. *An. Inst. Biol. Univ. Nal. Aut. Méx., Ser. Bot.* 74(2): 231-187.

**Hernández-Ledesma, P., Terrazas, T. and Flores O. H.** 2011. Comparative stem anatomy of *Mirabilis* (Nyctaginaceae). *Plant Syst. Evol.* 292: 117-132.

**Hernández-Ledesma, P., Flores O.H. and Ochoterena H.** 2010. Cladistic analysis and taxonomic synopsis of *Anulocaulis* (Nyctaginaceae) based on morphological data

**Johnston, I.M.** 1944. Plants of northern Mexico, V. *J. Arnold Arbor.* 25: 162-182. 1944.

**Le Duc, A.** 1993. A new species of *Mirabilis* (Nyctaginaceae) from Jalisco, México. *Sida* 15(4): 585-587.

**Le Duc, A.** 1995a. A revision of *Mirabilis* section *Mirabilis* (Nyctaginaceae). *Sida* 16:613-648.

**Le Duc, A.** 1995b. A new species of *Mirabilis* (Nyctaginaceae) from Jalisco, Mexico. *Sida* 15: 585-587.

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

**Lu, D. and Gilbert M. G.** 2003. Nyctaginaceae. *Flora of China* 5: 430-434.

**Metcalf C, R. and Chalk L.** 1989. *Anatomy of the dicotyledons, 2nd ed. Vol. II. Wood structure and conclusion of the general introduction.* Oxford: Clarendon Press.

**Nixon, K.C.** 2002. WinClada ver. 1.00.08. Ithaca: Published by the author.

**Ochoterena, H.** 2009. Homology in coding and non-coding DNA sequences: a parsimony perspective. *Plant Syst. Evol.* 282: 151-168.

**Pilz, G.** 1978. Systematics of *Mirabilis* subgenus *Quamoclidion* (Nyctaginaceae). *Madroño* 25:113-176.

**Sang, T., Crawford, D.J. and Stuessy, T.F.** 1997. Chloroplast DNA phylogeny, reticulate evolution, and biogeography of *Paeonia* (Paeoniaceae). *Amer. J. Bot.* 84: 1120-1136.

**Simmons, M.P. and Ochoterena, H.** 2000. Gaps as characters in sequence-based phylogenetic analyses. *Syst. Biol.* 49: 369-381

**Spellenberg, R.** 2001. Nyctaginaceae. Fasc. 93 of: Rzedowski, J. and de Rzedowski, G.C. (eds.), *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes*. México, Pátzcuaro: Instituto de Ecología A. C.

**Spellenberg, R.** 2003. Nyctaginaceae. Pp. 14-74, in: Flora of North America Editorial Committee (ed.), *Flora of North America, vol. 4*. New York: Oxford Univ. Press.

**Spellenberg, R. and Rodríguez, T.S.** 2001. Geographic variation and taxonomy of North American Species of *Mirabilis*, section *Oxybaphoides* (Nyctaginaceae). *Sida* 19: 539-570.

**Spellenberg, R. and Wooten, T.** 1999. Vascular plants on a gypsum outcrop in southern New Mexico: a listing, a new variety and taxonomic realignments in the *Anulocaulis leiosolenus* complex (Nyctaginaceae), and a new variety of *Mentzelia humilis* (Loasaceae). *Sida* 18: 987-999.

**Standley, P. C.** 1918. Allionaceae. Pp. 171-254 in *North American Flora* vol. 21, part 3. New York: New York Botanical Garden.

**Standley, P.C.** 1923. New species of plants of western Mexico. *J. Wash. Acad. Sci.* 13:5. Standley 1931.

**Standley, P.C.** 1931. The Nyctaginaceae and Chenopodiaceae of northwestern South America. *Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser.* 11: 171-254.

**Tate, J.A. and Simpson., B.B.** 2003. Paraphyly of *Tarasa* (Malvaceae) and diverse origins of the polyploidy species. *Syst. Bot.* 28: 723-737.



**Thompson, J.D., Higgins, D.G. and Gibson, T.J.** 1994. Clustal W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucl. Acids Res.* 22: 4673-4680.

**White, T.J., Bruns T.D., Lee, S.B. and Taylor, J.W.** 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. Pp. 315–322, in: Michael, A.I., David, H.G., John, J.S. and Thomas, J.W. (eds.), *PCR protocols: a guide to methods and applications*. San Diego: Academic Press, San Diego.

## APPENDIX 1.

### Species, voucher, accessions numbers and literature citations for DNA sequences used in this study.

---

#### Ingroup: *Mirabilis* L.:

- M. aggregata* (Ortega) Cav. – *Díaz 1180*(MEXU); *Ventura 9491* (MEXU).  
*M. albida* (Walter) Heimerl – *Hernández-Ledesma 73, 74* (MEXU).  
*M. alipes* (S. Watson) Pilz – *RL 98-3* (AF212000 Levin, 2000); *Levin 98-3* (MEXU).  
*M. coccinea* (Torr.) Benth. & Hook. f. – *West 558* (ARIZ); *McLaughlin 9354* (ARIZ).  
*M. exserta* Brandegees – *Tenorio 10586* (MEXU); *Breedlove 43339* (MEXU).  
*M. gigantea* (Standl.) Shinnery – *Little 81*(US); *Lundell 12038* (US).  
*M. glabra* (S. Watson) Standl. – *Turner 94-99* (MEXU).  
*M. glabrifolia* (Ortega) I. M. Johnston. – *Hernández-Ledesma 86; 102* (MEXU).  
*M. gracilis* (Standl.) Le Duc – *Hernández-Ledesma 120* (MEXU).  
*M. grandiflora* (Standl.) Standl. – *EDL 1754; 1863* (MEXU).  
*M. greenii* S. Watson – *RL 98-4* (AF212001 Levin, 2000); *Holm & Wood 1949* (US).  
*M. himalaica* (Edgew.) Heimerl – *Zuzuki 81606* (HUH); *Minaki 04521* (HUH).  
*M. hintoniorum* Le Duc – *Hernández-Ledesma 118* (MEXU).  
*M. jalapa* L. – *Hernández-Ledesma 91* (MEXU).  
*M. laevis* (Benth.) Curran – *Hernández-Ledesma 57; 59* (MEXU).  
*M. latifolia* (A. Gray) Diggs, – *Cory 24549* (GH).  
*M. linearis* (Pursh) Heimerl – *Strong 3439* (US).  
*M. longiflora* L. – *Hernández-Ledesma 109* (MEXU).  
*M. macfarlanei* Constance & Rollins – *RAR 98-101C* (AF211999 - Levin, 2000).  
*Meyer 243* (GH).  
*M. melanotricha* (Standl.) Spellman. – *HOB 266*; (MEXU); *Hernández-Ledesma 89*(MEXU).  
*M. multiflora* (Torr.) A. Gray – *Doan 78* (ARIZ); *Makings 1307* (ARIZ), *RL 98-5* (AF212002 - Levin, 2000).  
*M. nesomii* B. L. Turner – *Nesom 4704* (MEXU).  
*M. nyctaginea* (Michx.) MacMill. – *Muenschner 3241* (US).  
*M. oligantha* (Standl.) Standl. – *Panero 3816* (MEXU).  
*M. oxybaphoides* (A. Gray) A. Gray – *Hernández-Ledesma 107* (MEXU).  
*M. polonii* Le Duc – *Le Duc 259* (MEXU); *Munn 1439* (MEXU).  
*M. pringlei* Weath – *Hernández-Ledesma 124* (MEXU).  
*M. pudica* Barneby – *Beatley 15696* (US); *Morefield 4464* (MEXU); *RL 98-2* (AF212003 - Levin, 2000).  
*M. sanguinea* Heimerl – *Carrillo-Reyes 2099* (MEXU).  
*M. suffruticosa* (Standl.) Standl. – *Pérez-García 104* (MEXU); *Saynes 3550* (MEXU).  
*M. tenuiloba* S. Watson – *Panero 2818* (MEXU).  
*M. texensis* (J.M. Coult.) B. L. Turner – *Hernández-Ledesma 96* (MEXU).  
*M. triflora* Benth. – *Cuevas 3415*(MEXU); *Domínguez 121* (MEXU); *RL 98-23* (AF212005 Levin, 2000).  
*M. urbani* Heimerl – *Fishbein 5107* (MEXU).

*M. violacea* (L.) Heimerl – *Hernández-Ledesma* 63 (MEXU).  
*M. viscosa* Cav. – *Hernández-Ledesma* 4, 13 (MEXU).  
*Abronia maritima* Nutt. ex S. Watson – *Hernández-Ledesma* 60 (MEXU).  
*Allionia*: *A. choisyi* Standl. – *Hernández-Ledesma* 94 (MEXU).  
*A. incarnata* L. – *Douglas* 2220 (MEXU).  
*Boerhavia*: *B. alata* S. Watson – *Douglas* 2221 (MEXU); *Spellenberg* 5630 (MEXU).  
*B. anisophylla* Torr. – *Douglas* 2194 (EF079469 – Douglas & Manos, 2007).  
*B. erecta* L. – *Hernández-Ledesma* 111 (MEXU).  
*B. spicata* Choisy – *Spellenberg* 13276 (EF079473 – Douglas & Manos, 2007).  
*B. xanti* S. Watson – *Hernández-Ledesma* 67 (MEXU).  
*B. coccinea* Mill. – *Spellenberg* 13275 (EF079472 – Douglas & Manos, 2007).  
*B. diffusa* L. – *Elorsa* 4371 (MEXU).  
*B. gracillima* Heimerl – *Spellenberg* 12447 (EF079479 – Douglas & Manos, 2007).  
*Commicarpus*: *C. brandegeei* Standl. – *Hernández-Ledesma* 55 (MEXU); *Ochoterena* 422 (MEXU).  
*Co. plumbagineus* (Cav.) Standl. – *Spellenberg* 7374 (EF079504 – Douglas & Manos, 2007).  
*Co. scandens* (L.) Standl. – *Spellenberg* 12887 (EF079482 – Douglas & Manos, 2007).  
*Cyphomeris*: *C. crassifolia* Heimerl – *Hernández-Ledesma* 106 (MEXU).  
*Cy. gypsophiloides* (M. Martens & Galeotti) Standl. – *Douglas* 2100 (EF079458 – Douglas & Manos, 2007).  
*Nyctaginia capitata* Choisy – *Hernández-Ledesma* 37 (MEXU).  
*Anulocaulis*: *A. annulatus* (Coville) Standl. – *Spellenberg* 3162 (EF079503 – Douglas & Manos, 2007).  
*A. eriosolenus* (A. Gray) Standl. – (DQ317086 – Unpublished).  
*A. hintoniorum* B. L. Turner – *Hernández-Ledesma* 52 (MEXU).  
*A. leiosolenus* (Torr.) Standl. – *Douglas* 2122 (EF079464 – Douglas & Manos, 2007).  
*A. reflexus* I. M. Johnst. – *Douglas* 2192 (EF079468 – Douglas & Manos, 2007).

## APPENDIX 2.

### Morphological and anatomical characters states used in the analysis.

---

**0. Habit (additive): (0) annual herb, (1) herbaceous perennial, (2) suffrutescent perennial, (3) shrubby.** This character was coded based primarily on literature (Pilz, 1978; LeDuc 1993, 1995; Lu and Gilbert, 2003; Spellenberg and Rodríguez, 2001; Spellenberg 2001, 2003) and herbarium specimens observations. Plants with tuberous roots (Le Duc, 1995; Spellenberg, 2003), slender taproots, ropelike to swollen roots (Spellenberg, 2003) or ligneous roots of *Mirabilis* were considered as perennial, except *M. himalaica* described as annual (Lu and Gilbert, 2003). Other annual plants such as *Boerhavia alata*, *B. erecta* and *B. xantii* have slender, short and not ligneous roots.

**1. Pubescence on stem: (0) absent, (1) present.** Simple and septate trichomes were observed in most species.

**2. Pubescence distribution on stem: (0) 2-3 longitudinal lines, (1) on the entire surface.**

**3. Trichomes orientation with respect to the axis: (0) divergent, (1) curved.** Sections *Oxybaphoides* and *Quamoclidion* are polymorphic for this character. In some species the trichomes are divergent with respect to the axis, while, in another species, the trichomes are orientated towards the apex or base of the axis. The character is inapplicable for the glabrous terminals.

**4. Presence of mucilaginous rings: (0) no, (1) yes.** Viscous and sticky rings around the internodes are characteristic of some species of Boerhaviinae such as *Anulocaulis hintoniorum* and *Cyphomeris crassifolia*, whereas in *Boerhavia* is polymorphic, except *B. diffusa*. The remaining species do not have mucilaginous rings.

**5. Leaves arrangement: (0) evenly distributed along the stem, (1) primarily in proximal 2/3 on the stem.** The codification of this character was based on Spellenberg (2003) and herbarium and field observations. The arrangement of leaves evenly distributed characterizes most sections of *Mirabilis* but for section *Oxybaphus*, leaf arrangement is important to distinguish species.

**6. Leaves size in the same pair: (0) unequal, (1) equal.** All the terminals have opposite leaves which are equal or not in size.

**7. Leaves color: (0) light green to glaucous, (1) dark green.** This character was coded based primarily on herbarium observations. *Abronia* and *Mirabilis linearis* have glaucous to light green leaves in the same plant thus recognized as the same character state.

**8. Leaves texture: (0) herbaceous, (1) succulent (2) leathery-succulent.** This character was coded based primarily on Spellenberg (2003) and herbarium observations. Herbaceous leaves are soft, thin and fragile (*Allionia*, *Commicarpus*, *Nyctaginia* and some species of *Mirabilis*). Succulent leaves are thick, soft and resistant (*Abronia*, *Allionia*, *Cyphomeris* and some species of sections *Mirabilis* and *Quamoclidion*). Leathery-succulent leaves have texture similar to leather, resistant and flexible (*Anulocaulis*, *Nyctaginia* and *Mirabilis gigantea*).

**9. Presence of trichomes on the margin: (0) no, (1) yes.**

**10. Leaf margin: (0) entire, (1) sinuate to undulate (2) crenulate.** Sinuate to undulate margin is wavy, perpendicular to the plane of the leaf, whereas crenulate margin is also wavy, but parallel to the plane of the leaf and lightly dentate with curved or obtuse teeth.

**11. Presence of pustules on leaves: (0) no, (1) yes.** Pustules are small and more or less spherical blisters outgrowth of the epidermis containing a brownish hard crust when dry.

These structures are crowned by septate trichomes or not and are mainly observed on the adaxial surface.

**12. Presence of petiolated basal leaves: (0) no, (1) yes.** The presence or absence of petiole is observed in basal leaves because toward the plant apex the leaves become sessile.

**13. Pith type (additive): (0) parenchymatous, (1) slightly sclerified, (2) completely sclerified.** Three pith types were observed within *Mirabilis*. Parenchymatous has cells without sclerified walls; slightly-sclerified has cells with moderately sclerified walls and completely sclerified has brachiesclereids.

**14. Medullary bundles number: (0) 4-10, (1) 20-44.** In Nyctaginaceae the occurrence of medullary bundles has been mentioned as a common characteristic (Balfour, 1965; Metcalfe and Chalk, 1989). These refer to primary vascular bundles embedded in the pith and they are considered as supplementary vascular bundles (Metcalfe and Chalk, 1989). The recognition of the character states was based on the gap size between them. The number of medullary bundles in *Mirabilis* varies among species; between the group with a minor number of bundles, *M. coccinea* has four, *M. albida* and *M. violacea* have six, *M. oxybaphoides*, *M. glabrifolia* and *M. suffruticosa* have eight and *M. linearis* has ten. In the group with major number of bundles, *M. melanotricha*, *M. nyctaginea* and *M. alipes* have 20-22, *M. multiflora* has 28, *M. pudica* is more variable with 26 or 38 and *M. jalapa* is the species with more medullary bundles, since it has 44.

**15. Conjunctive tissue type: (0) parenchymatous thin-walled, (1) parenchymatous sclerified-walled, (2) fibrous.** Conjunctive tissue for Nyctaginaceae refers to the ground tissue in which the secondary xylem and phloem are embedded (Carlquist, 2004).

**16. Phloem arrangement:** (0) in short bands, (1) in large tangential bands. The phloem is associated to conjunctive tissue parenchyma thin-walled; as a whole. These tissues arranged in two ways, the first one is forming short tangential spreading bands as “islands” through vascular rings as in the most of species of *Mirabilis*. The second one is forming large tangential bands that have the tendency to form semi-complete rings; it is related with the increase in number of successive rings, as shown in *M. albida*, *M. glabrifolia*, and *M. viscosa*.

**17. Inflorescence branching: (0) absent, (1) present.** The inflorescence of *Mirabilis* has been variously described, e.g.: terminal or axillary, cymose, diffuse or congested (Fay, 1980); compact cyme in distal axils and terminal or axillary and terminal in open or congested cymes, few or repeatedly branched (Spellenberg, 2003); pedunculate and paniculate cymes (Hernández and Flores, 2003), etc. To properly assessment the homology of inflorescence we do not use typological concepts; instead we define three characters of the inflorescence, such as the presence of branching.

**18. Inflorescence branching pattern: (0) monopodial, (1) sympodial.** Branched inflorescences are monopodial or sympodial. Monopodial was identified by Johnston (1944) for *M. viscosa* as an indeterminate main axis of the inflorescence that produces opposite and firmly ascendant branches. Sympodial was identified by Spellenberg (2001) for *M. glabrifolia* as a main axis that ramifies unevenly showing a dominant branch arched outwards with short branches arched inward. For unbranched inflorescences the character was coded as “inapplicable

**19. Minimum flowering unit arrangement: (0) umbelliform, (1) racemose, (2) cymose, (3) flowers borne singly or in 2-3 flower cluster (4) glomerule.** The minimum flowering

unit was considered the minimum repeating pattern composed by more than one flower (module) subtending by two or more bracts. For *Mirabilis*, we agree with Lu and Gilbert (2003) who described cymes of 1-3 flowers in *Mirabilis*; this character state corresponds to “branches terminate in one flower, or in clusters of 2-3 flowers” of Spellenberg (2003). The umbelliform arrangement includes several variants when more than two flowers arise from the same point; this character state corresponds to “capitate clusters” described for *Abronia* and *Nyctaginea* and “umbellate inflorescences” described for *Commicarpus* by Spellenberg (2003). The racemose arrangement includes the inflorescences with alternate and pedicellate flowers, which were observed in *Boerhavia xantii* and *Cyphomeris*. Flowers borne singly or in 2-3 flower clusters are characterized of *Anulocaulis* and some species of *Boerhavia*.

**20. Bracts consistency: (0) herbaceous, (1) scarious, (2) chartaceous.** Foliaceous bracts are leaf-like in color and texture (thinly herbaceous) but smaller, and are characteristics of *Mirabilis* section *Mirabilis*, *Nyctagina* and *Commicarpus*. Scarious ones are thin, dry, membranous in texture, and not green (usually pale brown), and are characteristic of most of Boerhaviinae, except *Commicarpus*. Chartaceous ones are mainly translucent, with a papery texture and not green (pale brown to brown), and are characteristics of some *Mirabilis* (*Oxybaphus* and *Mirabilopsis*)

**21. Presence of pustules on bracts: (0) no, (1) yes.** Epidermal derivatives on floral bracts are identical to the structures observed in character 12, and correspond to “trichomes with pustulate bases, blisters, spots and conical tubercles” described by Spellenberg (1993, 2003) and Spellenberg and Wooten (1999) for bracts in some Boerhaviinae.



**22. Bracts color: (0) green-olive green, (1) pale brown-brown, (2) reddish.** Floral bract color was observed in mature involucre of dry specimens. Pale brown-brown bracts are characteristic of *Mirabilopsis* and most species of *Oxybaphus*, while the rest of the species have green-olive green involucre.

**23. Bracts venation (additive): (0) not evident, (1) moderately veiny, (2) prominently net veined.** Bracts are prominently net veined in section *Oxybaphus* (Spellenberg, 2003) with dark-brown to black venation. In section *Mirabilopsis* bracts are moderately veiny with brown venation.

**24. Bracts apex: (0) acute, (1) obtuse-rounded, (2) acuminate.** Acuminate apex was considered diagnostic for section *Quamoclidion* (Pilz, 1978). Acute apex was observed for sections *Mirabilis*, *Oxybaphoides*, and some species of section *Oxybaphus*, in this last one also was observed obtuse-rounded apex, which also was observed in section *Mirabilopsis*.

**25. Bracts duration: (0) caducous, (1) persistent.** Persistence of floral bracts in the fruit has taxonomic significance in Nyctagininae. Most Boerhaviinae have deciduous bracts with the exception of *Anulocaulis hintoniorum* and *Boerhavia alata*.

**26. Bracts arrangement: (0) not involucre, (2) involucre.** Within Tribe Nyctagineae, Bittrich and Kühn (1993) distinguished subtribe Nyctagininae of the subtribe Boerhaviinae by the presence of involucre in the former.

**27. Involucre pubescence: (0) glabrous, (1) puberulous, (2) pubescent, (3) villous.** Puberulous bracts are minutely hairy with short and soft hairs. Pubescent bracts are hairy with short, weak and soft hairs. Villous bracts are hairy with long, soft and weak hairs. Glabrous bracts are those without hairs.

**28. Involucre trichomes type: (0) multicellular uniseriate, (1) gland-headed, uniseriate stalk.** The multicellular uniseriate are simple and septate trichomes, whereas the gland-headed, uniseriate, stalk trichomes are also simple and septate but with a glandular tip.

**29. Involucre development (additive): (0) not accrescent, (1) slightly accrescent, (2) very accrescent.** Not accrescent bracts have the same size in flower and fruit and cover only the fruit base, whereas the accrescent bracts totally cover the fruit. Among the accrescent bracts two types were distinguished according to Pilz (1978) and Le Duc (1995). The former described slightly accrescent bracts in section *Quamoclidion*, which are slightly larger in fruit than in flower. The second described very accrescent bracts in section *Oxybaphus*, which are twice larger in fruit than in flower. Also the very accrescent bracts were used by Heimerl (1934) to define *Oxybaphus*.

**30. Involucral bracts presentation: (0) distinct, (2) connate.** In Nyctagininae the presence of involucre with connate bracts is diagnostic for *Mirabilis* (Bittrich and Kühn (1993; Spellenberg, 2003). These involucral bracts are characterized by the formation of a tube as a result of the connation of the bracts margin, by the contrary, the other members of Nyctagininae are characterized by having involucral bract not connate, which has been described as “distinct” by Spellenberg (2003).

**31. Involucre shape: (0) widely campanulate to rotate, (1) narrowly campanulate, (2) cucullate, (3) whorled.** Most species of *Mirabilis* have campanulate to rotate or narrowly campanulate involucre, related with length: width rate. Broadly campanulate to rotate involucre are wider in sections *Quamoclidion* (except. *M. triflora*) and *Mirabilopsis*; and narrowly campanulate involucre are longer in section *Mirabilis* (Le Duc, 1995). For sections *Oxybaphus* and *Oxybaphoides* Le Duc (1995) described campanulate involucre,

but for the former, broadly to rotate involucre were considered here, and for section *Oxybaphoides* the two conditions for campanulate involucre were observed. In *Allionia* the involucre bracts form a cucullate involucre (term based on Spellenberg, 2003) a diagnostic character for the genus. In *Nyctaginea* and *Abronia* the involucre bracts around the inflorescence do not form a distinguishable shape. For the terminals without involucre bracts the character was coded as “inapplicable”.

**32. Involucre length (mm) (additive): (0) 3.75-10.0, (1) 10.0-23.0, (2) 23.0-41.0.** Three character states of involucre length are proposed based on box diagrams using the non-overlapping standard error among the species. *M. gracilis* shows some overlapping between two character states (Figure 4) and was codified as polymorphic.

**33. Involucre width (mm): (0) 2.5-17.0, (1) 17.0-39.0.** Two character states of involucre width are proposed based on box diagrams using the non-overlapping standard error among the species (Figure 5).

**34. Number of bracts forming an involucre (additive): (0) three, (1) five, (2) more than five.** Most species of *Mirabilis* have five involucre bracts; except *M. alipes* with 6-9 (Pilz, 1978).

**35. Presence of foliaceous bracts associated to the involucre: (0) no, (1) yes.**

**36. Flower number per involucre (additive): (0) one, (1) two, (2) three, (3) more than three.**

**37. Flower associated to the mid vein of the involucre bracts: (0) not, (1) yes.** Section *Quamoclidion* has flowers attached to the involucre bract mid-vein by a pedicel. The remaining species have flowers. In other species, the flowers are unattached with respect to

de bracts mid-vein. In the species without involucre bracts the character was coded as “inapplicable”.

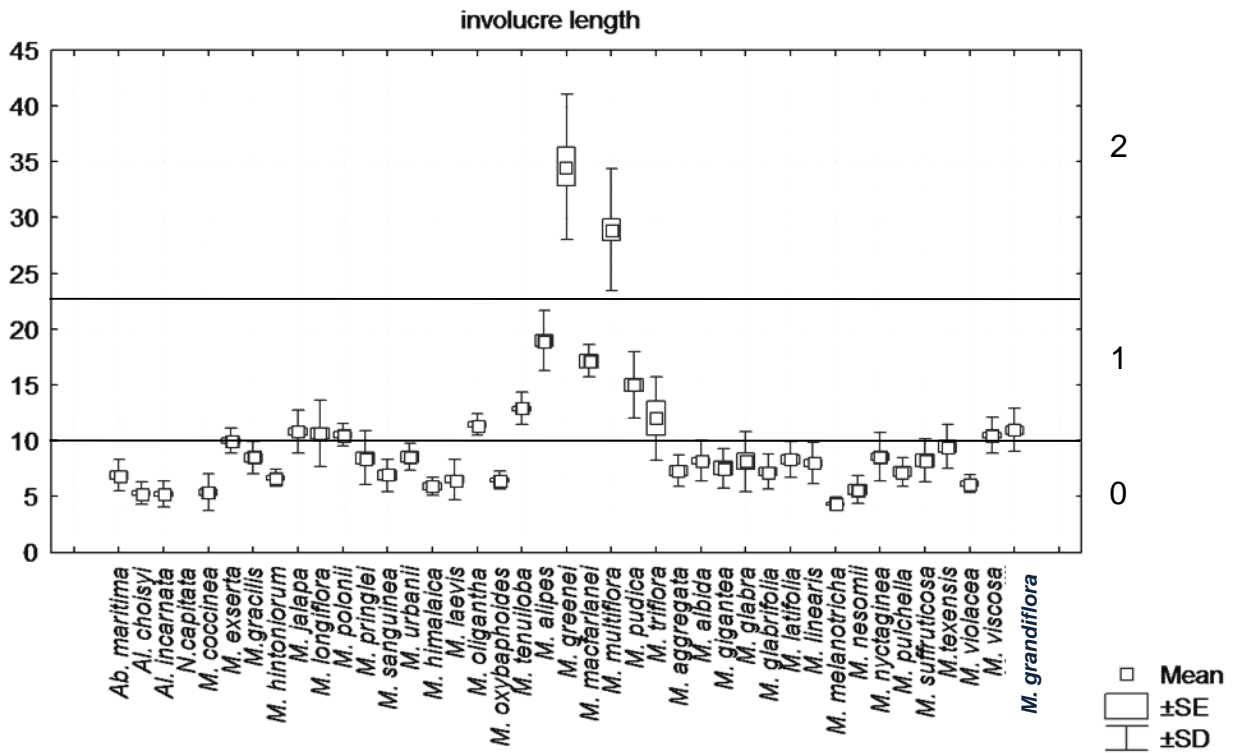
**38. Presence of pedicel subtending flowers:** (0) no, (1) yes. Most terminals have sessile flowers; however, the section *Quamoclidion* is characterized by the short pedicellate flowers.

**39. Perianth shape:** (0) campanulate, (1) funnelform, (2) tubular. Most species of sections *Quamoclidion* and *Mirabilis* are considered to have funnelform perianth although it was described as funnelform-salverform (Pilz, 1978) or funnelform to salverform (Le Duc, 1995). The sections *Mirabilopsis*, *Oxybaphoides* and most species of *Oxybaphus* have campanulate perianth.

**40. Chasmogamous flower length (mm) (additive):** (0) 1.5-27.5, (1) 27.5-60.0, (2) 60.0-115.0 = 2. Three character states for involucre length are proposed based on box diagrams using the non-overlapping standard error among the species (Figure 6). Some species such as *Mirabilis aggregata*, *M. albida*, *M. linearis*, *M. nyctaginea*, *Nyctaginia* and *Cyphomeris crassifolia* have both, chasmogamous and cleistogamous flowers. For these taxa we measured the length of the chasmogamous ones.

**41. Flowers symmetry:** (0) bilateral, (1) radial. Bilateral symmetry is diagnostic for the species of *Allionia* (Spellenberg 2001, 2003).

**42. Perianth limb color:** (0) evenly white to pale pink, (1) evenly deep pink to magenta, (2) reddish-orange. The perianth color has been variously described for the terminals, e.g.: pink, rose-pink, white, creamy white, magenta, purplish to pale pink, lavender, red-purple, etc. (Pilz, 1978; Le Duc, 1995; Spellenberg and Rodríguez, 2001; Spellenberg, 2001, 2003). The character states proposed here clearly separate groups of species.



**Fig. 4. Box diagram for the measurements of involucre length (mm) (Character 32) . The horizontal lines indicate the character state boundaries; extreme values not shown.**

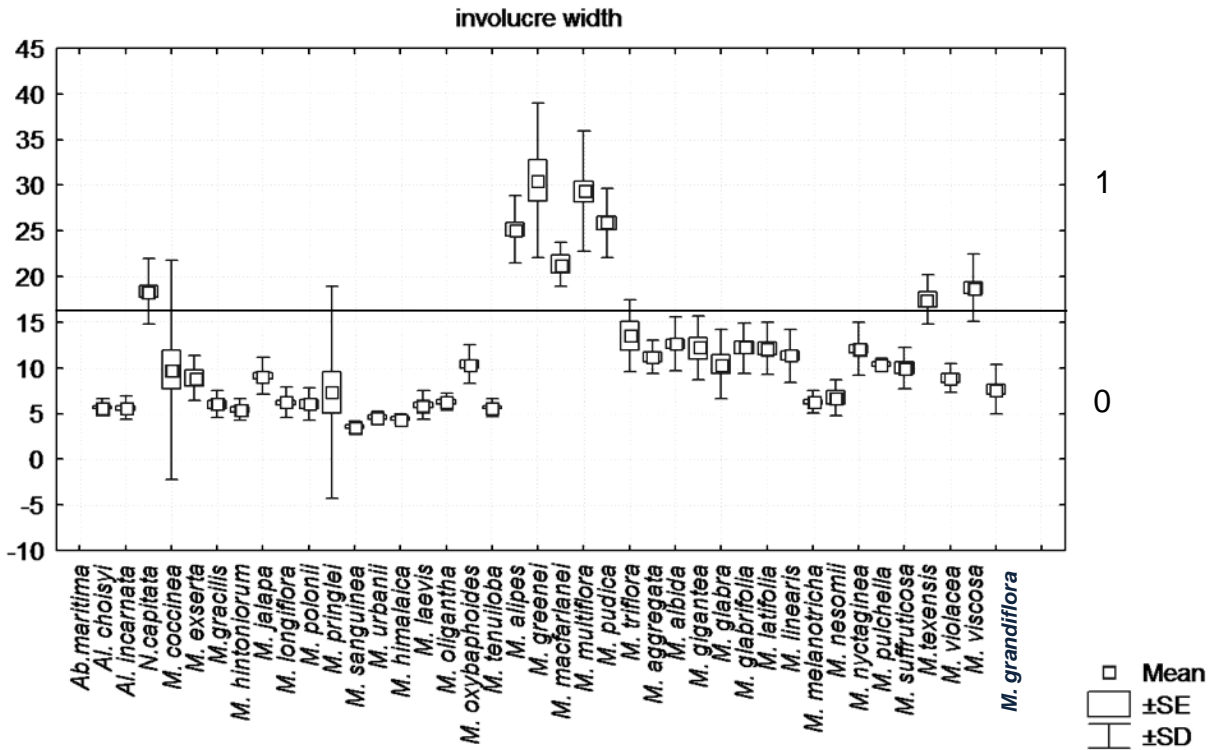


Fig. 5. Box diagram for the measurements of involucre width (mm) (Character 33) . The horizontal lines indicate the character state boundaries; extreme values not shown.

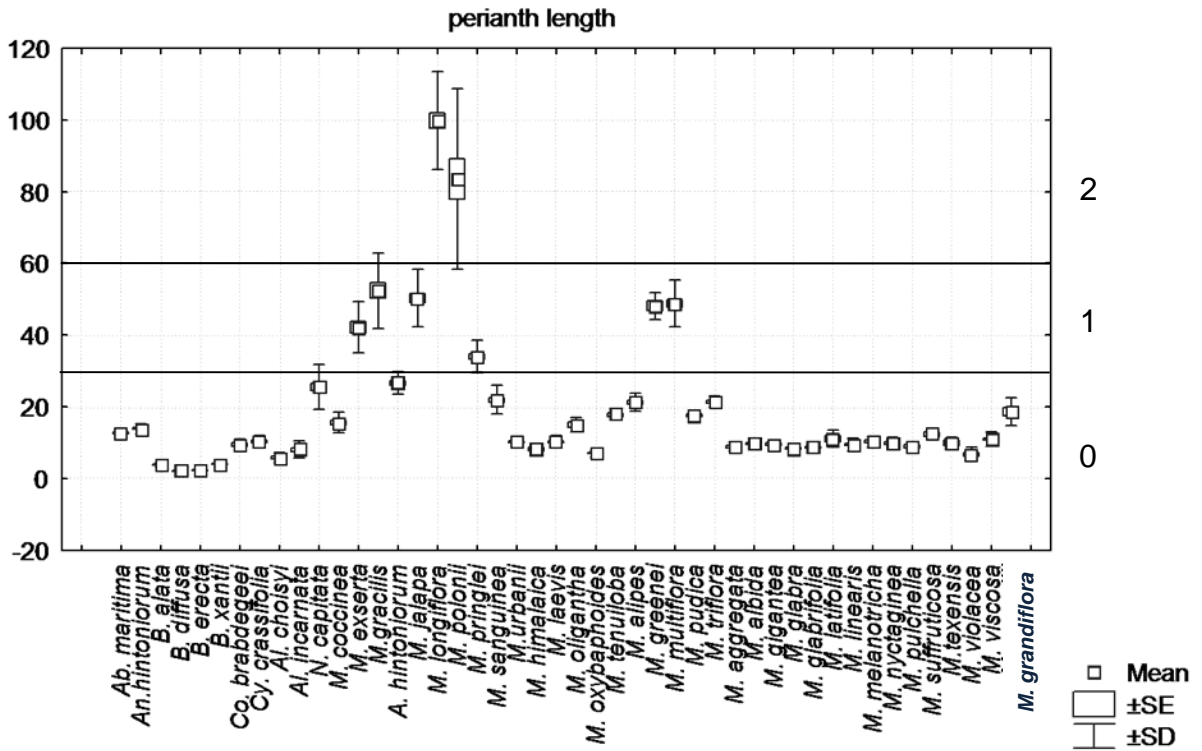


Fig. 6. Box diagram for the measurements of chasmogamous flower length (mm) (Character 40) . The horizontal lines indicate the character state boundaries; extreme values not shown.

One group is defined by a very pale perianth (white to pink) like in some species of section *Oxybaphoides*, most species of section *Mirabilis* and *M. grandiflora*, *Boerhavia alata*, *B. xantii*, *B. erecta* and *Commicarpus*. Another group includes species with violet to reddish-violet perianth, like most species of section *Oxybaphus* and *Quamoclidion*, *Abronia*, *Anulocaulis* and *Boerhavia diffusa*. A third group includes species with reddish-orange perianth (*M. coccinea*, *M. triflora* and *Nyctaginia*). *Mirabilis jalapa* is polymorphic for the three proposed character states.

**43. Presence of perianth indumentum: (0) no, (1) yes.**

**44. Stigma shape: capitate (0), penicillate (1), linear (2).** While Spellenberg (2003) described the stigma of *Mirabilis* as “capitate”, it is clearly penicillate, unlike to *Allionia*, *Nyctaginia* and Boerhaviinae that have capitate stigma. The linear stigma is characterized for *Abronia*.

**45. Filaments color.** (0) white to pale yellowish, (1) purple-lavender, (2) reddish-orange. Filament color is not related to the perianth color in species with either white to pale pink or purple-lavender perianth in which the filaments are either yellowish-brown or purple-lavender. The species with reddish-orange perianth have filaments as the perianth color.

**46. Filaments presentation (additive): (0) inserted, (1) scarcely longer than the perianth length, (2) exerted less than twice the perianth length, (3) exerted at least twice the perianth length.**

**47. Fruit shape: (0) obovoid to obpyramidal, (1) oblong-ellipsoid, (2) clavate, (3) fusiform, (4) ovoid, (5) turbinate, (6) biturbinate.** Some species of *Mirabilis* are variable in the fruit shape; however, more common condition was codified. In section *Mirabilopsis*



and most species of sections *Oxybaphus* and *Mirabilis*, the obovoid fruits are common, in section *Quamoclidion* and *Allionia* the fruits are oblong-ellipsoid. The clavate fruit are present in *Commicarpus* and *Cyphomeris*. In *Anulocaulis* there are fusiform, turbinate and biturbinate fruits.

**48. Fruit length (mm) (additive): (0) 2.0-2.7, (1) 2.7-6.7, (2) 6.7-10.3.** Two character states for fruit length are proposed on box diagrams using the non-overlapping standard error among the species (Figure 7). The minimum value of the character corresponds to the minimum value of standard deviation of *Boerhavia xantii* (2.5 mm long) which show the shortest fruits. The maximum value of the character corresponds to the maximum value of standard deviation of *Abronia maritima* (10.3 mm long) which show the longest fruits. For *M. urbanii* the character was coded based on literature source (i.e. Le Duc, 1995).

**49. Fruit width (mm) (additive): (0) 0.5-3.0, (1) 3.0-7.0, (2) 7.0-9.5.** Two character states for involucre width are proposed based on box diagrams using the non-overlapping standard error among the species (Figure 8). The minimum value of the character corresponds to the minimum value of standard deviation of *Cyphomeris crassifolia* (0.5 mm wide) which show the slender fruits. The maximum value of the character corresponds to the maximum value of standard deviation of *Abronia maritima* (9.5 mm wide) which show the widest fruits.

**50. Apex shape: (0) acute, (1) truncate, (2) rounded.** Most *Mirabilis* have truncate apices, and is characteristic of *Quamoclidion*. Rounded apex is distributed among and within the other genera and *Mirabilis* sections.

**51. Fruit ornamentation: (0) 10-weak ribs, (1) 5-weak ribs, (2) 3-5-prominent ribs.** Fruit Longitudinal ribs are weak or prominent and was used by Spellenberg (2003) to

distinguish sections *Quamoclidion*, *Mirabilis* and *Oxybaphoides* which have 5-weakly ribbed fruits, while, *Oxybaphus* (except *M. violacea*) and *Mirabilopsis* which have 5-prominently ribbed fruits. The recognition of 3-5 prominent ribs is based on the presence of 4-5 and 3-5 ribs in *Boerhavia alata* and *Abronia maritima*, respectively. Both have more pronounced ribs, than the other species, described as wings (Standley, 1918; Spellenberg, 2003).

**52. Presence of trichomes on fruit: (0) no, (1) yes.**

**53. Type of trichomes on fruit: (0) unicellular, (1) gland-headed-uniseriate stalk.**

**54. Presence of tubercles on fruit: (0) no, (1) yes.** This character refers to small, round and white protuberances on the fruit surface. The presence of this in section *Oxybaphus* was a characteristic used by Spellenberg (2003) to differentiate the section (except *M. violacea*). Among Boerhaviinae, the tubercles are present in *Anulocaulis hintoniorum* and *Cyphomeris*, in this last one, along to section *Oxybaphus* these structures are conspicuous in dry fruits, while in *Anulocaulis* they are sometimes only visible on wet fruits.

**55. Tubercles arrangement: (0) in continuous longitudinal lines, (1) in discontinuous longitudinal lines.** Tubercles on fruit are arrangement in continuous (*M. glabra*, *M. viscosa*, *M. aggregata*) or discontinuous longitudinal lines (*M. glabrifolia*, *M. nesomii*, *M. nyctaginea*).

**56. Presence of equatorial crest on fruit: (0) no, (1) yes.**

**57. Presence of stalk on fruit: (0) no, (1) yes.**

**58. Fruit orientation with respect to the stalk: (0) straight, (1) inclined.**

**59. Presence of verrucose glands on fruit: (0) no, (1) yes.** This character is diagnostic for the species of *Commicarpus* (Spellenberg 2001, 2003).

**60. Presence of mucilage on fruit: (0) no, (1) yes.** To observe the presence of mucilage on fruits (character 53) fruits of herbarium specimens were moistened. Within *Mirabilis*, the presence of mucilage on wet fruits has taxonomic significance to characterize sections *Oxybaphoides*, *Mirabilopsis* and *Oxybaphus* (Le Duc, 1995; Spellenberg y Rodríguez, 2001; Spellenberg, 2003), but for *Quamoclidion* the character is present in some species.

**61. Presence of raphides on fruit: (0) no, (1) yes.** Spellenberg (2003) described the fruit surface of *Mirabilis oxybaphoides* as “dark brown and black-mottled” this appearance due to the presence of raphides, which pattern of white lines, mainly on the fruit sulcus. The character is present in other species of the genus, also in *Commicarpus*, *Cyphomeris*, *Nyctaginia* and *Boerhavia*.

**62. Presence of raphides on cotyledons: (0) no, (1) yes.**

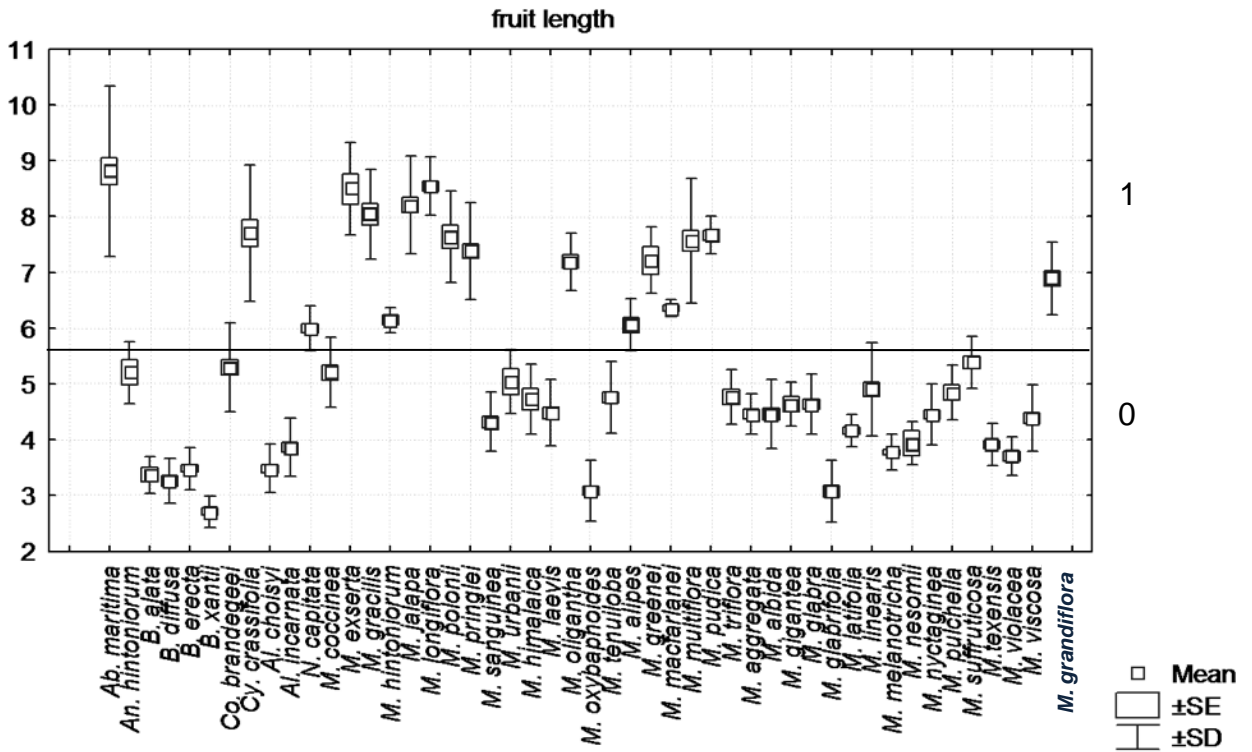
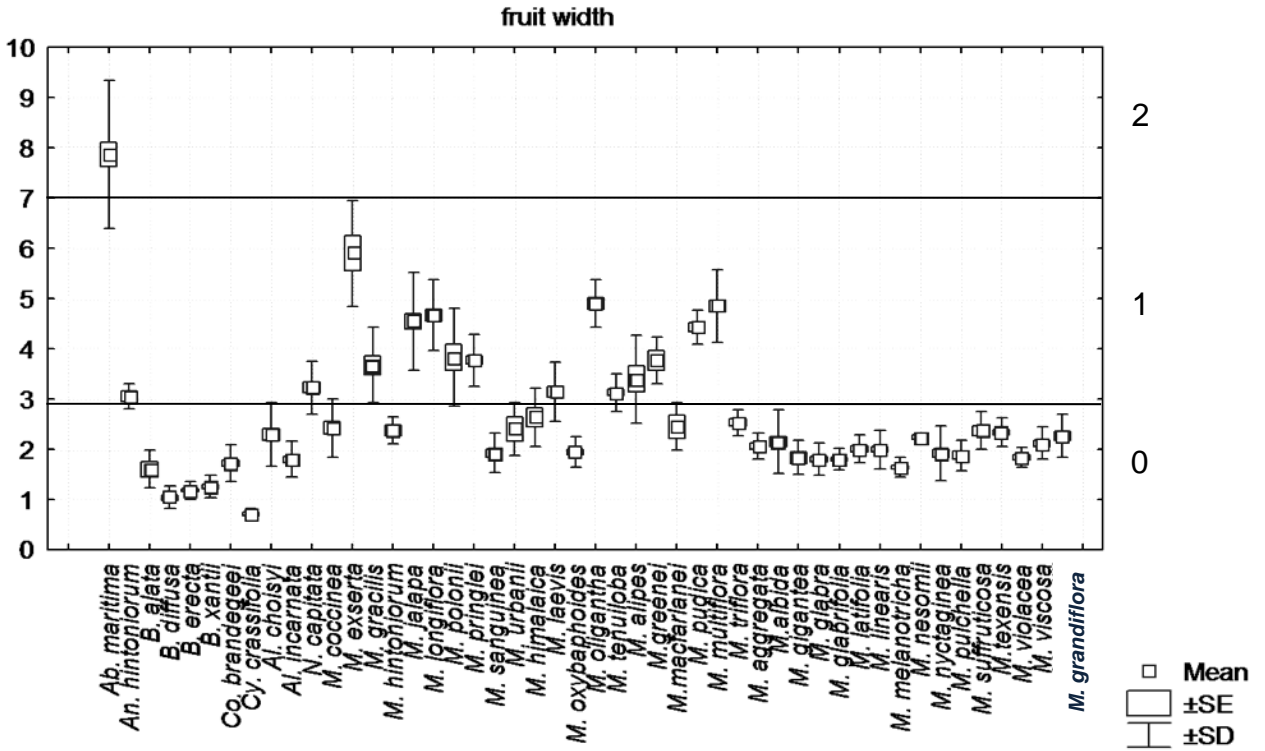


Fig. 7. Box diagram for the measurements of fruit length(mm) (Character 48) . The horizontal lines indicate the character state boundaries; extreme values not shown.



**Fig. 8. Box diagram for the measurements of fruit width(mm) (Character 49) . The horizontal lines indicate the character state boundaries; extreme values not shown.**

APPENDIX 3.

Morphological data matrix analyzed in this study. Abbreviations: Ab = *Abronia*, Al = *Allionia*, An = *Anulocaulis*, B = *Boerhavia*, Co = *Commicarpus*, Cy = *Cyphomeris*, N = *Nyctaginia*, M = *Mirabilis*. Polymorfism key: A = 0, 1; B = 1, 2; C = 0, 2; D = 0, 1, 2; E = 0, 5; F = 0, 4; G = 1, 4. Symbols: (?) = unknown, (-) = inapplicable.

