



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSTGRADO

Revisión taxonómica del Género
Abelia (Caprifoliaceae) para México

1999
TESIS

Que para obtener el grado
académico de:

DOCTOR EN CIENCIAS (BIOLOGIA)

P r e s e n t a

JOSE ANGEL VILLARREAL QUINTANILLA

DIRECTOR DE TESIS: DR. JOSE LUIS VILLASEÑOR RIOS



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.

AGRADECIMIENTOS

Deseo hacer patente mi agradecimiento a mi director de tesis, el doctor José Luis Villaseñor Ríos y mis asesores, los doctores Patricia Dávila Aranda y Alfonso Delgado Salinas, por su apoyo y sus atinados comentarios.

Mi agradecimiento a un gran número de personas, sin las cuales, esta tesis no hubiera sido posible.

A los doctores Rafael Fernández, Guillermo Laguna, Oswaldo Tellez, Rafael Lira, Enrique Martínez y Beatriz Ludlow, por la revisión de capítulos de este trabajo.

Al Biólogo Armando Rodríguez por su apoyo en la toma de fotografías y conteos cromosómicos. Al Biólogo Miguel Agustín Carranza Pérez por su amistad y apoyo en cualquier tipo de necesidad. Al Ingeniero Juan Antonio Encinas por su estímulo en la realización del trabajo. A la M. en C. Sara Fuentes por su paciencia y dedicación en la toma de fotografías al MEB. A la T. L. Q. Angélica Martínez por su apoyo en el trabajo de anatomía.

Al personal de los Laboratorios de Semillas y Citogenética de la U.A.A.A.N. por las facilidades para realizar la germinación de semillas y conteos cromosómicos.

A los biólogos Abel García, Eleazar Carranza, Emmanuel. Pérez-Cálix e Ismael Calzada por su ayuda en la colecta de material en campo. Igualmente, al biólogo Isidro Mendez por su apoyo en la realización de los análisis fenéticos y cladísticos.

Finalmente mi profundo agradecimiento a la Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro por su apoyo y el brindarme la oportunidad de superación.

CONTENIDO

RESUMEN	v
INTRODUCCION	1
OBJETIVOS	3
ANTECEDENTES	4
METODOLOGIA	10
MORFOLOGIA	10
ANATOMIA	13
PALINOLOGIA	14
NUMEROS CROMOSOMICOS	16
ANALISIS FENETICO	17
ANALISIS FILOGENETICO	28
RESULTADOS	32
MORFOLOGIA Y ANATOMIA	32
FORMA DE CRECIMIENTO	32
TALLO	32
VASCULARIZACION NODAL	33
HOJA	34
VENACION	38
ANATOMIA FOLIAR	38
VESTIDURA	40
INFLORESCENCIA	40
CALIZ	45
COROLA	46
ANDROCEO	47
POLEN	47
GINECEO	62
GLANDULA NECTARIFERA	67
FRUTO	70
CROMOSOMAS	72
ANALISIS FENETICO	78
ANALISIS FILOGENETICO	85
DISCUSION	96
DISTRIBUCION GEOGRAFICA Y HABITAT	105
FITOGEOGRAFIA	108
IMPORTANCIA ECONOMICA	113
CONCLUSIONES	114
TRATAMIENTO TAXONOMICO	115
LA FAMILIA CAPRIFOLIACEAE	115
EL GENERO ABELIA	115
CLAVE PARA LA IDENTIFICACION DE ESPECIES MEXICANAS DE <u>Abelia</u>	117
<u>Abelia coriacea</u>	118
<u>Abelia floribunda</u>	123
<u>Abelia grandifolia</u>	129
<u>Abelia mexicana</u>	131
<u>Abelia occidentalis</u>	135
LITERATURA CITADA	139

INDICE DE CUADROS Y TABLAS

CUADROS

Número	Página
1. Ubicación de la familia Caprifoliaceae en diferentes sistemas de clasificación	5
2. Comparación de las tribus donde ha sido ubicado el género <u>Abelia</u> por diferentes autores	7
3. Comparación de diferentes clasificaciones del género <u>Abelia</u>	8
4. Medición del polen en <u>Abelia</u> al microscopio óptico ...	61
5. Números cromosómicos reportados de especies de <u>Abelia</u> y <u>Kolwitzia amabilis</u> . Tomado de Federov (1947), Goldblatt Y Johnson (1991) y Goldblatt (1981, 1984, 1988 y 1990)	72