	0	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60
Ab. maritima	1110000011A01????0-020000111100?00203001011100052202110-00-0000												
Al. choisyi	A110000111B01????0-32001011300020000200100A1001110210-0-0--0000												
Al. incarnata	1110000111B01????0-3200101130002000020010011001110210-0-0--0000												
An. annulatus	1A101A0021211????1001100010-----000101012310000-0-00-0000												
An. eriosolenus	A0--110021211????1031100010-----000101002510100-110100A00												
An. hintoniorum	10--110021211????1131100010-----000110012310000-1100-0000												
An. leiosolenus	10--110020211????1031100000-----01110A003621100-0-1100100												
An. reflexus	10--110020211????1031100000-----010100003621100-0-1100100												
B. alata	00--A001101A1????1101100000-----100100001010220-0-0100110												
B. anisophylla	01100A0020111????1131000000-----A00111011010220-0-0100100												
B. coccinea	111000010A001????1101000000-----000111011C10C2110-0100110												
B. diffusa	111001010AA01????1101100000-----100111001010A2110-0100110												
B. erecta	0AA0A001000A1????1101A00000-----10010A001010120-0-0100110												
B. gracillima	0111010000101????1131100000-----00011101121022110-01A0110												
B. spicata	0110A001011A1????1111100000-----000100001000120-0-0100110												
B. xantii	0110A0011A111????1111100000-----100100001000120-0-0100110												
Co. brandegeei	10--00A10A101????1100000000-----10010100221010A10-0111011												
Co. plumbagineus	20--000101101????1100000000-----10010100122010110-0111011												
Co. scandens	20--000101101????1100000000-----100100001220100-0-0111011												
Cy. crassifolia	1111100111101????0-11000000-----100111112220100-110110111												
Cy. gypsophiloides	1A11100111001????0-11000000-----100110112220100-110110110												
N. capitata	1110001111BA1????0-00A000112000?012030010121022511100-0-0100110												
M. aggregata	21A00011A1C0A????1122002A113021000102000011110101012101000-0110												
M. albida	2AA00010B1A0110211122012A11202100010200001A11A101002101100-0100												
M. alipes	20--00101000101200-22001211001A0112031100110102111100-0-00-0100												
M. coccinea	20--0010100002021102201111101100010D001012112201012101000-0110												
M. exserta	2110000101001????112000001121111A01100011101113021210-0-00-0000												
M. gigantea	21A1001121001????1022012A113021000102000010110101012101000-0100												
M. glabra	2A1000101A00A1?201022012A11A12100010D0000101101A10020-1000-0110												
M. glabrifolia	21A00A11A100110101122012A11102100010A0000011110101012111000-0100												
M. gracilis	2A000001000010?200-20000011001110011000111A0112121C110?-00-0000												
M. grandiflora	21100010110010?20A1220000111011110100001010111102012101100-0110												
M. greenei	20--001110001????0-22000211001102110311111001?212110A-1100-0100												
M. himalaica	01A0001101001????1-22000011B1111001020000111102010110-0-00-0110												
M. hintoniorum	2101001101001????11220200111011100100001012112311011101100-0000												
M. jalapa	2AA000A10100101110-20000011001111011000111AA1A2121C1A-0-00-0000												
M. laevis	211A0010A10012?211-2200001111100010000101A1102E11D00-0-00-01A0												
M. latifolia	210100110A000????1022012A11102100010200001A110101012101000-0100												
M. linearis	21A00110AA0000020112201211102100010200001A11A101002101000-0100												
M. longiflora	111000A1010010?000-200000112111101100012101112F2111101?00-00A0												
M. macfarlanei	20--0A1110001????0-2200121100110111031110110102120100-1100-0110												
M. melanotricha	210001100A001012011220A20113021000102000011010101012101000-0100												
M. multiflora	2A1000111000101200-22000211111021103111111A112121100-1100-0A00												
M. nesomii	2A00011011000????11220120112021000100000011A10101022011100-0110												
M. nyctaginea	2A0000110A001012111220121110021000102000011110101012101100-0100												
M. oligantha	31100010110011?2?11220000111111101000000101102021110-0-00-0010												
M. oxybaphoides	11A000110100100001-22000011111110010200001A1102010210-0-00-0010												
M. polonii	20--000101001????0-200000110011110110001210011202111101100-0010												
M. pringlei	211000010100101201120000011211100110001110111302101101100-0010												
M. pudica	2A100010100011200-22001211001101110311001AA1?2121100-0-00-0000												
M. sanguinea	210100A1010010?200-2000001110111001100010111121101110?-00-0010												
M. suffruticosa	2110001101001002011220121111021000102000010110101012101100-0100												
M. tenuiloba	31A000111100110210-220001111111101000000101102G11100-0-00-0100												
M. texensis	2110011101001??-1122012111302100110B0000010110101002111100-0100												
M. triflora	21A10001010010?2?0-2200021120111101021120121122110100-1?00-0000												
M. urbanii	2100001101001????0-20000011001110011000101111211?1110?-00-0010												
M. violacea	1110000101C0100001-220000111121A00102000011110101011000-00-0110												
M. viscosa	2110001100001011110220120112021011100001011A10201012111100-0110												

## **CAPÍTULO III**

### **Sinopsis taxonómica**

**Mirabilis L., Sp. Pl. 1: 177. 1753. Tipo: *Mirabilis jalapa* L.**

*Nyctago* Juss., Gen. Pl. 90. 1789.

Plantas suffruticosas, subarbustos ó herbáceas anuales. **Tallo** glabro o pubescente en toda la superficie ó en 2-3 líneas longitudinales. **Hojas** distribuidas a lo largo de todo el tallo ó concentradas en la mitad inferior, opuestas, las del mismo par de igual o diferente tamaño, verde oscuro o verde claro a glaucas, delgadas, suculentas o coriáceo- suculentas, margen glabro o ciliado, entero, sinuado o crenulado, hojas basales sésiles o pecioladas. **Inflorescencias** cimosas terminales o axilares, no ramificadas formando cimas compactas o repetidamente o escasamente ramificadas; brácteas 5 o más de 5; cartáceas o foliáceas, con o sin venación evidente, connatas o libres formando un involucreo acrescente, campanulado a rotado, sosteniendo 1 a varias flores. **Flores** sésiles o cortamente pediceladas, perianto campanulado o infundibuliforme, estambres 3-5, corta a largamente exsertos. **Frutos** sésiles, obovoides u oblongo elipsoides, evidente o ligeramente costillados, tuberculados o lisos, mucilaginosos o no cuando húmedos.

Género de 50-60 especies, la mayoría se distribuyen en el Continente Americano, con un centro importante de distribución en los desiertos cálidos de Norteamérica; otro número considerable de especies se distribuye en Sudamérica y una especie en Asia. Con base en un análisis cladístico usando datos morfológicos, de anatomía del tallo y moleculares (capítulo II), en este estudio se reconocen seis secciones.

### Clave de secciones

Involucros de 14 a 42 mm de largo en fruto, sosteniendo 6-19 flores ...Sección *Multiflora*

Involucros de 3.5 a 16 mm de largo en fruto, sosteniendo 1-3 flores

Involucros muy acrescentes, frutos marcadamente 5-costillados...Sección *Oxybaphus*

Involucros ligeramente acrescentes, frutos ligeramente 5-10 costillados

Perianto infundibuliforme o tubular, de 17 a 115 mm de largo (con menos frecuencia de menor tamaño), fruto no mucilaginoso cuando húmedo  
.....Sección *Mirabilis*



Perianto campanulado (con menos frecuencia cortamente infundibuliforme), de 4.8 a 19 mm de largo, fruto mucilaginoso cuando húmedo

Plantas sufruticosas o subarbustos, involucros sosteniendo 1 flor  
..... Sección *Laeves*

Plantas herbáceas anuales o perennes, involucros sosteniendo 3 flores

Plantas herbáceas perennes ..... Sección *Oxybaphoides*

Plantas herbáceas anuales ..... Sección *Himalaicae*

***Mirabilis* L. sección *Multiflora* nom. nov.** Especie Tipo: *Mirabilis multiflora* (Torr.) A. Gray

Esta sección corresponde a la sección *Quamoclidion* (Le Duc, 1995) en un sentido estricto, el cual excluye a *Mirabilis triflora*, el cambio de nombre se debe a que el tipo de la sección en un sentido amplio, es precisamente *M. triflora*, el taxón que consideramos fuera de esta sección.

**Sufruticosas.** Tallo glabro. **Hojas** distribuidas a lo largo de todo el tallo, suculentas, margen entero; hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** no ramificadas, formando cimas compactas; brácteas 5 o 6-9, moderadamente venadas, ápice acuminado, libres o connatas, involucro ligeramente acrescente, ampliamente campanulado, sosteniendo 6-9-16 flores. **Flores** cortamente pediceladas, asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto campanulado o infundibuliforme, blanco a rosa claro ó rosa oscuro a magenta; estambres 5, exertos. **Fruto** oblongo-elipsoide, ligeramente 10-costillado, mucilaginoso cuando húmedo.

Sección conformada por cinco especies, que forman un clado apoyado por una combinación única de 13 caracteres homoplásicos. Esta sección concuerda con los resultados de Levin (2000), quien también consideró a este taxón en un sentido estricto.

## Clave de especies

Involucros con 6-9 brácteas, libres ó connatas.....*M. alipes*

Involucros con 5 brácteas, connatas

Hojas verde claro a glaucas; perianto campanulado; frutos lisos.....*M. pudica*

Hojas verde oscuro; perianto infundibuliforme; frutos tuberculados

Involucros de 16-17 mm de largo; perianto de 15.0 a 24.0 mm de largo; rafidios en el fruto presentes.....*M. macfarlanei*

Involucros de 23-42 mm de largo; perianto de 42.5-56.0 mm de largo; rafidios en el fruto ausentes

Brácteas del involucreo con venación no evidente; tricomas del involucreo glandular estipitados; perianto rosa oscuro a magenta .....*M. multiflora*

Brácteas del involucreo moderadamente venadas; tricomas del involucreo unicelulares multiseriados; perianto blanco a rosa claro .....*M. greenei*

***Mirabilis alipes* (S. Watson) Pilz**, Madroño 25(3):120. 1978. *Hermidium alipes* S. Wats., Bot. King's Exped. 5:286. 1871. Tipo: EUA, Nevada, Humboldt Valley, mayo/1868, *S. Watson* 968 (Holotipo: US-Imagen!; Isotipos: GH, NY-Imagen!).

*Hermidium alipes* S. Wats. var. *palladium* Porter, Rhodora 54: 158. 1952. Tipo: EUA, Utah, Uintah Co., on the Wasatch formation, 5 miles south of Vernal, 3/junio/1950, *C. L. Porter*, 5308 (Holotipo: RM; Isotipos: CAS, MO-Imagen!, RSA, SMU, TEX, UC).

**Sufruticosas. Tallo** glabro. **Hojas** generalmente distribuidas a lo largo de todo el tallo, las del mismo par de igual tamaño, verde claro a glaucas, suculentas, margen glabro, entero; hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** no ramificada; brácteas 6-9, cartáceas verde-olivo a verde, moderadamente venadas, ápice acuminado, libres o connatas, involucreo glabro, ligeramente acrescente, ampliamente campanulado, 16.0-22.0 mm de largo, 22.0-28.0 mm

de ancho, sosteniendo 6-8 (9) flores, brácteas foliáceas asociadas a los involucros ausentes. **Flores** cortamente pediceladas, asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto campanulado, 18.5-24.0 mm de largo, rosa oscuro a magenta; glabro; estambres 5, filamentos blancos a amarillo pálido, exertos. **Fruto** oblongo-elipsoide, 5.6-6.6 mm de largo, 2.5-3.4 mm de ancho, ápice truncado, ligeramente 10-costillado, glabro, rafidios en la superficie ausentes, mucilaginoso cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** médula parenquimatoso, 20-44 haces medulares; tejido conjuntivo fibroso: floema arreglado en bandas cortas.

**Distribución y hábitat:** Se distribuye principalmente a través de la Gran Cuenca, desde el sureste de California, pasando por Nevada y Utah hasta Rio Blanco, en Colorado. Es común y abundante en laderas secas y espuestas, en matorral de *Artemisa* o *Atriplex-Sarcobatus* y con menos frecuencia en bosque de pinos piñoneros y *Juniperus*, principalmente es suelos de grava arenosa; si bien Pilz (1978) y Spellenberg (2003) la reportan para altitudes apartir de los 1200 m. s.n.m, en este estudio se observaron ejemplares colectados apartir de los 600 m. s.n.m. La especie ha sido colectada con flores y/o frutos de mayo a junio.

**Comentarios.** Esta especie se distingue fácilmente por tener más de cinco (6-9) brácteas por involucro, las cuales son libres o connatas, presenta además 6-9 flores por involucro.

**Ejemplares examinados representativos: ESTADOS UNIDOS. California:** Inyo, Owen's valley near Laws, *Heller 8230* (GH, US). Mono, just below mouth of Coldwater Canyon, 1.1 mi. N 40°W of Southern Belle Mine, *Morefield & McCarty 3444* (GH). Panamit Canon, *Jones s/n* (US). **Nevada:** Churchill, US Hwy 95, ca. 7 mi N of county line between Lyon and Churchill counties, south of Fallon, *Levin 98-3* (ARIZ); 5 m. S of Toulon, *Train s/n* (ARIZ, US). **Esmeralda,** White Mountains: alluvial fan of Busher Creek 2.8 miles N 46°E of Juniper Mtn. Summit, *Morefield & Turner 4378* (MEXU); Near mouth on Pinchot Creek, White Mts., Esmeralda Country, Nevada, *Duran 3256* (GH, US); Nevada State 3, 1.8 miles east of State Line, *Raven 12837* (GH). **Eureka,** Hoosac My. Pinto Mill Washm, *Train 44771* (ARIZ). **Lyon,** along Fallon highway 3 miles W. of Lahonton Dam, *Goodner & Henning 70* (ARIZ). **Nye,** 3/4 mi. North of Locke's Ranch, *Holmgren & Maguire 25129* (GH); Southern Hot Creek Range, 5 airline miles northwest of Warm Springs, *Holmgren & Holmgren 5247* (ARIZ). **Oreana,** *Jones s/n* (US); Humboldt Sink, 5 mi. S. of Toulon, S. Pershing Co., on Victory hwy., *Train 22* (ARIZ). Victory Highway, along road between Lovelock and Imlay, *Eastwood & Howell 133* (GH). **Pershing,** 5 miles south Toulon, *Train 163* (US). **Washoe,** 7 mi. n. of Wadsworth, *Archer 6192* (ARIZ, GH); Between Pyramid Lake and Winnemucca Lake, *Kennedy 1989* (GH). **Utah:** Juab, granite Ranch. 8 mi. Northeast of

Troutcreek, *Maguire & Beecraft 2679* (GH). White Sage Valley, *Harrison 6363* (US). **Kane**, between Nipple Bench and Lake Powell, about 60 miles east of Kanab, *Cronquist 10014* (ARIZ, GH). **Uintha**, 2 miles east of Two Waters Creek, *Holmgren & Reveal 1837* (ARIZ).

***Mirabilis greenei* S. Watson**, Proc. Amer. Acad. Arts 12: 253. 1876. Tipo: EUA, California, Siskiyou Co., mountain sides about Yreka; 20/junio/1876, *Greene s/n* (Holotipo: GH; Isotipo: NY-Imagen!). *Quamoclidion greenei* (S. Watson) Standl., Contr. U.S. Natl. Herb. 12(8): 358. 1909.

**Sufruticosas. Tallo** glabro. **Hojas** generalmente distribuidas a lo largo de todo el tallo, las del mismo par de igual tamaño, verde oscuro, suculentas, margen glabro, entero; hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** no ramificada; brácteas 5, cartáceas, verde-olivo a verde, moderadamente venadas, ápice acuminado, connatas, involucreo puberulento con tricomas multicelulares uniseriados, ligeramente acrescente, ampliamente campanulado a rotado, 23.0-42.0 mm de largo, 22.0-39.0 mm de ancho, sosteniendo 6 (-16) flores, brácteas foliáceas asociadas a los involucros ausentes. **Flores** cortamente pediceladas, asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto infundibuliforme, 43.5-52.5 mm de largo, blanco a rosa claro; glabro; estambres 5, exsertos. **Fruto** oblongo-elipsoide, 6.6-7.9 mm de largo, 3.3-4.3 mm de ancho, ápice truncado, ligeramente 10-costillado, glabro, con tubérculos generalmente arreglados en líneas longitudinales discontinuas, rafidios en la superficie ausentes, mucilaginoso cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** no estudiados

**Distribución y hábitat:** Estados Unidos, se distribuye através de la costa norte de California; en laderas de grava y de pizarra, donde abunda *Juniperus*, *Pinus sabiniana*, *Quercus lobata*, *Rhus*, *Eriophyllum*, *Penstemon centranthifolius* y *Clarkia*; en altitudes de 400 a 1000 m s.n.m. La especie ha sido colectada con flores y/o frutos de mayo a junio.

**Comentarios.** La especie se distingue por tener las hojas verde oscuro, perianto infundibuliforme de color blanco a rosa claro, y los involucros más largos dentro del género de 23 a 42 mm de largo, con las brácteas moderadamente venadas y con tricomas

unicelulares multiseriados y por el fruto, que de acuerdo con Spellenberg (2003) es evidentemente angulado en sección transversal es.

Para esta especie no se pudo determinar el color de los filamentos en los ejemplares de herbario y no hay imágenes disponibles de plantas en su hábitat natural que nos puedan ayudar a determinar esta característica.

**Ejemplares examinados representativos: Estados Unidos. California:** Siskiyou Co., Hombrook, *Smith s/n* (GH, US); Ireka, *Smith 320* (GH, US), S hasta Valley in dry land, *Butler 1334* (US). Glenn Co., 3.8 miles north of Stonyford, *Bonar et al. s/n* (GH, US).

*Mirabilis macfarlanei* **Constance & Rollins**, Proc. Biol. Soc. Wash. 49(34): 148-149. 1936. Tipo: EUA, Oregon, Wallowa Co., lower Cottonwood Landing, between mouth of Somer's Creek and Pittsburg Landing, Snake River Canyon, 15/mayo/1936, *Constance 1579 et al.* (Holotipo: WS; Isotipos: CAS, GH, JEPS, K, MO-Imagen!, NY-Imagen!, POM, RM, UC, US-Imagen!, WIS, WS).

**Sufruticosas. Tallo** glabro. **Hojas** distribuidas a lo largo de todo el tallo o distribuidas en la mitad inferior, las del mismo par de igual tamaño, verde oscuro, suculentas, margen glabro; hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** no ramificada; brácteas 5, cartáceas, verde-olivo a verde, moderadamente venadas, ápice acuminado, connatas, involucre glabro, ligeramente acrescente, ampliamente campanulado a rotado, 16.0-17.0 mm de largo, 20.0-25.0 mm de ancho, sosteniendo 6 flores, brácteas foliáceas asociadas a los involucre ausentes. **Flores** cortamente pediceladas, asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto infundibuliforme, 15.0-25.0 mm de largo, rosa oscuro a magenta; glabro; estambres 5, filamentos blancos a amarillo pálido, exertos. **Fruto** oblongo-elipsoide, 6.2-6.6 mm de largo, 2.0-3.0 mm de ancho, ápice truncado, ligeramente 10-costillado, glabro, con tubérculos generalmente arreglados en líneas longitudinales discontinuas, rafidios en la superficie presentes, mucilaginoso cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** no estudiados.

**Distribución y hábitat:** Norte de Estados Unidos, con un rango de distribución muy restringida a través del cañón del río Snake, en la parte que corresponde a los estados de Oregon y Idaho, y en el cañón del río Salmon, en la parte que corresponde al estado de Idaho; en las laderas expuestas de los cañones; en altitudes de 400 a 500 m s.n.m. (Pilz, 1978; Spellenberg, 2003). La especie ha sido colectada con flores y/o frutos en mayo.

**Comentarios.** Al igual que *M. greenii*, esta especie presenta hojas verde oscuro y perianto infundibuliforme de color blanco a rosa claro, pero presenta involucros y perianto más cortos.

Esta especie tiene una distribución muy restringida, está asociada a los cañones de los ríos Snake y Salmon en Idaho y Oregon y es una especie protegida por el Centro para la conservación de especies vegetales en peligro de extinción de Estados Unidos (Spellenberg, 2003).

**Ejemplares examinados representativos: Estados Unidos. Oregon:** Wallowa Co., Lower Cotton-wood Landing, between mouth of Somer's Creek & Pittsburg Landing, T 27 N, R 1-2 W, Snake River Canyon, *Meyer 243* (GH).

***Mirabilis multiflora* (Torr.) A. Gray**, Rep. U.S. Mex. Bound., Botany 2(1): 173. 1859. *Oxybaphus multiflorus* Torr., Ann. Lyceum Nat. Hist. New York 2: 237-238. 1827. Tipo: EUA, Colorado, 1820, *E. James s/n* (Holotipo. NY-Imagen!; Isotipo: K). *Quamoclidion multiflorum* (Torr.) Torr. ex A. Gray, Amer. J. Sci. Arts, ser. 2, 15(45): 321. 1853.

**Sufruticosas. Tallo** glabro o pubescente, tricomas divergentes, distribuidos en toda la superficie. **Hojas** generalmente distribuidas a lo largo de todo el tallo, las del mismo par de igual tamaño, verde oscuro, suculentas, margen glabro, entero; hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** no ramificada; brácteas 5, cartáceas, verde-olivo a verde, venación no evidente, ápice acuminado, connatas, involucro puberulento con tricomas glandulares estipitados, ligeramente acrescente, ampliamente campanulado a rotado, 23.0-34.0.0 mm de largo, 23.0-36.0 mm de ancho, sosteniendo 6 flores, brácteas foliáceas asociadas a los involucros ausentes. **Flores** cortamente pediceladas, asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto infundibuliforme, 42.5.5-56.0 mm de largo, rosa oscuro a

magenta; glabro o puberulento; estambres 5, filamentos morado-lavanda, exertos. **Fruto** oblongo-elipsoide, 6.5-8.7 mm de largo, 4.2-5.7 mm de ancho, ápice truncado, ligeramente 10-costillado, glabro, con tubérculos generalmente arreglados en líneas longitudinales discontinuas, rafidios en la superficie ausentes, mucilaginoso o no cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** médula parenquimatosa, 20-44 haces medulares; tejido conjuntivo fibroso, floema arreglado en bandas cortas.

**Distribución y hábitat:** Oeste de Estados Unidos, abarcando parte del desierto de Mohave y del desierto Sonorense y Chihuahuense, llegando al centro de México. En los estados de California, Nevada, Utah, Colorado, Arizona, Nuevo México y Texas y del norte al centro de México en Baja California, Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, Zacatecas, San Luis Potosí y Guanajuato; en bosque de *Pinus*, chaparral de encino y *Prosopis*, izotal, matorral xerófilo, pastizal y pastizal alterado; entre vegetación ruderal y riparia, cañones rocosos, colinas arenosas, laderas calizas, yesosas y arenosas, orilla del camino y carreteras, a lo largo de arroyos, asociada principalmente a *Pinus* y *Juniperus*, *Gutierrezia*, *Commandra*, *Quercus*, *Larrea*, *Yucca*, *Opuntia leucotricha*, *Rhus ovata*, *Agave* y *Prosopis*; en altitudes de 50 a 2700 m s.n.m. La especie ha sido colectada con flores y/o frutos principalmente de abril a octubre, con menos frecuencia de enero a febrero.

**Comentarios.** Dentro de la sección, *Mirabilis multiflora* se caracteriza por presentar las flores más largas, de 42.5-56.0 mm las cuales son de color rosa oscuro a magenta; además se caracteriza por ser una de las especies que se distribuye en un rango altitudinal muy amplio.

La especie está clasificada en tres variedades, la variedad *glandulosa* se caracteriza por tener frutos tuberculados y por la presencia de mucilago cuando húmedo; las variedades *multiflora* y *pubescens* se caracterizan por tener frutos ligeramente tuberculados y por la ausencia de mucilago cuando húmedo. Estas últimas variedades se distinguen entre sí por el color del fruto y por la presentación de las costillas, la variedad *multiflora* tiene frutos café y costillas inconspicuas, mientras que la variedad *pubescens* tiene frutos negros y costillas conspicuas. En este estudio se aceptaron y observaron ejemplares de las tres variedades, abarcando así la variación de la especie. Spellenberg (2003) diferenció a la variedad

*glandulosa* de las variedades *multiflora* y *pubescens* por el ápice de las brácteas, que es obtuso en la variedad *glandulosa* y agudo en las variedades *multiflora* y *pubescens*; sin embargo en este estudio, las observaciones concuerdan con Pilz (1978) quien consideró el ápice acuminado, y se consideraron los frutos ligeramente costillados, para diferenciarlos claramente de los frutos evidentemente costillados que se presentan en especies de otra sección.

**Ejemplares examinados representativos: ESTADOS UNIDOS. California:** Inyo: 6 mi up Wyman Creek, Maguire, *Holmgren 26024* (GH); White Mountains; canyon 0.9 mile N 35° W on Antelope Springs below upper Sam's Spring, *Morefield 3999* (MEXU); Ca. 22 mi S of Olancha on W Slopes of Red Hill, a cinder cone 4 mi N of Little Lake along Hwy 395, *Henrickson & Lee 3* (ENCB). **Kent**, San Joaquin Valley. Poso station, just west of the Poso Creek bridge, *Twisselmann 10868* (ENCB). **Mono**, west of U. S. Hwy 395, just S of Sherwin Grade, *Bacigalupi 3812* (ARIZ). **Riverside**, Coahuila valley, *Munz 10838* (GH). **San Bernardino**, Mojave Desert, New York Mts.; along riad S of Lecyr Well toward Sagemore Canyon, *Thorne & Tilforth 44438* (ENCB). **San Diego**, Oriflamme Canyon, Epling et al. (US); between Cuyamaca and Oriflamme Canyon, *Abrams 3925* (GH); Smith's Mts., Vasey 517 (US). Sandy slopes, *Purpus 5418* (US). Death Valley, Panamint Mts., *Coville & Gilman 377* (US). Cottonwood canyon, Panamint Mts., *Coville & Gilman 355* (US). Death Valley, *Coville & Gilman 21* (US). Vicinity of Bonanza King Mine, East slope providence Mountains, Mojave desert, *Munz et al. s/n* (US). **Nevada:** **Clark**, Junction of Kyle Canyon-Harris Springs Rd., Charleston Mts., *Train 1703* (ARIZ, GH); along Wheeler Pass Rd. W of Willog Spg. Slope of Spring Mts, *Beatley 10810* (ENCB). Kyle Canyon, Charleston Mts., *Clokey 5455* (US); Potosi Mountains, Thompson 187 (ARIZ); S of Las Vegas on Hwy 91, *Carret 9303* (GH). **Esmeralda**, Moctezuma Range, 14.2 miles west of vHwy 9 3 on the main road into the range from the south side which leads to a relay tower. T3S, R41E, S10, *Thiem 11310* (MEXU). **White Pine**, Snake Range, mouth of Swallow Canyon 1.5 mi E of Highline Road near Shoshone, *Holmgren & Reveal 1045* (GH). **Utah:** **Garfield**, mile post 12 on rd to Bullfrog, *Neese 13492* (GH). **Grand**, route 50, Harley dome, *Pennell & Schaeffer 22047* (GH). **San Juan**, Desert 20 mi S of Moab, *Maguire & Redd 1758* (GH); Muleshoe, 14 mi S-southeast of Moab, *Cutler 2722* (GH); Geysir Basin, *Walker 366* (GH, US); Escalante river, first canyon the east side of the river in the first canyon S of Explorer Canyon. Ca 5 mi above confluence with Colorado River, *Atwood 4114* (US). **Washington**, Curly Hollow Wash ca. 1 mi W of the Apex Mine Road, *Christian 1006* (ARIZ); just west of Rockville along Hwy 9; near the southern boundary of Zion National Park, *Spjut & Adams 6174* (MEXU); 4 mi S of Hurricane, *Gould 1678* (ARIZ); Washington Flats, *Cottam 8799* (ARIZ). **Colorado:** **Alamosa**, ca. 3 mi S of Great Sand Dunes National Monument on town road and 1.5 mi S of junction with COLO Hwy 150, W slope of Sangre de Cristo Mountain Range, *Utech et al. 84-600* (GH). **Coconino**, Havasupial Canyon, *Clover 6427, 7103* (ARIZ). **Fremont**, Valley of Arkansas, 5 mi SE of Salida, *Waterfall 11502* (GH). **Huerfano**, 3 mi S Walsenberg along Spring Ck., *Turner 5084* (ENCB). **Las Animas**, near U.S 160 5 mi N of Branson, *Rogers 6045* (US). **Mesa**, Colorado National Monument, three miles S of Fruita, W of Hwy approach to Monument, *Weber 3862* (ARIZ); 6 mi SW of Whitewater, *Rollins 1583* (GH, US). **Pueblo**, 2 miles N and 18 W of Pueblo, *Waterfall 10857* (ARIZ). **Arizona:** **Apache**, between Luka-Chukai and Chin Lee, south of Luka-Chukai, *Goodman & Butler 2945* (GH). **Cochise**, San Pedro Riparian National Conservation Area, *Makings 1307* (ARIZ). **Coconino**, White Pockets, Kaibab Plateau, *Goodding 214-49* (ARIZ); 4 mi below Hualapai Hilltop, Hualapai Canyon, Grand Canyon National Park, *Theroux 538* (ARIZ). 3 mi SE of the Gap near Lee's Ferry-Cameron Road, *Cutler 3127* (GH);



5 miles above Supai wash, *Theroux 1713* (ARIZ). **Gila**, road from Claypool (near Globe) to Pinal Peak, 2.5 mi S of Hwy 60, *Landrum et al. 6838* (MEXU). Parker creek, Sierra Ancha, *Johnson s/n* (ARIZ); Collom Camp, Matzatzal Mts., *Rose 43* (US); Pinal mountains, South-central Arizona S of the town of Globe off Fs Road 651, on the south side of mountains, *Forbes 1554* (ENCB). Ca 4 rd mi NE of Government Springs Ranch, *McGill LAM1341* (ENCB). **Graham**, Peloncillo mountains N of Hwy 666, N end of Peloncillos along County line, *Minckley et al. s/n* (MEXU); 76 Ranch, *Shreve 5218* (ARIZ); 2.2 mi SE of Aravaipa Creek crossing al woods Ranch, *Toolin 382* (ARIZ). **Maricopa**, hills E of Seven Springs Campground along foothpath, *Mittleman s/n* (MEXU); Tonto National Forest NE of Carefree, Seven Springs, *Landrum et al. 6809* (MEXU); Tonto National Forest, along Seven Springs RD. Ca. 0.1 mi S of Seven Springs campground, *Doan & Damrel 78* (ARIZ). **Mohave**, 1.6 mi N of Peach Springs Wash, *Martin & Van Devender* (ARIZ); Mojave Desert, *Bailey 1937* (US); Pocom Wash, ca. 18 mi W of Wolf Hole, near Cane Springs, *Mason et al., 2830* (ARIZ); SE Vulcan's Throne Toroweap, *Cottam 13025* (US); between Hualpai Wash and junction of Pierce's Ferry Road with U. S. Hwy 466, *Ferris 9888* (GH); Mokiak Springs, 19 mi S of Saint George, *Gould 1625* (ARIZ); Toroweap Valley, Grand Canyon National Monument, *McClintock 52-301* (ARIZ); road Fredonia to Tuweap, about 2 mi NE of Grand Canyon National, *Deaver 6272* (ARIZ); 17 mi S of Hualapai Mountain Park on Forest Service Road 2123, *McLaughlin et al. 252* (ARIZ). About 1/4 mi NW of Mohave-Yavapai County line on Ariz. 93, *Van Denver & Thompson s/n* (ARIZ); On U. S. ca. 25 mi N of Kingman, *Phillips 7687* (ARIZ); Along roadside, *Bundy 144* (ARIZ). **Navajo**, Station (nakai bito-Mex.Watev), *Klirgen 8100* (ARIZ); S of road near site. 15 mi NE of Springerville, *Debowski 1* (ARIZ). **Pima**, Boulder canyon, Ajo mountains, *Bowers & Warren 1279* (ARIZ). **Pinal**, Peppersauce Canyon, Santa Catalina Mts., *Hesselberg s/n* (ARIZ). Road from Flagstaff to Grand Cañon, *Shreve 4815* (ARIZ, US). Painted desert open mesa near Adamana, *Hitchcock 46* (US). Navajo Indian Reservation, about the N end of the Carrizo Mountains, *Standley 7326* (US). Tucson mountains, *Shreve 5187* (US). NE of Arizona and little Colorado River, *Hough 75* (US). Seegmullen Mts., near Wolf Hole, *Nichol 81* (ARIZ). 5 mi W of Cleator along road to Crown King, Bradshaw Mt., *Gentry 23419* (US). **Yavapai**, 809 Moall Street, Prescott, *Allen s/n* (ARIZ); Prescott National Forest. *Perkinsville & Paulden 42535* (ARIZ); Between Verde and Prescott on divide, *McKelvey 2158* (US). Near Flagstaff, *Leiberg 5549* (US). **Yuma**, Tunnel spring, Kofa Mountains, Kofa Game Range, *Furlow 27* (ARIZ). **Nuevo Mexico: Bernalillo**, Juan Tabo canyon, W side of the Sandias, *MacKay 66-3-26* (ENCB). **Catron**, Gila Cliff Dwellings National Monument, Cliff Dweller Road, Forest Service land Riparian, *Bennett 829* (ARIZ). **Colfax**, vicinity of Raton, *Standley 6302* (US); vicinity of Ute Park, *Standley 14048* (US). **Doña Ana**, 2 mi N Fairacres. Lower Sonoran Desert, *Fosberg 53356* (MEXU); Las Cruces, *Wooton s/n* (ARIZ); Rio Grande Valley, near the Agricultural College, *Standley 6373* (US); Mesilla valley, Wooton, *Standley 3910* (ENCB). **Grant**, Mangas Canon 20 mi west-northwest of Silver City, *Barkley 14583* (GH); Fort Bayard Watershed, *Blumer 233* (US); 4 mi W of San Lorenzo in road cut along N. M. St. Hwy 90, *Moore 49* (ENCB). **Eddy**, 3 mi N of Texas State line near U. S. Hwy 62, *Waterfall 5733* (GH); Black River, *Standley 40469* (US). **Lincoln**, mostly near Gray, *Skehan 38* (GH). **Otero**, Mountain Park, Cloudcroft, *Spalding 154* (ARIZ). **San Juan**, 2 mi S of Sheep Springs on Hwy 666, *Watson s/n* (ARIZ); W side of Navajo Lake, 34.4 mi NE of Bloomfield, *Shultz & Shultz 1280* (GH). **Santa Fe**, 18 km northeast of Santa Fe, near Rancho Encantado, *Koch 74141* (ENCB, MEXU). **Sierra**, Animas Creek, *Metcalfe 1138* (US). **Socorro**, Foothills west of Doyle Rentfrow's "desert claim", *Eggleston 19442* (US). **Valencia**, El Morro National Monument, *Vogt 21* (ARIZ); Mt. Taylor, 20 mi NE of Grants, *Parker 1808* (ARIZ, US). Wash across Rd. From Mocking Bird Gap to Oscuro on the N center side of Section 33; Township 9, south, Range 6 E, *Dunn 33131* (US). Jicarilla Apache Reservation, near Dulce, *Standley 8161* (US). Navajo Indian reservation, in the Tunitcha Mts., *Standley 7816* (US). **Texas: Brewster**, Altuda Pass, glass mts., *Warnock 37* (GH); Pine Hill about 11 mi E of Alpine, *Warnock W539* (ARIZ); about 6 mi. S of Alpine, *Sperry T747* (US). **Culberson**, vicinity of Frijole Post Office,

*Grasel 169* (ARIZ). About 28 mi N of Kent, *Correll 31674* (GH); Guadalupe Mts. Nat'l Park, N side of mouth of Pine Spring Canyon; ca. 1 kn NW Pine Spring Café, *Burgess 2355* (GH); Guadalupe mts., *Bailey 738* (US). **Jeff Davis**, Davis Mts, near junction of routes 118 and 166, *Fryxell 3099* (ENCB). **El Paso**, Foothills below Hueso Tanks, *Berkman 46195* (GH). Hueco Tanks State Historical Park, *Riskind 2018* (MEXU). **MÉXICO. Baja California: Ensenada**, Scarce, arroyo 2 mi SW of El Alamito, *Moran 18595* (ENCB). Portezuelo de Jamau, *Moran 13640* (GH). **Chihuahua**: A few km S of rancho El Norteño and due east of the south end of Sierra de Moscos, *Chiang et al. 8697* (MEXU). Hills near Chihuahua, *Pringle 47* (MEXU). Cerro del Coronel, Santa Eulalia, *Lasey 45* (GH). Samalayuca, *LeSueur 396* (GH). **Coahuila**: High mesa in the Sierra de la Encantada 4 km NW of Rancho Buena Vista, *Stewart 1448* (GH). Sierra de Santa Rosa, *Marsh 1464 A* (GH). **Nuevo León: Galeana**, Arroyo Hondo, hacienda San José de Raíces, *Mueller 2312* (ARIZ,GH, MEXU). Along roadside 10 miles south of Galeana, *Correl & Johnston 19874* (MEXU). 66 km S of San Roberto junction on road to San Luis Potosí, *Chiang et al. 8258F* (MEXU). Potrero del Bosque, *Luna s/n* (ENCB). **Zacatecas**: Desviación a José Ma. Morelos, 56 km al SE de Sombrerete y 55 km al NW de Fresnillo, carr. Zacatecas-Durango, *Tenorio & Romero 2178* (MEXU). **San Luis Potosí: Charcas**, 16 km delante de Guadalupe Victoria, *Bustos et al. s/n* (ENCB). 13 mi N of Matehuala, *Shreve 8711* (ARIZ). 5 km al NE de Laguna Seca, km 20 carretera San Luis Potosi-Ant. Morelos, *Rzedowski 6301* (ENCB). **Guanajuato: San Luis de la Paz**, Potosino dos, *Ventura & López 8023* (MEXU); la misión de abajo, carr. Hacia San Luis de la Paz, *Ventura & López 9407* (MEXU). 6 km al W de Pozos, sobre el camino al a autopista, *Rzedowski, 44720* (MEXU).

***Mirabilis pudica* Barneby**, Leaflet. W. Bot. 3(8): 175-179. 1942. Tipo: EUA, Nevada, Lincoln Co., 3 miles W of Crystal Springs, 10/mayo/1942, *Ripley & Barneby 4403* (Lectotipo: CAS, designado por Pilz. 1978. Madroño 25(3): 122; Isolectotipos: GH, K, NY NY-Imagen!, RSA, UC)

**Sufruticosas. Tallo** glabro o pubescente, tricomas divergentes, distribuidos en toda la superficie. **Hojas** generalmente distribuidas a lo largo de todo el tallo, las del mismo par de igual tamaño, verde claro a glaucas, suculentas, margen glabro, entero; hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** no ramificada; brácteas 5, cartáceas, verde olivo-verde, moderadamente venadas, ápice acuminado, connatas, involucro glabro, ligeramente acrescente, ampliamente campanulado a rotado, 14.0-18.0 mm de largo, 22.0-29.0 mm de ancho, sosteniendo seis flores, brácteas foliáceas asociadas a los involucros ausentes. **Flores** cortamente pediceladas, asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto campanulado, 15.0-19.0 mm de largo, blanco a rosa pálido o rosa oscuro a magenta; glabro o puberulento; estambres 5, filamentos blancos a amarillo pálido, exsertos. **Fruto** oblongo elipsoide, 7.3-8.0 mm de largo, 4.2-8.0 mm de ancho, ápice truncado,

ligeramente 10-costillado, glabro, liso, rafidios en la superficie ausentes, no mucilaginoso cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** médula ligeramente esclerificada, 20-44 haces medulares, tejido conjuntivo fibroso, floema arreglado en bandas cortas.

**Distribución y habitat:** Este de Estados Unidos en el sur de Nevada dentro del desierto de Mohave; principalmente en matorral de *Atriplex* y otros matorrales arbustivos; en colinas calcáreas y alcalinas, playas arenosas y especialmente en lugares perturbados; en altitudes de 1000 a 1500 m s.n.m. La especie ha sido colectada con flores y/o frutos de abril a junio.

**Comentarios:** Esta especie presenta una combinación de tres caracteres distintivos que facilitan su reconocimiento: 1) hojas verde claro a glaucas, 2) perianto campanulado y 3) fruto liso.

**Ejemplares examinados representativos: ESTADOS UNIDOS. Nevada: Clark,** valley between south Desert Range and Sheep Range near small playa along road, 4.2 miles due W of White Rock Spring, approx, *Morefield et al. 4464* (MEXU); *Beatley 13461* (US). **Lincoln,** *Beatley 15696* (US). **Nye,** south of Plot 28, about 1 1/2 mi. of playa, *Beatley 3280* (US); area 1, along Orange Road, *Beatley & Carl 3343* (US); *Beatley 8261, 10688* (US); *Beatley & Reveal 12359* (US). **Nye,** 2 mi. North of playa, near plot 28, *Beatley 3610* (US); near Plot 28, ca. 1 1/2 mi. NO of playa, *Beatley 3279* (US).

***Mirabilis* L. sección *Oxybaphus* (L'Hér. ex Willd.) Heimerl,** Nat. Pflanzenfam. 318(III, 1b): 24. 1889 (como *Eu-Oxybaphus*). Especie Tipo: *Mirabilis viscosa* Cav.

**Sufruticosas. Tallo** glabro o pubescente. **Hojas** distribuidas a lo largo de todo el tallo o en la mitad inferior, delgadas, suculentas o coriáceo suculentas, margen entero o sinuado a undulado; hojas basales sésiles o pecioladas. **Inflorescencia** repetida o escasamente ramificadas; brácteas 5, moderada o prominentemente venadas, ápice agudo u obtuso redondeado, connatas, involucro muy acrescente, ampliamente campanulado a rotado, sosteniendo 1-3 flores. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto campanulado o infundibuliforme, blanco a rosa claro, rosa oscuro a

magenta o anaranjado-rojizo; estambres 3-5, exertos o cortamente exertos. **Fruto** obovoide, evidentemente 5-costillado, mucilaginoso cuando húmedo.

Sección que incluye a trece especies que forman un clado apoyado por caracteres moleculares. Potencialmente el número de especies dentro de la sección podría aumentar debido a que no se incluyeron todas las especies incluidas tradicionalmente en esta sección y que se caracterizan por tener involucros cartáceos, ampliamente campanulados, muy acrescentes con la edad y frutos evidentemente 5-costillados.

### Clave de especies

Brácteas del involucro moderadamente vendas; perianto anaranjado rojizo; filamentos anaranjado rojizos ..... *M. coccinea*

Brácteas del involucro prominentemente vendas, perianto blanco a rosa claro o rosa oscuro a magenta; filamentos blancos o amarillo pálido o morado-lavanda

Involucros con tricomas glandulares estipitados; rafidios en fruto ausentes .....*M. glabra*

Involucros con tricomas multicelulares uniseriados; rafidios en fruto presentes, rara vez ausentes

Hojas basales sésiles, distribuidas en la mitad inferior del tallo.....*M. linearis*

Hojas basales pecioladas, rara vez sésiles, distribuidas a lo largo de todo el tallo

Hojas verde claro a glaucas; ápice del fruto agudo .....*M. albida*

Hojas verde oscuro, rara vez verde claro a glaucas; ápice del fruto truncado o redondeado, rara vez agudo

Ápice del fruto agudo .....*M. texensis*

Ápice del fruto truncado o redondeado

Perianto blanco a rosa claro

Tallos con tricomas divergentes, distribuidos en toda la superficie ó en 2-3 líneas longitudinales..... *M. suffruticosa*

Tallo con tricomas recurvados, distribuidos en 2-3 líneas longitudinales

- Hojas delgadas, cortamente pecioladas.....*M. latifolia*
- Hojas coriáceo-suculentas, evidentemente pecioladas  
 .....*M. gigantea*
- Perianto rosa oscuro a magenta
- Tubérculos del fruto arreglados en líneas longitudinales  
 continuas
- Brácteas del involucre verde-olivo a verde, involucros  
 villosos .....*M. aggregata*
- Brácteas del involucre café pálido a café, involucros  
 puberulentos .....*M. glabrifolia*
- Tubérculos del fruto arreglados en líneas longitudinales  
 discontinuas
- Ápice de las brácteas del involucre agudo; tres flores  
 por involucre; frutos con tricomas glandulares  
 estipitados
- Tallos con tricomas en toda la superficie;  
 inflorescencia con patrón de ramificación  
 monopodial; involucros de 9 a 12 mm de largo  
 ..... *M. viscosa*
- Tallos con tricomas en 2-3 líneas longitudinales;  
 inflorescencia con patrón de ramificación  
 simpodial; involucros de 4-7 mm de largo  
 ..... *M. nesomii*
- Ápice de las brácteas del involucre obtuso-redondeado;  
 una flor por involucre; frutos con tricomas multicelular  
 uniseriados ..... *M. nyctaginea*

***Mirabilis aggregata* (Ortega) Cav., Icones 5:22. 1799.** *Calyxhymenia aggregata* Ortega, Nov. Rar. 8:81. 1798. Tipo: Lámina 1a de Novarum, aut Rariorum Plantarum Horti Reg. Botan. Matrit. 81. 1798. (Lectotipo: designado en este trabajo!). *Calymenia aggregata*

(Ortega) Pers., Syn. Pl. 1:37. 1805. *Oxybaphus aggregatus* (Ortega) Vahl, Enum. Pl. 2:41. 1806. *Allionia aggregata* (Ortega) Spreng., Syst. 1:384. 1825. *Allionia hirsuta* Pursh var. *aggregata* (Ortega) A. Nelson, New Man. Bot. Centr. Rocky Mt. 173. 1909.

*Allionia trichodonta* Standl., Contr. U.S. Natl. Herb. 12: 354. 1909. Tipo: México, Hidalgo, Ixmiquilpan, 1905, *Purpus* s/n (Holotipo UC!).

**Sufruticosas.** **Tallo** pubescente, tricomas divergentes, distribuidos en 2-3 líneas longitudinales o en toda la superficie. **Hojas** generalmente distribuidas a lo largo de todo el tallo, las del mismo par de igual tamaño, verde oscuro, delgadas o suculentas, margen ciliado, entero o crenulado; hojas basales sésiles o pecioladas. **Inflorescencia** ramificada, con patrón de ramificación simpodial; brácteas 5, cartáceas, verde-olivo a verde, prominentemente venadas, ápice agudo u obtuso-redondeado, connatas, involucre viloso con tricomas multicelulares uniseriados, muy acrescente, ampliamente campanulado a rotado, 5.5-9.0 mm de largo, 9.0-13.0 mm de ancho, sosteniendo 3 flores, brácteas foliáceas asociadas a los involucros ausentes. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto campanulado, 7.0-10.0 mm de largo, rosa oscuro a magenta; puberulento; estambres 3-5, filamentos blancos a amarillo pálido, cortamente exertos. **Fruto** obovoide, 4.0-4.8 mm de largo, 1.8-2.3 mm de ancho, ápice truncado, evidentemente 5-costillado, puberulento, tricomas unicelulares, con tubérculos generalmente arreglados en líneas longitudinales continuas, rafidios en la superficie presentes, mucilaginoso cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** no estudiados

**Distribución y hábitat:** Del norte al centro de México en los estados de Chihuahua, Nuevo León, Durango, Zacatecas, San Luís Potosí, Guanajuato, Querétaro, Hidalgo, Estado de México, Distrito Federal y Puebla; en matorral xerófilo, principalmente en matorral crassicaule y matorral crassicaule altamente perturbado, y pastizal; en laderas de cerro o terrenos planos, en cañadas a orilla de arroyos y en ocasiones en lugares perturbados como terrenos de cultivo de haba, frijol, maíz y nopal; en altitudes de 1880 a 2800 m s.n.m. La especie ha sido colectada con flores y/o frutos de abril a septiembre.

**Comentarios:** Spellenberg (2001) considera a *M. aggregata* como un taxón endémico de México que se distribuye principalmente en el centro del país, sin embargo, en este trabajo se observaron algunos ejemplares colectados en Chihuahua, Nuevo León y Durango, y por lo tanto una distribución más amplia de lo que consideró Spellenberg (2001).

*Mirabilis aggregata* presenta una combinación de tres caracteres distintivos que facilitan su reconocimiento: 1) el indumento glandular-hirsútulo en las ramas de la inflorescencia, pedúnculo del involucre e involucre, 2) las hojas principalmente sésiles y 3) frutos con costillas muy desarrolladas, amplias y redondeadas en el fruto. Reed (1979) incluyó en su concepto de *M. aggregata* a plantas hispidas, con perianto viloso, con 3, 2 ó 4 flores, con involucros con pedúnculos reflexos, sin mencionar la morfología del fruto.

**Ejemplares examinados representativos: MÉXICO. Chihuahua:** Ejido de Buenaventura, *Passini & Robert 6633* (ENCB). **Nuevo León: Galeana, Cieneguillas,** Pablillo, sur de Galeana, *Pennell 17091* (US); Chipinque, *Roybal 91* (US). **Durango:** 5 miles southwest of Guadalupe Victoria near highway, *Gentry 8426* (ARIZ). **Zacatecas: Concepción del Oro,** Santa Rosa, Cañada el Astillero, *Passini & Robert 5927* (ENCB). **San Luís Potosí:** Charcas, *Lundell 5291* (ARIZ, DH). **Guanajuato: San José Iturbide,** Cerro el Pinal, *Ventura & López 9491* (IEB, MEXU); La adjunta, sobre la carretera a San Luis de la Paz, *Ventura & López 9269* (IEB, MEXU); El Jaramillo, 10 km al S de San José Iturbide, *Ventura & López 6973* (IEB, MEXU). **San Luís de la Paz,** Cerro Prieto, 12 km al E de San Luis de la Paz, *Ventura & López 6155* (CAS, IEB, MEXU); El Chuparedo, *Ventura & López 8206, 8818* (IEB, MEXU); Hacienda del Quijay, 10 km al E de San Luis de La Paz, *Ventura & López 6149* (IEB, MEXU); Cerro Prieto, *Ventura & López 8325* (MEXU); San Ignacio, *Ventura & López 8404* (IEB, MEXU). **Victoria,** Cerro del Xoconostle, frente al Nogal, *Zamudio et al. 2150* (MEXU); Presa La Purísima, *Ventura & López 8444* (IEB, MEXU); Cerro del Xoconostle, frente al Nogal, *Zamudio et al. 4018* (IEB, MEXU). **Querétaro:** Camino a S.L.P., pasado entrada a Jurica, *Argüelles 441* (MEXU). **Hidalgo: Ajacuba,** "Jagüey de San Juan", ladera N del Puerto del Ángel, vertiente N del a sierra del monte alto de Temoaya, ejido Vicente Guerrero, *Díaz & Valverde 932* (MEXU); Aprox. 1 km después del poblado Emiliano Zapata, rumbo a Ajacuba (de E a W), ejido Tecomatlán, *Díaz & Díaz 1376* (MEXU); Poblado Emiliano Zapata, 19 km después de Ajacuba, rumbo a San Agustín Tlaxiaca (de W a E), *Díaz & Vilchis 330* (MEXU); "La Barranca". Localidad al N del poblado Emiliano Zapata, vertiente S de la Sierra de Chicvasco, ejido E. Zapata, *Díaz et al. 1180* (MEXU). Cerro de Los Pitos, *Matuda 21545* (MEXU, IEB). **Epazoyucan,** 2 km al S de Epazoyucan, *Hernández 5970* (MEXU). **Tlanalapan,** Buena Vista, 5 km. al S de Sto. Tomás. 23 km al N de Tepeapulco, *Hernández 4918* (MEXU). **Zempoala,** Bella Vista, *Ventura 1739* (MEXU). **Estado de México: Otumba,** Entronque de los caminos de Otumba y Cuatlacingo, *Espinosa 229* (MEXU); Cuamilpa, *Rzedowski 16873* (ENCB).

*Mirabilis albida* (Walter) Heimerl, *Annuaire Conserv. Jard. Bot. Genève* 5: 182. 1901. *Allionia albida* Walter, *Fl. Carol.* 84. 1788. Tipo: EUA, Carolina del Sur, Aiken Co., north Augusta on U.S. 1-76; Sandy waste land, 27/octubre/1961, *Harry E. Ahles 55535* (Neotipo:

GH, designado por Ward, D. B. 2007. J. Bot. Res. Inst. Texas 1(2): 1093). *Oxybaphus albidus* (Walter) Sweet, Hort. Brit. 2: 429. 1827. *Mirabilis nyctaginea* (Michx.) MacMill. var. *albida* (Walter) Heimerl, Beitr. Syst. Nyctag. 23. 1897.

*Allionia divaricata* Rydberg, Bull. Torrey Bot. Club 29(12): 691-692. 1902. Tipo: EUA, Colorado Co., Durango, 1898, *Baker 512* (Holotipo: NY-Imagen!; Isotipo: US-Imagen!).

*Allionia pratensis* Standl., Contr. U.S. Natl. Herb. 12(8): 351. 1909. Tipo: EUA, Arizona, Chiricahua Mountains, Barfoot park, 1907, *Blumer 1384* (Holotipo: Herb. New Mexico Agricultural College; Isotipos: MO-Imagen!, NY-Imagen!, US-Imagen!).

*Allionia ciliata* Standl., Contr. U.S. Natl. Herb. 12(8): 345. 1909. Tipo: EUA, Texas, Smith's Run, 1851-52, *Wright 1717* (Holotipo: US-Imagen!; Isotipo: MO-Imagen!, NY-Imagen!). *Mirabilis ciliata* (Standl.) Standl., Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 8(5): 306. 1931.

*Allionia coahuilensis* Standl., Contr. U.S. Natl. Herb. 12(8): 347-348. 1909. Tipo: México, Coahuila, Saltillo, 1898, *Palmer 158* (Holotipo: UC!; Isotipos: K- Imagen!, US-Imagen!). *Oxybaphus coahuilensis* (Standl.) Weath., Proc. Amer. Acad. Arts 45: 425. 1910. *Mirabilis coahuilensis* (Standl.) Standl., Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 8(5): 305. 1931.

*Allionia comata* Small, Fl. S. E. U. S. 407. 1903. Tipo: EUA, New Mexico, 1861-62, *Wright 1718* (Holotipo: C.U.; Isotipos: MO-Imagen!, NY-Imagen!, US-Imagen!). *Oxybaphus comatus* (Small) Weath., Proc. Amer. Acad. Arts, 49(8): 492. 1913. *Mirabilis comata* (Small) Standl., Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser., 8(5):306. 1931.

*Allionia grayana* Standl., N. Amer. Fl. 21(3): 227-228. 1918. Tipo: EUA, Texas, Western Texas, 1849, *Wright 603* (Holotipo: US-Imagen!). *Oxybaphus grayanus* (Standl.) Standl., Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 8(1): 11. 1930. *Mirabilis grayana* (Standl.) Standl., Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 8(5): 306. 1931.

*Allionia hirsuta* Pursh, Fl. Amer. Sept. 2: 728. 1814. Tipo: EUA, Louisiana, in upper Louisiana, *Bradbury s/n* (Holotipo: Herb. Bradbury). *Oxybaphus hirsutus* (Pursh) Sweet, Hort. Brit. 1: 334. 1826. *Mirabilis hirsuta* (Pursh) MacMill., Metasp. Minnesota Valley 217. 1892.



*Allionia lanceolata* Rydb., Bull. Torrey Bot. Club 29 (12): 691. 1902. Tipo: EUA, Colorado, Larimer Co., Estes Park, julio/1897, *Osterhout 1556* (Holotipo: NY-Imagen!). *Oxybaphus lanceolatus* (Rydb.) Standl., Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 8(1): 691. 1902. *Mirabilis lanceolata* (Rydb.) Standl., Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 8(5): 305. 1931.

*Allionia pumila* Standl., Contr. U.S. Natl. Herb. 12(8): 345. 1909. Tipo: EUA, Arizona, Kingman, junio/1884, *Lemmon & Lemmon s/n* (Holotipo: US-Imagen !; Paratipo: US!). *Mirabilis pumila* Standl., Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 8(5): 305. 1931. *Oxybaphus pumilus* Standl., Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 12(8): 11. 1930.

*Mirabilis albida* (Walt.) Heimerl f. *uniflora* Heimerl, Annuaire Conserv. Jard. Bot. Genève 5:182. 1901. Tipo. EUA, Kansas, Belvidere, septiembre/1897, *L. F. Ward s/n* (Isolectotipo: US-Imagen!, designado por Standley. 1909. Contr. U.S. Natl. Herb. 12(8): 355).

*Mirabilis dumetorum* Shinnery, Field & Lab., 19(4): 179-180. 1951. Tipo: EUA, Texas, Dallas Co., Coit road near White Rock Creek; in thicket, blackland clay, 24/octubre/1947, *Shinnery 9536* (Holotipo: SMU!).

*Mirabilis eutricha* Shinnery, Field & Lab. 19(4): 176-177. 1951. Tipo: EUA, Texas, Wise Co., 2.5 miles east of Decatur; limestone gravel, highway cut, 5/junio/1949, *Shinnery 11345* (Holotipo: SMU!).

*Mirabilis muelleri* Standl., Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 17(3): 241. 1937. Tipo: México, Nuevo León, La Mina, mountains near Monterrey, julio/1933, *C. H. & M. T. Mueller 49* (Holotipo: F; Isotipo: MEXU!).

*Mirabilis pseudaggregata* Heimerl, Annuaire Conserv. Jard. Bot. Genève 5: 183-185. 1901. Tipo: México, Chihuahua; cool slopes, mountains near Chihuahua, 30/agosto/1886, *Pringle 793* (Holotipo: K; Isotipos: UC!, MO-Imagen!, NY-Imagen!, K-Imagen!, US-Imagen!). *Allionia pseudaggregata* (Heimerl) Standl., Contr. U.S. Natl. Herb. 12(8): 356. 1909. *Oxybaphus pseudaggregatus* (Heimerl) Weath., Proc. Amer. Acad. Arts 45: 425. 1910.

*Oxybaphus nyctagineus* (Michx.) Sweet var. *oblongifolius* A.Gray, Rep. U.S. Mex. Bound., Botany 2(1): 174. 1859. Tipo: EUA, Texas, El Paso Co., mayo/1849, *Wright 604* (Holotipo GH; Isotipos: MO-Imagen!, US-Imagen!). *Mirabilis oblongifolia* (A. Gray)

Heimerl, *Annuaire Conserv. Jard. Bot. Genève* 5: 181. 1901. *Allionia oblongifolia* (A. Gray) Small, *Fl. S.E. U.S.* 407. 1903.

*Oxybaphus pauciflorus* Buckley, *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 14: 7. 1862. Tipo: EUA, Texas, San Saba River, north of Fort Mason, 1861-62, *Buckley s/n* (Holotipo?). *Allionia pauciflora* (Buckley) Standl., *N. Amer. Fl.* 21(3): 224. 1918. *Mirabilis pauciflora* (Buckley) Standl., *Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser.* 8(5):305. 1931.

**Sufruticosas.** **Tallo** glabro o pubescente, tricomas divergentes, distribuidos en 2-3 líneas longitudinales o en toda la superficie. **Hojas** distribuidas a lo largo de todo el tallo o en la mitad inferior, las del mismo par de igual tamaño, verde claro a glaucas, delgadas, suculentas o coriáceo-suculentas, margen ciliado, entero o sinuado a undulado; hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** ramificada, con patrón de ramificación simpodial; brácteas 5, cartáceas, café pálido a café, prominentemente venadas, ápice agudo u obtuso-redondeado, connatas, involucro pubescente con tricomas multicelulares uniseriados, muy acrescente, ampliamente campanulado a rotado, 6.5-8.0 mm de largo, 9.5-15.5 mm de ancho, sosteniendo 3 flores, brácteas foliáceas asociadas a los involucros ausentes. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto campanulado, 7.5-11.0 mm de largo, blanco a rosa pálido o rosa oscuro a magenta; puberulento; estambres 3-5, filamentos blancos a amarillo pálido o morado-lavanda, cortamente exertos. **Fruto** obovoide, 3.8-5.1 mm de largo, 1.5-2.8 mm de ancho, ápice agudo, evidentemente 5-costillado, pubescente, tricomas unicelulares, con tubérculos generalmente arreglados en líneas longitudinales discontinuas, rafidios en la superficie ausentes, mucilaginoso cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** médula ligeramente esclerificada, 4-10 haces medulares, tejido conjuntivo fibroso, floema arreglado en bandas tangenciales largas.

**Distribución y hábitat:** Del sur de Canadá al sur de México. En Canadá en Saskatchewan y Manitoba. En Estados Unidos en Minnesota, Michigan, Nebraska, Iowa, Dakota del Sur, California, Nevada, Utah, Kansas, Missouri, Arizona, Kansas, Oklahoma, Arkansas, Alabama, Nuevo Mexico, Texas, Tennessee, Carolina del Norte y Louisiana. En México en Baja California, Chihuahua, Coahuila, San Luís Potosí, Nuevo León, Tamaulipas, Durango, Zacatecas, Aguascalientes, Querétaro, Puebla y Oaxaca; en matorral xerófilo y matorral

xerófilo perturbado, principalmente matorral de *Atriplex*, bosque tropical caducifolio, bosque de *Pinus* y pastizal, principalmente pastizal de grama; bosque de enebros y piñones, bosque mixto de abetos, con *Pseudotsuga menziesii* y *Pinus ponderosa*, y encinar con *Quercus emory* y *Q. gamebelli*, en cerros, cañadas, cañones, colinas, laderas calizas, afloramientos rocosos, cultivos de maíz, sobre arena, en campos abiertos y orillas de carreteras; en altitudes de 0 a 2900 m s.n.m. La especie ha sido colectada con flores y/o frutos de febrero a noviembre.

**Comentarios:** *Mirabilis albida* representa una de las especies más variables dentro del género, lo cual se ve reflejado en la cantidad de nombres asociados a este taxón. En este trabajo, se siguió a Spellenberg (2001 y 2003) quien consideró a *M. albida* en un sentido amplio, en la cual incluyó plantas con hojas linear-lanceoladas a ovadas o deltadas, glabras o pubescentes, con frutos con las costillas más o menos hendidas, tuberculadas, lisas o más o menos rugosas, los sulcos tuberculados, los involucros axilares, más o menos agrupados en las ramas, o dispersos en inflorescencias divaricadas abiertas, éstas esparcidas o densamente pubescentes.

**Ejemplares examinados representativos:** **CANADÁ. Manitoba:** Neepawant, ere Sydney y Melbourne, *Boivin 14184* (GH). Saskatchewan, Wood Mountain, Big Muddy Valley, *Boivin & Gillet 8672* (GH). **ESTADOS UNIDOS. South Dakota:** Black Hills. Hot Springs, *Rydberg 956* (US); Clay, Vermillion, *Over 5057* (US). **Iowa:** **Dickinson,** Cayler Prairie, w .5 sec 17, Lakeville, *Thorne 16182* (US). **Emmet,** Ellsworth township, *Wolden 1372* (GH). **Michigan:** Frenton, *Farewell 6671* (GH); Wayne, Wayne city, *Farewell 7146* (GH). **Minnesota:** Mineapolis, *Sandberg 584* (ARIZ). Battle lake *Sheldon s/n* (GH). **California:** **Inyo,** Deep Springs Valley. 1/2 mi S of Antelope Springs, *Peñalosa 1783* (CAS); White Mts; along creek in Silver Canyon 4.8 mi NE of Laws, *Morefield 4791* (MEXU); White Mountains, canyon 0.9 mi NW of Antelope Springs below uppe Sam's spring, *Morefield 3997* (GH); White Mountains, Westgard pass road in broad wash, *DeDecker 2420* (ENCB). **Riverside,** Hwy 74 near entrance to Santa Rosa Indian Reservation, *Pawek 635* (DH); Flats Campground along State Hwy. 74; Sta. Rosa mts., *Breedlove 1262* (DH). **San Bernardino,** San Bernardino Mts, Seven Oaks, alon the Santa Ana River at the confluence with Hamilton Creek, 116°55' W 34°11' N, *Sanders et al. 15691*(CAS); Above spring, North Fork of Fountain Canyon, Providence mts., *Beal 832* (ARIZ); Mojave Desert, Ivanpah Mts: 9.5 air mi S of Mountain Pass, *Prigge 2271* (CAS). **Tecopa Pass,** Kingston Range, San Bernardino, Mohave Desert, *Alexander & Kellog 2339* (GH). **Nevada:** **Clark,** Charleston Park, *Clokey 7077,* (CAS, DH); Hidden Forest Canyon, Sheep Range, *Munz 16804* (DH); Kyle Canyon, *Clokey 8337* (CAS, DH, MEXU); Plants of the Sheep Range, Peek-a-boo Canyon, *Spaulding 75-7-54* (ARIZ); About 9 mi W-SW of town of Searchlight, Piute Valley slope of the Castle Mountains, *Van Denver et al. 89-161* (ARIZ); Kyle Canyon, 10 mi. E of Charleston Peak, Spring Mts., *LaRivers & Hancock 558* (ARIZ); Kyle Canyon, *Clokey 8337* (ARIZ). **Nye,** Near junction of Rd. 20-02 and Pahute Mesa Rd.,

NW of Pahute Mesa, *Beatley & Rhoads 4561* (DH); At base of Monitor Range foothills, 16 mi E of Tonopah, *Beatley 11717* (DH); 2.7 mi airline mi ne. of Wheelbarrow Peak, cent. Belted Range, *Reveal 1377* (DH). Hidden Forest, Sheep Mountains, *Alexander & Kellog 1596* (GH). Stonewall Mountain Waterfall, *Alexander & Kellog 2455* (GH). **Esmeralda**, Silver Peak Range, 3.7 mi W of Silver Peak on the Coyote Road to Fish Lake Valley, *Tiehm 11317* (CAS). **Lincoln**, 2 mi below Adams Springs, east side Irish Mt., 12 mi W of Pahrnagat Valley, P. *Train 2401* (DH); Andies Mine Rd, below ne. End of Timpahute Range, *Beatley 8969* (DH); 2 mi below Adams Spring, E side Irish Mountain, 12 mi W of Pahrnagat, *Train 2401* (ARIZ); Panaca Hot Springs, *Williams 81-130-12* (CAS). **Colorado: Archuleta**, 8 mi N of Pagosa Springs, *Rollins 1546* (GH). **Barber**, Bitter Creek Valley a short distance S of Route 160, *Barrell 189-73* (US). 1.5 mi S of Wichita, *Bartley 1230* (US). **Denver**, *Eastwood 17* (US). **Larimer**, New Windsor, *Osterhout 3079* (ARIZ). **Kansas: Coffey**, 2.1 mi E of Burlington on the Westphalia rd, *Magrath 6170* (GH). **Missouri: Henry**, along Mo. 7, about 5 mi E of Creighton N. C., *Henderson 67-1654* (CAS). Vicinity of Springfield, *Standley 8345* (US). **Mississippi**: 1 mi W of Charleston, *Palmer & Steyermark 41510* (GH). **Polk**, Vicinity of Graydon Springs, *Standley 9883* (US). **Arizona: Apache**, 5 mi NE of McNary, Fort Apache Indian Reservation, *McLaughlin 848* (ARIZ); Milk Canyon slopes, Escudilla Mountain, 8 mi E of Nutrioso, *Parker 7559* (CAS). **Brewster**, Ft. Pena Colorado, 4 mi N of Marathon Weed around base of trees, *Hanson 523*(ARIZ). **Cochise**, East side of Chiricahua Mts, *Spellenberg et al. 9998* (ARIZ); Paradise canyon 0.3 mi E of the cemetery Chiricahua, *Pinkava et al. 833* (ENCB); Near Naco, *Harrison 8265* (US); Portal to Paradise. Chiracahua National Forest, *Eggleston 10651* (US); Chiracahua National Monument, *Quinn & MacAdam 365* (ARIZ); Chiracahua National Monument. Roadcut along main park road, adjacent to Bonita Park, *Quinn 246* (ARIZ). **Coconino**, Colorado River. River mi 2, *R. D. Suttkus 80-23-13* (ARIZ); Hualapai Canyon, Grand Canyon National Park, *Howell 26575* (CAS); Head of Oak Creek. S of Flagstaff, *Shreve 4774* (ARIZ). **Gila**, Sierra Ancha Wilderness Area in Tonto National Forest; along trail 144 near Pueblo Mine at site of former cabin, *Imdorf 1422* (ARIZ); 5 mi NW of Payson, *Parker et al. 6114* (CAS). **Graham**, Along Arcadia Trail below junction of trail to Heliograph Peak, *McLaughlin & Bowers 6495* (ARIZ). **Maricopa**, 7.7 mi W off Black Canyon Hwy on Lake Pleasant Road, 3/4 mi N of New River, *Kinne 27* (ARIZ). **Mohave**, Hualapai mts, along DW Ranch, *Daniel & Butterwick 4462* (CAS). **Pima**, North end of Santa Rita Mountain, *McLaughlin & McAda 1433, 1434* (ARIZ); Mt. Bigelow, next to powerline, Santa Catalina Mts., *Niering & Whittaker 379* (ARIZ). **Yavapai**, N of Weaver Peak, *Butterwick & Hillyard 6491* (ARIZ); Mingus mts. Prescott National Forest, *Demaree 41555* (ARIZ); Stoneman Lake Rd. at exit on 1-17, *R. Spellenberg & Spellenberg 3498* (ENCB). **New Mexico: Catron**, Gila Cliff Dwellings National Monument. Cliff Dwells Mesa, *Bennett 212* (ARIZ). **Grant**, Black Range, ca. 30 mi E of Silver City, near Gallinas Canyon, *Zimmerman & Zimmerman DAZ-ADZ 2022* (ARIZ); Vicinity of Silver City, Fort Bayard, Santa Rita, Fierro, the Mimbres Valley *Holzinger s/n* (US). **Lincoln**, White mts. Lincoln National Forest, in Eagle Canyon, *Ward 82-035 et al.* (ENCB). **Socorro**, Mogollon Mountains, *Metcalfe 664* (ARIZ). **Valencia**, Forest Service Trail, Mount Taylor, San Mateo Mts; Manzano Forest, *Eggleston 18767* (US). **Texas: Brazos**, 7 mi S of College Station *Cory 10175*(GH); College Station, *Fryxell 1888* (ENCB). **Brewster**, 3 mi W of Alipe, *Sperry T205* (US); Big Bend Park, Mt. Emory trail, *Hanson 525a* (ARIZ, ENCB, GH); 2 mi SW of Boot Spring, *More & Steyermark 3180* (GH). Chisos Mts., *Mueller 7995* (GH, US). Boot Springs, Chisos Mts., *Cory 7305* (GH); about 3 mi W of Alpine, *Sperry T205* (US); Upper Oak Creek Canyon, Chisos Mountain, *Sperry 251* (US); In Basin of Chisos, *Warnock 507* (US); In a protected site on canyon wall, upper Green Gulch, Chisos Mts., *Sperry 389* (US). **Comanche**, 1 mi S of De Leon, *Warnock 46493* (ENCB, GH). **Dallas**, Stults Prairie, SW corner of Coit Road and Belt Line Road, *Correll 22589* (ENCB). **Dimmit**, roadside at main entrance to the chaparral Wildlife Management, 8 mi W of Artesia Wells, *Seigler & Ebinger 15035* (MEXU). Brown, out 3.1 mi N on Walnut Street in Brownwood, *White 9* (MEXU). **Edwards**, Ranch Expt. Station grounds, *Cory 5167* (GH); 15 mi NE of Carta Valley, *Correll 30420*

(GH); 15 mi NE of Carta Valley, route 377, *Correll 30420* (GH). **Hartley**, 5.4 mi SW of Middlewater, *Cory 16302* (GH). Kenedy, Norias Ranch, near Headquarters, *Lehman et al. s/n* (MEXU). **Hudspeth**, SE of old Love Ranch in the Eagle Mts. About 35 mi SE of Sierra Blanca, *Waterfall 6693* (GH). Jeff Davis, 1 mi NW of Fort Davis, *Ines & Moon 1111* (GH). Collin, Coit meadow on Renner road; relict backland, *Lundell 18629* (MEXU). **Jeff Davis**, at the railway corrals in Kent, *Hinchley 4780* (US). **Nueces**, Along Corpus Christi Bay, *Heller 1545* (US); Kaufman, 5 mi SW of Scurry, *Cory 52315* (US, GH). **Smith**, 8 mi NE of Tyler, *Moore 875* (GH). **Sutton**, 10 mi W of Sonora, *Cory 40261* (GH); US Hwy 290, ca. 2 mi E of Crockett, *Hanson 534* (ENCB); Roadside park, 71/3 mi N of Sonora, *Cory 51551* (DH). **Tarrant**, Near Fort Worth, *Ruth 234, 267* (US). **Tom Creek**, Spring Creek, *Cory 15425* (GH). **Louisiana**: Beside La. 156, 5.7 miles west of La. 479 and Goldonna; sec. 33, T11N, R6W, *Thomas 122860* (MEXU); 2.8 mi S of La. 168 and Ida, *Dale 59940* (GH). **Georgia**: Near Augusta, *Olney 274 s/n* (GH). **Oklahoma**: **Adair**, 23 mi NE of Tahlequah on State 10, *Wallis 7583* (GH). **Custer**, 8 mi of Butler on Hwy 33, *Seigler & Seigler 10740* (MEXU). **Greer**, Foot of Granite Mts. N of Granite, *Waterfall 7674* (GH). **Marshall**, 2 mi W of the Univ. Of Okla. Biol. Sta., near Willis, *Waterfall 12301* (GH). **Pushmataha**, Antlers, *Palmer 8992* (CAS). **Arkansas**: By roadside, Hwy 270 about 0.5 N of Bull Bayou bridge, 3.5 mi W of Hot Springs, *Gregg 323* (US); **Logan**, Ozar National Forest, 93°38' W, 35°13' N, *Iltis 5343*(GH). **Pulaski**, R. R. tracks near mo. Pacific Station, *Demaree 8435* (GH, US). **Tennessee**: **Davidson**, Nashville, *Biltmore Herbarium 2922a* (GH, US). **Utah**: **Beaver**, Minerville, *Ripley & Barneby 9250* (CAS). **Millard**, 29 mi SE of Garrison, *Ripley & Barneby 9263* (CAS). **MÉXICO. Baja California**: Sierra de Juárez, 4 mi E of San Pedro, 32°10' N 115°57' W, *Moran 18526* (CAS, ENCB). **Sonora**: Cerro del Capulin, NW de Aribabi, *White 2710* (GH). **Chihuahua**: **Buenaventura**, Chihuahua Hwy. 28, 1 km E of summit of pass through Sierra Catarina, 25 km SW of Buenaventura 107°37' W 29°46' N, *Spellenberg 12354* (MEXU). Cañon de la Madera, SE flank of Sierra Rica, N of Rancho de la Madera, *Stewart 2498<sup>a</sup>* (GH); 12 km N of Escobillas, *Stewart 2379* (GH). 12 km N of Escobillas, *Stewart 2379* (GH). Cañon de la Madera, *Stewart 2498* (GH). **Coahuila**: **Arteaga**, Sierra Zapalinamé, *Hinton, et al. 20497* (ARIZ, MEXU). **Múzquiz**, Ca. 140 road km NW of Múzquiz on, Hwy 2A, Cuesta del Plomo area, ca. 3 rd km S along road originating just SE of crest of 2A., 102°30' N 28°43' W, *Nesom & Mayfield 7445* (MEXU); Along road from Laguna de Jaco south to El Almagre, *Johnston 1117* (CAS); **Parras**, 112 km W de Saltillo, *Palmer 1113* (GH). 8 km W of Cuatro Ciénegas, slopes of Sierra de la Madera, 26°58' N, 102°08' W, *Johnston et al. 12078A* (MEXU); Ca 27 (air) mi SE of Torreón, NE-SW running canyon in Sierra de Jimulco, ca 6 (air) mi SSW of La Rosita, 1 mi along trail to summit beyond roads' end, 25°11' N 113°16' W, *Henrickson 13270*, (MEXU); 35 (air) miles W of Cuatro Ciénegas, in mid-Canyon de la Hacienda of Sierra de la Madera 27°04' N 102°25' W, *Henrickson & Wendt 11982* (MEXU). 70 mi W of Saltillo, *Waterfall & Wallis 13300* (GH). Shade inside mogote 7 mi S of Jaco, *Johnston 1117* (CAS). **Villa Acuña**, Sierra del Carmen; Cañon del Sentinela; Hacienda Piedra Blanca, *Wynd & Mueller 622* (GH). **Nuevo León**: **Galeana**, Galeana Rancho Aguillilla, *Hinton et al.17317* (DH, ENCB); Sierra Madre Oriental; Cieneguillas to Puerto Santa Ana, about 15 m SW of Galeana *Mueller 914*, (GH); Sierra Madre Oriental; Cañon de los Charcos y Mesa de la Camisa, *Mueller & Mueller 723* (GH). La Becerra, *Hinton et al. 19780* (MEXU). **Durango**: 5 mi SW of Guadalupe Victoria near Hwy, *Gentry 8426* (US); Near Pasaje, *Shreve 9125* (GH); Mezquital, 3 km de Temohaya por el camino a Mezquital, *González & Rzedowski 1600* (MEXU). 5 mi SW of Guadalupe Victoria near hwy, *Gentry 8426* (US). **Tamaulipas**: Carretera Victoria- San Luis Potosí, 8 mi S of Palmillas, *Ginzburg & Whittemore 130* (MEXU). **Zacatecas**: Near observatory o La Bufo, Dressler 90 (GH). 16 air mi E of Concepción del Oro, on north side of Sierra del Astillero, 24°38' N 101°09' W, *Henrickson 13383* (MEXU). **San Luis Potosí**: Montes de San Miguelito, *Schaffner 177* (GH, MEXU); Charcas, *Lundell 5291*(US). **Guanajuato**: **San Miguel de Allende**, San Miguel Viejo, *Brown 82-29, 82-72*, (ARIZ). **Querétaro**: Del Ciervo al cerro de la Mesa, *Altamirano s/n* (US). Aeropuerto local de Menchaca, alrededores, *Argüelles 2907* (MEXU).

*Mirabilis coccinea* (Torr.) Benth. & Hook. f., Gen. Pl. (3)2: 3. 1880. *Oxybaphus coccineus* Torr., Rep. U.S. Mex. Bound., Botany 2(1):169. 1859. Tipo: EUA, Nuevo Mexico, Hill sides, Cooper Mines, and on the Mimbres, 1851, *Wright 1723* (Holotipo: US-Imagen!; Probable Isotipo: MO-Imagen!). *Allionia linearis* Pursh var. *coccinea* (Torr.) M. E. Jones, Contr. W. Bot. 10: 51. 1902. *Allionia coccinea* (Torr.) Standl., Contr. U.S. Natl. Herb. 12(8): 339. 1909.

*Allionia gracillima* Standl., Contr. U.S. Natl. Herb., 12(8): 340. 1909. Tipo: EUA, Arizona, Cochise Co., Chiricahua Mountains, near Paradise, 1540 to 1880 m, octubre/1907, *J. C. Blumer 1769* (Holotipo: Herb. New Mexico Agricultural College; Isotipo: US-Imagen!).

**Sufruticosas.** Tallo glabro. **Hojas** generalmente distribuidas a lo largo de todo el tallo, las del mismo par de igual tamaño, verde claro a glaucas, suculentas, margen glabro, entero; hojas basales sésiles. **Inflorescencia** ramificada, con patrón de ramificación monopodial; brácteas 5, cartáceas, café pálido a café, moderadamente venadas, ápice obtuso-redondeado, connatas, involucro puberulento con tricomas multicelulares uniseriados, muy acrescente, ampliamente campanulado a rotado, 3.5-7.0 mm de largo, 4.5-11.0 mm de ancho, sosteniendo 1-3 flores, brácteas foliáceas asociadas a los involucros ausentes. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto infundibuliforme, 12.5-18.8 mm de largo, anaranjado-rojizo; puberulento; estambres 5, filamentos anaranjado-rojizos, exertos. **Fruto** obovoide, 4.6-5.9 mm de largo, 1.8-3.1 mm de ancho, ápice truncado, evidentemente 5-costillado, puberulento, tricomas unicelulares, con tubérculos generalmente arreglados en líneas longitudinales continuas, rafidios en la superficie presentes, mucilaginoso cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** médula completamente esclerificada, 4-10 haces medulares; tejido conjuntivo fibroso, floema arreglado en bandas tangenciales largas.

**Distribución y hábitat:** Suroeste de Estados Unidos, desde California, Arizona y Nuevo Mexico, hasta el norte de México en Sonora; en bosque de *Quercus*, bosque de enebros y piñones, bosque mixto de abetos con *Pseudotsuga* y *Pinus ponderosa*, además de

*Ceanothus* y *Quercus*, con menos frecuencia en pinar, pastizales y matorral xerófilo, principalmente matorral rosetófilo con *Agave parryi* y *Dasyllirion*; en cañones, laderas y orilla de las carreteras; en altitudes de 950 a 2000 m s.n.m. La especie ha sido colectada con flores y/o frutos en enero y de abril a octubre.

**Comentarios:** *Mirabilis coccinea* se puede confundir con *M. linearis* por la forma de las hojas (lineares) y si se comparan plantas de ambas especies con flores cleistógamas, la confusión es mayor (Spellenberg, 2003). Sin embargo, las plantas casmógamas de *M. coccinea* presentan una combinación de caracteres que la hacen fácilmente distinguible de *M. linearis* y de las demás especies del género que son: el perianto infundibuliforme, ligeramente zigomorfo, de color anaranjado rojizo, y los filamentos también, de color anaranjado-rojizo.

**Ejemplares examinados representativos: ESTADOS UNIDOS. California: San Bernardino,** 6 1/2 (air) miles SSE of Cima at Bathtub Spring in SW New York Mts., *Henrickson 10847* (MEXU). **Arizona: Cochise,** Carr canyon; Huachuca Mountains; 3 miles from road junction, *Darrow et al. 1373-A* (ARIZ); Chiricahua National Monument, Bonita Canyon, stream bed and vicinity from Organ Pipe, *Jandrey & Reeves R4145* (ENCB); Chiricahua National Monument; east Whitetail Canyon, upper portion, *Reeves R3783* (ENCB); Chiricahua National Monument, Pickett Canyon, lower portion, *Reeves R4012* (ENCB); Dragoon Summit, *Shreve 5206* (US); Dos Cabezas Peak, *McCormick et al. 940* (ARIZ). **Coconino,** Oak Creek, *Shreve 4788* (ARIZ); Oak Creek Canyon, 3 miles below Sedona, *Haskell s/n* (ARIZ). **Gila,** 1 km Sw of Needle Mtn, 6k west of Miami, *Baker & Kertell 11402* (ARIZ); Pinal mountains, south central Arizona, south of the town of Globe; Along FS road 349, on the west side of Madera Peak, *Forbes 1733* (ENCB); Pinal mountains SW of Globe, Bobtail Ridge Trail (no. 194) and Mill Creek Trail (no. 199) to Wild Cow Spring, *Daniel 1577* (ARIZ); Collom camp, Matzatzal Mountains, *Collom s/n* (ARIZ). **Graham,** Pinaleno Mountains. Stockton Pass, 5.1 miles west of Hwy 666, *McLaughlin & Felger 5208* (ARIZ); North of Blue River, *Hough s/n* (US). **Maricopa,** Ariz. 79, 0.9 mi N of Yavapai-Maricopa line, *Pinkava et al. 16929* (ENCB); Tonto National Forest. Ca. 0.1 mi south of Recreation area, abundant on roadside between Rec. Area and Mashakate Canyon, *Damrel & Doan s/n* (ARIZ). **Mohave,** along Trout Creek, *McLaughlin et al. 6644* (ARIZ). **Pima,** Santa Catalina Mts., Bear canyon, between upper picnic area and lowest crossing of the Hwy, *Fishbein et al. 2367* (ARIZ); Santa Catalina Mts., Oracle Rd., *Whittaker & Niering s/n* (ARIZ); Santa Catalina Mts. Oracle foothills, *Thornber s/n* (ARIZ); Near Peppersauce Canyon along Mt. Lemmon Rd., *Levin 98-20* (ARIZ); Rincon Mountains, Box Canyon, *Fishbein et al. 1665* (ARIZ); Rincon Mountains, *Bowers & McLaughlin R101* (ARIZ); Rincon Mountains; along the Rincon Peak trail, *Bowers & McLaughlin R523* (ARIZ); Saguaro National Monument, Sweetwater, *Bertelsen s/n* (ARIZ); Sierrita Mts., vic. of Ritchey Peak, *Mittleman 414* (ARIZ); Pima, Santa Catalina Mts. Oracle foothills, *Thornber s/n* (ARIZ); Santa Rita Experimental Range and Wildlife Area. East of Forest, *Mays s/n* (ARIZ); Santa Rita Mountains, *McLaughlin 3866* (ARIZ). **Pinal,** Oracle Road, below road, 10.4 mi above Oracle, Santa Catalina Mountains, *Whittaker & Niering 387* (ARIZ). **Santa Cruz,** Canelo Hills Nature Preserve; O'Donnell Canyon Quad, *Adams 189-83* (ARIZ); Fresno

canyon, *McLaughlin 9354* (ARIZ); The Research Ranch, 61 miles SSE of Tucson, Bald Hill, *Elias et al. 12197* (ARIZ, MEXU); Calabazas Canyon Camp Gr., *Pinkava et al. 777* (ENCB); Canelo Hills Nature Preserve; O'Donnell Canyon Quad, *Adams 162-83* (ARIZ); Scattered on hillsides in Calabazas Canyon, 7.3 mile west of 1-19, along Ruby Rd., in the Pajarito Mts., *Toolin & Van Devender s/n* (ARIZ); Roadcut on Nogales-Lochiel Road; Patagonia Mountains; 15 miles east of Nogales, *Jenkins s/n* (ARIZ); The Research Ranch, 61 miles SSE of Tucson, just North Canelo Road; from near Lyle Creek turnoff to extreme SW boundary of the Research Ranch, *Elias et al. 12180* (ARIZ); Nogales to Ruby, *Kearney & Peebles 14857* (US). Vicinity of Ruby, *Fallis 91* (US). **Yavapai**, 16.5 mi NE of Rt. 89-89 A junction off 89A, *Hodgson 2229* (MEXU); Juniper Mesa Wilderness Area, *Baker & Wright 9588* (ARIZ); Juniper Mesa Wilderness Area; SE base of Juniper Mesa; ca. 3k WNW of Indian Peak, *Baker 9208* (ARIZ); Antelope Peak, east of Yarnell, *Butterwick & Hillyard 6508* (ARIZ); Ca. 11. 5 km W of the Yavapai-Coconino conty line, along Route 260E., *Reeder & Reeder 9588* (ARIZ). **Nuevo Mexico: Catron**, Gila Cliff Dwellings National Monument, *West 449, 588* (ARIZ); Silver city, *Nealley 38* (US); North-facing slope adjacent to Parker Canyon wash, just north of International Borde, *McLaughlin & Lewis 8728-B* (ARIZ); 31 mi N of Cottonwood Campground, Rte 180, *Pinkava et al. P12464* (US); Along Tularosa River, 5 mi SW of Apache Creek, *Barneby 12926* (CAS). **Grant**, Mangas Springs, 18 miles NW CF Silver City, *Metcalfe s/n* (GH); Near Gila Hot Springs, *Barneby 17986* (US); In the vecinity of Silver City, Fort Bayard, Santa Rita , Fierro, the Mimbres Valley and East Canyon tributary to it, and on the G. O. S. Ranch, *J. Holzinger s/n* (US); 2 mi n.e. of Silver City, on Little Walnut Cr. Rd., *Hess 1984* (US); 10 mi. NE of Red Rock, *Maquise et al. 11554* (ARIZ). **Socorro**, Mogollon Mountains, *Wooton s/n* (US); Mogollon Mountains, *Metcalfe 229* (US). **MÉXICO. Sonora: Bavispe**, Hacienda San Rafael, 5 mi N of Fronteras, *White 3884* (GH).

***Mirabilis gigantea* (Standl.) Shinners**, Field and Lab. 19: 177. 1951. *Allionia gigantea* Standl., Contr. U. S. Natl. Herb. 12:348. 1909. Tipo: EUA. Texas: Dallas, on sands at Buzzards Spring, 1/agosto/1902, *J. Reverchon 2955* (Holotipo: MO-Imagen!; Isotipo: MO-Imagen!). *Oxybaphus giganteus* (Standl.) Weath., Proc. Amer. Acad. Arts 49(8): 492. 1913.

**Sufruticosas.** **Tallo** pubescente, tricomas recurvados, distribuidos en 2-3 líneas longitudinales o en toda la superficie. **Hojas** generalmente distribuidas a lo largo de todo el tallo, las del mismo par de igual tamaño, verde oscuro, coriáceo-suculentas, margen ciliado, entero; hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** ramificada, con patrón de ramificación monopodial; brácteas 5, cartáceas, café-pálido a café, prominentemente venadas, ápice agudo u obtuso-redondeado, connatas, involucro villosa con tricomas multicelulares uniseriados, muy acrescente, ampliamente campanulado a rotado, 5.5-9.0 mm de largo, 8-15.5 mm de ancho, sosteniendo 3 flores, brácteas foliáceas asociadas a los involucros ausentes. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto campanulado, 7.5-10.5 mm de largo, blanco a rosa pálido; puberulento; estambres 3-5,



filamentos blancos o amarillo pálido, cortamente exertos. **Fruto** obovoide, 4.2-5.0 mm de largo, 1.5-2.2 mm de ancho, ápice truncado, evidentemente 5-costillado, puberulento, tricomas unicelulares, con tubérculos generalmente arreglados en líneas longitudinales continuas, rafidios en la superficie ausentes, mucilaginoso cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** no estudiados.

**Distribución y hábitat:** Endémica del centro-sur de Estados Unidos en Oklahoma y Texas; en bosque de coníferas y encinos o en terrenos abiertos; a lo largo de vías de ferrocarril, en sustrato de granito o arena; en altitudes de 200-300 m s.n.m. (Spellenberg (2003). La especie ha sido colectada con flores y/o frutos de junio a septiembre.

**Comentarios.** Para esta especie el ancho de los involucros en fruto fue descrito de 10.0 mm (Standley, 1909) y 9.0 mm (Spellenberg, 2003). En este trabajo se observaron involucros de 8.0-19 mm de ancho en un mismo ejemplar, al parecer la diferencia en las observaciones se debe al grado de desarrollo de los involucros.

Esta especie es parecida a *Mirabilis carletonii* (= *M. glabra* s. l.) por su aspecto general: plantas claramente erectas, robustas, ramas de la inflorescencia e involucro puberulento-pubescentes y hojas verdes generalmente ampliamente ovadas. En las etiquetas de algunos ejemplares se ve reflejado el problema de distinguir a uno u otro taxon; sin embargo, en este trabajo se siguió a Spellenberg (2003) quien incluyó a *M. carletonii* dentro del concepto de *M. glabra* cuyas características menos variables son las del fruto (glabros, rara vez puberulentos con tricomas apenas distinguibles, las costillas anguladas formadas por tubérculos blanquecinos) y presenta tallos glabros o puberulentos con tricomas rectos. En cambio, *M. gigantea* presenta frutos pubescentes, costillas onduladas y tubérculos amarillentos; además los tallos son puberulentos a pubescentes con tricomas principalmente recurvados.

**Ejemplares examinados representativos: ESTADOS UNIDOS. Oklahoma: Greer,** Roadside at base of Headquarter Mts., *Stevens 994* (DH). **McCurtain,** 5-6 mi N of Broken Bow, *Little & Olmsted 81* (US). **Swanson,** Near Snyder, *Stevens 1254* (DH). **Texas: Austin,** Industry, *Wurzlów 27* (US). **Dallas,** *Reverchon 790* (US), *Reverchon s/n* (US). Near Bachmans Dam, *Lundell 12038* (DH). Vicinity of Dallas, *Stephenson 166* (US). **Lamar,** *Ruth 126, 403* (US).

***Mirabilis glabra* (S. Watson) Standl.**, Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 8: 304. 1931. *Oxybaphus glaber* S. Watson, Amer. Naturalist 7: 302. 1873. Tipo: EUA, Utah, Kanab, 1873, *E. P. Thompson s/n* (Lectotipo: US-Imagen!, designado por Spellenberg. 2009. Bot. Res. Inst, Tex. 8). *Allionia glabra* (S. Watson) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 1(2): 533. 1891.

*Oxybaphus glaber* S. Watson var. *recedens* Weath., Proc. Amer. Arts. 45: 425. 1910. Tipo: México, Chihuahua, between Casas Grandes and Sabinal, 1500-1700 m, 4-5/septiembre/1899, *E. W. Nelson 6351* (Holotipo: GH, Isotipo: US!). *Allionia glabra* (S. Watson) Kuntze var. *recedens* (Weath.) Standl., Contr. U. S. Natl. Herb. 13: 406. 1911. *Allionia carletonii* Standl., Contr. U. S. Natl. Herb. 12(8): 355. 1909. Tipo: EUA, Kansas, Barber Co., 21/junio/1891, *M. A. Carleton, 256* (Holotipo: US!; Isotipo: NY-Imagen!). *Oxybaphus carletonii* (Standl.) Weath., Proc. Amer. Acad. Arts 49(8): 492. 1913. *Mirabilis carletonii* (Standl.) Standl., Publ. Field Columbian Mus., Bot. Ser. 8(5): 305. 1931.

*Allionia exaltata* Standl., Contr. U. S. Natl. Herb. 12(8): 355. 1909. Tipo: EUA, Oklahoma, Cimarron Valley, Cherokee Outlet, junio/1891, *M. A. Carleton 223* (Holotipo: US!). *Oxybaphus exaltatus* (Standl.) Weath., Proc. Amer. Acad. Arts 49(8): 492. 1913. *Mirabilis exaltata* (Standl.) Standl., Publ. Field Columbian Mus., Bot. Ser. 8(5): 305. 1931.

**Sufruticosas. Tallo** glabro o pubescente, tricomas divergentes, distribuidos en toda la superficie. **Hojas** generalmente distribuidas a lo largo de todo el tallo, las del mismo par de igual tamaño, verde claro a glaucas, suculentas, margen ciliado o glabro, entero; hojas basales sésiles o pecioladas. **Inflorescencia** ramificada, con patrón de ramificación monopodial; brácteas 5, cartáceas, café-pálido a café, prominentemente venadas, ápice agudo u obtuso-redondeado, connatas, involucro glabro o puberulento con tricomas glandulares estipitados, muy acrescente, ampliamente campanulado a rotado, 5.4-11.0 mm de largo, 6.5-14.0 mm de ancho, sosteniendo 1-3 flores, brácteas foliáceas asociadas a los involucros ausentes. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto campanulado, 7.5-10.0 mm de largo, blanco a rosa pálido; puberulento; estambres 3, filamentos blancos o amarillo pálido, cortamente exertos. **Fruto** obovoide u oblongo-elipsoide 4.0-5.2 mm de largo, 1.5-2.0 mm de ancho, ápice agudo, evidentemente 5-costillado, glabro, con tubérculos generalmente arreglados en líneas

longitudinales continuas, rafidios en la superficie presentes, mucilaginoso cuando húmedo.

**Caracteres anatómicos del tallo:** médula ligeramente esclerificada, 4-10 (-14) haces medulares; tejido conjuntivo fibroso, floema arreglado en bandas cortas.

**Distribución y hábitat:** Centro sur de Estados Unidos en Arizona, Colorado, Kansas, Nebraska, Nuevo México, Oklahoma, Texas y Norte de México en Chihuahua; principalmente en dunas de arena y con menos frecuencia en pastizales; campos abiertos, en planicies y colinas; en altitudes de 1200 a 1900 m s.n.m. La especie ha sido colectada con flores y/o frutos de mayo a octubre.

**Comentarios.** Esta especie incluye taxones anteriormente reconocidos como *Mirabilis exaltata* y *M. carletonii*, que Standley (1909) consideró diferentes de *M. glabra* (= *Allionia glabra* s.s.), caracterizada por tener el tallos glabros, hojas lineares, una flor por involucre y fruto glabro. La primera se caracteriza por tener tallos glabros, hojas angostamente lanceoladas, tres flores por involucre y fruto glabro y *M. carletonii* se caracteriza por tener tallos glandular-puberulentos, hojas ovadas, tres flores por involucre y fruto glabro o raras veces pubescente. Este punto de vista lo siguieron otros autores como Standley (1918), Shinnery (1951) y Reed (1979). En este trabajo se acepta la propuesta de Turner (1993b) de considerar a *M. glabra* en un sentido amplio incluyendo a *M. carletonii* y *M. exaltata* ya que, como menciona el autor, algunos de los caracteres que separan a los tres taxones son triviales (forma de la hoja y vestidura) o variables (pubescencia del fruto). Además, el número de flores por involucre también es variable. Sin embargo, la pubescencia del fruto varía en menor grado y los frutos son generalmente glabros, con costillas anguladas de color blanquecino y sulcos tuberculados y se presenta una variación más o menos gradual a través de los tres taxones en características de las hojas y tallos (tabla 1). Por otro lado, Spellenberg, también siguió el punto de vista de Turner (1993b) mencionando además que *M. carletonii* y *M. exaltata* forman parte la porción este del área de distribución de *M. glabra*.