TABLAS

Número	Página
1. Matriz de datos (MD) para el análisis fenético (I).....	21
2. Matriz de datos (MD) para el análisis fenético (II)....	28
3. Matriz de datos utilizada para el análisis filogenético de <u>Abelia</u>	31
4. Caracteres con mayor importancia en los tres primeros componentes principales.	84

INDICE DE FIGURAS

Número	Página
1. Forma de crecimiento en <u>Abelia</u>	33
2. Vascularización nodal en <u>Abelia occidentalis</u>	34
3. Diagramas que describen la variación, promedio y desviación estándar del largo de pecíolo y largo de la hoja en las especies americanas de <u>Abelia</u>	36
4. Diagramas que describen la variación, promedio y desviación estándar del ancho y la proporción (largo/ancho) de la hoja en las especies americanas de <u>Abelia</u>	37
5. Venación en la hoja de <u>Abelia</u>	41
6. Anatomía de la hoja de <u>Abelia</u> . Cortes en sección transversal.	42
7. Tricomas en <u>Abelia</u>	43
8. Diagramas que describen la variación, promedio y desviación estándar del largo de los tricomas simples en las especies americanas de <u>Abelia</u> , comparada con <u>A. chinensis</u>	43
9. Tricomas y estomas en <u>Abelia</u> vistos al MEB.	44
10. Flores en <u>Abelia</u>	48
11. Anatomía de la flor en <u>A. floribunda</u> . Cortes de botón.	49
12. Vascularización de flores de <u>A. coriacea</u>	50
13. Vascularización de flores de <u>A. floribunda</u>	51
14. Vascularización de flores de <u>A. grandifolia</u>	52
15. Vascularización de flores de <u>A. mexicana</u>	53
16. Vascularización de flores de <u>A. occidentalis</u>	54
17. Diagramas que describen la variación, promedio y desviación estándar del largo de las bractéolas del involuclero y largo de los pedicelos en las especies americanas de <u>Abelia</u>	55
18. Diagramas que describen la variación, promedio y desviación estándar del largo y ancho de los lóbulos del cáliz en las especies americanas de <u>Abelia</u>	56
19. Diagramas que describen la variación, promedio y desviación estándar del largo de los lóbulos del cáliz en el fruto y el largo de la corola en las especies americanas de <u>Abelia</u>	57
20. Diagramas que describen la variación, promedio y desviación estándar del ancho de la base del tubo de la corola y el ancho del ápice del tubo de la corola en las especies americanas de <u>Abelia</u>	58
21. Diagramas que describen la variación, promedio y desviación estándar del largo de los lóbulos de la corola y el largo del fruto en las especies americanas de <u>Abelia</u>	59
22. Diagramas que describen la variación, promedio y desviación estándar del largo del rostro y la proporción rostro/largo del fruto en las especies americanas de <u>Abelia</u>	60

23. Polen de <u>Abelia</u> visto al microscopio óptico	63
24. Polen de <u>Abelia</u> visto al MEB.	64
25. Polen de <u>Abelia</u> visto al MEB.	65
26. Polen de <u>Abelia</u> visto al MEB.	66
27. Glándulas nectaríferas en <u>Abelia</u> vistas al microscopio óptico.	68
28. Glándulas nectaríferas en <u>Abelia</u> vistas al MEB.	69
29. Corte del dientecillo del borde de la hoja donde se muestra el nectario extrafoliar en <u>A. occidentalis</u> . ..	70
30. Fruto e involucelo en <u>Abelia</u>	74
31. Semilla en <u>Abelia</u>	75, 76
32. Células radicales donde se muestran los cromosomas. ...	77
33. Fenograma que muestra la formación de grupos en las poblaciones de <u>Abelia</u> mexicanas.	82
34. Arreglo definido por el primer y segundo componentes principales para ejemplares mexicanos de <u>Abelia</u>	83
35. Arreglo definido por el primer y tercer componentes principales para ejemplares mexicanos de <u>Abelia</u>	83
36. Fenograma que muestra las relaciones fenéticas entre las especies de <u>Abelia</u> en México.	84
37. Cladograma de consenso estricto con base en los 81 árboles obtenidos con el programa PAUP.	91
38. Cladograma que muestra las relaciones filogenéticas entre especies de los géneros <u>Abelia</u> , <u>Zabelia</u> y <u>Kolkwitzia</u>	92
39. Distribución geográfica de las especies de <u>Abelia</u> en México.	107
40. <u>Abelia coriacea</u> Hemsl. var. <u>subcoriacea</u>	121
41. <u>Abelia floribunda</u> (M. Martens & Galeotti) Decne. var. <u>floribunda</u>	128
42. <u>Abelia grandifolia</u> Villarreal.	133
43. <u>Abelia mexicana</u> Villarreal.	134
44. <u>Abelia occidentalis</u> Villarreal.	138