Tabla 1. Variación morfológica observada en *Mirabilis glabra sensu lato*

	<i>M. glabra s.s.</i>	<i>M. exaltata</i>	<i>M. carletonii</i>
Pubescencia del tallo	Glabro	Glabro o escasamente puberulento	Puberulento
Forma de las hojas	Lineares, angostamente ovadas y lanceoladas	Lanceoladas y angostamente ovadas	Ampliamente lanceoladas y ovadas
Pubescencias de hojas	Glabras	Glabras y escasamente puberulentass	Puberulentas
Número de flores por involucro	1, 2, 3	3	3
Pubescencia del fruto	Glabro	Glabro	Escasamente puberulento

**Ejemplares examinados representativos: ESTADOS UNIDOS. Colorado: Bent,** Las Animas, south side of Tecolote Mesa near Troy, *Rogers 4886* (US). **Kansas: Odondaga,** Vicinity of Syracuse, *Rose & Fitch 17014, 17097* (US). **Nuevo Mexico: Bernalillo** Albuquerque, *Herrick s/n* (US). **Chaves,** E of Roswell, 25 mi in the Mescalero sands, *Pearce 2912* (ARIZ). **Guadalupe,** Vicinity of Santa Rosa, *Arsene & Benedict 16688; 16955* (US). **Quay,** Nara Visa, *Fisher 46* (US). **Roosevelt,** Portales Quadrangle, *Bohrer 1724* (ARIZ). **Texas San Juan,** Vicinity of Cedar Hill, *Standley 7980* (US).: **Atascosa,** Pleasanton, *Palmer, 9796, 10783* (US). **Bailey: 3** mi south of Muleshoe, *Ferris & Duncan 3425* (DH); Muleshoe National Research Refuge, along Hwy 214, 0.5 mi N of entrance, *Turner & Turner 94-99* (MEXU.); Coyote lake, *Ferris & Duncan 3457* (CAS). **Beckham,** 2 mi S of Sayre, *Waterfall 7744* (CAS). **Blaine,** Near Canton, *Stevens 849* (GH). **Collingsworth,** 5.3 mi W of Quail, *Cory 16133* (GH). **Hartley,** Channing, *Palmer 14160* (US). **Kenedy,** El Toro Island, Laguna Madre, *Tharp 49087* (US). **Lavaca,** Near Hwy 111, about 18 mi SE of Yoakum, *Tharp et al. 49211* (US). **Medina,** about 3 mi S of Devine, *Correll 15209* (US); Southern Medina, *Tharp 3410* (US). **Oklahoma: Buster,** Near Weatherford, *Stevens 914* (DH, US). **Cimarron,** 6.5 mi N of Kenton, *Rogers 4741* (US); Cimarron, NW of Black Mesa 4 mi N of Kenton, *Waterfall 7449* (CAS); 10 mi SW of Boise city, *Jespersen & Jespersen 2719* (DH, US). **MÉXICO. Chihuahua:** Near Samalayuca, *LeSueur 390* (MEXU).

*Mirabilis glabrifolia* (Ortega) I. M. Johnst., J. Arnold Arbor. 25: 179. 1944. *Calyxhymenia glabrifolia* Ortega, Nov. Pl. Dec. 1:5, t. 1. 1797. Tipo de *Mirabilis corymbosa*. *Oxybaphus glabrifolius* (Ortega) Vahl, Enum. Pl. 2: 40. 1805.

*Mirabilis corymbosa* Cav., Icones 4(2): 55. 1798. Tipo: Lámina 379 de Ícones 4: 55. 1798 (Lectotipo: designado por Spellenberg. 2001. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes, Fasc. 93: 44. 2001!). *Calymenia corymbosa* (Cav.) Pers., Syn. Pl. 1: 37. 1805. *Allionia corymbosa* (Cav.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 2: 533. 1891. *Oxybaphus corymbosus* (Cav.) Standl., Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 8(1): 10. 1930.

*Allionia microchlamydea* Standl., Contr. U. S. Nat. Herb. 13: 405. 1911. Tipo: México, Hidalgo, Ixmiquilpan, rocky soil, julio/1903, C. A. Purpus 429 (Holotipo: US-Imagen!). *Mirabilis microchlamydea* (Standl.) Standl., Filed Mus. Nat. Hist. Bot. Ser. 8: 4304. 1931.

*Allionia cardiophylla* Standl., Contr. U.S. Natl. Herb.13(11): 405. 1911. Tipo: México, Oaxaca, 6 miles above Domiguillo, 1380 to 1690 m, 30/octubre/1894, E. W. Nelson 1830 (Holotipo: US-Imagen!).

**Sufruticosas.** **Tallo** pubescente, tricomas divergentes, distribuidos en 2-3 líneas longitudinales o en toda la superficie. **Hojas** distribuidas a lo largo de todo el tallo o distribuidas en la mitad inferior, las del mismo par de igual tamaño, verde oscuro, delgadas o suculentas, margen ciliado, entero, hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** ramificada, con patrón de ramificación simpodial; brácteas 5, cartáceas, café pálido-café prominentemente venadas, ápice agudo u obtuso-redondeado, connatas, involucro puberulento con tricomas multicelulares uniseriados, muy acrescente, ampliamente campanulado a rotado, 5.5-9.0 mm de largo, 9.0-15.0 mm de ancho, sosteniendo 1-2 flores, brácteas foliáceas asociadas a los involucros ausentes. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto campanulado, 7.0-10.0 mm de largo, perianto rosa oscuro a magenta; puberulento; estambres 3, filamentos blancos o amarillo pálido, cortamente exsertos. **Fruto** obovoide, 2.5-3.6 mm de largo, 1.6-2.1 mm de ancho, ápice truncado, evidentemente 5-costillado, puberulento, tricomas glandulares estipitados, con tubérculos generalmente arreglados en líneas longitudinales continuas, rafidios en la superficie ausentes, mucilaginoso cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** médula ligeramente esclerificada, 4-10 haces medulares; tejido conjuntivo parenquimatoso con paredes esclerificadas; floema arreglado en bandas cortas.

**Distribución y hábitat:** Del noroeste al suroeste de México, en los estados de Sonora, Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas, Durango, Zacatecas, San Luís Potosí, Aguascalientes, Jalisco, Guanajuato, Querétaro, Hidalgo, Oaxaca, Puebla, Estado de México. Spellenberg (2001) menciona que la especie también se distribuye en el Distrito Federal y Chiapas y Fay (1980) en Veracruz y fuera de México en Perú; matorral xerófilo, principalmente matorral rosetófilo y micrófilo, bosque tropical caducifolio, bosque de *Pinus*, bosque de *Quercus*, bosque de enebros y piñones, bosque de coníferas y encinos, izotal y pastizales, principalmente pastizal de grama; entre vegetación riparia y vegetación secundaria, en terrenos planos, laderas yesosas, laderas calizas, orilla de arroyos, ríos y canales de riego, terrenos de cultivo de maíz, trigo y frijol, terrenos baldíos y orilla de los caminos; en altitudes de 1000 a 3000 m s.n.m. La especie ha sido colectada con flores y/o frutos todo el año.

**Comentarios.** Como menciona Spellenberg (2001) *M. glabrifolia* es similar a *M. viscosa* y frecuentemente los ejemplares de herbario están erróneamente identificados. A primera vista ambas especies tienen características similares como el aspecto general, color de la nervadura y frutos glabros con tubérculos muy desarrollados blanquecinos. Sin embargo; ambas especies se diferencian por la pubescencia del tallo (glabros o puberulentos en líneas longitudinales vs. glandular puberulentos a glandular pilosos), la pubescencia de los pecíolos (glabros vs. glandular-pilosos), el tamaño del perianto (7.0 – 10 mm vs. 7.0-13.0 mm) y el grado de conacción de las brácteas que forman el involucre (40-65% vs. 50-90%) en *M. glabrifolia* y *M. viscosa*, respectivamente. Por otro lado, como ya había destacado Spellenberg (2001) una clara diferencia entre ambas especies es la forma de la inflorescencia, ya que en *M. glabrifolia* se ramifica en forma desigual, más o menos dicotómicamente, con una rama dominante larga e inclinada hacia afuera, sobre la cual surgen ramas cortas orientadas hacia adentro, mientras que *M. viscosa* consiste de ejes principales indeterminados de los que surgen ramas opuestas, firmemente ascendentes.

**Ejemplares examinados representativos: MÉXICO. Sonora:** Cerro del Capulín, northwest of Aribabi, White 2710 (ARIZ). **Chihuahua: Santa Eulalia,** Wilkinson 75 (DH). **Coahuila: Parras,** Hinton *et al.* 22851 (IEB, MEXU); Ca. 16 air km S of Parras, S side of Sierra de parras. Just into steep narrow canyon through Sierra Prieta from the N side; NW facing wall and canyon

bottom, 24°14', 102°14', *Nesom et al. 7676* (MEXU); 3.7 (rd) miles S of Parras, on rocky NW-facing limestone covered slopes, 25°25' N, 102°12' W, *Henrickson 6156* (MEXU); unpaved road 8.7 mi air km S of Parras, *Douglas et al. 2198* (MEXU). **Saltillo**, Hwy 57, 27 km N of N edge of Saltillo, 2 km N of Las Encinas, *Spellenberg et al. 10695* (MEXU); 11 km N of Ahuichilla. Cañon de Ahuichilla, 25°12' N, 1032°39' W, *Chiang et al. 7818* (MEXU); ca. 20 km WSW of Villa Ocampo, 1.7 mi E of Rancho San Pedro on E side of Cañon de Palos Blancos, *Henrickson & Woodruff 20366* (MEXU). Cañon de la Gavia above (S of) Rancho de la Gavia, 26°18'30" N, 101°15'-101°18' W, *Johnston et al. 12021* (MEXU). La Cuesta del Aplomo on the Múzquiz-Boquillas highway, 28°44' N, 102°31' W, *Chiang et al. 9223* (MEXU). **Villa Ocampo**, San José de las Piedras, *Robert & Passini 5743* (ENCB). Summit of Mt. Jimulco, 13 km east of Jimulco, 25°, 103° W, *Stanford et al. 97* (ARIZ). Sierra Hermosa de Santa Rosa about 5 miles south of Múzquiz, *Straw & Forman 1331* (ENCB). 26 miles southwest of Monterrey, *Barton et al. 145 05* (GH). km 36 S Monterrey-Saltillo, *Laguna 2989* (MEXU). 9 km of Parras on Sierra Negra, 25°27' N, 103°9' W, *Stanford et al. 207* (ARIZ). **Durango: El Mezquital**, 3 km al NW de Temohaya, arroyo El Tempizque, *Acevedo 196* (MEXU, XAL). **Nombre de Dios**, El Saltito, *Jiménez & Acevedo 23* (MEXU); 1 km al N del puente del río de Nombre de Dios, *Jiménez 199* (IEB, MEXU). **El Salto**, 9 km al E de Llano Grande, *Hernández et al. 7879* (MEXU). 4.6 km del entronque a carretera Torre-Fresnillo, *González 5025* (MEXU). 8 km al SSE de Vicente Guerrero, por la carretera a Súchil, *González & Herrera 1457* (IEB, MEXU). N end of Sierra del Rosario about 20 km crow flight SW of Mapimí (approach from mine 3 km of Santa Librada), 25°43'-23°45'N, 103°57'-104°00'W, *Wendt et al. 10025, 10030* (MEXU). 14 miles east of La Cadena, *Neville 22791* (MEXU). Along road shoulder of Hwy 49, 1.5 mi N of Rancho Grande, about 15-20 mi S of Rio Grande, *Spellenberg 2936* (ENCB). Inmediaciones de la Ciudad de Durango, *C. Paloni 298* (ENCB). **Aguascalientes: Calvillo**, Arroyo Malpaso, *de la Cerda 598* (ENCB). Near Mex. Hwy 70, 2 mi N of Aguascalientes, *Rollins & Roby 74109* (ENCB). **Nuevo León, Alamberri**, La Soledad, *Hinton 23006* (IEB, MEXU); La Escondida, *Hinton, 23587, 23687* (IEB, MEXU). **Galeana**, Sandia, Santa Gertrudis, *Hinton et al. 23033* (IEB, MEXU); San José de las Joyas, *Hinton 18498* (ENCB, MEXU); Cerro el Gallo, *Hinton 19206* (MEXU); about 7 miles south of Galeana in a deep arroyo east of the Hwy, 24°45' N, 100°2' W, *Grimes et al. 2315* (MEXU). Subida de Linares a San Roberto, *Passini & Robert 6161* (ENCB). Mex. Hwy 60 W of Linares, 1 km E of junction of road N to Galeana, *Spellenberg et al. 10669* (MEXU). **Jalisco, Ojuelos**, 1 km al S de Matancillas, *Santana 2482* (MEXU). **Teocaltiche**, La Calera, 11 km al N de Teocaltite, *Villareal 5185* (ENCB). **Zacatecas: Villa de Cos**, 2 km al ESE de Villa de Cos, *Puig 6626* (ENCB). 5 km N of Tanque el Alto on the winding road toward Sierra de Astillero, 24°32'30", 101°04', *Johnston et al. 11585* (MEXU). Campo experimental Noria de Guadalupe. 35 km al S de Concepción del Oro, *González-Medrano 8075* (MEXU). 10 km SE of Fresnillo on Hwy 45, 102°49' W, 23°08' N, *Spellenberg et al. 4075* (ENCB). 6.5 mi from San Tiburcio on the winding road to Concepcion de Oro, *Johnston 2613* (MEXU). **San Luis Potosí: Cárdenas**, alrededores del poblado, *Rzedowski 24870* (ENCB). **Guadalcázar**, Picacho, La Sierra, 7.5 km al NW del cruce Charco cercado hasta Coyote, 22°53'13" N, 100°32'52" W, *Torres RTC 14816* (MEXU); 4 km E of Charco Blanco and on the road to Guadalcázar, *Bartholomew et al. 3562* (MEXU); 10 km al W de Guadalcázar, *Rzedowski 5009* (ENCB); 14.5 mi S of Huisache junction on Hwy 57, at road to Mina la Cruz, 103°31' W, 22°43' N, *Spellenberg et al. 4064* (ENCB); Cerros al SW de Santo Domingo, 22°51'15" N, 100°17'51" W, *Gómez CGH01333* (MEXU). **Matchuala**, 1 km al S de Matchuala, por la carretera que va hacia San Luis Potosí, *García 684* (ENCB, MEXU). **Río Verde**, 5 km al S de Río Verde, sobre el camino al Zapote, *Rzedowski 8081* (ENCB). **San Juan de Guadalupe**, 2 km al S de San Luis Potosí, *Rzedowski, 3728* (ENCB). Minas de San Rafael, *Purpus 5411* (MEXU, US). Ca. 200 yds. E of Hwy 57, 28.1 km S of San Luis Potosí (Jct 57 & 70); 3 km S of jct. w/hwy to Villa de Reyes, access via road to Los Pilares, 21°58'N, 100°48'W, *Reeves R6271* (MEXU). 5 km W of San Francisco (33 km W of Santa Catarina) on hwy from Rioverde to SLP, on side road to microwave tower, *Fryxell 3807*

(MEXU). Estación de catorce, *Pennell, 17604* (MEXU). 10 miles E of San Luis Potosi along road to Río Verde, *Gentry et al. 20171* (ARIZ). Along Mex. 49, 33.4 mi. E. of Salinas, *Kral 27432* (ENCB). Camino a San Luis-Rio Verde, km 15, *Rzedowski 3619* (ENCB). Carretera a la Presa de San José, *Gómez & Lorence 59* (ENCB). Las Tablas, *Pennell 18042* (MEXU, US). **Guanajuato: Comonfort**, Mex. Hwy. 51 ca. 20 Km de San Miguel de Allende, 0.6 km S de Rincón de los Remedios, *Spellenberg & Zucker 12888* (IEB). **Dolores Hidalgo**, El arco, 6 km al N de Dolores Hidalgo, *Ventura & López 6064* (MEXU). **Ocampo**, 18 km al NW de Ocampo, *Zamudio & Pérez 7621*(ENCB, IEB, MEXU, XAL). **San Felipe**, 4 km al NW de El Zapote, municipio de San Felipe, alrededor del a Ventilla, San Luis Potosí, *Rzedowski 50639* (IEB, MEXU); 27 km al S de Dolores Hidalgo, sobre la carretera a San Miguel de Allende *Rzedowski 41043* (IEB, MEXU). **San José de Iturbide**, Cerro de la Mesa al NE de Santa Anita, 21°01' N 100°18' W, *Castillejos 1214* (IEB); 2 km al Sw de La Fragua, km 54 carretera Querétaro-San Luis Potosí, *Gutiérrez et a. 402* (IEB); Cerca del Guajolote, *Rzedowski 47075* (IEB). **San Luis de la Paz**, Cerro San Ignacio, *Ventura & López 8703* (ENCB, IEB, MEXU, XAL); Cerro Quijay, 12 km al N de San Luis de la Paz, *Ventura & López 6237* (IEB, MEXU, XAL); San Luis de la Paz, Cerro Prieto, 8 km al noreste de San Luis de la Paz, *Ventura & López 6011* (MEXU, IEB); 5 km al W de Pozos, sobre el camino a la autopista, *Rzedowski 52583* (IEB, MEXU); 3 km E of MEX 57 along the road to Mineral de Pozos, 21°14' N 100°33' W, *Steinmann et al. 3791* (IEB, MEXU); 3 km al W de Pozos, sobre la carretera a la autopista, *Rzedowski 43490* (IEB, MEXU); 6 km al W de Pozos, sobre el camino a la autopista, *Rzedowski 44691* (IEB); 3 km al SW de Pozos, *Rzedowski 51496* (IEB); Cerca de El Pedregón, *Rzedowski 52573* (IEB); 1 km al NW de Jofre, sobre el camino a Tierra Nueva, *Rzedowski 53576* (IEB); 6 km S of Mineral de Pozos at Km 15, 21°10' N 100°30' W, *Spellenberg 12831* (IEB); 7 km S of Mineral de Pozos at Km 15, 21°14' N 100°29' W, *Spellenberg 12834* (IEB). **San Miguel de Allende**, al S de San Miguel de Allende, cerca de un arroyo, *Kishler 327* (MEXU); 13 km al NNE de San Miguel de Allende, sobre la carretera a Dolores Hidalgo, *Rzedowski 43449* (IEB, MEXU, XAL); Club de Golf Malanquin, *Kishler 361* (MEXU); cerca del balneario Chote a Cueva de San Miguel Allende, *Kishler 41*(MEXU); Cañada de Agua Espinosa, *Santillán 351* (IEB). **Victoria**, aprox. 3 km al S de Álamos de Martínez, *Carranza 3727* (MEXU); 10 km al NE de Dr. Mora, sobre el camino a Victoria, *Rzedowski 9507* (ENCB). **Xichú**, Rancho La Sábila, 10 km al oeste de Xichú, *Ventura & López 6443* (IEB, MEXU, XAL), Mina La Aurora, 6 km al E de Xichú, *Rzedowski 41505*(MEXU, XAL); Mineral de la aurora, *Santillán 419* (IEB). **Querétaro: El Batán**, subiendo arriba de la iglesia, *Argüelles 2328* (MEXU). **Cadereyta**, 16 km al ENE de Vizarrón, *Rzedowski 47526* (IEB, MEXU); 2 km al S de Vizarrón, *Zamudio 2346* (ENCB, IEB, MEXU); 3.5 km al sur de Vizarrón, *Zamudio 2450* (MEXU); alrededores de la mina La Negra, cerca de Maconí, *Rzedowski 47624* (IEB, MEXU), 3 km al S de San Javier, *Fernández 3055* (ENCB); Jardín Botánico Regional de Cadereyta, *Hernández et al. 9763* (MEXU); Carretera San Juan del Río-Tequisquiapan; poco después de desviación al CERESO, 20°26' N, 99°57' W, *Vibrans 7488* (MEXU); 5 km al S de Vizarrón, *Rzedowski 48703* (IEB); El Vivero, Ejido Fuente y Pueblo Nuevo, *Zamudio 6962* (IEB). **Colón**, 8.1 mi W of Colón, *Weller 642* (ENCB). **Jalpan**, 5 mi by road NE of Vizarrón, road to Jalpan, 20°55'N, 99°40' W, *Webster & Breckon 16255* (MEXU). **Jurica**, Camino a San Luis Potosí, pasando la entrada a Jurica, *Argüelles 441* (MEXU, ENCB). **Landa**, aprox. 14 km al S de Acatitlán de Zaragosa, *González 815* (IEB, MEXU); 1 km sobre la carretera La Curva-Tancoyol, *Chávez 195* (IEB). **Peñamiller**, Cuesta colorada, carr. Pinal de Amoles km 119, *Balderas et al. 128* (MEXU); 6 km al NW de Peñamiller, sobre el camino a Aldama, *Zamudio 3303* (MEXU); aprox. 7 km al SSE de Peña Blanca, *Carranza 3599* (MEXU, IEB); 4 km al S de Río Blanco, *Rzedowski 47707* (IEB, MEXU); Maguey Verde, 17 km al SE de Pinal de Amoles, carr. Pinal de Amoles-Peñamiller, *Tenorio & Romero 2341* (IEB, MEXU); río Extoraz, pueblo de San Juanico, *Orozco et al. 10439* (MEXU); El Lindero, 21°05' N, 99°50' W, *Zamudio & Steinmann 12048* (IEB); 1 km al N de Peñamiller, *Zamudio 2086* (IEB); 4.8 km E de Guanajuato, 2 km W de San Miguel de las Palmas, 21°06' N, 99°58' W, *Spellenberg 12841* (IEB); 1.5 km al N de Maguey



Verde, *Zamudio 3489* (IEB). **Pinal de Amoles**, 4 km al W de Plátano Fondo del Cañon de Bucareli, *Pantoja 265* (IEB). **San Joaquín**, Cañada la Culebra, i km al noreste de La Tinaja, *Zamudio 3204* (MEXU). **Tequisquiapan**, 3 km al W de Tequisquiapan, *Rzedowski 50005* (IEB, MEXU). **Tolimán**, 5 km al NE de Bernal, sobre la carretera a Tolimán, *Rzedowski 51459* (IEB). Km 13.5 S.P. Tolimán-Higuerillas, *Tejero 106* (MEXU). Del Ciervo al cerro de la Mesa, *Altamirano 1584, 1591* (MEXU). Del Ciervo a San Juan, *Altamirano 1769* (MEXU, US). 15 km al N de Cadereyta, alrededores de Corral Blanco, *Rzedowski 49597, 4959a* (IEB, MEXU, XAL). 12 km al SW de El Lobo, sobre la carretera a Landa, *Rzedowski 43973*(IEB, MEXU). 3 km al N de Bernal, sobre la carretera a Tolimán, *Rzedowski 29061* (ENCB). 5 km al NE de Bernal, sobre la carretera a Tolimán, *Rzedowski 47435* (IEB, MEXU). North of Queretaro, Hwy 57, across from Pemex station, *Dunn & Dunn 18476* (ENCB). Carretera a S.L.P. Cerca de bifurcación a Sta. Rosa Jauregi, *Argüelles 159* (MEXU). Cerca de Pinal de Amoles, *Argüelles 1856* (MEXU); Por Maguey Verde, después de Vizarron y antes de Madroño de Amoles, *Cházaro et al. 4912* (IEB). **Hidalgo: Actopan**, Outside Actopan, *Chute M-211* (MEXU). **Ajacuba**, "La Barranca", al N del poblado Emiliano Zapata, ladera S de la sierra de Chicavasco, ejido E. Zapata, 20°09'30" N, 99°01'30" W, *Díaz et al. 12* (MEXU); Poblado Emiliano Zapata 19 km después de Ajacuba rumbo a San Agustín Tlaxiaca, 20°09'45" N, 99°01'45" W, *Díaz & Vilchis 347* (MEXU); Cerro del Tezontle, sierra del Mexe, ejido Santiago Tezontlale, al NW del poblado Santiago Tezontlale, *Díaz et al. 246* (MEXU). **Alfajayucan**, El Peñon, 5 km al sur de Alfajayucan, *Hernández 6707* (MEXU, XAL). **Cardonal**, 3 km al NW de Molanguito (Tolantongo), *González et al. 10091* (MEXU), 21 km al E de Ixmiquilpan, *Hernández & Hernández 6450* (MEXU, XAL). **Epazoyucan**, 1 km al W de Xolostitla, *Medina 1763* (MEXU). **Huayacocotla**, orilla SE de Santiago, *Pérez 676* (ENCB). **Huichapan**, 2 km al NW del Remolcadero, camino a Huichapan, *Hernández-Ledesma 33* (MEXU); 4 km al NW del Remolcadero, camino a Huichapan, *Hernández-Ledesma 35* (MEXU). **Mezquititlán**, 4 km al NE de Mezquititlán, El Carrizo, *Medrano et al. 10048* (MEXU); 8 km al este de Mezquititlán, *Hernández 5395* (MEXU); Unos 10 km al este de Mezquititlán, *Hernández & Rodríguez 5588* (MEXU, XAL). **Pachuca**, Cerro de las Minas de Pachuca, *Ventura 3689* (IEB, MEXU, XAL). **San Agustín Tlaxiaca**, 4 km al E de Tlaxiaca, *Hernández et al. 6137* (MEXU, XAL); El Campanario, *Hernández-Ledesma 25* (MEXU). **Tecoautla**, 9 km al norte de Tecozautla, *Hernández 3811* (MEXU); Taxidho, *Ortega 2* (IEB). **Tula**, *Matuda 19364* (MEXU). **Zempoala**, Xochihuacan, 13 km al N de Zempoala, *Hernández 5254* (MEXU, XAL). **Zimapán**, Barranca de Tolimán, Sánchez 2497 (MEXU); Trancas, 17 km al noreste de Zimapán, *Hernández 6780* (MEXU, XAL); 10 km al N de Zimapán, hacia la mina San Miguel, *Hernández 6261* (MEXU, XAL); 6.1 mi S of Hotel Posada del Rey on Hwy 85 near turnoff to Zimapán, *Utley & Utley 6590* (MEXU); 5 mi S of Zimapán on the road to Ixmiquilpan, *Graham & Johnson 4752* (MEXU). **Zumate**, *Matuda 822* (MEXU). **Estado de México: Huehuetoca**, 6 km al N de Huehuetoca, carretera a Apaxco, *Salinas 127* (ENCB); Ladera N del cerro Xalpa, *Romero 1852* (ENCB); cerros al N de Huehuetoca, límite con el estado de México, *Gold & Eheberle 21750* (MEXU). **San Juan Citlaltepec**, *Matuda 19523* (MEXU). **Tenanacingo**, Cercanías de Tenanacingo, *Matuda et al. 28999* (MEXU). **Tepotztlán**, Presa de la Concepcion, *García s/n* (ENCB); alrededores de la Presa de la Concepcion, *Hilerio 236* (ENCB). **Tultepec**, San Francisco, *Ventura 127* (ENCB). Hwy Mexico City-Querétaro, between km 63 and 83 (from Mexico City), *Soejarto & Aguirre 5584* (MEXU). **Puebla: Felipe los Angeles**, La Calendaria, *Ventura 2135* (ENCB). **Tehuacán**, 2 km al W de Tehuacán, *Chiang et al. F-18* (ENCB). **Tepeyahualco**, Alchichica, cerca de la laguna, *Ventura 1589, 4077* (ENCB). **Valsequillo**, *Wolfgang, 204* (CAS, MEXU). **Zapotitlán de las Salinas**, parte sur del Desierto del Valle de Tehuacán, Meléndez 27 (ENCB). 6 km al NO de la caseta de cobro de Esperanza, sobre la carretera de cuota Orizaba-Puebla, *Cabrera 11944* (MEXU). Orilla W de la población de Tepeaca, *Weber 22* (ENCB). Hwy 125, 1 mi N of junction of 125 with hwy 150, toward Acatzingo, *Le Duc et al. 225* (MEXU). **Oaxaca: San Juan Bautista Coixtlahuaca**, Rio Blanco, *Cabrera & Vargas 27* (ENCB). **San Juan Mixtepec**, Cava Neneshe a 1 km SO de Río Azucena, 17°23', 97°52', *Reyes 811*

(MEXU); Cerro Metates a 18 NO de San Juan Mixtepec, 17°95', 97°51', *Reyes & Reyes 502*. **San Pedro y San Pablo Tequixtepec**, Distrito de Huajuapán, paraje área de exclusión, 3 km al N de la carretera a Yolotepec, *Cruz 291* (MEXU). **Santiago Juxtlahuaca**, 2.5 km de Santa Rosa, carretera a San Miguel Cuevas, 17°18'16.70", 98°01'38.40", *Calzada 22044* (MEXU). **Tamazulapan**, Distrito Teposcolula. 2.5 km de Tamazulapan por la carretera de terracería rumbo a San Andrés Lagunas, 17°39'3.5", 97°33'19.8", *Calzada 23534* (MEXU). **Teposcolula**, 1 km al N de La Luz, por la terracería rumbo a San Pedro Nopala, 17°46' N, 97°35' W, *Dorado & Salinas F-2821* (XAL); Cerro de los 3 arbolitos, 1 km al O de Teposcolula, *Mendoza 784* (MEXU). **Yanhuitlan**, Dto. Nochixtlan, 2 km de la desviación a Mitlaltongo al NO de Nochixtlan, *Torres & Torres 12256* (MEXU). **Yacumama**, Distrito de Teposcolula. 500 m al S de Yacumama, *García 1087* (MEXU). Mex Hwy. 135D, 2 km S de Asunción Nochixtlán, 17°26' N, 97°12' W, *Spellenberg & Zucker 12876* (IEB). Cerro Virgen de Guadalupe, 6 km al N de Cuicatán por la carretera 131, y 10 km al W por la terracería que va rumbo a San Pedro Jocotipac. Dto. Cuicatán, 17°47' N, 97°02' W, *Salinas et al. 4289* (IEB). Hwy 190 between Yanhuitlán and Huajuapán de León, *Le Duc et al. 233* (MEXU). 1.6 km of Hwy 125 on the road to Guadalupe Cuauhtepac al km 85 from Tehuacan on Hwy 125, *Bartholomew et al. 3062* (CAS, MEXU).

***Mirabilis latifolia* (A. Gray) Diggs, Lipscomb & O'Kennon**, Sida, Bot. Misc. 16: 840. 1999. *Oxybaphus nyctagineus* (Michx.) Sweet var. *latifolus* A Gray, Rep. U.S. Mex. Bound., Bot. 2(1): 174. 1859. Tipo: EUA, Texas, Travis Co., 1849, *C. Wright 603* (Lectotipo: GH). *Allionia latifolia* (A. Gray) Standl., Contr. U. S. Natl. Herb. 12(8): 350. 1909.

**Sufruticosas.** Tallo pubescente, tricomas recurvados, distribuidos en 2-3 líneas longitudinales. **Hojas** distribuidas a lo largo de todo el tallo, las del mismo par de igual tamaño, verde oscuro, delgadas, margen ciliado, entero, hojas basales cortamente pecioladas. **Inflorescencia** ramificada, con patrón de ramificación monopodial; brácteas 5, cartáceas, café pálido-café, prominentemente venadas, ápice agudo u obtuso-redondeado, connatas, involucro puberulento con tricomas multicelulares uniseriados, muy acrescente, ampliamente campanulado a rotado, 6.5-10.0 mm de largo, 9.0-15.0 mm de ancho, sosteniendo 3 flores, brácteas foliáceas asociadas a los involucros ausentes. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto campanulado, 8.5-13.5 mm de largo, blanco a rosa claro ó rosa oscuro a magenta; puberulento; estambres 4-5, filamentos blancos o amarillo pálido, cortamente exsertos. **Fruto** obovoide, 3.8-4.4 mm de largo, 1.7-2.3 mm de ancho, ápice truncado, evidentemente 5-costillado, puberulento, tricomas multicelulares uniseriados, con tubérculos generalmente arreglados en líneas

longitudinales discontinuas, rafidios en la superficie ausentes, mucilaginoso cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** no estudiados.

**Distribución y hábitat:** Sur de Estados Unidos en Texas; en matorrales; en sitios perturbados de suelo rocoso y calizo; en altitudes de 300 a 600 m s.n.m. (Spellenberg 2003). La especie ha sido colectada con flores y/o frutos de septiembre a noviembre.

**Comentarios.** Esta especie se reconoce fácilmente por incluir plantas muy foliosas, por tener hojas ampliamente ovadas u ovado-trianguulares pequeñas (1.2-5.3 cm de largo y 1.0-3.4 cm de ancho) y delgadas.

Para esta especie los datos del tamaño de las plantas fueron tomados de Diggs *et al.* (1999) y los del color del perianto de Spellenberg (2003). Estos mismos autores reportaron el fruto como 4-costillado; característica que sería inusual dentro de la sección; sin embargo, Spellenberg (2003) menciona que dicha característica se debe a una mala interpretación por la observación de frutos inmaduros o al efecto de prensado de los ejemplares de herbario.

**Ejemplares examinados representativos:** ESTADOS UNIDOS. Texas: Austin, *Painter 152, 157* (US); *Tharp 701, 703, 716* (US). Kerr, 8.2 miles NE of Kerrville, *Cory 24549* (GH). San Antonio, Bexar, *Jermy 79*. (US). Valverde, Devils River, *Palmer 11083* (US).

***Mirabilis linearis* (Pursh) Heimerl**, *Annuaire Conserv. Jard. Bot. Genève* 5: 186. 1901. *Allionia linearis* Pursh, *Fl. Amer. Sept.* 2: 728. 1814. Tipo: EUA, Louisiana, *Bradbury s/n* (Holotipo: Herb. Bradbury). *Oxybaphus linearis* (Pursh) B.L. Rob., *Rhodora* 10(110): 31. 1908. *Mirabilis hirsuta* (Pursh) MacMill., var. *linearis* (Pursh) B. Boivin, *Naturaliste Canad.* 93(4): 434. 1966.

*Allionia petrophila* Standl., *Contr. U.S. Natl. Herb.* 12: 340. 1909. Tipo: México, Chihuahua, rocky hills, septiembre/1886, *C. G. Pringle 840* (Holotipo: UC!).

**Sufruticosas.** Tallo pubescente, tricomas divergentes, distribuidos en 2-3 líneas longitudinales o en toda la superficie. **Hojas** generalmente distribuidas en la mitad inferior

del tallo, las del mismo par de igual tamaño, verde claro a glaucas, delgadas o suculentas, margen glabro o ciliado, entero; hojas basales sésiles. **Inflorescencia** ramificada, con patrón de ramificación simpodial; brácteas 5, cartáceas, café pálido a café, prominentemente venadas, obtuso-redondeado, connatas, involucro pubescente con tricomas multicelulares uniseriados, muy acrescente, ampliamente campanulado a rotado, 6.0-10.0 mm de largo, 8.5-14.5 mm de ancho, sosteniendo 3 flores, brácteas foliáceas asociadas a los involucros ausentes. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto campanulado, 7.5-11.5 mm de largo, blanco a rosa pálido o rosa oscuro a magenta; puberulento; estambres 3, filamentos blancos a amarillo pálido o morado-lavanda, cortamente exertos. **Fruto** obovoide, 4.0-5.7 mm de largo, 1.6-2.4 mm de ancho, ápice agudo, evidentemente 5-costillado, puberulento, tricomas unicelulares, con tubérculos generalmente arreglados en líneas longitudinales continuas, rafidios en la superficie ausentes, mucilaginoso cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** médula parenquimatosa, 4-10 haces medulares, tejido conjuntivo fibroso, floema arreglado en bandas cortas.

**Distribución y hábitat:** Sur de Canadá en Alberta, Norte y Sur de Estados Unidos en Montana, Dakota del Sur, Dakota del Norte, Wyoming, Nebraska, California, Nevada, Utah, Colorado, Kansas, Arizona, Nuevo México, Texas y Oklahoma y norte de México en Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, Durango y San Luis Potosí; en bosque de *Pinus*, bosque de enebros y piñones, bosque mixto de abetos, izotal y pastizales; en laderas de cerros, acantilados, colinas yesosas, calizas y arenosas, a lo largo de ríos, terrenos de cultivo y cerca de carreteras; en altitudes de 500 a 2900 m s.n.m. La especie ha sido colectada con flores y/o frutos principalmente de junio a octubre, con menos frecuencia de enero a mayo.

**Comentarios.** Esta especie está clasificada en tres variedades, la variedad *subhispidata* se caracteriza por tener tallos hirsutos y se distribuye en el centro sur de Estados Unidos, en lugares abiertos, rocosos, arenosos o calcáreos, praderas, entre *Juniperus* de los 1000 a 1500 m. s.n.m., Las variedades *linearis* y *decipiens* tienen tallos puberulentos; estas variedades se diferencian por la forma y color de las hojas y el color del perianto. La variedad *linearis* presenta hojas lineares, glaucas y perianto blanco a rosa pálido ó rosa

oscuro a magenta y se distribuye en gran parte de Estados Unidos y en México en Chihuahua, Coahuila, Durango y San Luis Potosí, en lugares arenosos, rocosos, pastizales, matorrales, áreas perturbadas, de 200 a 2700 m s.n.m. La variedad *decipiens*, presenta hojas verde claro, linear lanceoladas y perianto rosa oscuro a magenta, se distribuye en sur de Estados Unidos y norte de México en Chihuahua, en bosques de coníferas, en áreas abiertas o arenosas, de 1400 a 2800 m s.n.m. (Spellenberg, 2003).

**Ejemplares examinados representativos:** **CANADÁ. Alberta:** Near Rosedale, *Moodie 1172* (US). **ESTADOS UNIDOS. Dakota del Norte:** Stark, Dickinson, *Fleetwood 777* (US). **Dakota del Sur:** Corn Creek, Rydberg, *Garrett 9284* (US). Cheyenne River, *Coville & Kearney 2597* (US). Antelope Creek, *Ward 565* (US). French Creek, 15 mi below Custer, *Jones 5460a* (US). Black Hills near Ft. Meade, *Dever & Wolf 5283* (US). **Wyoming: Laramie,** 22 mi E of Cheyenne, *Johnston 8555* (MEXU). **Sweetwater,** *Chávez 38* (MEXU). **Nebraska, Cedar,** Beaver Creek, *Baker 107* (US). Scott's Bluff, *Jones 6618* (US). **Nevada, Lincoln,** Eagle Valley, 9 road mile east of Eagle Valley Reservoir on the main road to Atlanta, T2N, R70E, S18, *Baker s/n* (US). **Colorado: Las Animas,** South slope of Tecolote Mesa near Troy, *Shantz 776* (US). **Denver,** Platte River, *MacDougal 285* (US). **Gunnison,** Biebel's Springs, Canyon Road, 7 or 8 mi NE of Gunnison, submontane zone, *MacDougal s/n* (US); E-facing bank of route 135, a few hundred yards S of Almont, *McGregor 14466* (US). **El Paso,** Colorado springs, *Jones 6063b* (US). **Mesa,** S of Colorado National Monument, T2S R101W S22, *Zick s/n* (US). **Montrose,** Paradox, *Shantz1261* (US); Naturita canyon, *Smith 192* (US). Fort Lupton, *Standley 7310* (US). Fort Collins, *Standley 7421* (US). Mesa Verde, *Rose & Fitch 17505* (US). Vicinity of La Junta, *Ruth 189* (US). Minnehaha, *Gephardt 480* (US). Estes Park, Thompson Canyon, *Knowlton 11* (US). Fort Collins, College Premises, *Smith 269* (US). **Kansas: Barber,** Red Hill, A. A. & Gertrude 3848 (US); 2 mi SW Medicine Lodge, *Howell 223* **Finney,** Garden city, *Rose & Fitch 17561* (US). Ford, 3 mi S of Dodge City, *Ellis 141* (US). **Utah, Garfield,** Panguitch Creek, *Arsene & Benedict 16948* (US). **Grand,** on ridge between Florence canyon and head of Post Canyon, *Eggleston 19078* (US). **Uintah,** Split Mountain Gorge Campground, Dinosaur National Monument, *Villarreal & Carranza 3745* (MEXU). **Wayne,** bordering southern border of Fishlake National Forest, N or SR 24, 2.5 mi W of jct SR 12 and SR 24, Torrey, *Bush 472* (US). Salt Lake City, *Arsene & Benedict 16072* (US). Armstrong and White Canyons, near the Natural Bridges, *Eggleston 20250* (US). Rabbit Valley, *Wendt et al. 9212D* (MEXU). Near Price, *Stewart 964* (MEXU). **Arizona: Apache,** junction of State Hwy 73 with road to Greer, 15 mi W of Springerville, *Merrill & Hagan 655* (US). **Coconino,** 3 mi E of Indian Hollow off FSR 232 Kaibab National Forest, *Hodgson 2493* (MEXU); Coconino, Big Spring ranger station, Kaibab National Forest, *Ehlers 4657* (MEXU). Chalcedon Park, *Tharp 52-561* (MEXU). Navajo Indian Reservation, about the N end of the Carrizo Mts., *Cutler 3107* (MEXU). San Francisco Mountain, *Cowen 2129* (US). Cedar Springs, *Mosh s/n* (US). Walnut canyon near Flagstaff, *Rexford s/n* (US). Vicinity of Flagstaff, *Cowen 424* (US). **New Mexico: Albuquerque,** near Mexico, *Wooton s/n* (US). **Bernalillo,** 10 mi N of Tijeras; Sandia Mts., Cibola National Forest, *Rowell 10045* (GH). **Catron,** near Luna, *Tharp 5796* (US); 18 mi NE of Mogollon, *Forwood 314a* (US). **Colfax,** vicinity of Raton, *Rydberg 957* (US); Clear Creek, Cimarron Canyon, *Wolff 3334* (US). **Guadalupe,** vicinity of Santa Rosa, *Mueller 7993* (US). **Dona Ana,** Gilmore Cañon, *Carr 21* (US); Organ mountains, *Wooton 2830* (US). **Ojo Caliente,** *Hitchcock 4432* (US). **San Antonio,** Bosque del Apache National Wildlife Refuge, *Clements 2665* (US). **San Juan,** vicinity of Cedar Hill, *Rydberg 308* (US). **San Miguel,** Near Pecos, *Barrel 99-55* (US). **Union,** on and near Sierra Grande, *Wallace s/n* (US). **Socorro,** Mogollon Mts., *Wooton s/n* (US). **Taos,** Taos

Indian pasture about 3 m N of Taos, *Beals s/n* (US). Navajo Indian Reservation, in the Tunitcha Mts, *Grandall s/n* (US). Jicarilla Apache Reservation, near Dulce, *Cowen 2147* (US). In Santa Fe Canyon, 9 mi E of Santa Fe, *Walker 401* (US). Sierra Grande, *Blankinship 425* (US). Vicinity of Raton, *Ferris 10163* (DH, US). Bear Springs near Placitas, *Parker & McClintock 6500* (US). Vicinity of Jemez Springs, *Nealley 401* (US). Vicinity of Santa Fe, Lamy, *Reverchon 3687A* (US). **Texas:** **Hunt**, near Quinlan, *Wooton s/n* (US). **Lamar**, on campus of Texas woman's college, *Williams 283* (US). **Parmer**, 24.1 mi NW of Bovina, *Stevens 1790* (US). **San Antonio**, Vicinity of San Antonio, *Wooton & Standley s/n* (US). **Taylor**, on the campus of McMurry College in Abilene, *Standley 8268* (US). **Texas**, *Brooks & Wilcox 300* (US). Rocky hillside near junction, *Lawson 220* (US). **Oklahoma**, **Cimarron**, 5 mi E of Kenton, *Rose 18008* (US). **Grant**, Near Lamont, *Purpus 7000* (US). **Kingfisher**, Huntsville, *Jones 5904e* (US). Platt National Park, *Rose 18009* (US). Cherokee Outlet, *Bray 317* (US). 3 mi NE of Enid, *Wooton s/n* (US). Near Alva, *Rydberg & Garrett 9412* (US). **MÉXICO. Chihuahua:** Estación Microondas Presidio on a low disjunction peak near the NW end of Sierra del Presidio, ca. 24 km S of Cd. Juárez, *Rollins 1087* (US). Vicinity of the playas (small shelf-like valleys with meadows, just below the high ridge-crest at the northwestern end of the Sierra del Diablo, *Harrison 4770* (US). **Coahuila:** **Arteaga**, Las Vigas, cañón del a Carbonera, Sierra de Arteaga, *Rogers 6915* (US). Trail from head of Cañon del Cuervo Chico northward towards Valle Flores, 16-20 km north of cuesta Zozaya, about 1500 m, *Eggleston 10204* (US). **Nuevo León:** 2 km SE of El Canelito, on road to San Juan de Dios, *Henderson 63-685* (US). **Durango:** Cerca del cerro Tecomán, al oriente de Vicente Guerrero, *Horr 3421* (US).

***Mirabilis nesomii* Turner**, *Phytologia* 70(1): 44-46. 1991. Tipo: México. Nuevo León, ca. 30 km ENE of Dr. Arroyo, 8 km ENE of San Antonio de Peña Nevada, W base of Cerro Peña Nevada, large area of gypsum hills and outcrops, 1950-2050 m, 30/ julio/1983, *Guy Nesom 4704* (Holotipo: TEX; Isotipo: MEXU!; Paratipo: MEXU!).

**Sufruticosas.** **Tallo** glabro o pubescente, tricomas divergentes, distribuidos en 2-3 líneas longitudinales. **Hojas** generalmente distribuidas en la mitad inferior del tallo, las del mismo par de igual tamaño, verde claro a glaucas, suculentas, margen ciliado, entero; hojas basales sésiles. **Inflorescencia** ramificada, con patrón de ramificación simpodial; brácteas 5, cartáceas, café pálido a café, prominentemente venadas, ápice agudo, connatas, involucreo pubescente con tricomas multicelulares uniseriados, muy acrescente, ampliamente campanulado a rotado, 4.0-7.0 mm de largo, 4.5-9.0 mm de ancho, sosteniendo 1 flor, brácteas foliáceas asociadas a los involucros ausentes. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto campanulado, 8.0-11.0 mm de largo, rosa oscuro a magenta; glabro o puberulento; estambres 3, filamentos blancos a amarillo pálido, cortamente exsertos. **Fruto** obovoide, 4.3-5.3 mm de largo, 2.1-2.3 mm de ancho, ápice redondeado, evidentemente 5-costillado, glabro, con tubérculos generalmente arreglados en

líneas longitudinales discontinuas, rafidios en la superficie ausentes, mucilaginoso cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** no estudiados.

**Distribución y hábitat:** Especie endémica del Cerro de Peña Nevada en San Antonio de Peña Nevada, Nuevo León; en laderas y afloramientos yesosos; en altitudes de 1950 a 2050 m s.n.m. La especie ha sido colectada con flores y/o frutos en agosto.

**Comentarios:** La mayoría de los caracteres del perianto, fueron retomados de la descripción original, ya que el único ejemplar observado de la especie carece de flores en anthesis.

Turner (1991) mencionó que *M. nesomii* es similar a *M. linearis* var. *linearis*, por el aspecto y forma de las hojas (glaucas y linear-lanceoladas). Además, considera que la especie también es similar a *M. glabrifolia* por tener frutos ampliamente obovoides con tubérculos blanquecinos muy desarrollados e involucro café claro con lóbulos triangulares. Sin embargo, destaca que *M. nesomii* incluye plantas más pequeñas con hojas sésiles y muy diferentes en forma a las de *M. glabrifolia*. En este trabajo se observó, además, que las plantas de *M. nesomii* son pequeñas (23.0-39.0 cm de alto), no son ramificadas y tiene tallos con diámetros muy delgados en el primer entrenudo (1.4-1.9 mm), a diferencia de *M. glabrifolia* que incluye plantas hasta de 1.0 m de altura, ramificadas y con tallos de diámetros de 2.5-5.0 mm.

**Ejemplares examinados representativos:** MÉXICO. Nuevo León: San Antonio de Peña Nevada, ca. 30 km ENE of Dr. Arroyo, 8 km ENE of San Antonio de Peña Nevada, W base of Cerro Peña Nevada, large area of gypsum hills and outcrops, *Nesom 4704* (MEXU); ca. 30 km ENE of Dr. Arroyo, 2.5 km ENE of San Antonio de Peña Nevada, W base of Cerro Peña Nevada, large area of gypsum hills and outcrops, on exposed gypsum (only on gyp), also off gyp, *Nesom 4275* (MEXU).

*Mirabilis nyctaginea* (Michx.) MacMill., Metasp. Minnesota Valley 217. 1892. *Allionia nyctaginea* Michx., Fl. Bor.-Amer. 1: 100. 1803. Tipo: no especificado. *Calymenia nyctaginea* (Michx.) Nutt. Gen. N. Amer. Pl. 1: 26. 1818. *Oxybaphus nyctagineus* (Michx.) Sweet, Hort. Brit. 1: 334. 1827.

**Sufruticosas.** **Tallo** glabro o pubescente, tricomas divergentes, distribuidos en 2-3 líneas longitudinales. **Hojas** generalmente distribuidas a lo largo de todo el tallo, las del mismo par de igual tamaño, verde oscuro, delgadas, margen glabro o ciliado, entero; hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** ramificada, con patrón de ramificación simpodial; brácteas 5, cartáceas, café pálido a café, prominentemente venadas, ápice obtuso-redondeado, connatas, involucro generalmente glabro, muy acrescente, ampliamente campanulado a rotado, 6.5-11.0 mm de largo, 9.0-15.0 mm de ancho, sosteniendo 3 flores, brácteas foliáceas asociadas a los involucros ausentes. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto campanulado, 7.5-11.0 mm de largo, rosa oscuro a magenta; puberulento; estambres 3-5, filamentos blancos a amarillo pálido, cortamente exsertos. **Fruto** obovoide, 3.9-5.0 mm de largo, 1.3-2.0 mm de ancho, ápice truncado, evidentemente 5-costillado, puberulento, tricomas unicelulares, con tubérculos generalmente arreglados en líneas longitudinales discontinuas, rafidios en la superficie ausentes, mucilaginoso cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** médula parenquimatosa, 20-44 haces medulares, tejido conjuntivo fibroso, floema arreglado en bandas tangenciales largas.

**Distribución y hábitat:** Sur de Canadá en Saskatchewan, Manitoba, Ontario, Quebec y Ottawa; distribuida ampliamente en Estados Unidos en Washington, Montana, Dakota del Norte, Dakota del Sur, Wyoming, Minnesota, Wisconsin, Michigan, Nueva York, Vermont, California, Utah, Colorado, Kansas, Missouri, Nebraska, Iowa, Illinois, Indiana, Ohio, Pennsylvania, Nueva Jersey, Massachusetts, Rhode Island, Kentucky, Virginia, Arizona, Nuevo México, Texas, Oklahoma, Arkansas, Tennessee, Carolina del Norte, Mississippi y Alabama. Introducida en México en los estados de San Luis Potosí y Morelos, también introducida en Europa; en bosque tropical caducifolio, bosque de *Quercus*, marismas y pastizales; en laderas calizas, colinas rocosas, colinas de arena, a la orilla de la playa, a lo largo de arroyos, a lo largo de carreteras, muy común a lo largo de vías de ferrocarril y otros sitios perturbados; 100-2000 m s.n.m. La especie ha sido colectada con flores y/o frutos de abril a noviembre.



**Comentarios:** Esta especie se distingue fácilmente porque las ramas de la inflorescencia e inflorescencias se presentan de una manera muy compacta, dando la apariencia de un gran glomérulo y porque el margen de las brácteas del involucre frecuentemente es de color rosa. En algunas partes de su área de distribución, esta especie es considerada como una maleza difícil de erradicar.

**Ejemplares examinados representativos:** **CANADÁ. Manitoba, Portage-la-Prairie,** Saint Laurent, *Boivin & Vaillancourt 11541* (GH). Rock Lake, E of Killarney, *Scoggan, 11490* (GH). **Ontario, Middlesex,** about 1.5 mi SW of Komoka, *Soper 2729* (GH). **Ottawa:** Delta 3 miles a l'est, *Boivin et al, 13129* (CAS). **Quebec:** Ste-foy, cté **Quebec,** *Cayouette & Bernard 73-609* (MEXU). **Saskatchewan: Assinibola,** *Boivin 14053* (GH). **ESTADOS UNIDOS. Dakota del Norte: Benson,** Leeds, *Lunell s/n* (DH). **Minneapolis:** Chester Park Hill, *Lakela 2563* (GH). Mississippi river, *Schuette s/n* (US). Nerstrand woods, *Rose s/n* (CAS). **Wisconsin: Rosenbell 5155** (GH). **Dakota del Sur: Antelope Creek,** *Wallace s/n* (US). **Black Hills,** Hot Springs, *Rydberg 953* (US); near Ft. Meade, *Forwood 316* (US). **Deuel,** along old U. S. Hwy 77 on the south edge of Clear Lake, *Halse 3241* (ARIZ, CAS). **Mellette,** *Breuckle 41-29* (GH). **Northville,** *Brenckle s/n* (DH). **Pennington,** Rapid Canyon, *Over 1637* (US). **Wisconsin: Sauk,** vicinity of Kilbourn, on the Wisconsin River, *Steele 61* (US). **Vernon,** Island 9; Mississippi River mile #688.4, *Ziegler & Leykom 1108* (MEXU). **Minnesota: Blue Earth,** *Over 17285* (US). **Clearwater,** Itasca park, *Grant 2802* (US). **Mahnomen,** edge of Roy Lake; Rt. 200, *McNeilus 88-206* (MEXU). **Michigan: Cass,** Huffman road, 5 mi SE from Marcellus, near Cass-St. Joseph county line, in Newberg Twp, *Bennett 2697* (US). **Cheboygan,** south of Mackinaw city, *Ehlers 5921* (US). **Oakland,** northwest of Pontiac, *Schuette s/n* (US). **Pennsylvania: Berks,** lower Heidelberg Township, *Brumbach 7596* (CAS). **Delaware,** W of Hog Island, *Fogg 9812* (GH). **Rhode Island,** Providence, Howard et al. **New York: Albany,** N of Albany, *House 19201* (GH). **Broadway,** Queens city, *Monachino 371* (CAS). **Kings,** Brooklyn, Fort Greene, *Cowin 425* (US). **Montgomery,** 2 miles west of Fonda. Common along route 5, between Fonda and Canajoharie, *Muenschler & Lindsey 3241* (GH, US). **Rensselaer,** Crystal Lake, *Muenschler & Clausen 4645* (GH). **Massachusetts: Hampshire,** north Maple St. Florence, *Ahles 75666* (DH); **Middlesex,** *Knowlton s/n* (ARIZ). **Nebraska: Dixon,** Newcastle, *Clements 2607* (US). **Hooker,** on middle Loup River, near Mullen, *Rydberg 1496* (US). **Lancaster,** 2 mi S of Lincoln, *Morrison s/n* (US). **Lincoln,** 3 mi S of Lincoln, *Morrison 911* (DH). **Minden,** *Hapeman 2348* (ARIZ); College Campus, *Williams s/n* (US). **Wyoming: Albany,** on the Laramie Plains 25 mi northwest of Laramie, *Porter 5965* (CAS, GH); Buford, *Macbride 2509* (US). **Crook,** near Devils Tower, *Porter & Porter 8399* (DH); near Beulah, *Porter 5345* (CAS). Plum Lago canon, *Schnehurt s/n* (US). Fairbanks, *Nelson 469* (US). 20 miles north of Laramie, roadside, *Porter 3129* (DH, GH). **Iowa: Clay,** Lake Twp., sec. 35, *Hayden 4021* (GH, US). **Emmet,** *Cratty s/n* (DH); Dolliver, *Pammel 234* (GH). **Louisa,** *Davidson 1474* (US). **Story,** located just south of Brookside Park along the west side of Squaw Creek near the 66 street bridge in Ames, *Woodland 1399* (DH). **Indiana: Indianapolis,** *Fisher 17* (US). **Marion,** Rocky Ripple, *Rose 3808* (CAS). **Illinois: Handerson,** banks of the Mississippi near Oquawka, *Patterson s/n* (US). **Madison,** town on Venice, McKinley junction yard of Illinois Terminal Railroad Company, *Boufford & Muehlenbach 20551* (CAS, GH). **Pike,** East Hannibal *Davis s/n* (US). **Winnebago,** Foutaindale, *Bebb s/n* (DH). Near Urbana on right of way of Peoria and Eastern Railroad, *Balduf 81* (ARIZ). Vicinity of Kankakee, *Crampton 123* (US). Banks of the Mississippi near Oquawka, *Patterson s/n* (US); vicinity of Oquawka, *Patterson s/n* (US). Near E St. Louis, *Ward s/n* (US). **Ohio: Adams,** Sandy Springs, *Bartley 1461* (GH). **Butler,** Oxford, *Cobbe 95* (DH). **Clark,** S. of Selma, *Braun &*

*Cincinnati* s/n (US). **Springfield**, *Draper* 2 (US). **Trumbull**, Braceville Twp, *Roscoe et al.* 5290 (GH). **New Jersey: Cape May**, town of Avalon, Avalon Blvd. Rt. 601 just E of Gravens Thorofare, *Longbottom* 3996 (GH); **Camden**, Stockman's Lumber Yard, Delawer ave. & Elm. St., *Whitte* s/n (ARIZ). **Missouri: Allenton**, *Letterman* s/n (US). **Greene**, vicinity of Pearl, *Standley* 9246 (US). **Henry**, along Mo. # 7, about 6 miles northwest of Coal, *Henderson* 66-1101 (CAS). **Jasper**, Oronogo, *Palmer* 32719 (US). **Taney**, *Swan & Eggleston* 12243 (US). St. Louis, *Eggert* s/n (US). **Kentucky: Bourbon**, one mile west of Millersburg, *McFarland* 2 (DH, GH). **Kenton**, *Braun & Cincinnati* 3349 (US). **Virginia: Shenandoah**, E of Maurertown, eastern end of overflow bridge across N fork of Shenandoah River, *Artz* 631 (US). Botetourt, G. C. Thompson near Gala Station, *Massey* 3948 (GH). **Carolina del Norte: Forsyth**, 9 mi N of Winston-Salem on old US. 311, *Ahles* 45435 (US). **California: Columbia**, *Holtzward* s/n (MEXU). **Nevada: Washoe**, NE of Sparks, corner of Queen's Way and N Truckee Lane, *Williams* 75-93 (CAS); Lakeside Dr. At Robinhood Dr., south of Virginia Lake in Reno, *Tiehm* 2208 (CAS). **Utah: Morgan**, Hwy 30, 3.9 mi W of Mountain Green, *Perdue* 6225 (US). **Utah**, Ca. 5 mi W of Thistle Junction, Utah, on Hwy 50 in Spanish Fork Canyon, *Albee* 1955 (ARIZ, US). **Colorado: Boulder**, city of Boulder open space, South Boulder Creek floodplain west State Hwy 93, *EPOB* 4520 (ARIZ). **Clear Creek**, 18 m. above Gleudive, *Ward* s/n (US). **Denver**, near Platte river, Valverde, *Eastwood* 76 (CAS). **Sedgwick**, between Sedgwick and Ovid, *Weber* 6451 (CAS). New Windsor, *Osterhout* 4157 (US). Fort Collins, *Grandall* 2131 (US). Cañon City, *Porter* s/n (US). Colorado Springs; suburbs, southwest of city, *Killip* 36760 (US). Trinidad, *Beckwith* 70 (CAS). **Kansas: Douglas**, 4 mi W, 1 mi, S Baldwin City, *McGregor* 14288 (US). **Kiowa**, Rezeau Ranch. 2 miles east & 7 miles south of Haviland, *Horr & MaGregor* 3791 (US). **Osborne**, within a radius of five miles of Osborne city, *Shear* 44 (US). **Riley**, *Norton* 420 (US). **Woodson**, *Lathrop* 179b, 1813 (US). Goodland to Bellville, *Veshal* s/n (US). Jopeka, *Rose & Fitch* 17002 (US). Winfield, *Hapeman* s/n (US). **Arizona: Davidson** 516 (DH). **New Mexico: Lincoln**, White Mountains, *Wooton* 221 (ARIZ). Vicinity of Taos Creek, east of Santa Fe hwy crossing, 3 miles south of Taos Plaza, *Niles* 638 (ARIZ). **Texas: Anderson**, Palestine, *Smith* s/n (DH). **Dallas**, Vicinity of Dallas, *Stephenson* 169 (US). **Kaufman**, vicinity of Terrell, *Tyler* s/n (US); 4 mi E of Forney, *Correll* 16218 (GH). **Kerr, Kerrville**, *Heller* 1757 (US). **Real**, 16 miles north of Leakey, *Cory* 8524 (ARIZ). **Tarrant**, along RR, *Ruth* 423 (US). **Valverde**, Devils river, *Palmer* 11083 (DH). On limestone creek, *Groth & Bexarbo* 129 (CAS). Palo Duro Canyon, *Tharp* 5794 (ARIZ). Valley of the Trinity, *Ruth* 434 (GH). **Oklahoma: Cimarron**, along Cimarron River, 1 mile north of Kenton, *Rogers* 5107 (GH). **Mayes**, 2 m S of Pryor, *Seigler et al.*, DS-9822 (MEXU). **Woods**, Prairie near Alva, *Stevens* 655 (DH, US). **Payne**, 5 mi E of Stillwater, *Fox* 30 (CAS). Vicinity of Fort sill, *Clemens* 11571 (GH, US). Vicinity of Durant, *Blain* 18 (US). **Arkansas: Craighead**, *Demaree* 6970 (US); State College Farm, *Demaree* 31861 (GH). **Izard**, Painters bluff, *Croker* 17003 (DH). **Tennessee: Blount**, Blount Springs, *Donell* 193, 194 (US). **Madison**, Bemis, *Beardsley* 893 (GH). R. R. bank near Bull Run road, *Mortimer* 40 (US). **Alabama: Madison**, Huntsville, *Mohr* s/n (US). **Morgan**, N side of Co. 32, 2.3 mi E of jct. Co. 32 and AL 36 in Woodland Mills, *Webb* 4797 (GH).

*Mirabilis suffruticosa* (Standl.) Standl., Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 8(5): 306. 1931. *Allionia suffruticosa* Standl., Contr. U.S. Natl. Herb. 13(11): 408. 1911. Tipo: México, Oaxaca, Los Naranjos, junio/1908, C. A. *Purpus* 3378 (Holotipo US-Imagen!; Isotipo: UC!).

**Sufruticosas.** Tallo pubescente, tricomas divergentes, distribuidos en toda la superficie. **Hojas** generalmente distribuidas a lo largo de todo el tallo, las del mismo par de igual tamaño, verde oscuro, delgadas, margen ciliado, entero; hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** ramificada, con patrón de ramificación simpodial; brácteas 5, cartáceas, café pálido-café, prominentemente venadas, ápice obtuso-redondeado, connatas, involucro puberulento con tricomas multicelulares uniseriados, muy acrescente, ampliamente campanulado a rotado, 6.0-10.5 mm de largo, 7.5-12.0 mm de ancho, sosteniendo 3 flores, brácteas foliáceas asociadas a los involucros ausentes. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto campanulado, 10.5-14.5 mm de largo, blanco a rosa claro; puberulento; estambres 3, filamentos blanco a amarillo pálido, cortamente exertos. **Fruto** obovoide a obpiramidal, 4.9-5.9 mm de largo, 1.6-2.2 mm de ancho, ápice truncado, evidentemente 5-costillado, puberulento, tricomas unicelulares, con tubérculos generalmente arreglados en líneas longitudinales discontinuas, rafidios en la superficie presentes, mucilaginoso cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** médula parenquimantosa, 4-10 haces medulares, tejido conjuntivo fibroso, floema arreglado en bandas cortas.

**Distribución y hábitat:** Sur de México en Oaxaca y Guatemala en El Progreso; en matorral xerófilo y bosque tropical caducifolio secundario; sobre calizas; en altitudes de 170 a 400 m s.n.m. La especie ha sido colectada con flores y/o frutos de junio y julio y con menos frecuencia en octubre.

**Comentarios.** Esta especie ha sido poco colectada que se caracteriza por incluir plantas muy ramificadas, muy sufruticosas e involucros villosos.

**Ejemplares examinados representativos:** MÉXICO. Asunción Ixtaltepec, Dto. Juchitán, Cerro Verde, a 1.75 km en línea recta al NE de Nizanda, 16°39'14" N, 94°59'7" W, *Pérez & Reyes 1794* (MEXU); 2.04 km de la Mata, 16°36'41" N 94°57'30" W, *Saynes & Sánchez 3550* (MEXU). Oaxaca, Santo Domingo Tehuantepec, *Orcutt 5331* (MEXU). GUATEMALA: El Progreso, El Júcaro, Transecto El Júcaro, 14°53' N, 89°52' W, *García et al. MG 761* (MEXU).

***Mirabilis texensis* (J.M. Coult.) B.L. Turner**, Phytologia 75(6): 449. 1993. *Allionia corymbosa* (Cav.) Kuntze var. *texensis* J.M. Coult., Contr. U.S. Natl. Herb. 2(3): 351. 1894. Tipo: EUA, Texas, Valleys near the Rio Grande, below El Paso, mayo-octubre/1849, C. Wright 605 (Holotipo: US-Imagen!) *Allionia texensis* (J.M. Coult.) Small, Fl. S.E. U.S. 406. 1903. *Oxybaphus texensis* (J.M. Coult.) Weath., Proc. Amer. Acad. Arts

*Allionia rotata* Standl., Contr. U.S. Natl. Herb. 12(8): 347. 1909. Tipo: México, Coahuila, Saltillo, Azufrosa, near Saltillo, 22/septiembre/1848, Greeg 511 (Holotipo: US; Isotipos: MO-Imagen!). *Mirabilis rotata* (Standl.) I.M. Johnst., J. Arnold Arbor. 25(2): 179. 1944. *Oxybaphus rotatus* (Standl.) Weath., Proc. Amer. Acad. Arts 49(8): 492. 1913.

**Sufruticosas.** Tallo pubescente, tricomas divergentes, distribuidos en toda la superficie. **Hojas** generalmente distribuidas en la mitad inferior del tallo, las del mismo par de igual tamaño, verde oscuro, delgadas, margen ciliado, entero; hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** ramificada, con patrón de ramificación simpodial; brácteas 5, cartáceas, café pálido a café, prominentemente venadas, ápice obtuso-redondeado, connatas, involucre viloso con tricomas multicelulares uniseriados, muy acrescente, ampliamente campanulado a rotado, 7.6-8.2 mm de largo, 14.5-20.0 mm de ancho, sosteniendo 2-3 flores, brácteas foliáceas asociadas a los involucros ausentes. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto campanulado, 7.5-11.5 mm de largo, blanco a rosa claro; puberulento; estambres 3, filamentos blancos a amarillo pálido, cortamente exsertos. **Fruto** obovoide, 3.5-4.2 mm de largo, 2.0-2.8 mm de ancho, ápice agudo, evidentemente 5-costillado, puberulento, tricomas glandulares estipitados, con tubérculos generalmente arreglados en líneas longitudinales discontinuas, rafidios en la superficie ausentes, mucilaginoso cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** no estudiados

**Distribución y hábitat:** Sur oeste de Estados Unidos y norte de México en Chihuahua, Coahuila y Durango; matorral xerófilo; en laderas calizas, cañones; en altitudes de 320 a 1300 m s.n.m. La especie ha sido colectada con flores y/o frutos de junio a octubre.

**Comentarios.** Como menciona Spellenberg (2003) algunos autores (*i.e.* Johnston, 1944 y Turner, 1993) han destacado la similitud entre *M. texensis* y *M. glabrifolia*, entre estos autores, Johnston (1944) menciona que las especies se diferencian por el aspecto general de la planta y la pubescencia del tallo. En este trabajo, se observó que la similitud también radica en el aspecto general de la inflorescencia y que *M. texensis* se diferencia de *M. glabrifolia* por tener el perianto e involucre ligeramente más grandes que *M. glabrifolia*, por la pubescencia del involucre que es viloso en *M. texensis* y puberulento en *M. glabrifolia* y por el ápice del fruto que es agudo en *M. texensis* y truncado en *M. glabrifolia*.

**Ejemplares examinados representativos:** ESTADOS UNIDOS. Texas: 10-12 miles north of del Río toward Loma Alta, Warnock 14979 (MEXU). MÉXICO. Chihuahua: Jiménez, 85 air km EENE of Jiménez, central portion of the Sierra el Diablo, E edge of W mass, 27°06' N, 104°08' W, Spellenberg *et al.*, 10731 (MEXU). Coahuila: San Buenaventura, 11 km de la desviación del Rancho el Seco, hacia a Encantada, 27 km de la desviación a la Encantada, 28°32'51.4" N, 102°38'30.2" W, Hernández-Ledesma *et al.*, 93 (MEXU). 13.5 km N of Estación Estanque on the bad, winding, direct road toward Esmeralda, in foothills of Sierra Mojada, 27°11'40" N, 103°35' W, Chiang *et al.*, 9055A, (MEXU). Durango: ca 24 (air) miles SW Torreón, 7.1 miles W of Hwy 40, on road to Presa Francisco Zarco along Río Nazas, near 25°16' N, 103°45' W, Henrickson 12424 (MEXU).

*Mirabilis viscosa* Cav., Icon.1: 13, t. 19. 1791. Tipo: Lámina 19 de Icones 1. 1791(Lectotipo: designado por Spellenberg. 2001. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes, Fasc. 93: 71. 2001!). *Allionia viscosa* (Cav.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 2: 533. 1891. *Calyxhymenia viscosa* (Cav.) Ortega, Nov. Pl. Descr. Dec. 1: 6. 1797. *Calyxhymenia viscosa* (Cav.) Ruiz & Pav., Flora 1: 46. 1798. *Calyxhymenia viscosa* (Cav.) Pers., Syn. Pl. 1: 36. 1805. *Nyctago viscosa* (Cav.) Dum. Cours., Bot. Cult. 5: 113. 1805. *Vitmania viscosa* (Cav.) Turra ex Steud., Nom. Bot. Hort. 140. 1821. *Oxybaphus viscosus* (Cav.) L'Hér. ex Choisy, Prodr. 13(2): 430. 1849.

*Nyctago parviflora* Salisb., Prodr. Stirp. Chap. Allerton 57. 1796. Tipo: No especificado

**Sufruticosas.** Tallo pubescente, tricomas divergentes, distribuidos en toda la superficie. **Hojas** generalmente distribuidas a lo largo de todo el tallo, las del mismo par de igual

tamaño, verde oscuro, delgadas, margen glabro, entero; hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** ramificada, con patrón de ramificación monopodial; brácteas 5, cartáceas, café pálido a café, prominentemente venadas, ápice agudo, connatas, involucro pubescente con tricomas multicelulares uniseriados, muy acrescente, ampliamente campanulado a rotado, 9.0-12.0 mm de largo, 15.0-22.5 mm de ancho, sosteniendo 1 flor, brácteas foliáceas asociadas a los involucros ausentes. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto cortamente infundibuliforme, 8.5-13.0 mm de largo, rosa oscuro a magenta; glabro; estambres 3, filamentos blancos a amarillo pálido, exertos. **Fruto** obovoide, 3.7-5.0 mm de largo, 1.6-2.1 mm de ancho, ápice truncado, evidentemente 5-costillado, puberulento, tricomas glandulares estipitados, con tubérculos generalmente arreglados en líneas longitudinales discontinuas, rafidios en la superficie presentes, mucilaginoso cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** médula parenquimatosa, 20-44 haces medulares, tejido conjuntivo parenquimatoso con paredes esclerificadas, floema arreglado en bandas tangenciales largas.

**Distribución y hábitat:** Esta especie tiene una distribución disyunta muy marcada, ya que se presenta ampliamente distribuida en México y en Perú (Fay, 1980). En México en Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas, Durango, Zacatecas, Jalisco, Michoacán, Aguascalientes, Guanajuato, Querétaro, Estado de México, Hidalgo, Morelos, Puebla, Tlaxcala, Veracruz, Guerrero y Oaxaca; en Perú en Cajamarca y Huanuco; en matorral xerófilo, matorral xerófilo altamente perturbado, matorral crassicaule, matorral crassicaule altamente perturbado, bosque tropical caducifolio, bosque tropical caducifolio alterado, bosque de *Pinus*, bosque de *Quercus*, bosque de enebros y piñones, pastizal, pastizal alterado; entre vegetación riparia o vegetación secundaria; en praderas, cañadas, laderas rocosa, laderas caliza, dunas arenosas, terrenos de cultivo, orilla de ríos y arroyos, orilla de los caminos y carreteras; en altitudes de 200 a 2500 m s.n.m. La especie ha sido colectada con flores y/o frutos de enero a diciembre.

**Comentarios.** Ver discusión de *Mirabilis glabrifolia*.

**Ejemplares examinados representativos: MÉXICO. Coahuila:** Sierra Hermosa de Santa Rosa about 5 mi S of Muzquiz, *Straw & Forman 1331* (MEXU); Sierra del Carmen; Cañon del Sentinela en Hacienda Piedra Blanca, *Lyle & Mueller 622* (ARIZ). **Nuevo León: Santiago,** San José de las Boquillas, 17°4'20.6" N, 97°35'16.4" W, *Hinton 24403* (IEB, MEXU). **Monterrey,** near road to Microwave Station Mariposa, 24 miles E of Saltillo on Mex. Hwy. 40, between Saltillo and Monterrey, *Rollins & Roby 74139* (ENCB). **Durango: Nombre de Dios,** camino a San José de Acevedo, *Soria 58* (MEXU). **Santiago Papasquiarco,** Garame, 26 km al W de Santiago Papasquiarco, hacia las minas de Uranio, *Hernández et al. 7902* (MEXU); 14 km al W de Garame de Abajo, *Tenorio & Romero 988* (MEXU). Hwy 40 about 1.5 mi N of Estación Chocolate, *Jack 181* (MEXU). 3.5 mi SW of Cuencame of Hwy 40, *Spellenberg et al. 2725* (MEXU). 24 km al SE del Troncón, sobre el camino a Temoaya, *Fernández 1201* (MEXU). 9 mi along road from the Hidalgo del Parral-Durango hwy, toward El Palmito, *Kimnach & Brandt 1115* (MEXU). 6 mi past la Victoria (or 14 mi past El Palmito) *Kimnach & Brandt 1135* (MEXU). **Aguascalientes: Jesús María,** 26.7 km W de Aguascalientes por la carretera Calvillo, *Hernández et al. 238* (MEXU). **Tamaulipas: Matamoros,** carretera del Mezquite, de las salineras Guajardo hacia el entronque del a carr. Victoria-Matamoros, *Rodríguez 184* (MEXU). **Jalisco: San Martín de Bolaños,** 4.3 km al N de Bolaños, 1 km al E del Astillero o rumbo a la antena por la ladera SE., *Calónico & Flores 3166* (MEXU); La Zuloaga, unos 10 km al W de San Martín de Bolaños, *Flores & Martínez 1761* (XAL). **Chapala,** 1 km al entronque de la carretera Chapala, Ajijic, por el libramiento, *Cházaro & Ochoa 7586* (MEXU). **Tolimán,** barranca del Huizichi, entre Tolimán y el poblado del Huizichi, *Cházaro et al. 7045* (MEXU). **Zacoalco de Torres,** Piedra Grande, camino Zacoalco-Sayula, 20°23'27" N, 100° W, *Acevedo et al. 1195* (MEXU). **Michoacán: Angamacutiro,** vertiente N del cerro de Tres Reyes, cercano a Angamacutiro, *Rzedowski 52688* (IEB, MEXU). **Charo,** estación del tren, *Escobedo 2123* (IEB, MEXU, XAL). **Morelia,** Salida a Toluca, *Escobedo 1802* (MEXU); Río Chiquito-Filtros Viejos, *Medina 1254* (MEXU); Los Filtros Viejos, cerca de Morelia, *Rzedowski 40404* (IEB, MEXU); alrededores de los Filtros Viejos, *Rzedowski 53754* (IEB). **Zacatecas: Juchipila,** al E de Amoxóchitl, *Enríquez 362* (MEXU). **Moyahua,** Cerro la Cantarilla, 8.5 km al S de Moyahua, por la carr. México 54, tramo Moyahua-Ixtlahuacan del Río (Jalisco), 20°25'22" N, 100°30' W, *Enríquez 809, 1256* (MEXU); Cerro el Noiste, 8 km al S del poblado de Moyahua, por la carr. 54 tramo Moyahua-Ixtlahuacán del Río. Ladera E sobre el talud cercano a la carretera; roca sedimentaria de caliza-lutita, *Enríquez 830* (MEXU); Carr. 54 km 113 carretera Zacatecas-Guadalajara al S de Moyahua, *Enríquez 324* (MEXU). **Guanajuato: Acámbaro,** Cerro del Paile, camino a La Chicharronera, 16°18'06" N, 96°18'01" W, *Barriga 3335* (IEB, MEXU, XAL). **Allende,** Jardín Botánico El Charco del Ingenio, cerca al maguey de Plaza Cuatro Vientos, 23°40' N, 103°35' W, *Hernández s/n* (IEB). **Celaya,** 3 o 4 km después de los semáforos. Carr. 45 dirección a Guanajuato, *Guzmán s/n* (MEXU); 3 o 4 km después de los semáforos, carretera 45 dirección a Guanajuato, *Guzmán s/n* (MEXU). **Cortazar,** Cerro Culiacán, *Mora 697* (IEB). **Jerécuaro,** 4 km al E de Jerécuaro, 16°47' N, 96°22' W, *Zamudio 10892* (IEB, MEXU). **León,** immediately S of Leon on Mex. Hwy 45D, 15.7 km E of Jalisco border, at KM marker 13, *Spellenberg & Zucker 12890* (IEB). **Salvatierra,** 14 km al N de Salvatierra, sobre la carr. a Celaya, *Rzedowski 49140* (IEB, MEXU). **San Felipe,** 24 km al S de San Felipe, sobre la carr. a Dolores Hidalgo, 20°09'45" N, 99°01'45" W, *Rzedowski 52141* (IEB, MEXU, XAL). **San Miguel de Allende,** al a orilla de la ciudad, *Kishler 184* (MEXU); debajo de la Cañada, *Kishler 671* (MEXU). **Silao,** Hwy connecting Highways 110 and 45, just east of Silao, S. of Guanajuato, *Spellenberg 2969* (ENCB). **Uriangato,** 4 km al N de Uriangato, *Rzedowski 51787* (IEB, MEXU, XAL). **Victoria,** presa La Purísima, 18°42'10" N, 97°24'20" W, *Ventura & López 8442* (IEB, MEXU, XAL); Mesas de Tigre, 8 km al W de Cañada de Moreno, 16°18'06" N, 96°18'01" W, *Ventura & López 7586* (IEB, MEXU). **Xichú,** río Abajo, 7 km al N de Xichú, *Ventura & López 7489* (IEB, MEXU, XAL). **Querétaro: Arroyo Seco,** Sur de Conca, 1 km de Río Santa María, Herrera 25 (IEB, MEXU); aprox. 2 km de la Purísima, rumbo a San Juan Buenaventura, *Carranza 988* (IEB, MEXU, XAL). **El Batán,** Rancho Chiniquil,

*Argüelles 3167* (MEXU). **Cadereyta**, cañón del río Moctezuma, 4 km al S de la casa de Máquinas, *Zamudio et al. 11372* (IEB, MEXU); La Tinaja, carretera Vizarrón-San Joaquín, *Hernández 11937* (IEB); Río de San Juan margen izquierdo, *Gutiérrez 1* (IEB). **Jalpan**, más o menos dos km al NE de Tancama, *González-Ponce 1286* (IEB, MEXU). **Peñamiller**, cuesta Colorado, *Barriga 3790* (IEB, MEXU, XAL). **Pinal de Amoles**, 4-8 km al NO de Bucareli, *Zamudio 3606* (IEB, MEXU). **Querétaro**, Carretera Querétaro-San Luis Potosí, cerca de la salida de Querétaro, *Vibrans 7562* (IEB, MEXU, XAL). **Tolimán**, 3 km al S de Camargo, *Fernández 2887* (XAL). **Hidalgo: Ajacuba**, Poblado Emiliano Zapata, 19 km después de Ajacuba, rumbo a San Agustín Tlaxiaca (de W a E), 18°44'23" N, 99°40'44" W, *Vilchis & Valverde 137* (MEXU); poblado Emiliano Zapata, 19 km después de Ajacuba, rumbo a San Agustín Tlaxiaca (de W a E), *Vilchis & Vichis 392* (MEXU); "La Monera", cerro al SE del poblado Emiliano Zapata, vertiente S de la Sierra de Chicavasco, ejido Emiliano Zapata, *Vilchis et al. 694* (MEXU); Planicie de Tulancalco (zona de cultivos), ejido Emiliano Zapata, aprox. 6 km al S del poblado E. Zapata, *Vilchis et al. 736* (MEXU). **Cardonal**, carretera a Tolantongo, *Hernández-Ledesma et al. 13* (MEXU). **Huasca**, camino a Piedra Larga (Piedra del aire) enfrente a Santa Cruz, 23°48'48" N, 104°15'45" W, *Guízar et al. 5423* (MEXU); 4 km al SW de San Bartolo, hacia la cañada, *Hernández-Ledesma et al. 4* (MEXU). **Ixmiquilpan**, Daxdho, 12 km al S de Ixmiquilpan, *Hernández 6434* (MEXU, XAL); 12 km al S de Ixmiquilpan, *Tenorio & Hernández 3* (MEXU); Las Emes, 20 km al N de Ixmiquilpan, hacia la Pechuga, *Hernández 6640* (MEXU, XAL); 7 km al W de Ixmiquilpan, *González-Quintero 2671* (MEXU). **Nicolás Flores**, Santa Cruz (Barranca Shanñe), *Rufino 43* (MEXU). **Pachuca**, cerca de Pachuca, Schwabe s/n (MEXU). **San Salvador, Mezquitil**, barranca de Venados, *Gold 326* (MEXU). **Santiago de Anaya**, 1 km al S de Patria Nueva, 18°44'11"N, 99°40'51"W, *Soriano et al. 74* (MEXU). **Tecoautla**, Taxidhó, *Ortega 2* (ENCB). **Tula**, La Florida, margen izquierdo del Río Tula, *Ortega 127* (ENCB). **Zimapán**, 6 km al NE de Zimapán, *Hernández 5053* (MEXU, XAL); bridge over Tula river, southside, Hwy 85, S of Zimapán, *Jack 169* (MEXU). **Estado de México: Ixtapan de la Sal**, *Matuda et al. 27070* (MEXU). **Tlaxcala**: El Carmen Tequequitla, cima del cerro, cerca de la carretera Tequesquital-Veracruz; 1 km al E del poblado, *Ramírez 404* (MEXU). **Puebla: Acatlán**, Campo San Antonio, La Carbonera y Corrales, junto al río Tizaas, ejido Las Nieves-Tecomate, 21°52' N, 103°49' W, *Guízar 3648* (MEXU). **Caltepec**, cañada San Lorenzo, al SW de los membrillos, 18°51' N, 98°26' W, *Tenorio & Romero 4729* (MEXU), Cerro El Gavilán, al SE de Caltepec, 18°51' N, 98°26' W, *Tenorio & Romero 4793* (IEB); comunidad e inspectoría de Sabino Farol, 20°38'42.5" N, 98°59'91" W, *Guízar 4767* (IEB). **Cohuecan**, 6 km al NE de Cohuecan, sobre el camino a San Juan Amecac, *Cabrera & Flores 12194* (IEB, MEXU). **Huaquechula**, panteón San Francisco, Tezonteapan de Bonilla, 6 km al W de Tepeojuma y carr. 190 camino a Huaquechula, *Williams 18* (MEXU). **Totoltepec**, Paraje Loam Larga, terrenos comunales de Santa Cruz Nuevo, distrito de Acatlán, *Guízar & Miranda 4649* (IEB, MEXU). Carretera de Atlixco a Izúcar de Matamoros. 1.8 km al S de la desviación a Santa Ana Coatepec y aprox. 100 m antes de la desviación al Paraíso, *Vibrans 2548* (MEXU). Carretera 190 de Izúcar de Matamoros a Atlixco, 0.9 km antes del centro de la Trinidad Tepango, *Vibrans 2998* (MEXU). **Veracruz: Dos Ríos**, El Aguaje, *Ventura 8506* (MEXU). **Morelos: Cuautla**, 20 km NE de Cuautla, *Boyd 60* (MEXU); 20 km NW de Cuautla, 17°41'16.4" N, 97°35'17.5" W, *Forbey, 104* (IEB, MEXU). **Yautepec**, panteón de Yautepec, zona urbana, 17°33'42.7" N, 97°37'1.5" W, *Fuchs 1665* (MEXU). **Guerrero: Eduardo Neri**, Xochilapa, *Cervantes s/n* (MEXU). **Pilcaya**, 3 km al SE, camino a Tenoscotitlán, *Cruz 1261* (MEXU); La concepción, 21 km al SE, *Calónico 6048* (MEXU). **Oaxaca: Chilapa de Díaz**, Distrito Teposcolula. 3 km de Chilapa de Díaz sobre la carretera de terracería San Marcos Monte de León, rumbo a Chilapa de Díaz, *Calzada 23704* (IEB, MEXU). **Guelatao de Juárez**, Distrito de Ixtlán, *Cedillo & Lorence 446* (IEB, MEXU). **San José Ocotlán**, cañada de San Jerónimo Coatlán (Río Trapiches), Distrito Miahuatlán, *Campos & Toriz 3214* (MEXU). **San Juan Mixtepec**, Distrito Miahuatlán, San Juan Mixtepec, near Town, *Hunn OAX-722, OAX-723* (MEXU). **San Lorenzo Albarradas**, Hierve el Agua, *Torres & Martínez 2458*



(MEXU); Hiere el Agua, ca. 63 km SE of Cd Oaxaca, Van Devender, Reina 2002-1040 (ARIZ). **San Pedro Totolapan**, Distrito Tlacolula. Agua Santa, *Martínez 1265* (MEXU). **Santiago Tepujan**, Distrito Teposcolula. 7 km del entronque de la carretera para Santiago-Coixtlahuaca, *Calzada 23342* (MEXU). **Tamazulapan**, Distrito Teposcolula. Cercanías del puente Río de Oro, a 2.2 km de Tamazulapan, carretera rumbo a Huajuapán de León, *Calzada 23766* (IEB, MEXU). **Teotitlán**, Los Quebrachos, *Conzatti 3446* (MEXU). **Tepelmeme**, 4 km al NE de La Unión. Exdsitrito de Coixtlahuaca, *Cruz 2642* (MEXU). **Totolapan**, Distrito Tlacolula. Camino de terracería a Lachivelde. Región de Los Valles Centrales, *Flores 1141* (MEXU). **PERÚ**. **Cajamarca**, El Portuachelo de San Antonio (V. Chicama) provincia de Contumazá, *López et al. 9183* (MEXU). **Huanuco**, 10 km N of Huanuco on road to Tingo María, dry slopes overlooking Río Huallaga, *Gentry et al. 19241* (MEXU).

### ***Mirabilis* L. sección *Mirabilis***

**Sufruticosas.** Tallo glabro o pubescente. **Hojas** distribuidas a lo largo de todo el tallo, delgadas, margen entero, hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** escasamente ramificadas o formando cimas compactas; brácteas 5, venación no evidente, ápice agudo o acuminado, connatas, involucro ligeramente acrescente, angostamente campanulado, sosteniendo 1-3 flores. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto infundibuliforme o tubular, blanco a rosa claro, rosa oscuro a magenta o anaranjado-rojizo; estambres 5, exsertos o largamente exsertos. **Fruto** obovoide u oblongo elipsoide, ligeramente 5-10-costillado, no mucilaginoso cuando húmedo.

Sección que incluye a 10 especies que forman un clado apoyado por una combinación única de 7 caracteres homoplásicos: involucros con una flor, perianto infundibuliforme y largo, filamentos morado-lavanda, exsertos menos de dos veces la longitud del perianto, frutos oblongo-elipsoides, ligeramente 5-costillados y no mucilaginosos cuando húmedos. Potencialmente esta sección también incluiría a *M. donahooiana* que presenta esta combinación de caracteres, pero que no fue incluida en este estudio. En esta nueva circunscripción se incluye a *M. triflora* que se distingue de las demás especies de la sección por una autapomorfía (perianto tubular) y quince caracteres homoplásicos, entre los que destacan las brácteas cartáceas, con ápice acuminado; la ausencia de brácteas foliáceas asociadas a las inflorescencias; involucros con tres flores; flores pediceladas asociadas al vena media de las brácteas involucrales; perianto y filamentos anaranjado-rojizos y fruto obovoide.

La inclusión de *M. melanotrichia* (la especie hermana) en esta sección es cuestionable pues no presenta ningún carácter morfológico de los que caracterizan a la sección.

### Clave de especies

Frutos con ápice agudo o redondeado, sin tubérculos

Hojas con margen glabro, involucros de 5-7 mm de ancho, perianto blanco a rosa claro, filamentos morado-lavanda .....*M. gracilis*

Hojas con margen puberulento, involucros de 7-11 mm de ancho, perianto rosa oscuro a magenta, variegado o blanco a rosa claro, filamentos blancos a amarillo pálido o morado lavanda (si el perianto es blanco a rosa claro, los filamentos son blanco a amarillo pálido) .....*M. jalapa*

Frutos con ápice truncado, tuberculado

Perianto y tallo glabro .....*M. polonii*

Perianto y tallo puberulento

Pubescencia del tallo distribuida en toda la superficie, involucros con tricomas glandulares estipitados, perianro blanco a rosa claro

Herbáceas perennes, inflorescencias no ramificada, perianto de 86-115 mm de largo, filamentos exertos .....*M. longiflora*

Sufruticasas, perianto de 30-50 mm de largo, inflorescencias ramificadas, filamentos largamente exertos

Base del perianto evidentemente ensanchado, frutos glabros, sin tubérculos .....*M. pringlei*

Base del perianto no ensanchada, frutos puberulentos, tuberculados .....*M. exserta*

Pubescencia del tallo distribuida en 2-3 líneas longitudinales, involucros con tricomas multicelulares uniseriados, perianto rosa oscuro a magenta o anaranjado-rojizo

Tricomas del tallo divergentes, involucros glabros .....*M. urbanii*

Tricomas del tallo curvados, involucros puberulentos o pubescentes

Brácteas foliáceas asociadas a las inflorescencias presentes, brácteas del involucre foliáceas, perianto rosa oscuro a magenta o rojas, filamentos morado lavanda .....*M. sanguinea*

Brácteas foliáceas asociadas a las inflorescencias ausentes, brácteas del involucre cartáceas, perianto y filamentos anaranjado rojizos

Inflorescencia ramificada, involucros rojizos, con una flor, filamentos largamente exertos, flores sésiles ...*M. hintoniorum*

Inflorescencia no ramificada, involucros verde-verde olivo, con tres flores, filamentos exertos, flores cortamente pediceladas .....*M. triflora*

***Mirabilis exserta* Brandegee**, Proc. Calif. Acad. Sci., ser. 2, 3:165-166. 1891. Tipo: México, Baja California Sur, Summits of the spurs of Sierra de San Francisquito, 20/octubre/1890, *T. S. Brandegee 480* (Holotipo: UC; Isotipos: GH, US-Imagen!).

**Sufruticosas.** Tallo pubescente, tricomas divergentes, distribuidos en toda la superficie. **Hojas** generalmente distribuidas a lo largo de todo el tallo, las del mismo par de diferente tamaño, verde oscuro, delgadas, margen ciliado, entero; hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** ramificada, con patrón de ramificación simpodial; brácteas 5, foliáceas, verde-olivo a verde, venación no evidente, ápice agudo, connatas, involucre pubescente con tricomas glandulares estipitados, ligeramente acrescente, angostamente campanulado, 9.0-12.0 mm de largo, 6.0-11.0 mm de ancho, sosteniendo 1 flor, brácteas foliáceas asociadas a los involucros presentes. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto infundibuliforme, 35.0-50.0 mm de largo, blanco a rosa pálido; puberulento; estambres 5, filamentos morado-lavanda, largamente exertos. **Fruto** obovoide, 7.7-9.4 mm de largo, 5.0-7.2 mm de ancho, ápice redondeado, ligeramente 5-costillado, glabro, liso, rafidios en la superficie ausentes, no mucilaginoso cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** no estudiados

**Distribución y hábitat:** Norte de México, endémica de la región de los Cabos, en Baja California Sur, en elevaciones altas de las montañas de la región (Le Duc, 1995), bosque tropical caducifolio; en laderas, en altitudes de 1700 a 2000 m s.n.m. La especie ha sido colectada con flores y/o frutos de septiembre- diciembre (Le Duc, 1995).

**Comentarios.** Esta especie es poco conocida y endémica de Baja California Sur, se tienen pocas colectas, la última se hizo hace más de 25 años, por lo que probablemente esté en peligro de extinción. Se caracteriza por su inflorescencia ramificada y estambres largamente exsertos, su longitud es del doble de la longitud del perianto.

**Ejemplares examinados representativos:** MÉXICO. Baja California Sur: La Paz, Los Limpios, Sierra la Laguna, al E de Todos Santos, *Tenorio et al.* 10586 (MEXU). S of Pico la Aguja on the Sierra de La Laguna, *Breedlove* 43339 (MEXU). La Chuparrosa, *Brandeggee*, s/n (GH). Entrada al valle de La Laguna, *Martínez* s/n (MEXU).

*Mirabilis gracilis* (Standl.) Le Duc, Sida 16(4): 638. 1995. *Mirabilis jalapa* L. subsp. *gracilis* Standl., Contr. U.S. Natl. Herb. 12: 367. 1909. Tipo: México, Sinaloa, vicinity of Culiacán, 17/septiembre/1904, *T. S. Brandeggee* s/n (Holotipo: UC).

**Sufruticosas.** Tallo glabro o pubescente, tricomas divergentes, distribuidos en 2-3 líneas longitudinales. Hojas generalmente distribuidas a lo largo de todo el tallo, las del mismo par de diferente tamaño, verde oscuro, delgadas, margen glabro, entero; hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** no ramificada; brácteas 5, foliáceas, verde-olivo a verde, venación no evidente, ápice agudo, connatas, involucre puberulento con tricomas multicelulares uniseriados, ligeramente acrescente, angostamente campanulado, 7.0-10.0 mm de largo, 5.0-7.0 mm de ancho, sosteniendo 1 flor, brácteas foliáceas asociadas a los involucros presentes. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto infundibuliforme, 41.0-64.0 mm de largo, blanco a rosa claro; glabro; 5 estambres, filamentos morado-lavanda, exsertos. **Fruto** oblongo-elipsoide, 7.3-9.0 mm de largo, 3.1-4.5 mm de ancho, ápice agudo o redondeado, ligeramente 5-costillado, puberulento, tricomas unicelulares, liso, rafidios en la superficie ausentes, no mucilaginoso

cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** médula parenquimatosa; tejido conjuntivo fibroso; floema arreglado en bandas cortas. El número de haces medulares no se pudo determinar.

**Distribución y hábitat:** Principalmente en las laderas del Pacífico de la Sierra Madre Occidental y Sierra del Sur, ocasionalmente en la región del Altiplano (Le Duc, 1995), en Chihuahua, Sonora, Sinaloa, Nuevo León, Nayarit, Jalisco, Michoacán, Querétaro, Estado de México y Oaxaca. Le Duc (1995) menciona que la especie se distribuye además en Guerrero y Chiapas; en bosque tropical caducifolio, bosque tropical perennifolio, bosque de *Quercus* y bosque de coníferas y encinos; en cañadas, laderas de cerros y orillas de arroyos; en altitudes de 100 a 2000 m s.n.m. La especie ha sido colectada con flores y/o frutos de julio a octubre.

**Comentarios.** Este taxón es uno de los que Spellenberg (2001) consideró parte de un complejo de taxones difícil de circunscribir que incluye además a *M. jalapa* y *M. polonii*. Le Duc (1995) consideró distintas a *M. gracilis*, *M. jalapa* por presentar cimbras con pocas flores, perianto más largo y estambres bien exsertos de color lavanda, distinto al del perianto. Spellenberg (2001) incluyó a *M. gracilis* dentro de su concepto de *M. jalapa*, como *M. jalapa* var. *jalapa*, tomando en cuenta al ejemplar tipo y no el concepto de especie de Le Duc, del cual señala algunas irregularidades entre la clave, la descripción y discusión de la autora. En este trabajo, se consideraron distintas a *M. gracilis* y *M. jalapa* por el color de los filamentos, que son morado-lavanda en *M. gracilis* y blancos a amarillo pálido (cuando las flores son blancas) en *M. jalapa*; por las características de las hojas, ya que *M. gracilis* presenta hojas de diferente tamaño en cada par, margen glabro y base asimétrica, mientras que *M. jalapa* presenta hojas de igual o diferente tamaño en cada par, margen ciliado y base cordada; por la longitud del involucro y pubescencia del perianto, ya que *M. gracilis* presenta involucros más cortos y perianto glabro, mientras que *M. jalapa* presenta involucros más largos y perianto glabro o pubescente. Los caracteres anatómicos del tallo también diferencian a las especies, ya que *M. gracilis* presenta tejido conjuntivo fibroso y floema arreglado en bandas cortas, mientras que *M. jalapa* presenta tejido conjuntivo parenquimatoso con paredes esclerificadas y floema arreglado en bandas tangenciales

largas. Por otro lado, también se consideró distinta a *M. polonii* de *M. jalapa* y *M. gracilis*, en este caso la discusión se proporciona en *M. polonii*.

**Ejemplares examinados representativos:** **Sonora: San Bernardo**, Curahui, base of Cerro Saguarivo, E of San Bernardo, *Pennell 19682* (MEXU). **Sinaloa, Salvador Alvarado**, Cerros al SE del Taballal a 5 km, *Bojórquez & Bladimir 735* (MEXU). **Nuevo León:** Zaragoza y Aramberri, N side of cerro Peña Nevada, El Salto. S of Zaragosa y Aramberri, *Lavin et al. 4850* (MEXU). **Nayarit: Nayar**, 18 km de Jesús María, sobre la carretera a la Mesa del Nayar, *Ramírez & Flores, 1054* (MEXU); 17 km de Jesús María, sobre la carretera a la Mesa del Nayar, *Ramírez & Flores, 1089* (MEXU). **Jalisco: La Huerta**, estación de Investigación, Experimentación y Difusión Chamela, camino Antiguo Norte, 5 m, Magallanes 4434 (MEXU). Estación de Investigación, Experimentación y Difusión Chamela, Vereda Tejón, Magallanes 3822 (MEXU). **Michoacán: Aquila**, barranca la Zorrillera a 2 km de Ojo de Agua, Illescas, *Sparza 59*. Arteaga, hwy 37, 5 miles S of Arteaga, 30 miles N of La Mira Junction of Hwys 200 & 37, **Le Duc et al. 246** (MEXU). **Querétaro: Jalpan**, al SSW de Puerto de Animas, Puente de Dios, cerca de Pizquintla, Carranza & Zamudio 5502 (MEXU); 3-4 km al N de la Parada, *Servín 462* (MEXU). **Landa**, 2 km al noroeste de El Humo, *Rubio 1235* (MEXU). **Estado de México:** 5 mi SW of Santo Tomás de los Plátanos, *Webster 21189* (MEXU). **Oaxaca: Tuxtepec**, Presa Temazcal, vertederos de la Presa, *Cortés & Torres 49* (MEXU).