RESUMEN

El género Abelia es un grupo de plantas arbustivas distribuidas en las regiones templadas y montañosas del este de Asia y México. El género se caracteriza por sus sépalos persistentes, corola infundibuliforme o tubular, ovario y fruto alargado y seco. En este estudio se incluyen datos sobre la morfología, anatomía, palinología, citología y observaciones en campo de los representantes del género en México. Se incluye la historia taxonómica, claves para especies, descripciones, sinonimia, datos de hábitat y distribución geográfica. Se proporcionan asimismo los datos de los especímenes estudiados.

Mediante un análisis fenético, que incluyó 38 caracteres y 80 estados, se determinaron los taxa que integran el género en América (Nuevo Mundo). Los resultados apoyan la delimitación de taxa de Abelia en México, muestran la formación de siete grupos correspondientes a cinco especies, tres de ellas nuevas, además de dos variedades propuestas como nuevas en este trabajo.

Mediante un análisis cladístico se exploraron las relaciones filogenéticas entre las especies del género, el cual define al grupo de especies mexicanas como monofilético dentro del género Abelia. Como grupo externo se utilizó a Kolkwitzia amabilis, género monotípico considerado por Fukuoka (1968) y Weberling (1966) como el más relacionado con Abelia. El análisis permite la definición de tres clados; el primero formado por las especies de la sección Zabelia, otro constituido por las especies de la sección Abelia y el tercero conformado por las especies mexicanas (sección Vesalea). Estos

resultados apoyan la circunscripción taxonómica propuesta por Fukuoka (1968) y Hara (1983). La sección Vesalea se comporta como monofilética y muestra una mayor relación con la sección Abelia.

INTRODUCCION

El género Abelia R. Br., ubicado en la familia Caprifoliaceae y caracterizado por su cáliz persistente, flores infundibuliformes o tubulares y fruto seco, comprende unas 25 especies (sensu lato) o 15-18 especies (sensu stricto) de arbustos deciduos (Hutchinson, 1967; Hara, 1983). Se distribuye en las regiones templadas y áreas montañosas en los trópicos del hemisferio norte y presenta una distribución discontinua localizándose en el este de Asia, China y la región de los Himalayas en el viejo mundo y en el este de Norteamérica en el nuevo mundo (Good, 1974). En América, el género está restringido a México, donde se desconocía el número de especies que lo forman y las características de las mismas. Abelia presenta flores vistosas, lo que ha ocasionado que algunas de sus especies sean empleadas como ornamentales, de las cuales Bailey (1977) cita cuatro, entre ellas A. floribunda (M. Martens & Galeotii) Decne., que habita en México.

Standley (1922) reconoce dos especies en su libro "Trees and Shrubs of Mexico", que se distribuyen desde Oaxaca hasta Nuevo León. Este trabajo es la única referencia taxonómica para el género en México, que por su extensión, sus descripciones son someras.

Tomando en consideración que los trabajos taxonómicos, como monografías y revisiones, son la base para el conocimiento de los recursos naturales y sirven de apoyo para el entendimiento de los patrones de biodiversidad (Toledo, 1994), y que en particular, una revisión taxonómica incide en el estudio de un taxón, este trabajo

tiene como proposito evaluar el estado taxonómico de las especies mexicanas del género Abelia, incluyendo su distribución y relaciones filogenéticas.

OBJETIVOS

Debido a la escasa información que sobre el género Abelia existe para América, se plantea revisar taxonómicamente el género Abelia (Caprifoliaceae) para México. Para ello se propone cumplir los siguientes objetivos:

1) Revisar y evaluar las características morfológicas, anatómicas y citológicas de las especies del género, para ser empleadas en un tratamiento taxonómico.