*Mirabilis hintoniorum* **Le Duc**, Sida 15(1): 53-55. 1992. Tipo: México, Michoacán, District Coalcomán, Villa Victoria, dense Woods, 11/julio/1939, *Hinton 13909* (Holotipo: TEX, Isotipos: G, MO-Imagen!, US-Imagen!).

**Sufruticosas.** **Tallo** pubescente, tricomas recurvados, distribuidos en 2-3 líneas longitudinales. **Hojas** generalmente distribuidas a lo largo del tallo, las del mismo par de igual tamaño, verde oscuro, delgadas, margen ciliado, entero; hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** ramificada, con patrón de ramificación simpodial; brácteas 5, cartáceas, rojizas, venación no evidente, ápice agudo, connatas, involucro puberulento con tricomas multicelulares uniseriados, ligeramente acrescente, angostamente campanulado, 5.0-7.0 mm de largo, 4.0-7.0 mm de ancho, sosteniendo 1 flor, brácteas foliáceas asociadas a los involucros ausentes. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto infundibuliforme, 24.0-30.0 mm de largo, anaranjado-rojizo; puberulento; 5 estambres, filamentos anaranjado-rojizo, largamente exertos, del doble de la longitud del perianto. **Fruto** oblongo-elipsoide, 5.8-6.3 mm de largo, 2.1-2.7 mm de ancho, ápice truncado, ligeramente 5-costillado, puberulento, tricomas unicelulares, con tubérculos generalmente arreglados en líneas longitudinales discontinuas, rafidios en la superficie

ausentes, no mucilaginoso cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** no estudiados.

**Distribución y hábitat:** México, endémica del estado de Michoacán; en bosque tropical caducifolio y bosque tropical caducifolio sumamente alterado; en altitudes de 700 a 1500 m s.n.m. La especie ha sido colectada con flores y/o frutos de junio a julio.

**Comentarios.** Como lo mencionan Le Duc (1995) y Fishbein y Steinmann (2008), *Mirabilis hintoniorum* es especialmente notable entre el género porque posee una combinación de caracteres que la hacen inconfundible y fácil de reconocer. En general, el tallo y ramas de la inflorescencia son rojizos, la inflorescencia tiene un patrón de ramificación simpodial, divaricada y tiene muchas flores, las cuales son péndulas. El perianto es ligeramente infundibuliforme y ligeramente lobado, tiene la base de color rojo brillante y hacia el ápice se va tornando amarillo-anaranjado, los filamentos están exsertos más del doble de la longitud del perianto y las anteras son rojizas.

Esta especie podría considerarse amenazada y en dado caso, probablemente en peligro de extinción, ya que sólo se conocen dos poblaciones (Coalcomán y Aguililla, en Michoacán) una de las cuales está seriamente deteriorada debido a las actividades humanas (observación personal).

**Ejemplares examinados representativos:** MÉXICO. Michoacán: **Aguilla**, Sierra de Coalcomán, along Aguililla – Dos Aguas road, 18.2 km (road) west-southwest of La Paz at jct Apatzingán-Aguililla Road; 18°46.0' N, 102°50.90' W, *Fishbein & Steinmann 5113* (IEB). ± ½ km al SW de el Tejón, sobre la carretera a Aquila, carr. Coalcomán – Aquila, ± 16 km al SW de Coalcomán, 18°42'36.5" N, 103°17'15.1" W, *Hernández-Ledesma et al. 118* (MEXU).

*Mirabilis jalapa* L., Sp. Pl. 1: 177. 1753. *Nyctago jalapa* (L.) DC., Fl. Franç. (ed. 3) 1:177. 1753. Tipo: Herb. Clifford 53, *Mirabilis* no. 1n (Lectotipo: BM; designado por Le Duc. 1993. *Regnum Veg.* 127: 67).

*Mirabilis odorata* L., Cent. Pl. I 7:1755. Tipo: ?. *Mirabilis jalapa* L. var. *odorata* (L.) Heimerl, Bot. Jahrb. Syst. 21: 616. 1896.

*Mirabilis dichotoma* L., Sp. Pl. (ed. 2) 252. 1762. Tipo: no designado. *Nyctago dichotoma* (L.) Dum. Cours., Bot. Cult. 1: 654. 1802.

*Nyctago mirabilis* St.-Hil., Expos. Fam. Nat. 1: 212. 1805. Tipo: Lámina 37 de Expos. Fam. Nat. 1: 212. 1805. (Lectotipo: designado por Le Duc. 1995. Sida 16(4): 640).

*Mirabilis pedunculata* Stokes, Bot. Mat. Med. 1: 311. 1812. Tipo: Planta cultivada (Holotipo ?).

*Mirabilis divaricata* Lowe, Trans. Cambridge Philos. Soc. 17. 1831. Tipo: Portugal, planta cultivada en Islas Madeira y Porto Santo, 1831, *s/ colector y s/n* (Holotipo: ?).

*Mirabilis procera* Bertol., Novi Comment. Acad. Sci. Inst. Bononiensis 3: 15. 1839. Tipo: Lámina 1 de Novi Comment. Acad. Sci. Inst. Bononiensis 3: 15. 1839. (Lectotipo: designado por Le Duc. 1995. Sida 16(4): 640. 1995). *Mirabilis jalapa* var. *procera* (Bertol.) Choisy, Prodr. 13(2): 428. 1849.

*Mirabilis planiflora* Traitv., Bull. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersbourg 6: 216. 1840. Tipo: Planta cultivada en Kiev Botanical Garden (Holotipo: KW).

*Mirabilis ambigua* Traintv., Linnaea 15: 1841. Tipo: Planta cultivada en Kiev Botanical Garden, 1840 (Holotipo: KW).

*Mirabilis jalapa* L. subsp. *ciliata* Standl., Contr. U.S. Natl. Herb. 12(8): 368. 1909. Tipo: México, Oaxaca, Valley of Oaxaca, 1550 m, 1/octubre/1894, *C. L. Smith 791* (Holotipo: MO-Imagen!, US-Imagen!)

*Mirabilis jalapa* subsp. *lindheimeri* Standl., Contr. U.S. Natl. Herb. 12(8): 368. 1909. Tipo: EUA, Texas, Comal Co., New Braunfels, junio/1846, *Lindheimeri 158* (Lectotipo: MO-Imagen!, designado por Le Duc. 1995. Sida 16(4): 640.). *Mirabilis jalapa* var. *lindheimeri* (Standl.) Cory, Rhodora 38(455): 405. 1936. *Mirabilis lindheimeri* (Standl.) Shinnery, Field & Lab. 19(4): 175. 1951.

*Mirabilis jalapa* L. subsp. *volcanica* Standl., Contr. U.S. Natl. Herb. 12(8): 367. 1909. Tipo: México, Distrito Federal, Pedregal de San Ángel, lava beds, 2240 m, 19/agosto/1896, *Pringle 6433* (Holotipo: F, Isotipos: GH, MO-Imagen!, UC, US-Imagen!).

**Sufruticosas.** Tallo glabro o pubescente, tricomas divergentes, distribuidos en 2-3 líneas longitudinales o en toda la superficie. **Hojas** distribuidas a lo largo de todo el tallo, las del mismo par de igual o diferente tamaño, verde oscuro, delgadas, margen ciliado, entero,



hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** no ramificada; brácteas 5, foliáceas, verde olivo-verde, venación no evidente, ápice agudo, connatas, involucro glabro, ligeramente acrescente, angostamente campanulado, 9.0-13.5 mm de largo, 7.0-11.0 mm de ancho, sosteniendo 1 flor, brácteas foliáceas asociadas a los involucros presentes. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto infundibuliforme, 43.0-59.0 mm de largo, blanco a rosa claro o rosa oscuro a magenta; puberulento o glabro; estambres 5, filamentos blancos a amarillo pálido ó morado-lavanda, exertos. **Fruto** oblongo-elipsoide, 7.4-9.2 mm de largo, 3.6-5.6 mm de ancho, ápice agudo o redondeado, ligeramente 5-costillado, glabro o puberulento, tricomas multicelulares uniseriados, liso, rafidios en la superficie ausentes, no mucilaginoso cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** médula parenquimatoso, 20-44 haces medulares; tejido conjuntivo parenquimatoso con paredes esclerificadas; floema arreglado en bandas tangenciales largas.

**Distribución y hábitat:** En México se distribuye en todo el país, también se ha introducido en varias regiones tropicales y subtropicales del mundo, pero principalmente cultivada; en bosque tropical perennifolio, bosque tropical caducifolio, bosque mesófilo de montaña, bosque espinoso, bosque de *Pinus*, bosque de *Quercus*, pastizal, matorral xerófilo, generalmente perturbados; en diversos cultivos como café, maíz, cacao y diversos frutales, en huertos familiares y jardines particulares; vegetación riparia, vegetación secundaria, acahules, potreros, y diversos hábitats perturbados como terrenos baldíos, terrenos de cultivo abandonados, orilla de los caminos, orilla de canales y cultivada en pabellones, etc; en altitudes de 0 a 2500 m s.n.m. La especie ha sido colectada con flores y/o frutos en enero y de abril a diciembre.

**Comentarios.** Como menciona Spellenberg (2001) *Mirabilis jalapa* es una especie de amplia distribución mundial, sin que se pueda definir en la actualidad su distribución natural.

La especie tiene importancia hortícola, es muy frecuente observarla en los jardines (Spellenberg, 2003). Fue cultivada por los Aztecas para ornamento y medicina (Le Duc, 1995). Aunque Spellenberg (2003) y los datos de algunos ejemplares de herbario mencionan que la especie es anual o perenne, en este estudio se consideraron perennes,

seguramente el dato de anual proviene de ejemplares que se colectaron sin raíz o colectados durante su primer periodo de crecimiento, pues aunque la parte aérea de la planta se muere después de este periodo, la raíz continúa su desarrollo llegando a ser muy tuberosa, lo que sugiere que ésta es una estructura de perennación.

**Ejemplares examinados representativos: ESTADOS UNIDOS. Texas: Comanche Spring;** New Braunfels, *Lindheimer 1103* (MEXU). **Louisiana:** in a ditch beside La. 82 at the junction of La. 82 and Cameron Parish Road 225, Grand Chenier, T15S, R6W, *Dutton & Moore 2732* (MEXU). **Carolina del Sur: Beaufort,** waste ground along US 21, *Leonard & Radford 1962* (MEXU). **MÉXICO. Sonora: Yecora,** 1.6 km N of Tierras de Ascendio, cañada Las Tierritas, 6.8 kkm (air) west-northwest of Yecora, *Reina et al. 2000-429* (MEXU). **Coahuila: Ramos Arizpe,** Huertas de Membrillo, Colonia Guanajuato, *Rodríguez & Villareal 1366* (MEXU). **Tamaulipas: Gomez Farias,** on road ca. 2-3 km WNW of Gomez Farias on road to Rancho del Cielo, *Iltis & Simon 30779* (MEXU). Laguna escondida, *Martínez 1758* (MEXU). **Aguascalientes:** Aguascalientes, Panteón Jardín de los Ángeles, *Avalos 96* (MEXU). Calvillo, 2.7 km al SW de presa de Los Serna, barranca 3 cruces, *García 4750* (MEXU). **Nayarit: Nayar,** Cerro Cangrejo, cañada al NE del poblado Villa de Guadalupe, *Tenorio & Flores 16206* (MEXU). **Xalisco,** 1 km antes del poblado de Palapitas, *Flores et al. 3839* (MEXU). Hwy Nay. 66 west of Tepic and W. of El Patanito, *Jack 177* (MEXU). **Jalisco: Tamazula, La Garita,** *Jack & Sydor 74* (MEXU). **Tepatitlán,** Pegueros south of town 1.5 m past PEMEX on Hwy 80, *Jack & Sydor 45, 46* (MEXU); on Hwy 80 bypass of town, *Jack & Sydor 47* (MEXU); Tlajomulco Zuñiga, arroyo de La Puente, Cajititlan, *Cortes 243, 246* (MEXU). **Michoacán: Erongaricuario,** camino a Erongaricuario-Napizaro, *Caballero & Mapes 22* (MEXU). **Quiroga ,** Coenembo, *Caballero & Mapes 473* (MEXU); Mesa Los Pastores, sobre el camino al Cerro Tzirate, *López 1089* (MEXU); San Jerónimo, *Escobedo 65* (MEXU). **Tarímbaro,** cerca de Uruetaro, *Santos 1648* (MEXU). **Zitacuaro,** en La Garita, 3 km al SW de Zitacuaro, *Soto 5262* (MEXU). **Tzintzuntzan,** *Caballero & Mapes 708* (MEXU); Patambicho, *Caballero & Mapes 444* (MEXU). **Zacapa,** Santa Gertrudis, *Labat JNL 1241* (MEXU). **Zacatecas:** Ca 8 (air) miles NE of Estación Camacho, 2 miles NE of La Palmilla towards Pico de Teyra, *Henrickson 13390* (MEXU). **San Luis Potosí: Aquismón,** 30 min. Walk west into sierra above Aquismón, *Alarcon 1401* (MEXU). 2 miles south of route 70, on road toward Zaragoza, *Moran 7650* (MEXU). **Guanajuato: Atarjea,** Mina de La Liga, *Ventura & López 8938* (MEXU). **Guanajuato,** Cañada de la Virgen, *Cano & Cano 6* (MEXU); Cañada de la Virgen, camino a la vinatería 1 km al N de la cañada, *Martínez 384* (MEXU). **Pénjamo,** 17 km al W de Pénjamo, *Galván & Galván 2362* (MEXU). **San Luis de la Paz,** Agua Blanca, entre Pozo Blanco, *Ventura & López 9396* (MEXU). **Xichú,** El Guamuche, 12 km al S de Xichú, *Ventura & López 7345* (MEXU). Predio el Cortijo, a 16 km al NE de la ciudad de Dolores Hidalgo, sobre la carretera a San Luis de la Paz, *Ocampo 48* (MEXU). **Querétaro: Landa,** 2-5 km al Sureste de El Humo, El Embarcadero, *Rubio 2568* (MEXU). **Hidalgo: Acatlán,** 3 km al SW de la desviación a San Bartolome, carretera Metepec-Agua Blanca no. 51, *Hernández-Ledesma et al. 1* (MEXU). **Atotonilco el Grande,** 6 km al NW de la desviación a Alxathe; rumbo a Sauz y Xanrte, *Hernández-Ledesma et al. 12* (MEXU). **Huichapan,** 2 km al NW del Remolcadero, camino a Huichapan, *Hernández-Ledesma et al. 31a, b* (MEXU); 4 km al NW del Remolcadero, camino a Huichapan *Hernández-Ledesma et al. 34* (MEXU). **Metztitlán,** Parte alta de la barranca de Ixcatlan. Ladera de exposicion W en la proximidad al paraje Mesa Grande, 2.5 km de la poblacion del mismo nombre, *Guízar et al. 5200* (MEXU). **San Agustin Tlaxiaca,** El Campanario, *Hernández-Ledesma et al. 27* (MEXU). **Tizayuca,** 1 km al E de Tizayuca, carretera Mexico-Pachuca, *Hernández-Ledesma et al. 23* (MEXU). **Tula de Allende,** Cañon de Las Ajuntas, Santa Maria Macua, *Romero & Rivera 76*

(MEXU). **Estado de México: Atlautla de Victoria**, Tepococolco, *Flores 494* (MEXU). **Chalco**, San Pablo Atlazalpa, *Castrejón 23* (MEXU). **Coacalco Berriozábal**, Col. San José Ejidal Coacalco. Av. 3, calle 14, SW esquina, *Bye & Linares 26067* (MEXU). **Ixtapan de la Sal**, *Méndez 1600* (MEXU); highway 54, 6 miles N of Ixtapan de la Sal just past bridge over Calderon Arroyo and road to community of Llano de la Union, *Jack & Sydor 94* (MEXU). **Teotihuacán**, Teopancazco, *Ibarra et al. 9* (MEXU). **Tepetlixpa**, San Esteban Tepetlixpa, *Linares 329* (MEXU). **Texcoco**, San Diego, *Ventura 1132* (MEXU); San Nicolás Tlaminacas, *Ventura 790* (MEXU). **Toluca**, La Junta, Dist. Valle de Bravo, *Matuda et al. 3166* (MEXU). **Zumpango**, 1 km al N de San Juan Citlaltepec, *Moreno 168* (MEXU). **Distrito Federal: Álvaro Obregón**, dentro del camellón que se encuentra sobre la av. Río San Borja, a la altura del andador 2, en la col. Barrio Norte, *Zumaya 20* (MEXU). **Benito Juárez**, enfrente de la florería Valles entre Aniceto Ortega y Gabriel Mancera y Eje 7 Sur, Félix Cuevas, Col. Del Valle, *Zumaya 21* (MEXU). **Coyoacán**, Pedregal de San Ángel, *Diego 68* (MEXU); Pedregal de San Ángel, *García 4343* (MEXU); Pedregal de San Ángel. al norte del Jardín Botánico, *Panti 262, 528* (MEXU). **Venustiano Carranza**, terreno baldío al Este de Aeropuerto Internacional y cerca de la Vía Tapo, *Vibrans 7002* (MEXU); Cecilio Robelo, Col. Jardín de Balbuena, *Cortés s/n* (MEXU); Col. El Arenal; C. Rio Churubusco, casi esquina con Av. Circunvalación. Espacio entre la vía rápida y el acueducto, *Vibrans 4622* (MEXU). **Xochimilco**, Barrio Los Reyes, San Gregorio Atlapulco, área natural protegida: Ejidos de Xochimilco, *Rivera & Ornelas 93* (MEXU); ejidos de Xochimilco y San Gregorio Atlapulco, área natural protegida, *Espinoza & Ornelas 274* (MEXU). **Morelos: Totolapan**, Napopualco, *Monroy 5464* (MEXU). 20.5 km al S del entronque Yautepec-Tlaltizapan, *Cabrera 14593* (MEXU). **Tlaxcala: Ixtenco**, *Sanchez 342* (MEXU); **Mariano Arista**, 3 km despues de Nanacamilpa, carretera Nanacamilpa-Atotonilco, *Ruiz 208* (MEXU). **Panotla**, Zaragoza, *Flores 82* (MEXU). **Puebla: Caltepec**, Barranca de Los Membrillos, *Tenorio & Romero 6697* (MEXU); Callejón del Cosahuico al S de Caltepec, *Tenorio & Romero 6824* (MEXU). **Cuetzalan**, Yancuictlalpan, *Martínez s/n* (MEXU). **Cholula**, Tlamililolpa, lado poniente de San Pedro Yancuictlalpan, *Tlapa 1088* (MEXU). **Hueytamalco**, Rancho Las Margaritas, *López 229* (MEXU). **Tepanco de López**, San Bartolo Teontepec, *Nolazco & Miranda 4538* (MEXU). **Guerrero: Chilpancingo**, Rincón de la Vía, *Kruse 1440* (MEXU). **Eduardo Neri**, El Platanal, 7 km al E, desviación a Huitziltepec, *Valencia 1007* (MEXU). **Malinaltepec**, *Wagenbreth 85, 149, 643* (MEXU). **Xalitla**, *Villa & Hernández 675* (MEXU). **Oaxaca: Guelatao**, Hwy 175 to Veracruz at milage marker 158, *Jack & Sydor 127* (MEXU). **Ixtlán**, Dto. Ixtlán, Sierra de Juárez, camino a Calpulapan a 500 m al N de Ixtlán, *Lorence et al. 4696* (MEXU). **Juquila**, Dto. Juquila. 2 km al N de San Marcos Zacatepec en los cafetales del poblado, *Campos 4660* (MEXU). **San Felipe Usila**, Poblado de Santiago Tlatepusco, *Calzada 16866* (MEXU). **San Juan Guichicovi**, *Antonio & Heinrich 86* (MEXU). **San Juan Mixtepec**, Barrio San Pedro Centro a 0.5 km SE de San Juan Mixtepec, *Reyes 236* (MEXU); Dto. Miahuatan, detrás del Palacio Municipal, *Hunn, OAX-51* (MEXU). **San Marcos Arteaga**, Dto. Huajuapán, *Guízar et al. 4440* (MEXU). **San Mateo Piñas**, Cafetitlan, hacia Union Guerrero, por el camino del cementerio. Dto. Pochutla, Costa, *Acosta 1477* (MEXU). **San Miguel Chimalpa**, Benito Juárez, valle del Río Portamonedas, ca. 38 km en recta al N de San Pedro Tapanatepec, *Maya 3569, 3571* (MEXU). **Santiago Comaltepec**, Dto. Ixtlán, *López & Martin 190* (MEXU). **Santiago Laxopa**, Dto. Ixtlán, *Vásquez NM0319* (MEXU). **Santo Domingo Petapa**, Zona zapoteca del Istmo de Tehuantepec, *Frei 83* (MEXU). **Santos Reyes Tepejillo**, Dto. Juxtlahuaca, a 4 km al N de Santos Reyes Tepejillo, senda antigua hacia San Miguel Tlacotepec, *Calzada 22140* (MEXU). **Soyaltepec**, vertedor de la presa Temascal. Dto. Tuxtepec, *Cortes & Torres 1079* (MEXU). **Teposcolula**, Dto. Teposcolula, Mixteca Alta, *Méndez 549* (MEXU). **Veracruz: Catemaco**, La Palma, *Solheim & Reisfield 1445* (MEXU); Dos Amantes, al S en la Cascada Encantada, *Calzada 11711* (MEXU). **Coatepec**, La Orduna, *Jiménez 38* (MEXU); 4 km E Tuzamapan, *Jiménez 5* (MEXU). **Ixhuacán de los Reyes**, Río Los Pescados a 500 m de Barranca Grande, *Orea 665* (MEXU). **Jalcomulco**, en la barranca de Achichuca entre Tuzamapan y Jacomulco por la carretera que va a Totutla, *Castillo 3023* (MEXU). **Jilotepec**, 500 m

después de la desviación al Ingenio La Concepción, *Ortega 313* (MEXU). **Tezonapa**, a orillas del Motzorongo, *Robles 877* (MEXU). **Xalapa**, Chiltoyac, *Zola 783* (MEXU); camino al sumidero, *Zola 760* (MEXU). **Tabasco: Cárdenas**, El Bajío 600m, sobre el camino vecinal a 2 km a la derecha, carretera Cárdenas-V. Hermosa, *Ortiz 513* (MEXU). **Huimanguillo**, El arenal, *Ventura 20043* (MEXU). **Chiapas: Amatenango**, Kampor, 1 km al E de la cabecera municipal de Amatenango, *López 44* (MEXU). **Cacahoatán**, Iturbide, *Ventura & López 1309, 1310* (MEXU); Guacatlán, *Ventura & López 2385* (MEXU). **Chiapa de Corzo**, above El Chorreadero, *Breedlove 26861* (MEXU); Km 2, carretera Presas Angostura, *López 23* (MEXU). **Cintalapa**, 5 km N de Cintalapa, *Breedlove 36618-A* (MEXU). **Mazatán**, Cantón La Gloria, *Ventura & López 190* (MEXU); primero de Guillén, *Ventura & López 434* (MEXU); Ruíz Cortinez, *Ventura & López 2180* (MEXU). **Motozintla**, El progreso, *Ventura & López 2864* (MEXU). **Ocosingo**, Zona arqueológica de Yaxchilán, Romero *MARR-3449* (MEXU); comunidad de Lacanhá, Chansayab, 130 km al SE de Palenque, por la carretera fronteriza hasta el crucero San Javier, después de 8 km hacia el oeste, *Levy 490* (MEXU); 0.36 km al N de Lancajá Chansayab, *Calónico 24726* (MEXU); boca de Chajul SW del poblado 1 km, *Domínguez 531* (MEXU); ruines of Yaxchilán on the banks of the río Usumacinta, *Breedlove 33906* (MEXU); Rancho El Edén, *Aguilar et al. 557* (MEXU). **Ocozocoautla de Espinoza**, 13-18 km S of Ocozocoautla, *Breedlove 37843* (MEXU); 3 km N of Ocozocoautla along road to Mal Paso, *Breedlove 23368* (MEXU); in the sitios or along the streets of Ocozocoautla, *Breedlove & McClintock 23485* (MEXU). **Oxchuc**, 1 km al N del centro, *Gómez 227* (MEXU); barrio Santísima Trinidad, 2 km al S de Oxchuc, *Gómez 185* (MEXU). **San Cristóbal de las Casas**, Cerro San Cristóbal, *Laughlin 734* (MEXU); Zinacantán, *López & Martínez 187* (MEXU). **San Fernando**, at mirador for Chicoasen Dam along road from Tuxtla Gutierrez to the Chicoasen Dam, *Breedlove 39946, 41510* (MEXU). **Tuxtla Chico**, 2 km al W de Cacahoatan, camino al río Suchate, *Martínez et al. 19902* (MEXU); 3 km al W de Cacahoatán, camino al río Suchiate, *Martínez & Reyes 20359* (MEXU); primero de Cahuán, *Ventura & López 1854* (MEXU). **Tuxtla Gutiérrez**, 8 km al W de Tuxtla Gutiérrez, al W de la Colonia Crispín, *García & Hampshire 1950* (MEXU); La Chacona, *Martínez et al. 31213* (MEXU); Monte Grande, *Ventura & López 1657* (MEXU); San José Terán, *Isidro 2157* (MEXU). **Yajalón**, San Luis, *Méndez 4539* (MEXU); Chulja, *Méndez 4654* (MEXU); Copainala, Rivera del Rosario, *Acero & Nereyda s/n* (MEXU); Rancho Carmen, *Méndez 6373* (MEXU); alrededores del pueblo de Yajalón, *Shilom 4330* (MEXU); el Río del Paraíso, *Méndez 6789* (MEXU). **Campeche: Calakmul**, Nadzcaan, 10.5 km al NE de Conhuás, *Martínez et al. 35891* (MEXU); núcleo arqueológico de Calakmul, *Gutiérrez 5320* (MEXU); Ejido Narciso Mendoza, km 33 al S de Xpujil, *Ramírez 65, 67* (MEXU); Ejido La Nueva Vida, km 33 al N de Xpujil, *Ramírez 7, 13* (MEXU). **Yucatán: Mérida**, Ciudad de Mérida, *Narváez 1021, 1039, 1066, 1098* (MEXU); Ciudad de Mérida, calle 34 col Pensiones, *Chan 3940* (MEXU). **Campeche: Ruinas de Edzna**, Lado N, *Chan & Burgos 695* (MEXU). **Quintana Roo: Cozumel**, 1 km al E de San Miguel de Cozumel, sobre la carretera transversal, *Cabrera & Cabrera 6767* (MEXU). **Felipe Carrillo Puerto**, km 4 carretera Vigía Chico-F Carrillo Puerto, *Villanueva 744* (MEXU); Uh-May, 9 km hacia Chanchah Veracruz, *Balam 389* (MEXU). **Jiquilpilas**, *Ferrera 273* (MEXU). 18 km al W de Ucum, ó 5 km al E de Nachi Cocom, *Télliz & Cabrera 2398* (MEXU). Plaza de Nohoch-Mull, *Barrera et al. 85* (MEXU). **GUATEMALA. Chiquimula: Olapa**, *Véliz MV 99.7095* (MEXU); Olapa, La palma, *Véliz MV 99.7108* (MEXU). **Zacapa**, 20 km al E de Zacapa, sobre la carretera a Puerto Barrios, *Reyes 1371* (MEXU). **Antigua Guatemala**, *Véliz MV 92.2263* (MEXU). **BELICE. Cayo**: 11.3 km N of Bullet tree falls, Village on El Pilar Road, west of ruins, *Atha 1094* (MEXU); Las Cuevas, *Whitefoord 9565* (MEXU). **Corozal**, San Joaquín, *Gentle 813, 814, 815, 832* (MEXU). **NICARAGUA. Granada**: Volcán Mombacho, finca San Joaquín, *Moreno 6456* (MEXU); Volcán Mombacho, arriba y SE de la Hacienda Cutirre, *Moreno 6276* (MEXU). **COSTA RICA. San José**: StraBenrand zwischen, San Ignacio und Colón bei Agua Blanca, Südwestlich San José, Feuchtes Tal, *Döbbeler 1331* (MEXU); avenida 11, east of junction with calle 38, *Khan et al. 34* (MEXU); along calle 13 above the zoological gardens in city

of San Jose, *Burger & Antonio 10855* (MEXU). **HONDURAS.** Finca Versalle, 2 km al S de Agua Fría, *Repulski 338* (MEXU). Tegucigalpa, Colonia Kennedy, *Ochoa 50* (MEXU).

*Mirabilis longiflora* L., Kongl. Svenska Vetensk. Acad. Handl. 16: 176-179. 1755. Tipo: Lámina 6 de Kongl. Svenska Vetensk. Acad. Handl. 16: 176-179. 1755 (Lectotipo: designado por Le Duc. 1995. Sida 16(4): 628). *Jalapa longiflora* (L.) Moench, Methodus 508. 1794. *Nyctago longiflora* (L.) Salisb., Prodr. Stirp. Chap. Allerton 57. 1796.

*Mirabilis wrightiana* A. Gray ex Britton & Kearney, Trans. New York Acad. Sci. 14(2): 28. 1894. Tipo: EUA, Nuevo Mexico, Grant Co., Santa Rita de Cobre, valley of the Coppermines creek, 4/agosto/1851, *C. Wright 150* (Holotipo: GH; Isotipo: NY). *Mirabilis longiflora* L. var. *wrightiana* (A. Gray ex Britton & Kearney) Kearney & Peebles, J. Wash. Acad. Sci. 29(11): 475. 1939.

**Herbáceas perennes.** Tallo pubescente, tricomas divergentes, distribuidos en toda la superficie. **Hojas** generalmente distribuidas a lo largo de todo el tallo, las del mismo par de igual o diferente tamaño, verde oscuro, delgadas, margen ciliado, entero; hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** no ramificada; brácteas 5, foliáceas, verde olivo-verde, venación no evidente, ápice agudo, connatas, involucre pubescente con tricomas glandulares estipitados, ligeramente acrecente, angostamente campanulado, 7.5-14.0 mm de largo, 5.0-8.0 mm de ancho, sosteniendo 1 flor, brácteas foliáceas asociadas a los involucros presentes. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto infundibuliforme, 86.0-115.0 mm de largo, blanco a rosa pálido, puberulento; estambres 5, filamentos morado-lavanda, exertos. **Fruto** obovoide u ovoide, 8.0-9.2 mm de largo, 4.0-5.5 mm de ancho, ápice agudo o truncado, ligeramente 5-costillado, puberulento, tricomas unicelulares, con tubérculos generalmente arreglados en líneas longitudinales discontinuas o esparcidos irregularmente, rafidios en la superficie ausentes o presentes, no mucilaginoso cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** médula parenquimatosa; tejido conjuntivo parenquimatoso de paredes delgadas, floema arreglado en bandas cortas. El número de haces medulares no se pudo determinar.

**Distribución y hábitat:** Sur de Estados Unidos en Arizona, Nuevo México y Texas y ampliamente distribuida en México, en Baja California, Sonora, Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas, Durango, Aguascalientes, Jalisco, Michoacán, San Luís Potosí, Guanajuato, Querétaro, Hidalgo, Estado de México, Distrito Federal, Morelos, Puebla, Tlaxcala, Veracruz, Oaxaca; en bosque de coníferas, bosque de *Quercus*, bosque tropical caducifolio, bosque tropical perennifolio, bosque mesófilo de montaña, pastizal, matorral xerófilo, matorral crassicaule; en orilla de arroyos, muy frecuente en laderas de cerro, cañadas, orilla de los caminos, entre vegetación secundaria, lugares perturbados y terrenos de cultivo de maíz y cebada; en altitudes de 400 a 2800 m s.n.m. La especie ha sido colectada con flores y/o frutos principalmente de junio a octubre y con menos frecuencia en abril y mayo.

**Comentarios.** Esta especie fue clasificada en dos variedades, la variedad *longiflora* y variedad *wrightiana*. Standley (1911, 1918, 1931) consideró distintas a *M. wrightiana* de *M. longiflora*, mientras que otros autores como Johnston (1944), Reed (1979) Fay (1980) y Spellenberg (2001) las consideraron coespecíficas. Turner (1993) y Le Duc (1995) mantuvieron su estatus como variedades. De acuerdo con esta última autora, la variedad *longiflora* tiene las inflorescencias aglomeradas, sostenidas por brácteas foliáceas sésiles y el ápice del fruto truncado, ligeramente 5-angulado, escasamente puberulento y tuberculosa-blanquecino; la variedad *wrightiana* tiene las inflorescencias abiertas, sostenidas por brácteas foliáceas cortamente pecióladas o subsésiles y el antocarpio con ápice agudo, 5-angulado, puberulento y tuberculoso. Como lo mencionan Hernández-Ledesma y Flores (2003) para las Nyctaginaceae de Hidalgo, en este estudio se observó que las características de la inflorescencia y de las brácteas foliáceas son muy variables, y los caracteres del fruto son los que permiten distinguir a las variedades; ya que además en la variedad *longiflora* el fruto es casi glabro a puberulento, con tubérculos pardos conspicuos, mientras que en la variedad *wrightiana* el fruto es puberulento con los tubérculos oscuros e inonspicuos, sin embargo, en este estudio se observó que estos caracteres también pueden variar en mayor o menor grado y que en los ejemplares que no presentan frutos, realmente no se pueden distinguir las variedades, debido a esto, en este estudio se siguió el punto de

vista de Spellenberg (2001, 2003), quien considera que lo más conveniente es no reconocer taxones infraespecíficos.

**Ejemplares examinados representativos: ESTADOS UNIDOS. Arizona, Cochise**, ca. 1.5 mi W of Turkey Creek Ranger Sta., along Turkey Creek road, T18S, R29, 25E, Chiricahua Peak Quad. 15"series, *Holler et al. 102* (MEXU); Pinery canyon, Coronado National Forest, Northern Chiricahua Mountains, *Billiet & Jadin 7233* (MEXU). **Santa Cruz**, the research Ranch just south of Elgin; upper part of Post Canyon, just South of Guest House and Headquarters, *Elias et al. 12097* (MEXU). **MÉXICO. Sonora: Yecora**, arroyo Las Minitas, Rancho las Minitas, 15 km N de Yecora on road to Agua Blanca, 28°29'32"N, 108°55'29"W, *Reina et al. 97-736* (MEXU). **Chihuahua: Balleza**, 24 km al NW de Balleza, *Tenorio et al. 9917* (IEB, MEXU). **Casas Grandes**, Valle de las Cuevas al S del ejido Ignacio Zaragoza, *Tenorio & Romero 1719* (MEXU); El Caracol, 25 km al S de la Colonia Juárez, *Tenorio & Romero 1670* (MEXU). **Madera**, Agua Caliente, predio particular "El Chorrillo", *Benítez 2003* (IEB, MEXU). Ca. 32 air miles SW of Nuevo Casas Grandes in Sierra Madre Occidental ca. 14 mi WSW of Estacion Mata Ortiz 30°05' N, 108°13' W, *Henrickson 184225* (IEB). Rancho de la Tinaja ca. 10 air mi W-SW of Buenaventura, 29°43'30"N, 107°34'08" *Mayfield et al., 131* (MEXU). Vicinity of the playas (small shelf-like valleys with meadows) just below the high ridge-crest at the northwestern end of the Sierra del Diablo, *Stewart 960* (MEXU). Sierra Tarahumara. Km 43 Creel-Basiuhare, *Miranda s/n* (MEXU); Temosachi, Nabogame, 28°30'N, 108°30'W, *Laferrrière 885* (MEXU); Colonia Pacheco, southern part of Town, "Townsite Pasture" of the Marion Wilson Ranch, and adjoining pastures, 30°03'-30°05' N , 108°19'-108°21'W, *Wilson et al. 8566* (MEXU). **Coahuila: Ramos Arizpe**, Sierra de la Paila, Ejido el Cedral por el cañón El Carmen, 25°58'N, 101°32'W, *Villareal et al. 5265* (MEXU); El Cedral, Sierra de la Paila, 26°02' N, 101°23'W, *Villareal & Carranza 3573* (MEXU). **Saltillo**, terrenos de la UAAAN, Buenavista, Saltillo, *Villareal & Lopez 902* (MEXU); El Bajío, áreas cercanas al arroyo y cultivos, Buenavista, Carranza, *Villareal 1391* (MEXU). Sierra de Hechiceros, Cañón del Indio Felipe, near Chihuahuan boundary, *Stewart 114* (MEXU). Approx. 1 mi SE of Rancho El Willy on road to Pacheco/Willy junction in rocky, gravelly soils, Oak/juniper comm. With grass understory. Sierra La Brena on Sierra Madre Occidental, *Spencer 1462* (MEXU). **Nuevo León: Sierra Gomas**, arroyo going up the Sierra Gomas side of Canyon Bustamante, 26°33'N, 100°33'W, *Patterson 7406* (MEXU). **Durango: Nombre de Dios**, camino a San José de Acevedo, 23°48'48"N, 104°15'45" W, *Aceval 543* (MEXU). **Suchil**, 4 km de El Alemán, reserva de la Biósfera La Michilia, *Acevedo 82* (IEB, MEXU). Hwy 40 at the crossing of Arroyo de Los Mimbres; 5.0 mi. W of Guadalupe Victoria and 8 mi. E of Fco. I. Madero (43 mi. E-NE of Durango by road), *Jack 180* (MEXU). La Mole, *Tenorio et al. 9643* (MEXU). km 26 de Tepehuanes hacia Guanacevi, *Bravo 126* (MEXU). **Aguascalientes**, Calvillo, 2 km al NE de Palo Alto, *García 2521* (IEB); San José de Gracia, Presa 50 aniversario, *García 2857* (IEB). **Tamaulipas: Gómez Farías**, 7 km al NE del Encino, sobre la brecha que se dirige al rancho "El Julilo", *Banuet et al. 273* (IEB). **Llera de Canales**, 5 km al E de Congregación Garza, camino al Picacho (Sierra de Tamaulipas), *Hernández 2023* (MEXU). **Nayarit: Nayar**, Vereda de La Mesa del Nayar al Cangrejo, que cruza por la barranca, 22°15'N, 104°40'W, *Ramírez et al. 545* (MEXU). **Jalisco. Zapopan**, Rio Blanco, La primavera, *C.L.D.L & E.R.R 333* (IEB). **Michoacán: Erongarícuaro**, 3/4 km al NW de la hacienda de Charahuén, *Espinosa 2171* (MEXU); Ncutzepo, *Díaz-Barriga 5976* (MEXU). **Morelia**, ca. De San José de las Torres, Medina 2585 (IEB, MEXU); 4 km al S de Jesús del Monte, *Rzedowski 39960* (IEB, MEXU); Presa de Loma Caliente, *García 3834* (IEB); SE edge of Morelia, ca 1/2 km SE of Club Campestre along Rio Mintzita, *Spellenberg 12934* (IEB). **Pátzcuaro**, 2 km al SW de Los Tanques, *Díaz 2424* (IEB). **Quiroga**, Cerro Tzirate, *López 968* (IEB, MEXU). **Santa Clara del Cobre**, Joya de las Navas, *Cálix 578* (MEXU); Casas Blancas, *Escobedo 1498* (IEB, MEXU). **Tingambato**,

camino a San Francisco Pichataro despues de Huiramangaro, *Caballero & Mapes 207* (MEXU). **Villa Escalante**, 8 Km al S de Pátzcuaro, por la carretera a Villa Escalante, *Hernández 89* (MEXU). **Villa Jimenez**, La Alberca, ca. de la estación ferrocarrilera, Los Espinos, *Cálix 4533* (IEB). **Zacapu**, Mex. Hwy. 15, 1 km E of Los Llanos at hwy. Marker 99.5, 4 km W of El Pueblito, 21 km W of Zacapu, *Spellenberg 12935* (IEB). **San Luis Potosí**: 7 km al SW de Pozuelos y 22 km SW de San Luis Potosí on the highway to Guadalajara; then E into Sierra on igneous rocks, 22°03' 101°10'W, *Johnston et al. 12267* (MEXU). **Guanajuato: Acámbaro**, cuchilla del pajarito, cerca de San Luis de los Agustinos, *Díaz 4025* (IEB, MEXU). **Cortazar**, Cerro Vista Hermosa al S de Villagran, 20°30' N 100°00' W, *Martínez 5973* (IEB). **Comonfort**, Cerro Los Picachos, entrando por Agua Blanca, 20°47' N 100°40' W, *Martínez 6179* (IEB). **San Luis de la Paz**, Cerro de la Santa Cruz, *Ventura & López 8365* (IEB, MEXU). Hacienda el Kijay, 10 km al E de San Luis de la Paz, *Ventura & López 6142* (IEB, MEXU); Cerro Santa Cruz, 9 km al N de San Luis de la Paz, *Ventura & López 6044* (IEB, MEXU); El chupadero, *Ventura & López 8820* (IEB, MEXU). **San Jose Iturbide**, Tinaja del Caballo, San Diego, 20°55' N, 100°22' W, *Castillejos 1133*(IEB). **Victoria**, 20 km de San Luis de la Paz, *Carranza & Pérez 4655* (IEB, MEXU). La Purísima, 12 km al sur de Pozos, *Ventura & López 7179* (MEXU). 41 km al NE de León, cerca de la Cañada Grande, *Rzedowski 43742* (IEB, MEXU). Predio "el Cortijo", a 16 km al NE de la ciudad de Dolores Hidalgo sobre la carretera a San Luis de la Paz, 21°13'08"N, 100°47'54"W, *Ocampo 48* (MEXU). **Querétaro: El Batán**, cerca del puente, antes de la finca, *Argüelles 1145* (MEXU). **Colón**, Cerro Zamorano, Vertiente SO, exposición sur, 20°54' N 100°09' W, *Nava 120* (IEB). **San Joaquín**, alrededores de San Joaquín, *Hernández et al. 10091* (MEXU). **Landa**, vertiente S del Cerro Grande, al NE de Lagunita de San Diego, *Carranza 3444* (IEB). **San Juan del Río**, Sta. Rosa Xaxay, *Rodriguez & Osorno 82* (IEB). **Tequisquiapan**, Cerros entre La Laja y La Fuente, *Hernández et al. 10379* (MEXU). Barranca de Amealco, camino que llega a donde se baja, entre muros de piedra, *Argüelles 1083* (MEXU). Cerro El Cimatorio, 20°30' N 100°30' W, *Pantoja 181* (IEB). **Estado de México: Cuajimalpa**, río Hondo, *Matuda 26264* (MEXU). **Polotitlán**, *Matuda 27165* (MEXU). 1 km al W de San Pedro Nexapa, sobre la carretera a Amecameca, *Rzedowski 38073* (IEB, MEXU). **Distrito Federal: Gustavo A. Madero**, La Armella, a 1880 m LR en dirección SO del Picacho El Fraile, 19°34'51" N, 99°08'13" W, *Espinoza & Rivera 363* (MEXU). **Milpa Alta**, Teutli, *Ventura 1876* (MEXU). **Morelos: Tepoztlán**, Cerca de Tepoztlán, *Miranda 514* (MEXU). La cortina, camino a Cuernavaca, *Lyonnet 85* (MEXU). **Guerrero: Eduardo Neri**, Cañada Carrizalillo, 1 km al ESE de Amatitlán, cañada de exposición SO, 17°51'45"N, 99°45'12"W, *Cruz & García 165* (MEXU). **Tlaxcala: Huamantla**, carretera 136 de Apizaco a Huamantla. 1.2 km al E de la desviación a San Francisco Tecocac. 0.5 km al E de Cuauhtémoc, casi entrando a Huamantla, 19°19' N, 97°57'W, *Vibrans 2421* (MEXU). **Tetla**, camino a las mesas entrando por Capula, 19°32'00"N, 98°02'00"W, *Ruíz 240* (MEXU). **Hidalgo: Ajacuba**, ladera W de "La mesa del a cruz", cerro al N del poblado de Ajacuba, vertiente N de la Sierra del monte alto de Temoaya, *Díaz et al. 1249* (MEXU). **Cuautepec**, Cuazezengo, 16 km al S de Cuautepec, hacia Tecocomulco, *Hernández 4867* (MEXU). **Huichapan**, 2 km al NW del Remolcadero, camino a Huichapan, *Hernández-Ledesma 32* (MEXU). **Pachuca**, km. 40. 5 de la carretera cd. Sahagún-Pachuca, *Espinosa 694* (MEXU); 6 kms al N de Pachuca, *Hernández 4346* (IEB, MEXU); Cañada El Cristo, 1 km al N de Pachuca, *Medina 552* (MEXU). **Zapotlán**, Sitio al SE del Rancho la Biznaga, al NW de Santiago Tlazala, *Equihua 919* (IEB). **Zimapan**, El monte on trail from Zimapan, to mines of El Monte, *Moore & Wood 4474* (MEXU). **Puebla: Guadalupe Victoria**, aprox. 18 km al SO de Achichica, por la carretera a Zacatepec, *Koch 9911* (IEB). Ca. 2 km N of Saitillo La Fragua, Hwy 140 from Jalapa to Puebla. Roadside, *Poole & Guzmán 1555* (MEXU). **Oaxaca: Eloxochitlán de Flores Magón**, brecha de San Antonio Eloxochitlán a San José Buenavista, adelante del segundo puente, 18°10'41"N, 96°51'29.6"W, *Munn-Estrada & Mendoza 1439* (MEXU). **Veracruz: ca. 20 air km SSW of Perote**, along roadside 19° 24' N, 97° 16' W, *Turner 15209* (MEXU). Cerca del pueblo de Alchichica, *Ramos 283, 284* (MEXU). Cerro arriba de Santiago, *Nebling & Gómez Pompa 1888*



(MEXU). Cerca del rancho en el camino a Tlalco y la Gloria, *Ramos 226* (MEXU). **Perote**, al N de la Gloria, 19°26'24"N, 97°17'24"W, *Castillo-Campos et al. 18947* (IEB, MEXU); Tenex-tepec, Cerro de Tenex-tepec, 19°29'6" N, 97°15'48"W, *Castillo-Campos et al. 14530* (MEXU).

***Mirabilis polonii* Le Duc**, *Sida* 16(4): 627-628. 1995. Tipo: México, Sinaloa, along Hwy 40, 3 mi SW of La Guayanera & 2 mi N of the Copolita spur, between Mazatlán and Durango, N 23° 23', W 105° 55', ca. 700 m, 20/julio/1991, *Le Duc 178* (Holotipo: TEX; Isotipos: TEX, MEXU!, MO-Imagen! NY-Imagen!).

*Mirabilis jalapa* var. *oaxacana* Heimerl (en parte), *Notizbl. Bot. Berlin-Dahlem* 11: 450, 1932. Tipo. México, Oaxaca, 1842, Franco s/n (Holotipo: B).

**Sufruticosas. Tallo** glabro. **Hojas** generalmente distribuidas a lo largo de todo el tallo, las del mismo par de diferente tamaño, verde oscuro, delgadas, margen ciliado, entero; hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** no ramificada; brácteas 5, foliáceas, verde olivo-verde, venación no evidente, ápice agudo, connatas, involucre glabro, ligeramente acrescente, angostamente campanulado, 9.5-12.0 mm de largo, 5.0-8.0 mm de ancho, sosteniendo 1 flor, brácteas foliáceas asociadas a los involucros presentes. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto infundibuliforme, 60.0-110.0 mm de largo, blanco a rosa pálido; glabro; estambres 5, filamentos morado-lavanda, exsertos. **Fruto** obovoide, 6.9-8.0 mm de largo, 2.8-5.0 mm de ancho, ápice truncado, ligeramente 5-costillado, puberulento, tricomas unicelulares, con tubérculos generalmente arreglados en líneas longitudinales discontinuas, rafidios en la superficie presentes, no mucilaginoso cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** no estudiados.

**Distribución y hábitat:** México en Sinaloa, Nuevo León, Tamaulipas, Veracruz y Oaxaca. Le Duc (1995) la reporta además en los estados de Nayarit y San Luis Potosí; en bosque tropical caducifolio, bosque tropical perennifolio, bosque de *Pinus*, bosque de *Quercus* y bosque mesófilo de montaña; orilla de arroyo y lugares perturbados; en altitudes de 100 a 2000 m s.n.m. La especie ha sido colectada con flores y/o frutos de junio a octubre.

**Comentarios.** Le Duc (1995) consideró a *M. polonii* similar a *M. gracilis* por las características de las hojas (verde oscuras con base truncada), pero similar a *M. hintoniorum* y *M. donahooiana* por las características del fruto (obovoide) y similar a *M. longiflora* por la longitud del perianto (por lo menos mayor a 6 cm). Por otro lado, Spellenberg (2001) incluyó a *M. polonii* dentro de su concepto de *M. jalapa*, como *M. jalapa* var. *oaxacana*, caracterizada por incluir plantas con perianto de 5 a 12 mm de largo, con el tubo de 1 a 2 mm de ancho y hojas con base obtusa. En este trabajo se siguió en el punto de vista de Le Duc pues se observó que *M. polonii* se diferencia claramente de *M. jalapa* por incluir plantas con perianto blanco de 6 a 11 cm de largo y tubo muy delgado, con filamentos morado-lavanda y frutos tuberculados con rafidios, mientras que *M. jalapa* incluye plantas con perianto menor a 6 cm de largo, los filamentos pueden ser morado-lavanda pero no en las flores blancas, y el fruto es liso y sin rafidios; toamdo en cuenta estos caracteres, en este estudio se considera que una parte de *M. jalapa* var. *oaxacana* es sinónimo de *M. polonii*.