2) Definir los límites taxonómicos de las especies que integran el género Abelia en México, apoyándose en técnicas de Taxonomía Numérica.

3) Determinar la distribución y hábitat de cada especie, como una aportación de datos fitogeográficos y ecológicos a la taxonomía del género.

4) Evaluar las relaciones filogenéticas de las especies mexicanas del género y su relación filogenética con respecto a las especies asiáticas, mediante un análisis cladístico.

5) Contribuir al conocimiento de la flora de México.

ANTECEDENTES

La familia Caprifoliaceae se caracteriza por tener hojas opuestas, corola gamopétala, ovario ínfero de 2-5 carpelos y semillas con endospermo. Hallier (1905) incluye en el orden Rubiacinae a las familias Rubiaceae, Caprifoliaceae, Valerianaceae y Dipsacaceae (cuadro 1), que comprende plantas con ovario ínfero y flores gamopétalas. Hutchinson (1929) ubica a las Caprifoliaceae y Rubiaceae en el orden Rubiales como grupos afines con corola gamopétala, ovario ínfero y hojas opuestas. Más tarde Hutchinson (1967), restringe el orden a la familia Rubiaceae (plantas con corola actinomorfa) y cambia a Caprifoliaceae al orden Araliales, junto con Cornaceae y Araliaceae, donde ubica a las plantas con corola cigomorfa. Engler y Diels (1936) para el orden Rubiales que incluyen las familias Rubiaceae, Caprifoliaceae, Valerianaceae y Dipsacaceae, además de reconocer a Adoxaceae, bajo el mismo criterio de Hallier (1905). En 1975, Wagenitz considera que la familia Caprifoliaceae pertenece al orden Dipsacales, junto con Adoxaceae, Valerianaceae y Dipsacaceae, reconoce a estas familias como diferentes pero con un ovario ínfero y corola gamopétala cigomorfa. Con respecto a la familia Rubiaceae, la relaciona con Gentianaceae por su corola gamopétala actinomorfa, y la transfiere al orden Gentianales. Cronquist (1981) sigue la propuesta de Wagenitz (1975), mientras que Takhtajan (1980) que adiciona la familia Morinaceae en la clasificación anterior. Por último Dahlgren (1980) incluye en el orden Dipsacales a Caprifoliaceae, Valerianaceae, Dipsacaceae y Viburnaceae, y separa a

Sambucaceae y Adoxaceae en Cornales en base a criterios palinológicos y químicos, mientras que a la familia Rubiaceae la mantiene en el orden Rubiales.

Hallier (1905)	Hutchinson (1929)	Engler y Diels (1936)	Hutchinson (1967)
ORDEN Rubiaceae	Rubiales	Rubiales	Araliales
FAMILIAS Caprifoliaceae Dipsacaceae Rubiaceae Valerianaceae	Caprifoliaceae Rubiaceae	Adoxaceae Caprifoliaceae Dipsacaceae Rubiaceae Valerianaceae	Araliaceae Caprifoliaceae Cornaceae
Wagenitz (1975); Cronquist (1981)	Takhtajan (1980)	Dahlgren (1980)	
ORDEN Dipsacales	Dipsacales	Dipsacales	
FAMILIAS Adoxaceae Caprifoliaceae Dipsacaceae Valerianaceae	Adoxaceae Caprifoliaceae Dipsacaceae Morinaceae Valerianaceae	Caprifoliaceae Dipsacaceae Valerianaceae Viburnaceae	

Cuadro 1. Ubicación de la familia Caprifoliaceae en diferentes sistemas de clasificación.

La familia Caprifoliaceae comprende de 15 a 18 géneros y unas 400 especies de plantas frecuentes en regiones templadas, boreales y zonas montañosas, principalmente del hemisferio norte, algunas extendiéndose hasta Sudamérica, Australia y Nueva Zelanda. Siete géneros son nativos en Norteamérica: Diervilla Mill., Linnaea L., Lonicera L., Sambucus L., Symphoricarpos Duham., Triosteum L. y Viburnum L. (Ferguson, 1966). Li (1972) reporta evidencias fósiles de polen de Diervilla, Triosteum y Weigela Thunb., de mediados del Eoceno y de frutos y semillas del Paleoceno en el este de Asia y este de Norteamérica.