**Ejemplares examinados representativos:** MÉXICO. Sinaloa: Cosalá, El Potrero y alrededores, *Hernández et al. 849* (MEXU). San Ignacio, La Cebolla a ± 40 km al N de San Ignacio, *Vega & Palazuelos 781* (MEXU). Nuevo León: road to Potrero Redondo from Los Ajuntas; 3.6 mi SW of Los Ajuntas toward Potrero Redondo, 25°16' N, 100°09' W, *LeDuc et al. 259* (MEXU). Mex Hwy 60, 10 km E of Iturbide, 34 km W of Linares, at roadside shrine, 24°45' N 99°50' W, *Spellenberg et al. 10701* (MEXU). Tamaulipas: Gómez Farías, 3 km al W de Gómez Farías, *Valiente et al. 314* (MEXU); 7 km al NE del Encino, sobre la brecha que se dirige al rancho "El Julilo", *Valiente 273* (MEXU); 9 km al N de Encino, *González et al. 7339* (MEXU). Veracruz: Puente Nacional, El Remudadero, *Ventura 11873* (ENCB). Oaxaca: Eloxochitlan de Flores Magón, brecha de San Antonio Eloxochitlán a San José Buenavista, adelante del segundo puente, 18°10' N, 96°51' W, *Munn & Mendoza 1439* Huayapan, Cerro de Huayapan, *Saynes 430* (MEXU). Oaxaca, Cerro San Felipe del agua, Valles Centrales, *Saynes 819* (MEXU). Santiago Laxopa, Dto. Ixtlán 17°13', N 96°18'W, *Maldonado & Martin 319* (MEXU). Río Coyula a 7 km al SE de el Limón, *Cedillo et al. 1688* (MEXU). Cerro de San Andrés Huayapan. Dto. Centro, *Saynes 902* (MEXU).

*Mirabilis pringlei* Weath., Proc. Amer. Acad. Arts 45: 424. 1910. Tipo: México, Guerrero, under limestone cliffs, Iguala Canyon, 23/julio/1907, *Pringle 10384* (Holotipo: GH; Isotipos: ENCB!, F, LL, MICH, NY-Imagen!, RSA, UC, US-Imagen!).

**Sufruticosas.** **Tallo** pubescente, tricomas divergentes, distribuidos en toda la superficie. **Hojas** generalmente distribuidas a lo largo de todo el tallo, las del mismo par de diferente tamaño, verde oscuro, delgadas, margen ciliado, entero; hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** ramificada, con patrón de ramificación simpodial; brácteas 5, foliáceas, verde olivo-verde, venación no evidente, ápice agudo, connatas, involucre pubescente con tricomas glandulares estipitados, ligeramente acrescente, angostamente campanulado, 6.0-11.0 mm de largo, 4.0-6.0 mm de ancho, sosteniendo 1 flor, brácteas foliáceas asociadas a los involucros presentes. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto infundibuliforme, 30.0-40.0 mm de largo, blanco a rosa pálido; puberulento; estambres 5, filamentos morado-lavanda, largamente exertos, del doble de la longitud del perianto. **Fruto** obovoide, 6.6-8.3 mm de largo, 3.3-4.4 mm de ancho, ápice agudo, ligeramente 5-costillado, puberulento, tricomas unicelulares, con tubérculos generalmente arreglados en líneas longitudinales discontinuas, rafidios en la superficie presentes, no mucilaginoso cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** médula parenquimatosa, 20-44 haces medulares, tejido conjuntivo fibroso, floema arreglado en bandas cortas.

**Distribución y hábitat:** México en Nayarit, Colima, Jalisco, Michoacán, Guerrero, Puebla y Estado de México. Spellenberg (2001) la reporta además en Zacatecas y Guanajuato; en bosque tropical caducifolio y matorral xerófilo; cañón en acantilados, afloramientos de roca caliza, laderas, orilla de cultivos y orilla de caminos; en altitudes de 150 a 2000 m s.n.m. La especie ha sido colectada con flores y/o frutos de julio a noviembre.

**Comentarios.** Esta especie posee una combinación de caracteres que la hacen inconfundible y fácil de reconocer. Las hojas son cordadas, el tubo del perianto es blanco con la base ensanchada, los lóbulos que son profundamente triangulares son de color rosa claro y reflexos, y los estambres son largamente exertos, del doble de la longitud del perianto.

**Ejemplares examinados representativos: MÉXICO. Nayarit: Nayar,** 7 km al W de Jesús María, carr. a la Mesa del Nayar, 22°15' N, 104°38' W, *Ramírez et al. 441* (MEXU); terreno de José Luis Hernández, aprox. 7 km al E de la cortina, embalse del P. H., Aguamilpa, 21°51' N, 104°44'

W, *Calzada et al. 18640* (MEXU). Arroyo del Toro Macho, aprox. 14 km al E de la Cortina de la P. H. Aguamilpa, 21°48' N, 104°42' W, *Flores-Franco et al. 2765* (MEXU). **Tepic**, al E del cerro El Pinto, Cañada Cofre de Picachos, aprox. a 11 km al E de la Cortina de la P. H. Aguamilpa, 21°49' N, 104°43' W, *Flores-Franco et al. 2788* (MEXU). **Jalisco: Autlán**, 2 miles northeast of Autlán, *Gentry 10993* (MEXU). **Venustiano Carranza**, La Croix, *Zamudio 4291* (MEXU). **Tuxcacuesco**, 10-11 km al SE de Tuxcacuesco. 2-3 km al W de la Palma, *Cuevas 3415* (MEXU). Carr. Autlán-Guadalajara, a la altura del Corcovado, *Guzmán 881* (MEXU). 25 mi E of El Grullo and W of Ciudad Guzmán, on Guzmán-Grullo Hwy, *Jack 174* (MEXU). 9 mi SW of Unión de Tula of HWY 80, *Seigler DS9557* (MEXU). **Colima: Coquimatlán**, 3 km al SW de Pueblo Juárez, brecha P. Juárez, La Fundación, *Santana & Cervantes 379* (MEXU). **Michoacán: Apatzingán**, 11-13 km W-SW of Apatzingán, along the road to Dos Aguas and Aguililla, *Dieterle 4325* (ENCB, MEXU). **Aguila**, 4 km al NE de Maroata, camino a Pómaro, *Soto et al. 11238* (MEXU). **Cotija-Jiquilpan**, sperdely forested slopes of Cerro Potrerillos, ca. 5 miles north of Cotija and 22 miles south of Jiquilpan, *King & Soderstrom 4616* (US). **San Lucas**, 4 km al SE del Pinzán Colorado, carr. Huetamo de Núñez-Cd. Altamirano, *Martínez & Soto 1287* (ENCB, MEXU). **Zitácuaro**, Tuzantla-Tiquicheo, *Hinton et al. 13080* (GH, MEXU). **Estado de México: Tejupilco**, Los Cuervos 2, *Espejo 1821*(MEXU). **Temascaltepec**, Palmar, *Hinton et al. 6418* (GH, US); Acatitlán, *Hinton 4356* (MEXU, US). **Puebla: Izúcar de Matamoros**, Paraje Infiernillo 12 km al SE de Raboso, *Guízar 1070* (MEXU). **Guerrero: Iguala**, Near Iguala, *Pringle 10384* (GH). **Iguala y Buenavista**, Cañón de la Mano, entre Los Amates y El Naranjo, 10 km al N de Iguala, por el ferrocarril. Cerca del túnel # 2, *Catalán et al. 725* (MEXU). **Zumpango del Río**, Casa verde, cerca de Xochipala, *Rzedowski 16089* (ENCB).

***Mirabilis sanguinea* Heimerl**, Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 11: 451. 1932. Tipo: México, Guerrero, Campo Morado, 14/junio/1899, Langlassé 1058 (Holotipo: W [destruido en la segunda Guerra Mundial]; Isotipos: F, GH, K-Imagen!).

**Sufruticosas.** Tallo pubescente, tricomas recurvados, distribuidos en 2-3 líneas longitudinales. **Hojas** generalmente distribuidas a lo largo de todo el tallo, las del mismo par de diferente o igual tamaño, verde oscuro, delgadas, margen ciliado, entero; hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** no ramificada; brácteas 5, foliáceas, verde olivo-verde, venación no evidente, ápice agudo, connatas, involucro puberulento con tricomas multicelulares uniseriados, ligeramente acrescente, angostamente campanulado, 6.0-9.0 mm de largo, 3.0-4.0 mm de ancho, sosteniendo 1 flor, brácteas foliáceas asociadas a los involucros presentes. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto infundibuliforme, 17.0-26.0 mm de largo, rosa oscuro a magenta o rojas; puberulento; estambres 5, filamentos morado-lavanda, exertos. **Fruto** oblongo-elipsoide, 3.7-4.9 mm de largo, 1.5-2.3 mm de ancho, ápice truncado, ligeramente 5-

costillado, puberulento, tricomas unicelulares, liso, con tubérculos generalmente arreglados en líneas longitudinales discontinuas, rafidios en la superficie presentes, no mucilaginoso cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** médula parenquimantosa; tejido conjuntivo fibroso, floema arreglado en bandas cortas. El número de haces medulares no se pudo determinar.

**Distribución y hábitat:** México en Colima, Jalisco, Michoacán, Estado de México, Guerrero, Oaxaca y Chiapas. Le Duc (1995) la reporta además para Nuevo León y Morelos; en bosque tropical caducifolio, bosque de *Quercus*, ecotonía con bosque tropical caducifolio, bosque tropical perennifolio, pastizal y pastizal secundario; vegetación riparia en laderas, cañones, orilla del río, entre rocas, orilla de terrenos de cultivo, orilla de los caminos y otros lugares perturbados; en altitudes de 750 a 2500 m s.n.m. La especie ha sido colectada con flores y/o frutos de junio a septiembre y con menos frecuencia en febrero.

**Comentarios.** Esta especie está clasificada en dos variedades, la variedad *sanguínea* que se caracteriza por tener flores de 20-35 mm de longitud, rojas, mientras que la variedad *breviflora* se caracteriza por tener flores de 15-20 mm de largo, lavanda-rojizas (a qui consideradas rosa oscuro a magenta). La variedad *sanguinea* se distribuye en el sur de México, en Guerrero, Morelos y Chiapas, mientras que la variedad *breviflora* se distribuye ne Nuevo León y Jalisco. En este estudio se observaron y se aceptaron ambas variedades, incluyendo los caracteres de ambas y así abarcar la variación de la especie, sin embargo; los datos presentados aqui de la longitud de las flores, corresponden a las longitudes más frecuentes en la especie (*i.e.* 17-26 mm).

**Ejemplares examinados representativos: MÉXICO. Colima: Comalá,** Rancho el Jabalí, 20 km (airlines) N of Colima in the SW foothills of the Volcan de Colima. Near state line at "chicken ranch" and end of ridge between Lago Epazote & L. Calabozo, 19°26.6' N, 103°40.9' W, *Sanders et al. 11529* (MEXU); Rancho el Jabalí, 22 km (airline) NNW of Colima in de SW foothills of the Volcan de Colima/Jalisco line passes through ranch, 19°26.8' N, 103°41.9' W, *Vázquez & Phillips 841, 937* (MEXU). **Jalisco: La Huerta,** Estación de Biología Chamela, en la intersección del Arroyo El Colorado con la brecha del lindero Este, *Magallanes 490* (MEXU). **Tecolotlán,** along Mex Hwy 80. 1.4 km (road) southwest of Los Cuartos, 23.9 Km southwest of Cocula, about 70 km southwest of Guadalajara, 20° 15.48'N, 103°56.57'W, *Fishbein & Steinmann 5141* (MEXU). N of Cd. Guzmán at ejido Santa Catarina, *Jack 173-A* (MEXU). **Tonila,** 31 km al S de Cd. Guzmán por la carr. A Colima, luego 20km al N por brecha a Alpizague, *Garza 333* (IEB). **Michoacán:**

**Huaniqueo**, SW del pedregal pequeño, 1.5 km al SW de Tendeparacua, *Silva-Sáenz 975* (IEB). **Morelia**, Monte Rubio, *Escobedo 2037* (IEB, MEXU); Los Filtros Viejos, aproximadamente 2 km al E de Morelia, *Pérez et al., 2187* (IEB); SE edge of Morelia, ca. 0.5 km SE of Club Campestre along Río Mintzita near Los Filtros Viejos, *Spellenberg & Pérez 12933* (IEB); ± 300 m al Sureste de Cuto de la Esperanza, *Huerta 532* (IEB). **Zitácuaro**, Zitácuaro-La Florida, *Hinton et al. 11976* (MEXU). 7 km al ENE de Villa Jiménez, *Rzedowski 40169* (IEB). **Estado de México: San Antonio**, Distrito Montes de Oca, *Hinton et al. 10297* (MEXU). **Guerrero: Distrito Mina**, Llano, *Hinton et al. 10452* (MEXU). **Chiapas**: Suchiapa 15 km SW of Suchiapa along road to Villa Flores, *Breedlove 28076* (MEXU). **Oaxaca: Santos Reyes Tepejillo**, Distrito Juxtlahuaca, al NE de Santos Reyes Tepejillo, senda antigua para San Miguel Tlacotepec, 17°26' N, 97°57' W, *Calzada 21058* (IEB, MEXU). Along quebrada of río Serrano, S of Prapiche off road to Puerto Escondido, *Smith & Kitchen 4819* (MEXU). **San José Ocotlán**, Cañada de San Jerónimo Coatlán (Río Trapiches), Distrito Miahuatlán, *Campos & Toriz 3209* (IEB, MEXU). **Sola de Vega**: "El Vado", *MacDougall s/n* (MEXU).

***Mirabilis triflora* Beth.**, Pl. Hartw. 23. 1839. Tipo: México, Jalisco, Bolaños, 1837, *T. Hartweg 197* (Holotipo: K- Imagen!; Isotipos: GH, P, DS, MICH). *Quamoclidion triflorum* (Benth.) Standl., Contr. U.S. Natl. Herb. 12(8): 358. 1909.

**Sufruticosas. Tallo** glabro o pubescente, tricomas recurvados, distribuidos en 2-3 líneas longitudinales o en toda la superficie. **Hojas** generalmente distribuidas a lo largo de todo el tallo, las del mismo par de diferente tamaño, verde oscuras, delgadas, margen ciliado, entero; hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** no ramificada; brácteas 5, cartáceas, verde olivo-verde, venación no evidente, ápice acuminado, connatas, involucre pubescente con tricomas multicelulares uniseriados, ligeramente acrecente, angostamente campanulado, 8.0-16.0 mm de largo, 9.5-17.0 mm de ancho, sosteniendo 3 flores, brácteas foliáceas asociadas a los involucros ausentes. **Flores** cortamente pediceladas, asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto tubular, 19.0-23.0 mm de largo, anaranjado-rojizo; puberulento; estambres 5, filamentos anaranjado-rojizos, exsertos. **Fruto** oblongo-elipsoide, 4.2-5.3 mm de largo, 2.3-2.8 mm de ancho, ápice truncado, ligeramente 10-costillado, glabro, con tubérculos generalmente arreglados en líneas longitudinales discontinuas, rafidios en la superficie ausentes, no mucilaginoso cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** no estudiados

**Distribución y hábitat:** Noroeste de México con una distribución disyunta la Península de Baja California, en los estados Baja California y Baja California Sur y en el estado de Jalisco; bosque tropical caducifolio y bosque tropical perennifolio; en cañones con dominancia de *Acacia*, *Opuntia* y *Ficus*, en laderas empinadas y grietas de las rocas; en altitudes de 550 a 2500 m.s.n.m. La especie ha sido colectada con flores y/o frutos de octubre a abril y con menos frecuencia en julio.

**Comentarios.** En este estudio se considera a *M. triflora* dentro de esta sección, la especie se caracteriza por tener el perianto tubular e involucros sosteniendo 3 flores, y se relaciona con las especies de esta sección por tener el involucro ligeramente acrescente y angostamente campanulado. Los resultados y el puntode vista que se siguió en este estudio, concuerdan con los resultados de Levin (2000) quien excluyó *M. triflora* de la sección *Quamoclidion*.

**Ejemplares examinados representativos: MÉXICO. Baja California:** Las Animas, ranch at river-fork, base of El Picacho peak, Sierra de La Laguna, *Hammerly 285* (GH, US); Pescadero, *Brawn s/n* (US). **Baja California Sur:** along trail to La Laguna Mt., about 4 mi NE of la Burrera, *Pilz 1264, 1265, 1267, 1268* (MEXU); arroyo de San Bernardo, east side of Sierra de la Victoria, 23°25' N., 109°56' W, *Carter 2695* (US); Cañon del Rancho La Burrera, cerca de Todos Santos, 23°32' N., 110°04' W, *Domínguez 121* (MEXU); Sierra La Laguna above Rancho La Burrera on trail to La Laguna, *Breedlove & Axelrod 43422* (MEXU); Cota Ranch, Laguna Mts., 14 miles, *Jones 24151* (GH); 3 km N of La Burrera, about 25 km E of Todos Santos, *Pilz 945* (MEXU). **Jalisco: Autlán,** 8.6 km al NO de Autlán, camino a Las Iglesias, *Lott & Solís 942* (MEXU). **Tuxpan,** Atentique, between Ciudad Guzman and Colima, 1 mi N of town, *Pilz 1259, 1260* (MEXU); Atentique, *Rzedowski 21866* (ENCB); Tuxcacuesco, Jalisco. 10-11 km al SW de Tuxcacuesco. 2-3 km al W de La Palma, 19°36' 50" N, 104°02' 24" W, *Cuevas & Guzman 3415* (MEXU). Zapotiltre, Atentique, en la barranca, sobre el camino real a Colima, 19°32' 13" N, 103°31' 14" W, *Villareal 10* (ENCB).

***Mirabilis urbanii* Heimerl,** Oesterr. Bot. Z. 56: 250. 1906. Tipo: México, Michoacán, S of San Salvador, 11-12/julio/1898, *E. Langlassé 240* (Holotipo: W [destruido en la segunda guerra mundial]; Isotipos: G, K- Imagen!, P)

**Sufruticosas.** Tallo pubescente, tricomas divergentes, distribuidos en 2-3 líneas longitudinales. **Hojas** generalmente distribuidas a lo largo de todo el tallo, las del mismo

par de diferente o igual tamaño, verde oscuro, delgadas, margen ciliado, entero; hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** no ramificada; brácteas 5, foliáceas, verde-olivo a verde, venación no evidente, ápice agudo, connatas, involucro glabro, ligeramente acrescente, angostamente campanulado, 6.5-11.0 mm de largo, 4.0-5.0 mm de ancho, sosteniendo 1 flor, brácteas foliáceas asociadas a los involucros presentes. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto infundibuliforme, 9.0-11.0 mm de largo, rosa oscuro a magenta; puberulento; estambres 5, filamentos morado-lavanda, exertos. **Fruto** oblongo-elipsoide, 4.4-5.6 mm de largo, 1.8-3.0 mm de ancho, ápice truncado, ligeramente 5-costillado, puberulento, tricomas unicelulares, con tubérculos generalmente arreglados en líneas longitudinales discontinuas, rafidios en la superficie presentes, no mucilaginoso cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** no estudiados

**Distribución y hábitat:** México, endémica de Michoacán; bosque tropical caducifolio con *Pithecellobium dulce* y *Acacia*; orilla de la carretera y barranca húmeda; en altitudes de 350 a 900 m s.n.m. La especie ha sido colectada con flores y/o frutos de julio a octubre.

**Comentarios.** Esta especie es muy poco conocida y poco colectada. Se distingue por tener hojas de base truncada, asimétrica y con la base atenuándose hacia el pecíolo (Le Duc, 1995), el cual además presenta tricomas recurvados hacia el ápice de la hoja.

**Ejemplares representativos examinados:** MÉXICO. Michoacán: Hwy 37, 4.9 miles S of Puerto San Salvador, 50.4 miles N of La Mira junction of Hwys 200 & 37, *Le Duc 245* (GH). Along Apatzingán-Aguililla road, about 6.5 km (road) north of Aguililla, about 3.4 km (road) south of La Paz; 18°46.60' N, 102°45.63' W, *Fishbein & Steinmann 5107* (ARIZ, MEXU). En el Huinduri, aprox. 20 km al N del Infiernillo, municipio de Arteaga, *Soto & Silva 1687* (MEXU).

***Mirabilis* L., sectio *Laeves*, sect. nov.** Typus sectionis: *Mirabilis laevis* (Benth.) Curran

Suffrutices. Caulis pubescens. Folia secus calem disposita, tenuia vel succulenta, margine integro, basalia petiolata. Inflorescentia non ramosa, in cymis compactis, vel ramossisima,



saepe thyrsoides; bracteae 5, venatione non manifesta, apice acuto vel obtuso-rotundato, connatae; involucrium leviter accrescens, late vel anguste campanulatum, florem unum ferens. Perianthium campanulatum vel breviter infundibuliforme, album vel roseum vel atro-roseum vel magentum; stamina 3-5 exserta. Fructus obovoideus vel oblongo-ellipsoideus, leviter 5-vel 10-costatus, mucilaginosus ubi humidus.

**Sufruticosas o subarborescentes.** Tallo pubescente. **Hojas** distribuidas a lo largo de todo el tallo, delgadas o suculentas, margen entero, hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** no ramificada formando cimas compactas o ampliamente ramificadas, en ocasiones dando la apariencia de un tirso, brácteas 5, venación no evidente, ápice agudo u obtuso-redondeado, conantadas, involucro ligeramente acrecente, amplia o angostamente campanulado, sosteniendo una flor. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto campanulado o cotamente infundibuliforme, blanco a rosa claro o rosa oscuro a magenta; estambres 3-5, exsertos. **Fruto** obovoide u oblongo elipsoide, ligeramente 5 ó 10-costillado, mucilaginoso cuando húmedo.

Sección nueva de tres especies que forma un clado caracterizado por tener involucros con una flor, puberulento-pubescentes, perianto blanco a rosa claro y médula ligeramente esclerificada, aunque en *M. laevis* el perianto también puede ser rosa oscuro a magenta y la médula completamente esclerificada. Se trata de un clado con los representantes mayormente lignificados dentro del género, con médula lignificada y fibras muy gruesas. Además se caracterizan porque los tricomas del involucro son glandulares estipitados. Las especies también se caracterizan por su distribución del sur de estados Unidos al Norte de México, en Baja California, Baja California Sur y Sonora que es el límite de su área de distribución.

### Clave de especies

Involucrio ampliamente campanulatum, de 4.5-8.5 mm de largo; perianto cortamente infundibuliforme, de 8-12 mm de largo.....*M. laevis*  
Involucrio angostamente campanulatum, de 10.4-12.5 mm de largo; perianto campanulatum, de 12-19 mm de largo

Hojas verde claro a glaucas; ápice de las brácteas agudo, fruto ligeramente 5-costillado; rafidios en fruto presentes.....*M. oligantha*  
 Hojas verde oscuro; ápice de las brácteas obtuso a redondeado, fruto ligeramente 10-costillado; rafidios en fruto ausentes.....*M. tenuiloba*

***Mirabilis laevis* (Benth. ) Curran**, Proc. Calif. Acad. Sci., ser. 2, 1: 235. 1888. *Oxybaphus laevis* Benth., Bot. Voy. Sulphur 44. 1844. Tipo: México, Baja California Sur, Magdalena Bay, 1841, *Hinds s/n* (Holotipo: K- Imagen!). *Quamoclidion leave* (Benth.) Rydb., 29(12): Bull. Torrey Bot. Club 687. 1902. *Hesperonia laevis* (Benth.) Standl., Contr. U.S. Natl. Herb.12(8): 363. 1909.

**Sufruticosas. Tallo** pubescente, tricomas divergentes o recurvados, distribuidos en toda la superficie. **Hojas** distribuidas a lo largo de todo el tallo, las del mismo par de igual tamaño, verde claro a glaucas, delgadas o suculentas, margen ciliado, entero, hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** ramificada, con patrón de ramificación simpodial; brácteas 5, cartáceas, verde olivo-verde, venación no evidente, ápice agudo, connatas, involucreo puberulento con tricomas glandulares estipitados, ligeramente acrecente, ampliamente campanulado, 4.5-8.5 mm de largo, 4.5-7.5 mm de ancho, sosteniendo 1 flor, brácteas foliáceas asociadas a los involucros ausentes. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto cortamente infundibuliforme, 8.0-12.0 mm de largo, blanco a rosa claro o rosa oscuro a magenta; puberulento; estambres 3-5, filamentos blancos o amarillo pálido, exertos. **Fruto** obovoide ú oblongo elipsoide, 3.9-5.1 mm de largo, 2.6-3.2 mm de ancho, ápice agudo, truncado o redondeado, ligeramente 10-costillado, glabro, liso, rafidios en la superficie ausentes o presentes, mucilaginoso cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** médula completamente esclerificada; tejido conjuntivo fibroso; floema arreglado en bandas tangenciales largas. El número de haces medulares no se pudo determinar.

**Distribución y hábitat:** Este de Estados Unidos en Oregon, California, Nevada, Utah y Arizona, y noreste de México en Baja California, Baja California Sur y Sonora; en bosque tropical caducifolio, matorral xerófilo, bosque de *Quercus* y pastizales; en la costa, en

laderas pedregosas, colinas rocosas, creciendo a lo largo de la carretera o entre rocas, cañadas, cañones y lugares arenosos; en altitudes de 0 a 2200 m s.n.m. La especie ha sido colectada con flores y/o frutos todo el año, principalmente en primavera (Spellenberg y Rodríguez, 2001).

**Comentarios.** Spellenberg y Rodríguez (2001) en su revisión de las especies norteamericanas de la sección *Oxybaphoides*, reconocieron las variedades *laevis*, *crassifolia*, *retrorsa* y *villosa*. Spellenberg (2003) menciona que estas variedades se diferencian en mayor o menor grado por el color del perianto, pubescencia y hábito y que la variación es además, inconsistente con la distribución geográfica, en donde la simpatría y la intergradación entre las variedades son frecuentes. Tomando en cuenta los comentarios de Spellenberg (2001) y después de observar ejemplares de todas las variedades, en este estudio se considera que lo más conveniente es no reconocer taxones infraespecíficos.

**Ejemplares examinados representativos: ESTADOS UNIDOS. Oregon,** Harney, Pueblo Valley, 8.5 airline mi NE of Fields, *Holmgren & Reveal 870* (US). **California: Imperial,** Mountain Springs grade 8 mi E of Jacumba, *Shreve 8212* (ARIZ). **Inyo,** Saline Canyon, *Train 803* (US); Darwin Falls canyon, Argus Mts., *Train 684, 686* (US); Panamint Canyon, *Hall & Chandler 7023* (US); Red Hill Bishop, *Heller 8248* (US); Warm Springs Canyon, Death Valley, *Stewart s/n* (US); Cottonwood Canyon, Panamint Mts., *Coville & Gilman 343* (US). **Kern,** Caliente Creek, *Grinnell 399* (US). **Mono,** 1 mi W of Black Warrior Mine on SW of Morris Creek, Morefield, *McCarty 3780* (ARIZ). **San Bernardino,** Cactus Flats, San Bernardino Mts., *Killip 36353* (US); 7 mi WS of Twenty Nine Palms, *Alexander & Kellogg 913* (US); eastern Mojave Desert. E slope of Ivanoah Mt., *Wolf 3339* (US). **San Diego,** *Abrams 3678* (US). Sierra Nevada, *Lemmon s/n* (US). Mojave Desert, *Parish 10789* (ARIZ). Death Valley, *Coville & Gilman 13* (US). Near Coahuila, San Jacinto mts., *Leiberg 3200* (US). Argus Mountains, *Coville & Funston 741* (US). Argus Mountains, *Purpus 5432* (US). Willow Springs, Mohave Desert, *Abrams & McGregor 417* (US). Panamint Canyon, *Hall & Chandler 7024* (US). **Nevada: Clark,** Kyle canyon, *Clokey 7079* (US); Clark canyon fan, desert, Larrea belt, *Clokey & Anderson 7916* (ARIZ, US); Deadman's canyon, Hidden Forest, Sheep mts., *Alexander & Kellogg 1622* (US). **Churchill,** Westgate Canyon, *Train 185* (US). **Lincoln,** road from Crystal Springs to Ash Springs, opposite Geer Ranch, Pahranaagat Valley, *Train 2421* (ARIZ). **Lyon,** Wilson canyon between Smith and Mason valleys, *Lehenbauer 186* (US). **Mineral,** NW edge of Walker Lake, *Maguire & Holmgren 25497* (US); 4 mi from mouth, up Cory Creek, Wassuk Range, *Archer 6881* (ARIZ). **Nye,** 10 mi SW of Beatty, *Maguire & Holmgren 25193* (US). **Washoe,** Pyramid Lake, *Holmgren & Fay 4382* (US); 7 mi N of Wadsworth, *Archer 6191* (ARIZ); Truckee Pass, *Kennedy 724, 1585* (ARIZ); 5 mi N of Sparks, W side of Truckee, *Train 1* (ARIZ). Pyramid Lake, *Headley 37* (US). 12 mi N of St. Thomas, *Tidestrom 9085* (US). Ralstan Desert, *Coville & Funston 1996* (US). **Utah, Washington,** Saint George, *Gould 1561* (US); 1.5 mi N of Bloomington, *Christian 897* (ARIZ); along hwy 17 between Toquerville and Laverkin, *Atwood 5124* (US). Black Hill near of Saint George, *Hall 503* (US). 3 mi SE of Toquerville, *Barkley 3188* (US). Santa Clara Valley, *Jones 5129* (US). **Arizona: Maricopa,** Desert Washes near Hwy 25 mi NW of Clendale,

*Gillespie 8469* (US); Papago Park, *Gillespie 8924* (US). **Mohave**, N of signal road, 0.3 mi SW of US 93, 10 mi S of Wickieup, *Phillips & Phillips 74-226* (ARIZ); about 1/4 mi NW of Mohave Yavapai county line Ariz, Devender, *Thompson s/n* (ARIZ). **Pima**, Picture Rocks, Lemmon mts., *Bartram 314* (US); Ca. 3 mi S of Molino Basin, Santa Catalina Mountains, *Barr 63-109* (ARIZ); north base of Coyote Mountains, *Benson 9971* (ARIZ); Tucson Mountains, Saguaro National Monument, Picture Rocks Pass, *Fritts 83-54* (ARIZ); Picture Rocks pass, Tucson Mountains, *Devender et al. s/n* (ARIZ); West facing slope of Presumido Canyon about 1/4 mi N of old ranch. Pozo Verde Mts., *Toolin & Turner 719* (ARIZ); General Hitchcock Hwy, Santa Catalina Mts., *Barr 68-196* (ARIZ). **Pinal**, near Thompson, *Wolff & Dana 1943* (US). **Yavapai**, Near hwy, *Gillespie 8523* (US). **Yuma**, N end of Castle Dome Mountain and Kofa Mountains, *Parker et al 7834* (ARIZ); N end of Buckskin Mts., vicinity of Bill Williams River & Alamo Dam, *Hillyard 5704* (ARIZ). **MÉXICO. Baja California**: sandy bajada 2 mi NE of junction of Gulf road with western road, 20 mi N of Punta Prieta, *Wiggins & Wiggins 15956* (US); 10 mi W of Bahia Los Angeles, *Wiggins & Wiggins 16009* (US). **Baja California Sur**: Picachos de Santa Clara, *Moran & Reveal 19671, 20689* (US).

***Mirabilis oligantha* (Standl.) J.F. Macbride**, Contr. Gray Herb. 56: 23. 1918. *Hesperonia oligantha* Standl. Contr. U.S. Natl. Herb. 12(8): 363. 1909. Tipo: México, Baja California, Calmalli, enero-marzo/1898, *Purpus 82* (Holotipo: UC).

*Hesperonia polyphylla* Standl. Contr. U.S. Natl. Herb. 12: 364. 1909. Tipo: Baja California, San Borga, 6/mayo/1889, *Brandeggee s/n* (Holotipo: UC). *Mirabilis polyphylla* (Standl.) Standl., Publ. Field. Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 8: 306. 1931. *Mirabilis tenuiloba* S. Watson var. *polyphylla* (Standl.) J.F. Macbride, Contr. Gray Herb. 56: 23. 1918.

**Subarbustos.** Tallo pubescente, tricomas divergentes, distribuidos en toda la superficie. **Hojas** generalmente distribuidas a lo largo de todo el tallo, las del mismo par de igual tamaño, verde claro a glaucas, suculentas, margen ciliado, entero; hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** ramificada, con patrón de ramificación simpodial; brácteas 5, cartáceas, verde olivo-verde, venación no evidente, ápice agudo, connatas, involucro puberulento con tricomas glandulares estipitados, ligeramente acrescente, angostamente campanulado, 10.5-12.5 mm de largo, 5.0-7.5 mm de ancho, sosteniendo 1 flor, brácteas foliáceas asociadas a los involucros ausentes. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto campanulado, 12.0-17.0 mm de largo, blanco a rosa pálido; puberulento; estambres 3-5, filamentos blancos a amarillo pálido, exertos. **Fruto** obovoide, 7.1-8.2 mm de largo, 4.5-5.5 mm de ancho, ápice truncado, ligeramente 5-costillado, glabro, liso, rafidios en la superficie presentes, mucilaginoso cuando húmedo. **Caracteres**

**anatómicos del tallo:** médula ligeramente esclerificada,  $\pm$  20-22 haces medulares, tejido conjuntivo fibroso, floema arreglado en bandas cortas.

**Distribución y hábitat:** Norte de México, Península de Baja California, en Baja California y Baja California Sur, endémica de la región del Vizcaíno; en matorral xerófilo; en laderas rocosas y arenosas, a lo largo de arroyos y ríos; en altitudes de 50 a 600 m s.n.m. La especie ha sido colectada con flores y/o frutos principalmente en marzo y abril y con menos frecuencia en diciembre y enero.

**Comentarios.** Esta especie se distingue por su hábito subarborescente, por presentar los involucros profundamente lobados y por su inflorescencia que es ampliamente ramificada y con el eje principal algunas veces a manera de zig-zag, dando la apariencia de un tirso.

**Ejemplares examinados representativos:** **MÉXICO. Baja California:** Catarina Mesa, *Gentry & Fox 11751* (MEXU). 10 m N of San Luis Gonzaga, 29°56' N, 114°32' W, *Moran 10346* (MEXU). 1 mi S of Las Arrastras, *Wiggins & Wiggins 15940, 15960* (MEXU, US). Arroyo de Cataviñacito, *Porter 173* (MEXU). Cataviña, *Wiggins 4406* (CAS, US). 3 km al N de Cataviña, *Panero et al. 2816* (MEXU). **Baja California Sur:** about 1 mile south of Mission Los Dolores, 25°05' N, 110°54' W, *Wiggins et al. 258* (MEXU).

***Mirabilis tenuiloba* S. Watson, Proc. Amer. Acad. Arts 17: 375. 1882.** Tipo: EUA, California, San Bernardino Co., 1880, *W. G. Wright 106* (Holotipo GH). *Hesperonia tenuiloba* (S. Watson) Standl., Contr. U.S. Natl. Herb. 12(8): 363. 1909.

**Subarborescente. Tallo** pubescente, tricomas divergentes, distribuidos 2-3 líneas longitudinales o en toda la superficie. **Hojas** distribuidas a lo largo de todo el tallo, las del mismo par de igual tamaño, verde oscuro, suculentas, margen ciliado, entero, hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** no ramificada; brácteas 5, cartáceas, verde olivo-verde, venación no evidente, ápice obtuso-redondeado, connatas, involucro pubescentes con tricomas glandulares estipitados, ligeramente acrescente, angostamente campanulado, 11.5-14.5 mm de largo, 5.0-7.0 mm de ancho, sosteniendo 1 flor, brácteas foliáceas asociadas a los involucros ausentes. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas

involucrales; perianto campanulado, 16.0-19.0 mm de largo, blanco a rosa pálido; puberulento; estambres 3-5, filamentos blancos a amarillo pálido, exertos. **Fruto** oblongo elipsoide u ovoide, 4.1-5.4 mm de largo, 2.7-3.6 mm de ancho, ápice truncado, ligeramente 10-costillado, glabro, liso, rafidios en la superficie ausentes, mucilaginoso cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** médula ligeramente esclerificada, 4-10 haces medulares, tejido conjuntivo fibroso, floema arreglado en bandas tangenciales largas.

**Distribución y hábitat:** Sureste de Estados Unidos en California y Arizona (Spellenberg y Rodríguez (2001) y Norte de México en Baja California y Sonora. Spellenberg y Rodríguez (2001) la reportan además en Baja California Sur; en matorral xerófilo; en cañones, laderas, zonas rocosas, orilla de arroyos, arroyos arenosos y paredes de ríos; en altitudes de 10 a 300 m s.n.m. La especie ha sido colectada con flores y/o frutos de noviembre a abril.

**Comentarios.** Aunque autores como Spellenberg y Rodríguez (2001) han descrito esta especie como herbácea, es este estudio se observó que su hábito es subarborescente, presentando características anatómicas muy similares a *M. oligantha*, de la cual se diferencia por su inflorescencia no ramificada, formando cimas compactas que dan la apariencia de un tirso y por los lóbulos del involucro lanceolados, mientras que *M. oligantha* presenta una inflorescencia ampliamente ramificados y los lóbulos del involucro por lo general son angostamente triangulares a lanceolados.

**Ejemplares examinados representativos: MÉXICO. Baja California: Ensenada,** Puerto Refugio, Punta Norte de la isla Ángel de la Guarda, 29°33' N 113°34' W, *Tenorio & Romero 10836* (IEB, MEXU); about 1 mi S of Mission Los Dolores, 25°05' N 110°54' W, *Wiggins et al. 258* (MEXU); 29 mi N of San Luis Gonzaga, 30°08' N 114°40' W, *Moran 8211* (US); 40 mi NE of Pozo Alemán, *Wiggins 7809* (GH); Puertocitos, 30°21' N 114°40' W, *Moran & Reveal 19585*; Steep sides of canyon 300 m in land from beach, ¾ mi S of Puertocitos, *Wiggins & Wiggins 15863* (MEXU); Cocopa Mts, *Gentry 8712* (MEXU); 58 km de la carretera Punta Prieta-Bahía de Los Ángeles, *Panero et. al. 2812* (MEXU); Canyon 3 mi from Bahía de Los Ángeles village toward San Borja, *Cowan 2321* (ENCB, MEXU); Bahía de Los Ángeles, 28°56' N 113°35' W, *Wiggins & Thomas 238* (MEXU); 7.2 mi SW of Las Arrastras, along road to Rancho Laguna Chapala Seca, *Wiggins 20910* (ENCB); Isla Ángel de la Guarda, 29°14' N 113°15' W, *Moran 7251* (MEXU). **Sonora: Hermosillo,** Isla San Esteban, *Rusell & Thomas 17573* (ENCB, MEXU); Sierra del Rosario, Gran Desierto, 32°06' N 114°11½' W, *Felger et al. 20652* (ENCB); Sierra del Rosario, Gran Desierto, *Felger et al. 71-1* (MEXU).

**Mirabilis L. sección *Oxybaphoides* A. Gray**, Rep. U. S. Mex. Bound., Botany 2(1): 173. 1859. Especie Tipo: *Mirabilis oxybaphoides* (A. Gray) A. Gray

**Herbáceas perennes.** Tallo pubescente. **Hojas** distribuidas a lo largo de todo el tallo, delgadas, margen entero, hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** escasamente ramificadas; brácteas 5, venación no evidente, ápice agudo, connatas, involucro ligeramente o muy acrescente, amplia o angostamente campanulado, sosteniendo 3 flores. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto campanulado, blanco a rosa claro o rosa oscuro a magenta; estambres 3-5, exertos. **Fruto** obovoide, ligeramente 5-costillado, mucilaginoso o no cuando húmedo.

En esta sección se sugiere una nueva circunscripción que incluye a *M.violacea*, la cual junto con *M. oxybaphoides* forman un clado apoyado por una combinación única de cuatro caracteres homoplásicos, el hábito (herbáceas perennes), el tipo de tejido conjuntivo (parenquimatoso), el tipo de tricomas en los involucros (glandular estipitados) y la ornamentación del fruto (ligeramente 5-costillado). Además de estos caracteres son similares por tener involucros que sostienen 3 flores. La inclusión de *M. grandiflora*, la especie hermana del clado *M. oxybaphoides-M.violacea* dentro de esta sección es cuestionable pues no existen caracteres morfológicos que apoyen el clado con los tres taxones. *M. grandiflora* es totalmente diferente a *M. oxybaphoides-M.violacea*, en hábito (sufrutescente), tejido conjuntivo (fibroso), el tipo de tricomas en involucros (multicelular uniseriados) y la ornamentación del fruto (ligeramente 5-costillado). Además que los involucros sostienen una sola flor.

En el muestreo original de la tradicional sección *Oxybaphoides* no se incluyeron a las especies sudamericanas, que incluyen a un grupo de aproximadamente doce especies poco conocidas, por lo que potencialmente el número de especies dentro de la sección podría aumentar.

## Clave de especies presentes en Norteamérica

Hojas del mismo par de diferente tamaño; involucros muy acrescentes; filamentos exertos;

frutos mucilaginoso cuándo húmedos.....*M. violacea*

Hojas del mismo par de igual tamaño; involucros ligeramente acrescentes; filamentos

cortamente exertos; frutos no mucilaginoso cuando húmedos.....*M. oxybaphoides*

***Mirabilis oxybaphoides* (A. Gray) A. Gray**, Rep. U.S. Mex. Bound., Botany 2(1): 173. 1859. *Quamoclidion oxybaphoides* A. Gray, Amer. J. Sci. Arts, ser. 2, 15(45): 320-321. 1853. Tipo: EUA, Texas, El Paso, at the foot of mountains east of El Paso, in the shade of high rocks, 1849, *Wright 596* (Lectotipo: designado por Spellenberg y Rodríguez. 2001. Sida 19(3): 543. *Oxybaphus wrightii* (A. Gray) Hemsl., Biol. Cent. Amer., Bot. 3(14): 3. 1882. *Allionia oxybaphoides* (A. Gray) Kuntze, Revis. Gen. Pl., 1: 533. 1891. *Allioniella oxybaphoides* (A. Gray) Rydb. Bull. Torrey Bot. Club 29(12): 688. 1902.

*Mirabilis oxybaphoides* (A. Gray) A. Gray var. *glabrata* Heimerl, Annuaire Conserv. Jard. Bot. Genève 5: 180. 1901. Tipo: EUA, Nuevo Mexico, Lincoln Co., Capitan Mountains, agosto/1900, *F. S. Earle & E. S. Earle 399* (Holotipo: US-Imagen!; Isotipo: NMC). *Allioniella oxybaphoides* var. *glabrata* (Heimerl) Standl., Contr. U.S. Natl. Herb. 12(8): 357. 1909.

**Herbáceas perennes.** Tallo pubescente, tricomas divergentes, distribuidos en 2-3 líneas longitudinales o en toda la superficie. **Hojas** generalmente distribuidas a lo largo de todo el tallo, las del mismo par de igual tamaño, verde oscuro, delgadas, margen ciliado, entero; hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** ramificada, con patrón de ramificación simpodial, brácteas 5, cartáceas, verde olivo-verde, venación no evidente, ápice agudo, connatas, involucro puberulento con tricomas glandulares estipitados, ligeramente acrescente, angostamente campanulado, 5.5-7.5 mm de largo, 8.0-12.5 mm de ancho, sosteniendo tres flores, brácteas foliáceas asociadas a los involucros ausentes. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto campanulado, 5.0-9.0 mm de largo, blanco a rosa pálido o rosa oscuro a magenta; puberulento; estambres 3-5, filamentos blancos a amarillo pálido, exertos. **Fruto** obovoide, 2.5-3.6 mm de largo, 1.6-2.3 mm de



ancho, ápice redondeado, ligeramente 5-costillado, glabro, liso, rafidios en la superficie ausentes, no mucilaginoso cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** médula parenquimatosa, 4-10 haces medulares, tejido conjuntivo parenquimatoso con paredes delgados, floema arreglado en bandas cortas.

**Distribución y hábitat:** Suroeste de Estados Unidos en Nevada, Colorado, Arizona, Nuevo México y Texas y norte de México en Coahuila y Nuevo León. Spellenberg y Rodríguez (2001) la reportan además en Utah en Estados Unidos y Chihuahua en México; en bosque de enebros y piñones, pinar y matorrales abiertos; en colinas, laderas, praderas en colinas de yeso y acantilados sombreados; en altitudes de 1200 a 2300 (-2600) m s.n.m. La especie ha sido colectada con flores y/o frutos de junio a octubre.

**Comentarios.** Al parecer hay algunas diferencias entre las poblaciones de esta especie que se distribuyen en Estados Unidos y Norte de México, en cuanto al ápice y base de la hoja y grado de ramificación. Las poblaciones de Estados Unidos generalmente presentan hojas con base cordada, ápice acuminado, mientras que las poblaciones de México tienen la base cordado-truncada y el ápice redondeado y son menos ramificadas (Spellenberg y Rodríguez, 2001), esto sugiere que se podrían reconocer taxones infraespecíficos.

**Ejemplares examinados representativos: ESTADOS UNIDOS. Nevada:** Clark, Little falls, *Clokey 5454* (US). **Colorado, San Miguel,** Norwood Hill, *Walker 508* (US); vicinity of Las Vegas, *Anect 224* (US). Vicinity of Trinidad, *Standley 6022* (US). **Arizona:** Northeastern Arizona (Moki reservation) and Little Colorado River, *Hough 91* (US). Mesa west of Buckskin Mts., *Jones 6060* (US). **Nuevo México: Colfax,** vicinity of Raton, *Standley 6329* (US); Vermejo Park, *Wooton s/n* (US). **Dona Ana,** Organ Mountains, *Wooton 580* (US). **Grant,** in and around the south end of the Black Range, Kingstone, *Metcalfé 1459* (US). **Lincoln,** Gray, Lincoln, *Earle & Earle 471* (US). **San Miguel,** Near Pecos, *Standley 5063* (GH, US). **Socorro,** Gallinas Mountains, *Wooton 2823* (US). **Taos,** Rio Fernandez de Taos Canyon, Carson Forest, *Eggleston 19104* (US). **Union,** on and near the Sierra Grande, *Standley 6198* (US). **Watrous,** *Arsene & Benedict 17465* (US). Vicinity of Santa Fe, Galisteo, *Arsene & Benedict 15834* (US); vicinity of Santa Fe, *Arsene & Benedict 16630* (US); 10 miles west of Santa Fe, A. A. & Gertrude *s/n* (US). Castle Rock, *Talbot 185* (US). Sandia Mountains, among rocks, Balsam Park, *Ellis 279* (US). **Texas: Brewster,** Big Bend National Park. Mt. Emory Trail on N. side, ca. 29°14'50" N, 103°18'34" W, *Hanson 526b* (ENCB); upper slope of Casa Grande, Chisos Mountains, *Warnock 26* (US). Chisos Mountains, *Mueller 7994* (US). **MÉXICO. Coahuila: Arteaga,** C. Los Camargos, *Hinton et al. 17926* (ENCB, MEXU); Los Lirios, El Cercado, *Hinton et al. 25426* (ENCB, MEXU). **Villa Ocampo,** San José de las Piedras, 28°45' 01" N, Long 102°40' 02" W, *Robert & Passini 5753* (ENCB). On south slope of mountain, 24 km northwest of Fraile, 25°3' N, 102°18' W, *Stanford et al. 400* (DH, GH). Ca. 13 air miles ESE

of Saltillo, ca. 1-2 miles E of Hwy 57 on road to Los Lirios (in Canyon de Los Lirios) 25°23'N, 100°45'W, *Henrickson & Heuvel 22410* (MEXU). **Nuevo León: Galeana**, W slope Potosí, *Hinton et al. 18491* (ENCB, MEXU); 7 km al S de Pablillo, carretera Galeana-Dr. Arroyo, 24°32' 41" N, 100°00' 53" W, *Robert & Passini 6552* (ENCB); Ciénega del Toro, Sta Rosa, *Hinton et al. 25837* (ENCB). **General Zaragoza**, Puerto Pino, 23°47' 57"N, 99°52'15" W, *Hinton 17556* (ENCB). **Santiago**, Los Lirios, La Jacinta, *Hinton et al. 25572* (ENCB, MEXU). N side of Cerro Peña Nevada, ca. 34 km ENE of Dr. Arroyo on road up toward pass, *Nesom 4752* (MEXU).

***Mirabilis violacea* (L.) Heimerl**, Beitr. Syst. Nyct. 23. 1897. *Allionia violacea* L. Syst. Nat. Ed. 10. 1790. Tipo: Venezuela, Distrito Federal, Caracas and vicinity, 3000-3500 ft. 5/enero/1921, *L. H. Bailey & E. Z. Bailey 713* (Neotipo: US, designado por L. J. Dorr & J. H. Wiersema. 2010. Taxon 59: 1572). *Oxybaphus violaceus* (L.) Choisy, DC. Podr. 13:432. 1849. *Oxybaphus violaceus* (L.) Choisy var. *parviflorus* Choisy, DC. Podr. 13:432. 1849.

*Allionia mollis* Standl., Contr. U.S. Natl. Herb. 13(11): 405. 1911. Tipo: México, Estado de México, on ledges at El Salto, 2150 m, 18/septiembre 1902, *C. G. Pringle 11337* (Holotipo: US-Imagen!)

*Allionia craterimorpha* Rusby, Descript. S. Amer. Pl. 15. 1920. Tipo: Colombia, Santa Marta, near Bonda, 150 ft. 15/octubre/ *H. H. Smith 569* (Holotipo: NY-Imagen!, Isotipos: IT, F, MO, US-Imagen!, W).

**Herbáceas perennes. Tallo** pubescente, tricomas divergentes, distribuidos en toda la superficie. **Hojas** generalmente distribuidas a lo largo de todo el tallo, las del mismo par de diferente tamaño, verde oscuro, delgadas, margen ciliado, entero o crenulado; hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** ramificada, con patrón de ramificación simpodial, brácteas 5, cartáceas, verde olivo-verde, venación no evidente, ápice agudo, connatas, involucro puberulento con tricomas glandulares estipitados, muy acrescente, amplia o angostamente campanulado, 5.0-7.0 mm de largo, 7.0-10.0 mm de ancho, sosteniendo tres flores, brácteas foliáceas asociadas a los involucros ausentes. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto campanulado, 4.0-8.8 mm de largo, rosa oscuro a magenta; puberulento; estambres 3, filamentos blancos a amarillo pálido, cortamente exertos. **Fruto** obovoide, 3.3-4.0 mm de largo, 2.1-2.6 mm de ancho, ápice truncado, ligeramente 5-costillado, glabro, liso, rafidios en la superficie presentes, mucilaginoso cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** médula parenquimatosa, 4-10 haces

medulares, tejido conjuntivo parenquimatoso con paredes delgadas, floema arreglado en bandas cortas.

**Distribución y hábitat:** Aunque más o menos disyunta, esta especie se distribuye en gran parte del Continente Americano, desde el norte de México, pasando por Centroamérica y hasta Sudamérica en Perú. En México en Coahuila, Nuevo León, Jalisco, Michoacán, San Luis Potosí, Guanajuato, Querétaro, Hidalgo, Estado de México, Distrito Federal, Puebla, Veracruz, Yucatán, Oaxaca y Chiapas. Centroamérica en Guatemala, El Salvador, Honduras, Nicaragua y Costa Rica, y Sudamérica en Venezuela, Colombia y Perú; en bosque de *Pinus*, bosque de *Quercus* perturbado, bosque de coníferas y encinos, matorral xerófilo, matorral crassicaule, matorral rosetófilo con elementos de matorral submontano, bosque tropical caducifolio alterado, bosque tropical perennifolio, bosque tropical caducifolio inundable, pastizal de tobose y pastizal alterado; vegetación riparia, en cañadas, laderas de cerro, terrenos planos, terrenos abiertos, en la orilla de carreteras y caminos y terrenos de cultivo; en altitudes de 50 a 2700 m s.n.m. La especie ha sido colectada con flores y/o frutos de abril a noviembre y con menos frecuencia en enero.

**Comentarios:** La viscosidad de toda la planta con tricomas glandulares estipitados, el número de flores por involucre (tres), las características del fruto (ligeramente 5-costillado, glabro y liso) y las del involucre de *M. violacea* apoya la inclusión de esta especie en la sección *Oxybaphoides*. La especie se diferencia de *M. oxybaphoides* por presentar las hojas de cada par de igual tamaño, margen entero o crenulado, involucros muy acrescentes y ampliamente campanulados, por tener el perianto rosa oscuro a megenta con estambres cortamente exsertos, y por tener el fruto de ápice agudo que presenta mucílago cuando húmedo.

**Ejemplares examinados representativos:** MÉXICO. Coahuila: **Múzquiz**, Rincón de María, 28°27'30"N, 102°04'W, *Wendt et al.* 1247 (MEXU). Nuevo León: **Zaragoza**, Pt. Pino, *Hinton* 17556 (MEXU). Michoacán: **Huaniqueo**, SW del pedregal pequeño, 1.5 km al SW de Tendeparacua, *Silva-Sáenz* 975 (MEXU). Morelia, más o menos 300 m al SE de Cuto de la Esperanza, *Huerta* 532 (MEXU). San Luis Potosí: **Guadalcázar**, 1 km al SE de Palos altos, carr. a Cerritos, *Torres RTC14616* (MEXU); 6 km al NE de El Quelital sobre el camino a Buenavista a vereda hacia Cerro Grande. El Quelital está a 27 km al E de Guadalcázar, *Gómez-Hinostroza & Bárcenas CGH01302* (MEXU); 200 m del cruce San Luis Potosí-Matehuala, hacia Guadalcázar,

*Torres RTC15104* (MEXU); Cerro al SW de Santo Domingo, 22°51'15" N, 100°17'51" W, *Gómez-Hinostrosa CGH01333* (MEXU). **Guanajuato, Dolores Hidalgo**, predio "el Cortijo", a 16 km al NE de la ciudad de Dolores Hidalgo sobre la carretera a San Luis de la Paz, 21°13'08" N, 100°47'54" W, *Ocampo 77* (MEXU). **Querétaro: Santiago de Querétaro**, aeropuerto local de Menchaca, alrededores, *Argüelles 2907* (MEXU). **Estado de México: Coacalco**, 4 km al SSE de Coacalco, 99°05' 51" N, 19°36' 53" W, *Cruz 969* (ENCB). **Ecatepec**, San Andrés, 5 km al SW de San Cristóbal Ecatepec, 99°01' 37" N, 19°33' 52" W, *Rzedowski 27622* (ENCB). **Huehuetoca**, ladera W del cerro Mesa La Ahumada, 99°12' 13" N, 19°54' 00" W, *Rojas 340* (ENCB); Cerro Ahumada, cerca del Rancho Nuevo, 4 km. al N de Huehuetoca, 99°12' 14" N, 19°52' 17" W, *Rzedowski 28386* (ENCB). **Ixtapaluca**, Las minas, *Ventura 216* (ENCB, MEXU). **San Andrés Chiautla**, *Ventura 4044* (ENCB, MEXU). **Temascalapa**, km 12 Otumba- Tizayuca, 98°54' 18" N, 19°54' 09" W, *Castilla & Tejero 710* (ENCB); Cerro La Providencia, Temascalapa, Mex., 98°54' 18" N, 19°54' 09" W, *Castilla & Tejero 876* (ENCB); Av. Cerro Gordo, 98°54' 18" N, 19°54' 09" W, *Castilla & Tejero 833* (ENCB). **Tepetloaxtoc**, carretera Texcoco-Apizaco, poco después de Tepetloaxtoc; entre cerros. Lado E de la carretera. San Andrés de la Pera, 19°33'0.4"N, 98°47'20"W, *Vibrans 7248* (MEXU). **Texcoco**, Río Hondo, 98°50' 29" N, 19°34' 09" W, *Ventura 1590* (ENCB); Tepetloaxtoc, 98°49' 05" N, 19°34' 19" W, *Ventura 12* (ENCB); 3 km al E de Coatlinchán, 98°52' 25" N, 19°28' 04" W, *Rzedowski 24097* (ENCB). **Distrito Federal: Gustavo A. Madero**, Ticomán Chiquihuite, Sierra de Guadalupe, extremo norte del D. F., 99°07' 46"N, 19°32' 00" W, *Bopp 78* (ENCB). **Hidalgo: Acatlán**, 3 km al SW de la desviación a San Bartolomé, carretera Metepec-Agua Blanca No.51, 20°15.207' N, 98°22,618' W, *Hernández-Ledesma et al. 2* (MEXU). **Real del Monte**, *Matuda 18885* (MEXU). **Zempoala**, *Ventura 125* (ENCB, MEXU); entre Tepan y Cerro de los Pitos, *Ventura 1517* (ENCB, MEXU). Estación el Salto, *Pringle 11337* (MEXU). 7 km al N de Cardonal, *González 2880* (DH). **Puebla: Atzingo**, Tlacuilosto, al S de Atzingo, *Tenorio et al. 9437* (MEXU). **Caltepec**, Cerro el Mirador, al W de Caltepec, *Tenorio & Romero 5964* (MEXU); Guadalupe Victoria, Las Derrumbadas, *Ventura 8362* (ENCB, MEXU); Barranca de la Huerta al NE de Caltepec, *Tenorio & Romero 3984* (MEXU). **Veracruz: Actopan**, Cano Gallegos 3 km al N de paso del Cedro, 19°33' N, 96°22' W, *Acosta & Acosta 373* (MEXU, XAL). **Dos Ríos**, Plan del Río, 17°25' 00" N, 94°48' 59" W, *Ventura 5785, 8995* (ENCB, MEXU); carretera Veracruz-Xalapa, *Fay & Hernández 842* (XAL). **Emiliano Zapata**, Cerro Gordo, *Dorantes & Márquez 1502-D* (ENCB); Baños del Carrizal, 19°20' N, 96°38' W, *Calzada 6123* (XAL); Apazapan, Baños del Carrizal, 7 km. SE of Emiliano Zapata, 19°19' N, 96°38' W, *Hansen & Nee 7440* (XAL). **Oaxaca: Asunción Ixtaltepec**, Cerro Verde, a 1.75 km en línea recta al NE de Nizanda. Dto. Juchitán, 16°39'14" N, 94°95'7" W, *Pérez-García & Reyes 1794* (MEXU); Distrito Juchitán. 2.04 km (LR) 110° de la Mata, 16°36'41.5" N, 94°57'30.1" W, *Saynes & Sánchez 3550* (MEXU). **Yanhuitlan**, Distrito Nochixtlan, 2 km de la desviación a Mitlaltongo al NO de Nochixtlan, *Torres 12256* (MEXU). Cerro San Antonio, *Conzatti 1595* (MEXU). Near a shrine 5.5 mi W de Coyula, along Hwy 190, *Hess et al. 1255* (MEXU). **Chiapas: Comitán**, Trapichito, *Matuda 15967* (MEXU). **Ocozocoautla de Espinoza**, 13-18 km S of Ocozocoautla, *Breedlove 37808* (MEXU). **Tuxtla Gutiérrez**, Zapotal, *Miranda 5361* (MEXU); El Zapotal, al SE de Tuxtla Gutiérrez, *Palacios 2430* (MEXU). **San Cristóbal de las Casas**, north east edge os San Cristóbal de las Casas, 16°44' 46"N, 92°38' 47" W, *Breedlove 52421* (ENCB); Santa Cruz en San Felipe, *Méndez & Martínez 9895* (CAS, ENCB); along the streets or in sitios of San Cristóbal de las Casas, *Breedlove 26215, 36521* (DH, ENCB). **Yucatán: Chichen Itza**, *Steere 1578a* (MEXU). **Mérida**, en los alrededores de la zona arqueológica de Dzibilchaltum, a 17 km al N de Mérida, *Cabrera & Cabrera 8967* (MEXU); alrededores de la zona arqueológica de Dzibilchaltum, a 17 km al NE de Mérida, *Cabrera & Cabrera 9436* (MEXU); Ruinas de Dzibichaltun, 20 km al N de la Ciudad de Mérida, carretera para Progreso, 21°03' 31" N, 89°36' 24" W, *Calzada et al. 6452* (XAL); Chablekal, Ruinas de Dzibichaltun, 21°5' N, 89°20' W, *Narváes 86* (XAL). **Rio Lagarto**, 2 km. Antes de llegar a Rio Lagarto, 21°35' N, 88°10' W, *Chan & Puch 1550* (XAL). Xlaka, *Enríquez 754* (MEXU). Ixil,

*Enríquez 798* (MEXU). **GUATEMALA. Peten:** Tikal, *Contreras 328* (MEXU). **El Progreso:** San Agustín Acasaguastlán, 14°55' 31"N, 89°56' 30" W, *Ramírez & Veliz FR 772* (ENCB). **Sacatepéquez:** San Miguel Dueñas, *Véliz 92.2477, 94.3724* (MEXU). **HONDURAS. Cortés:** in front of ENE building in San Pedro Sula city, *Molina & Molina 34333* (MEXU); San Pedro Sula, *D'Arcy 6870* (MEXU); moist thickets along road between Villa Nueva and Pimienta on way to San Pedro Sula, *Molina & Molina 34432* (MEXU) **Francisco Morazán:** La Granja, along Río Choluteca near Tegucigalpa, *Williams & Molina 10503* (MEXU); campus of EAP, El Zamorano, *Molina 33876* (MEXU); along río Yeguaré near Villa Nueva, *Molina 92* (MEXU). **EL SALVADOR. Santa Ana:** alrededores de la finca El Panorama, en la cima del cerro El Yupe, 7 km al NE de Candelaria de la Frontera, *Linares et al. 1342* (MEXU). **La Libertad,** Jardín botánico La Laguna, zona 18, 13°40', 89°15', *Renderos 510* (MEXU). **San Miguel:** alrededores del volcán San Miguel, *Schwabe & Kailing s/n* (MEXU). **NICARAGUA. Granada:** camino a Charco Muerto, 3 km al E de Casa de Tejas, sobre el camino; *Araquistain & Moreno 2829* (MEXU). **Matagalpa:** E de Laguna Moyúa, 12°36' N, 86°03' W, *Sandino & Guzmán 827* (MEXU); 6 km. South of Dario, 12°40' 11" N, 86°07' 46" W, *Harmon & Fuentes 6349* (ENCB). Momotombo, *Smith 158* (MEXU). **COSTA RICA. Puntarenas:** SE of headquarters of Princess Hacienda. San Miguel de Barranca, 1-2 km N of Pan-American highway at Puntarenas junction, *Weston et al. 5656* (MEXU).

*Mirabilis L. sectio Himalaicae sect. nov.* Typus sectionis: *Mirabilis himalaica* (Edgew.) Heimerl

Herbae annuae. Caulis pubescens. Folia secus caulem disposita, tenuia, margine integro, basalia petiolata. Inflorescentia vix ramosa; bractee 5, venatione non manifesta, apice acuto, connatae; involucrum leviter accrescens, anguste campanulatum, flores tres ferens. Perianthium campanulatum, atro-roseum vel megenteum; stamina 4-5, exserta. Fructus obovoideus, leviter 5-costatus, mucilaneus ubi humidus.

**Herbáceas anuales.** Tallo pubescente. **Hojas** distribuidas a lo largo de todo el tallo, delgadas, margen entero, hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** escasamente ramificadas; brácteas 5, venación no evidente, ápice agudo, connatas, involucro ligeramente acrescente, angostamente campanulado, sosteniendo 3 flores. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto campanulado, rosa oscuro a magenta; estambres 4-5, exsertos. **Fruto** obovoide, ligeramente 5-costillado, mucilaginoso cuando húmedo.

Sección nueva monotípica que incluye a la única especie que se distribuye naturalmente en Asia y que es anual. En su aspecto general es muy similar a *M. oxybaphoides* y *M. violacea*, que también son herbáceas pero perennes.

***Mirabilis himalaica*** (Edgew.) Heimerl, Nat. Pflanzenfam. 3(1b): 21. 1889. *Oxybaphus himalaicus* Edgew., Trans. Linn. Soc. London 20: 87. 1851. Tipo: India, Himalaya, in valle flum. Dhauli, 7000-8000 ft, 1844, *Edgeworth s/n* (Isotipo: K-Imagen!).

**Herbáceas anuales.** Tallo pubescente, tricomas divergentes, distribuidos en 2-3 líneas longitudinales o en toda la superficie. **Hojas** generalmente distribuidas a lo largo de todo el tallo, las del mismo par de igual tamaño, verde oscuro, delgadas, margen ciliado, entero; hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** ramificada, con patrón de ramificación simpodial; brácteas 5, cartáceas, verde-olivo a verde, venación no evidentes, ápice agudo, connatas, involucre puberulento o pubescente con tricomas glandulares estipitados, ligeramente acrescente, angostamente campanulado a rotado, 5.0-7.0 mm de largo, 3.5-9.0 mm de ancho, sosteniendo 3 flores, brácteas foliáceas asociadas a los involucros ausentes. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto campanulado, 6.0-10.0 mm de largo, rosa oscuro a magenta; puberulento; estambres 4-5, filamentos blancos o amarillo pálido, exsertos. **Fruto** obovoide, 4.1-5.3 mm de largo, 2.2-3.3 mm de ancho, ápice truncado, ligeramente 5-costillado, glabro, liso, rafidios en la superficie presentes, mucilaginoso cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** no estudiados.

**Distribución y hábitat:** Centro Sur de China y Norte de la India; en matorrales y praderas, en orilla de los ríos, entre paredes y grietas de las rocas, a orilla de los caminos; en altitudes de 700-2750 (-3400) m s.n. (Lu y Gilbert, 2003). La especie ha sido colectada con flores y/o frutos de agosto-octubre.

**Comentarios.** Esta especie destaca por su peculiar distribución, ya que es la única especie que se encuentra naturalmente fuera del Continente Americano (Lu y Gilbert, 2003). Heimerl (1889) describió la variedad *chinensis*, esta variedad y la típica se distinguen principalmente por el número de estambres, ya que tienen 5 y 4, respectivamente.

**Ejemplares examinados representativos:** **China:** Yunnan, Yü 10616, 13378 (GH); Wang 69246 (GH). Szechuan, Kangtin Hsien: Tachienlu, Fang 3707 (GH, US). **Nepal:** Dhaulagiri Zone, Mustang Distr., Tukuhe (2590 m) – Yak Kharka (3850 m), 29°40' N, 83°35' E, Suzuki *et al.* 81606, 11196 (HUH). Karnali Zone, Dolpa Distr, Dunai (2090 m) – Juphal Airport (2480 m) Quadrat # 14 (Cedrus 2680 m), 28°50' N, 82°50' E, Minaki *et al.* 04521 (HUH).

## Especies de posición dudosa

*Mirabilis grandiflora* (Standl.) Standl., Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 8: 5. 1923. *Allionia grandiflora* Standl., J. Wash. Acad. Sci., 13: 5. 1923. Tipo: México, Oaxaca, Tututepec, Cerro Jucusá, 240 m, 13/diciembre/1921, C. Conzatti 4449 (Holotipo: US-Imagen!).

*Mirabilis russellii* Le Duc, Sida 15(4): 585. 1993. Tipo: México, Jalisco, on the Banks along the entrance road to the UNAM Biological Research Station, Chamela, in tropical deciduous forest, 10/agosto/1992, Le Duc 250 (Holotipo: TEX, Isotipo: MEXU! NY-Imagen!).

**Sufruticosas.** Tallo pubescente, tricomas divergentes, distribuidos en toda la superficie. **Hojas** generalmente distribuidas a lo largo de todo el tallo, las del mismo par de igual tamaño, verde claro a glaucas, suculentas, margen ciliado, entero; hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** ramificada, con patrón de ramificación simpodial; brácteas 5, cartáceas, verde-olivo a verde, venación no evidente, ápice agudo, connatas, involucre puberulento con tricomas multicelulares uniseriados, ligeramente acrescente, angostamente campanulado, 9.0-13.0 mm de largo, 5.0-10.5 mm de ancho, sosteniendo 1 flor, brácteas foliáceas asociadas a los involucros ausentes. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto infundibuliforme, 15.0-22.0 mm de largo, blanco a rosa claro; puberulento; estambres 5, filamentos morado-lavanda, cortamente exertos. **Fruto** obovoide, 4.3-5.6 mm de largo, 1.7-2.5 mm de ancho, ápice truncado, evidentemente 5-costillado, puberulento, tricomas unicelulares, con tubérculos generalmente arreglados en líneas longitudinales discontinuas, rafidios en la superficie presentes, mucilaginoso cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** médula parenquimatosa; tejido conjuntivo

fibroso; floema arreglado en bandas cortas. El número de haces medulares no se pudo determinar.

**Distribución y hábitat:** Oeste de México, con una distribución disyunta en los estados de Jalisco y Oaxaca; en bosque tropical caducifolio; en altitudes de 20-220 (-660) m s.n.m. La especie ha sido colectada con flores y/o frutos en febrero y marzo y de julio a diciembre.

**Comentarios.** La posición de esta especie sigue siendo controvertida, cuando fue descrita bajo el género *Allionia* (= sección *Oxybaphus*) por Standley (1923) el autor mencionó que “el aspecto general de la especie recuerda a especies de *Mirabilis* (= sección *Mirabilis*) pero posee caracteres diagnósticos de *Allionia*, aunque con el perianto más largo. Más tarde, Le Duc (1993), cuando describió a *M. russellii* (que en este estudio se consideró sinónimo de *M. grandiflora*) mencionó que el taxón está relacionado con la tradicional sección *Oxybaphoides*, por su hábito e involucros uniflorados y ligeramente acrescentes. Sin embargo, Spellenberg y Rodríguez (2001) la excluyeron de dicha sección, argumentando que el taxón está más relacionado con especies de la tradicional sección *Mirabilis*, sobre todo por la apariencia general del fruto. En este estudio, si bien la especie resultó estar más relacionada con la sección *Oxybaphoides*, no hay caracteres morfológicos que apoyen dicha relación y bajo la nueva circunscripción que se sugiere para esta sección, *M. grandiflora* no posee la combinación de caracteres que la definen (*i.e.* herbáceas perennes, tejido conjuntivo parenquimatoso, involucros con tricomas glandulares estipitados y fruto ligeramente 5-costillado).

**Ejemplares examinados representativos: MÉXICO. Jalisco: La Huerta,** Estación de Biología, Camino de Entrada, Ayala 847 (MEXU); *Le Duc 250, 250-A* (MEXU); La Huerta, camino Eje Central en el cruce con el sendero El Tejón, dentro de la Estación de Biología Chamela, 19°30'20.1" N, 105°2'15.6" W, *Domínguez 506A* (MEXU); en la marca de 800 m en el sendero de Calandria, dentro de la Estación de Biología de Chamela, 19°30'10" N, 105°1'56" W, *Calónico & Domínguez 4877; Domínguez 567* (MEXU); a 2 km al N de las oficinas de la Fundación Ecológica Cuixmala camino hacia El Mirador, 19°25'28" N, 104°59'1" W, *Téllez et al. 13322; Calónico 5588* (MEXU); camino de entrada a la estación de Biología de Chamela, 19°29'49" N, 105°2'43" W, *Domínguez 728* (MEXU); camino de entrada a la estación de Biología de Chamela, entronque sendero Perico, 19°29'44" N, 105°2'35" W, *Domínguez 378* (MEXU); cruce del sendero Chachalaca con el camino Antiguo Sur, dentro de la Estación de Biología de Chamela, 19°29'45" N, 105°2'28" W, *Domínguez & Calónico 973; Domínguez 398* (MEXU); al lado de la carretera Chamela-Careyes, en el km 62.5, 19°30'55" N, 105°03'45" W, *Téllez & Domínguez 190* (MEXU); intersección del Eje



Central y el sendero Calandria, Estación de Biología Chamela, 19°30'19" N, 105°2'18" W, *Calónico* 4760 (MEXU); alrededor del km 8 del camino viejo de terracería a Nacastillo, que inicia en el km 63.5 de la carretera Barra de Navidad-Puerto Vallarta, 19°31'35" N, 105°1'20" W, *Calónico et al.* 4074 (MEXU); alrededor del km 7 del camino viejo de terracería a Nacastillo, que inicia en km 63.5 de la carretera Barra de Navidad-Puerto Vallarta, 19°31'51" N, 105°01'15" W, *Calónico et al.* 4035 (MEXU); arroyo Colorado, Estación de Biología Chamela, 19°31'12" N, 105°2'51" W, *Calónico & Domínguez* 4969 (MEXU); arroyo Colorado, cerca del camino final Eje Central, 19°30'53" N, 105°2'19.1" W, *Calónico* 7742; *Domínguez* 481 (MEXU); en la intersección del Arroyo El Colorado con la brecha del lindero Este, *Magallanes* 490 (MEXU); Rancho Cuixmala. Junction of Cumbres 2 and Cumbres 1 roads, where the road leaves the Rio Cuixmala and heads W, 19°25'30"N, 104°57'W, *Lott et al.* 4085 (MEXU). **Puebla: Coxcatlán**, valle de Tehuacán Cuicatlán, NE de San Rafael, 18°12'11"N, 97°08'20"W, *Luna* 23 (MEXU). **Oaxaca: San Miguel del Huerto**, Distrito Pochula, San Miguel del Puerto, 4.7 km hacia Yuviaga, El Mirador, 15° 57' 7" N, 96° 10' 42" W, *Perret et al.* 736 (MEXU). **San Pedro Huamelula**: a 8 km al S de San Isidro Chacalapa, 15°52'53 N, 95°56'10 W, *Martínez & Elorsa* 32686 (MEXU); Distrito Tehuantepec, Playa Grande, 2.7 km N siguiendo la brecha, ó 1.5 km S de la desviación de la carretera costera, 15°51'49" N, 95°54'31" W, *Salas & Castrejón* 2542 (MEXU); Distrito Tehuantepec. San Isidro Chacalapa, 5.4 km al N de la desviación de la carretera costera, 15°54'19" N, 95°55'44" W, *Perret et al.* 673 (MEXU). **Santa María Huatulco**: 5 km de la carretera nacional por la brecha a las playas de Cacaluta, 15°45'10" N, 96°10'10" W, *Castillo et al.* 9552 (MEXU); por el limite noreste del Parque Nacional Huatulco. A 366 m al SW de la entrada a la Universidad del Mar Campus Huatulco, 15°46'47" N, 96°9'42" W, *Zafra et al.* 1043, 1044 (MEXU); Puente del río Cacaluta, 15°46'36" N, 96°10'30" W, *Saynes & Sánchez* 5051 (MEXU). **Santiago Astata**, Distrito Tehuantepec. Barra de la Cruz, 4 km NE LR, ladera arriba del puente del Ciruelo 15°52'0" N, 95°57'15" W, *Castrejón et al.* 1098 (MEXU); arroyo Papaya, carr. Salina Cruz-Pochutla. Distr. Tehuantepec, 15°59' N, 95°40' W, *Martínez*, 1970 (MEXU); Dto. Tehuantepec. Loc. A 500 m al N de Playa Grande, 15°50'56 N, 95°54'11 W, *Castrejón & Martínez* 32908 (MEXU); a 2 km al N de Barra de la Cruz, 15°50'50 N, 95°58'46 W, *Castrejón* 33139 (MEXU); Dto. Tehuantepec. A 4 km al N de Puente Zimatan, camino a Xanadi, *Martínez et al.* 32484 (MEXU); Dto. Tehuantepec. Tapanala, 1 km E, por el Guayacán, 15°57'43" N, 95°42'56" W, *Castrejón et al.* 1012 (MEXU); Distrito Tehuantepec. Barra de la Cruz, 1.6 km NW LR, a la desviación de la carretera costera, 15°51'50" N, 95°58'57" W, *Elorsa*, 2324 (MEXU). Cerro Jucusá, Tututepec, 240 m Distrito de Juquila, *Conzatti & Standley* 4449 (MEXU)

***Mirabilis melanotricha* (Standl.) Spellenb.**, *Phytologia* 85(2): 99-104. 1998. *Allionia melanotricha* Standl., *Contr. U. S. Natl. Herb.* 12: 351. 1909. Tipo: EUA, Arizona, Barfoot Park, in the Chiricahua Mountains, 2425 m, septiembre/1907, *J. C. Blumer* 1384 (Holotipo: NMC; Isotipos: NY-Imagen!, US-Imagen!). *Oxybaphus melanotrichus* (Standl.) Weath., *Proc. Amer. Acad.* 45: 425. 1910.

*Allionia deltoidea* Standl. *Contr. U.S. Natl. Herb.* 13: 405. 1911. Tipo: México, Coahuila, La Ventura, 2-5/agosto/1896, *E. W. Nelson* 3923 (Holotipo: US-Imagen!).

**Sufruticosas.** **Tallo** pubescente, tricomas divergentes, distribuidos en 2-3 líneas longitudinales. **Hojas** generalmente distribuidas en la mitad inferior del tallo, las del mismo par de igual tamaño, verde claro a glaucas, delgadas, margen ciliado o glabro, entero; hojas basales pecioladas. **Inflorescencia** ramificada, con patrón de ramificación simpodial; brácteas 5, cartáceas, verde-olivo a verde o café pálido-café, prominentemente venadas, ápice agudo, connatas, involucro viloso con tricomas multicelulares uniseriados, muy acrescente, ampliamente campanulado a rotado, 3.5-5.0 mm de largo, 5.0-8.0 mm de ancho, sosteniendo 3 flores, brácteas foliáceas asociadas a los involucros ausentes. **Flores** sésiles, no asociadas a la vena media de las brácteas involucrales; perianto campanulado, 8.5-12.5 mm de largo, rosa oscuro a magenta; glabro; estambres 3, filamentos blancos a amarillo pálido, cortamente exsertos. **Fruto** obovoide, 3.5-4.3 mm de largo, 1.4-1.8 mm de ancho, ápice truncado, evidentemente 5-costillado, puberulento, tricomas unicelulares, con tubérculos generalmente arreglados en líneas longitudinales continuas, rafidios en la superficie ausentes, mucilaginoso cuando húmedo. **Caracteres anatómicos del tallo:** médula parenquimatosa, 20-44 haces medulares; tejido conjuntivo fibroso, floema arreglado en bandas cortas.

**Distribución y hábitat.** Sur de Estados Unidos en Arizona, Colorado, Nuevo Mexico y Texas y del norte al centro de México en Chihuahua, Durango, Guanajuato, Querétaro, Hidalgo, Estado de México, Distrito Federal y Puebla; bosque de *Pinus*, bosque de *Quercus*, matorral xerófilo y pastizal; laderas, cañadas, a lo largo de arroyos y en lugares perturbados; en altitudes de 1500-3100 n s.n.m. La especie ha sido colectada con flores y/o frutos de julio a septiembre y con menos frecuencia en marzo.

**Comentarios.** Standley (1911) notó que esta especie es una de las más variables del género en cuanto a la forma de las hojas (lanceoladas, ovado-lanceoladas a ovado-deltaideas, elípticas con base cordada, truncada, cuneada o cortamente atenuada) y que los septos de los tricomas del involucro varía de color a través de su área de distribución; Spellenberg (2003) observó que *Mirabilis melanotricha* presenta una combinación de tres caracteres distintivos que facilita el reconocimiento: 1) el hábito erecto, 2) las hojas verde brillante y usualmente glabras y 3) los involucros con tricomas de septos oscuros. En este trabajo se

observó que además de estos caracteres, *M. melanotricha* se distingue por la pubescencia en líneas longitudinales del tallo y por el fruto puberulento y ligeramente tuberculado.

Spellenberg (2001) menciona que en la parte norte de su área de distribución (hasta Durango) se presentan las plantas de hojas angostas, mientras que en este estudio se observó que en la parte sur de distribución (Puebla) se presentan las plantas más foliosas y ramificadas.

**Ejemplares examinados representativos: ESTADOS UNIDOS.** Nevada, Vicinity of Las Vegas, Gallinas Creek, *Arsène 17556* (US). Colorado: La Plata, Durango, *Colorado expedition 2923b* (US). Arizona: Cochise, Bar-fot fore station, Chiricahua National Forest, *Eggleston 10810* (GH, US). Greenlee, Apache-Sitgreaves National Forest. Around KP Cienega Campground, east of route 191 on the Mogollon Rim, *Chamberland 1655* (ARIZ). Nuevo Mexico: Colfax, vicinity of Ute Park, *Standley 13322, 13681, 14217* (US). Grant, Fort Bayard Watershed, *Blumer 232* (GH). Lincoln, White Mountains, *Wooton 221, 588, 3898, 3899* (US). Lower Forest Service Cabin, Sierra Blanca, Scramento Mts., *Eggleston 18858* (US). Sandoval, Sandia Mountains, Placitas, *Wooton s/n* (US). Sierra, around the south end of the black range, *Metcalfe 1260* (CAS). Socorro, Mogollon mountains, on Mollogon creek, *Metcalfe 664* (GH). Tarrant, about 1 mile east of 4th of July Campground west of Tajique, Cibola National Forest, *Norris 17856* (MEXU). Sandia Mountains, *Ellis 141* (US). Vermejo Park, *John 92* (GH). Near the Lincoln National Forest, *Plummer s/n* (US). Pecos National Park, Panchudo Ranger Station, *Rudolfsh s/n* (US). Pecos River National Forest, *Standley 4539* (GH, US). Sandia Mountains, *Worton s/n* (US). MÉXICO. Chihuahua: Temosachic, Cañón Huahuatán, 10 mi SE de Madera, *Muller 3456* (GH). In cornfield near Creel, *Bye 1814* (MEXU). Gonogochic, near Creel; moist meadow west of village, *Bye 4777* (MEXU). Southwest of San Buenavista along jeep rd, leading from El rancho de la Tinaja to Río Santa María (roughly east/west ca. 12 mi.), collections from roadside near tributaries of Río Santa María, *Mayfield et al. 232* (MEXU). Northeast of Colonia Pacheco, *Pennel 19187* (GH). Near colonia García in the Sierra Madre, *Townsend & Barber 244* (MEXU). Durango: km 26 de Tepehuanes hacia Guanacevi, *Bravo & Ramos 121* (ENCB). San Luis Potosi: 5 km W of San Francisco on hwy from Rio Verde to SLP, on side road to microwave tower, *Fryxell 3807* (ENCB). Guanajuato: Guanajuato, 8 km al NNW de Santa Rosa por la brecha a Picones, *Zamudio & Murillo 10830* (MEXU). 22 km al NE de León, sobre la carretera a San Felipe, *Rzedowski 52378* (MEXU). Roadside Dolores Hidalgo, *Genelle & Fleming 887* (MEXU). Puebla: Libres, San Isidro, *Ventura 22232* (MEXU). Hidalgo: Ajacuba, camino a "La Morena", al E del poblado Emiliano Zapata, vertiente S de la sierra de Chicavasco, ejido E. Zapata, *Díaz et al. 856* (MEXU). Tepeapulco, Cerro del Xihuingo, *Ventura 1848* (MEXU). Estado de México: Huehuetoca, vertiente W del cerro Sincoque, *Rzedowski 34321* (ENCB). Otumba, Cerro Gordo, *Castilla & Tejero 559* (ENCB). 6 km al W de San Cristóbal Ecatepec, parte alta de la Sierra de Guadalupe, *Rzedowski 32171* (ENCB, MEXU). Distrito Federal: Sierra de Guadalupe, al N de la ciudad de México, *Paray 381* (ENCB); vertiente E del cerro de Santa Catarina, cerca de Santa Catarina, delegación Tláhuac, *Rzedowski 26039* (ENCB). Sierra de Guadalupe, 5 km al NNW de Cuatepec, *Rzedowski 28597* (ENCB); parte alta del cerro de Santa Catarina, cerca de Santa Martha Astahuacán, *Rzedowski 30859* (ENCB).

## LITERATURA CITADA

- DIGGS, G. M., B. L. L. LIPSCOMB y R. J. O'KENNON. 1999. Flora of North Central Texas. *Sida* 16: 840.
- FAY, J. J. 1980. Nyctaginaceae. Pp. 1-54 in *Flora de Veracruz* fasc. 13, ed. A. Gómez-Pompa. Xalapa: Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos.
- FISHBEIN, M. y V. STEINMANN. 2008. Rediscovery of *Mirabilis hintoniorum* (Nyctaginaceae) a striking four-o'clock endemic to the Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. *J. Bot. Res. Inst. Texas* 2(1): 547-550.
- HEIMERL, J. D. 1889. Nyctaginaceae. En: A. ENGLER y K. PRANTL, *Die natürlichen pflanzenfamilien*. III, 1(b): 14-32.
- HEIMERL, J. D. 1934. Nyctaginaceae. In: A. ENGLER and K. PRANTL (eds.). *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, Leipzig. 16c: 86-134.
- HERNÁNDEZ-LEDESMA P. y H. FLORES:O. 2003. Nyctaginaceae de Hidalgo, México. An. Inst. Biol. Univ. Nal. Aut. Méx., Ser. Bot. 74(2): 231-187.
- JOHNSTON, I.M. 1944. Plants of northern Mexico, V. *J. Arnold Arbor*. 25: 162-182. 1944.
- Le DUC, A. 1993. A new species of *Mirabilis* (Nyctaginaceae) from Jalisco, México. *Sida* 15(4): 585-587.
- Le DUC, A. 1995. A revision of *Mirabilis* section *Mirabilis* (Nyctaginaceae). *Sida* 16(4): 613-648.
- LEVIN, R. A. 2000. Phylogenetic relationships within Nyctaginaceae tribe Nyctagineae: evidence from nuclear and chloroplast genomes. *Syst. Bot.* 25(4): 738-750.
- LU, D. y M. G. Gilbert. 2003. Nyctaginaceae. *Flora of China* 5: 430-434.
- PILZ, G. 1978. Systematics of *Mirabilis* subgenus *Quamoclidion* (Nyctaginaceae). *Madroño* 25(3): 113-176.
- REED, C. F. 1979. Nyctaginaceae. En: CORRELL, D. S. y M. C. JOHNSTON (eds.) *Manual of the Vascular Plants of Texas*. University of Texas at Dallas. pp. 574-599.
- SHINNERS, L. H. 1951. The north species of *Mirabilis* (Nyctaginaceae). *Field and Lab.*, 19: 173-182.
- SPELLENBERG, R. 2001. Nyctaginaceae. En: J. RZEDOWSKI y G. CALDERÓN DE RZEDOWSKI (eds.). *Flora del Bajío y Regiones Adyacentes*. Fascículo 93. Instituto de Ecología A. C. Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Mich., México. 98 págs.
- SPELLENBERG, R. 2003. Nyctaginaceae. En: FLORA OF NORTH AMERICA EDITORIAL COMMITTEE (ed.). *Flora of North America*. Vol 4. Oxford University Press, Inc. New York. pp. 14-74.

- STANDLEY, P. C. 1909. The Allioniaceae of the United States, with notes on Mexican species. *Contrib. U. S. Nat. Herb.* 10: 34-54.
- STANDLEY, P. C. 1911. The Allioniaceae of Mexico and Central America. *Contrib. U. S. Nat. Herb.* 12: 377-430
- STANDLEY, P. C. 1918. Allioniaceae. Pp. 171-254 in *North American Flora* vol. 21, part 3. New York: New York Botanical Garden.
- STANDLEY, P.C. 1923. New species of plants of western Mexico. *J. Wash. Acad. Sci.* 13: 5.
- STANDLEY, P. C. 1931. The Nyctaginaceae and Chenopodiaceae of northwestern South America. *Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser.* 11(3): 171-254.
- STANDLEY, P. C. y J. A. STEYERMARK. 1946. Nyctaginaceae. In: *Flora of Guatemala. Fieldiana Bot.* 24(4): 174-192.
- TURNER, B. L. 1991. A new gypsophilic species of *Mirabilis* (Nyctaginaceae) from Nuevo León, México. *Phytologia* 70(1): 44-46.
- TURNER, B. L.. 1993. Texas species of *Mirabilis* (Nyctaginaceae). *Phytologia* 75(6): 432-451.

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

Este estudio tuvo como propósito someter a prueba las hipótesis de monofilia de *Mirabilis* y de sus secciones, evaluando los caracteres morfológicos que han sido utilizados tradicionalmente para clasificar al género y otras fuentes de evidencia que no habían sido utilizadas o que habían sido utilizadas en un muestreo pobre dentro del género. Se utilizaron 63 caracteres morfológicos con potencial filogenético. Se hizo una contribución al conocimiento de la anatomía del tallo para 24 especies de *Mirabilis*. Este estudio demostró que como todas las Nyctaginaceae, el género presenta crecimiento secundario vía cámbium sucesivo (Carlquist, 2004, 2007), presentándose variación en los tejidos originados de los meristemas, tanto en médula, cilindro vascular, córtex, epidermis y/o peridermis. Los caracteres como tipo de médula, número de haces medulares, tipo de tejido conjuntivo y arreglo del floema se utilizaron en el análisis cladístico. El estudio de la anatomía del tallo de *Mirabilis* reveló que hay una gran variación interespecifica de caracteres anatómicos, incluyendo algunos caracteres novedosos para la familia tales como las braquiesclereidas en *M. coccinea* y *M. laevis* y rayos paedomórficos en *M. glabrifolia*, *M. jalapa* y *M. viscosa*. Este estudio permitió además interpretar el hábito para algunas especies de manera diferente de como se había descrito en la literatura; de esta manera, se consideraron herbáceas las especies con tejido conjuntivo y médula parenquimatosa; sufruticosas las que tienen tejido conjuntivo fibroso, ya sea con médula parenquimatosa ó esclerificada, y subarbustos a aquellas con tejido conjuntivo fibroso y que presentaron las paredes de las fibras más engrosadas y médula ligeramente esclerificada, con esclereidas de pared delgada. Estos resultados resaltan la importancia de los estudios de anatomía del tallo como una herramienta fundamental para caracterizar el hábito.

Además de los caracteres anatómicos, se utilizaron caracteres derivados de dos marcadores moleculares, ITS del núcleo y *trnH-psbA* del cloroplasto. Se hizo un análisis de los datos bajo el criterio de parsimonia para 36 especies de *Mirabilis*, representando cinco de las seis secciones en las que tradicionalmente está clasificado el género y 22 taxones que se utilizaron como grupo externo. Los resultados corroboraron la monofilia de *Mirabilis*, lo cual concuerda con los resultados previos de Levin (2000) y Douglas y Manos (2007)

quienes hicieron un muestreo poco representativo. El clado de *Mirabilis* está apoyado por una combinación única de cinco caracteres, de los cuales el de las inflorescencias cimosas, ha tenido importancia taxonómica y resultó ser una sinapomorfía, mientras que las hojas del mismo tamaño en cada par, con margen entero, los frutos obovoides y sésiles resultaron homoplásicos. Ninguna de las secciones del género reconocidas en la clasificación tradicional se recuperó como monofilética, contrariamente a los resultados de Levin (2000) que recuperó como monofileticas las secciones *Mirabilis* y *Oxybaphoides*. El árbol de consenso resultado de doce árboles igualmente parsimoniosos sugiere que *Mirabilis himalaica*, especie endémica de Asia, es la hermana del resto de las especies, las cuales se agruparon en cinco clados principales que coinciden sólo parcialmente con las secciones reconocidas tradicionalmente. De acuerdo a estos resultados, se re-circunscribieron cuatro de las secciones. La sección *Quamoclidion* (*sensu* Pilz, 1978) se considera ahora en un sentido estricto, excluyendo a *M. triflora* que quedó anidada con especies de la sección *Mirabilis*. Levin (2000) sugiere ya este concepto de *Quamoclidion*, pero con la diferencia de que en sus resultados *M. triflora* queda en una posición politómica con el clado que forman las demás especies de *Quamoclidion* y con otro clado formado por dos especies norteamericanas de la sección *Oxybaphoides* (*sensu* Spellenberg y Rodríguez, 2001). Como consecuencia de la exclusión de *M. triflora* de esta sección, se sugiere un nuevo nombre para la sección, el de *Multiflora*, ya que el tipo que da nombre a la sección es precisamente el de la especie excluida. De esta manera, la sección *Multiflora* se define como un clado apoyado por una combinación única de 13 caracteres homoplásicos. Debido a que están representadas todas las especies de la sección se sugieren las relaciones filogenéticas entre las especies.

La posición *M. triflora* con las especies de la tradicional sección *Mirabilis*, dio como resultado su re-circunscripción. De esta forma, la sección se define como un clado apoyado por una combinación única de siete caracteres homoplásicos: una flor por involucro, el perianto infundibuliforme, los estambres exertos menos de dos veces la longitud del perianto, con filamentos de color morado lavanda, los frutos oblongo elipsoides, ligeramente 5-costillados y no mucilaginosos cuando húmedos. En esta sección no se pueden inferir las relaciones filogenéticas entre las especies porque faltó incluir a *M.*

*donahooiana*, sin embargo, es de esperarse su posición dentro de la misma, ya que el taxón presenta todas las características que definen al clado.

La sección *Oxybaphoides* como tradicionalmente se ha descrito también se re-circunscribió, incluyendo dentro de ésta a *M. violacea* (tradicionalmente incluida en la sección *Oxybaphus*), el clado está apoyado por una combinación única de caracteres homoplásicos: herbáceas perennes, involucros con tricomas glandular estipitados, el fruto ligeramente 5-costillado y tejido conjuntivo parenquimatoso. En el muestreo original de la sección *Oxybaphoides* no se incluyeron a las especies sudamericanas, que incluyen a un grupo de aproximadamente doce especies poco conocidas, por lo que su posición continúa siendo incierta.

En este nuevo concepto de la sección *Oxybaphoides* destaca la exclusión de *M. laevis*, *M. oligantha* y *M. tenuiloba* que se caracterizan por ser sufruticasas o subarbutos. Estas tres últimas especies, forman un clado apoyado por una combinación única de cuatro caracteres homoplásicos: los involucros sosteniendo una flor, los involucros puberulento-pubescentes, el perianto blanco a rosa claro y la médula ligeramente esclerificada. Este clado se sugiere como la nueva sección *Laeves*, en la cual se pueden conocer las relaciones filogenéticas entre las especies. La posición de *M. himalaica* como grupo hermano de las demás especies incluidas, también involucra la exclusión de este taxón de la sección *Oxybaphoides*, en la que tradicionalmente había sido colocada. En consecuencia, se sugiere la nueva sección *Himalaicae*, que resalta por incluir a la especie que naturalmente se distribuye en Asia y la única que es herbácea anual.

El último clado resultado del análisis, incluye a la mayoría de las especies que tradicionalmente han sido consideradas en la sección *Oxybaphus* (excepto *M. violacea* y *M. melanotricha*) y a *M. coccinea* (tradicionalmente considerada la única especie de la sección *Mirabilopsis*), por lo que también se sugiere una re-circunscripción. Este clado sólo está apoyado por caracteres moleculares, pero tradicionalmente se trata de especies caracterizadas por tener los frutos evidentemente 5-costillados, con involucros muy acrescentes y ampliamente campanulados a rotados. En el muestreo de esta sección faltaron de incluir aproximadamente seis especies, por lo que su posición continúa siendo incierta.

Una de las secciones de la clasificación tradicional no fue incluida en este trabajo, la sección *Watsoniella* que incluye a una sola especie, *M. watsoniana*, que es endémica de



Guatemala y de la cual sólo se ubicó un fragmento del ejemplar tipo en el herbario de Berlín. De acuerdo con Le Duc (1995), esta sección se caracteriza por tener los involucros angostamente campanulados, ligeramente acrescentes, sosteniendo 2-3 flores, con perianto infundibuliforme, 3 estambres, fruto elipsoidal, costillado y tuberculado y no mucilaginoso cuando húmedo. Tomando en cuenta estos caracteres la posición de esta sección, es incierta, probablemente esté relacionada con la sección *Mirabilis* por los caracteres del involucro, el perianto infundibuliforme y por los frutos no mucilaginosos, sin embargo, presenta 2-3 flores y tres estambres como muchas especies de la sección *Oxybaphus* y no se sabe que tan costillado es el fruto.

Dos especies se consideran de posición dudosa. Una es *M. melanotricha* que presenta todas las características distintivas de la sección *Oxybaphus* en la que tradicionalmente se ha incluido. Sin embargo, resultó ser el grupo hermano del clado que contiene a la sección *Mirabilis*, sin embargo, no hay caracteres morfológicos que apoyen este clado. La otra especie de posición dudosa es *M. grandiflora* que resultó ser el grupo hermano de la sección *Oxybaphoides*, en este caso, tampoco hay caracteres morfológicos que apoyen este clado. Para tener mayor seguridad de la posición de estas especies se sugiere hacer un análisis que incluya a todas las especies del género o hacer un análisis con más marcadores moleculares.

#### LITERATURA CITADA

- CARLQUIST, S. 2004. Lateral meristems, successive cambia and their products: a reinterpretation based on roots and stems of Nyctaginaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 146:129-143
- CARLQUIST, S. 2007. Successive cambia revisited: ontogeny, histology, diversity, and functional significance. *J. Torrey Bot. Soc.* 134:301-332.
- DOUGLAS, N.A. & P.S. MANOS. 2007. Molecular phylogeny of Nyctaginaceae: taxonomy, biogeography, and characters associated with a radiation of xerophytic genera in North America, *Amer. Jour. Bot.* 94: 856-872.
- LE DUC, A. 1995. A revision of *Mirabilis* section *Mirabilis* (Nyctaginaceae). *Sida* 16: 613-648.
- LEVIN, R. A. 2000. Phylogenetic relationships within Nyctaginaceae tribe Nyctagineae: evidence from nuclear and chloroplast genomes. *Syst. Bot.* 25:738-750.
- SPELLENBERG, R. Y S. RODRÍGUEZ T. 2001. Geographic variation and taxonomy of North American Species of *Mirabilis*, section *Oxybaphoides* (Nyctaginaceae), *Sida* 19(3): 539-570.