En México, se encuentran representados cinco géneros distribuidos en las regiones montañosas. Abelia, de acuerdo con lo encontrado en

este trabajo, tiene cinco especies y dos variedades, Lonicera con cinco especies, Sambucus con 2 especies, Symphoricarpos con cinco especies (Williams, 1994) y Viburnum con 15 especies.

El género Abelia fue propuesto por Robert Brown en 1818, basado en material colectado en China. El género fué nombrado en honor del doctor Clarke Abel (1780-1826) médico y editor inglés radicado en China y colector de las primeras muestras (Coats, 1992). El género fue descrito en América como Vesalea por M. Martens y H. G. Galeotti (1844) con la descripción de dos especies, V. floribunda del Pico de Orizaba en Veracruz y V. hirsuta del Cerro San Felipe en Oaxaca. Dos años más tarde, J. Decaisne (1846) al no encontrar diferencias significativas entre los géneros Vesalea y Abelia, propone un cambio y conserva el nombre de Abelia como válido, reubicando a la primera especie en A. floribunda. En el caso de V. hirsuta, Decaisne le da el nombre nuevo de A. speciosa, por considerarlo como más apropiado para describir la planta. Posteriormente, P. C. Standley (1922) ubica estos dos últimos nombres como sinónimos de A. floribunda. El género permanece con sólo una especie conocida en América por casi 40 años, hasta que W. B. Hemsley (1880) describe A. coriacea como una segunda especie de las montañas del noreste de San Luis Potosí. Estas dos especies son reconocidas por P. C. Standley (1922) en su obra Trees and Shrubs of Mexico. Por lo tanto, el presente trabajo constituye el primer tratamiento sistemático del género en más de 70 años.

La familia Caprifoliaceae ha sido dividida en varias tribus. Tradicionalmente Sambucus, Viburnum y eventualmente Adoxa han formado parte de la tribu Sambuceae. Las primeras clasificaciones como las de

Bentham y Hooker (1873) y la de Hutchinson (1967) ubican a Abelia en la tribu Lonicereae R. Br. ex DC., al lado de un número grande y heterogéneo de géneros (cuadro 2). Posteriormente, se segrega la tribu Linnaeae Dumort. con un número más pequeño y más relacionado de géneros, como se observa en las propuestas de Fritsch (1902), Fukuoka (1968) y Hara (1983). La inclusión de géneros como Symphoricarpus Duham. y Heptacodium Rehder, que difieren en el número de estambres y tipo de fruto, denota cierto grado de heterogeneidad en la tribu. Por lo tanto, la clasificación de Fukuoka (1968), que incluye el agrupamiento en subtribus y separa a Symphoricarpus de los demás géneros en la subtribu Symphoricarpinae, parece la que mejor refleja la taxonomía del grupo.

Tribu LONICERAE Bentham y Hooker (1873)	LONICERAE Hutchinson (1967)	LINNAEAE Fritsch (1902)	LINNAEAE Fukuoka (1968)	LINNAEAE Hara (1983)
<u>Abelia</u>	<u>Abelia</u>	<u>Abelia</u>	Subtribu	<u>Abelia</u>
<u>Aleusonia</u> L.	<u>Diervilla</u>	<u>Dipelta</u>	- <u>Symphoricarpinae</u>	<u>Dipelta</u>
<u>Diervilla</u>	<u>Dipelta</u> Maxim.	<u>Linnaea</u>	<u>Symphoricarpus</u>	<u>Heptacodium</u>
<u>Leycesteria</u> Wall.	<u>Heptacodium</u> Rehder	<u>Symphoricarpus</u>	Subtribu	<u>Kolwitzia</u>
<u>Linnaea</u> L.	<u>Kolwitzia</u> Graebn.		- <u>Linnaeinae</u>	<u>Linnaea</u>
<u>Lonicera</u> L.	<u>Leycesteria</u>		<u>Abelia</u>	<u>Symphoricarpus</u>
<u>Microspelum</u> Hook.	<u>Linnaea</u>		<u>Dipelta</u>	<u>Zabelia</u>
<u>Symphoricarpus</u>	<u>Lonicera</u>		<u>Kolwitzia</u>	
<u>Triosteum</u> L.	<u>Symphoricarpus</u>		<u>Linnaea</u>	
	<u>Weigelia</u> Thunb.		<u>Zabelia</u>	

Cuadro 2. Comparación de las tribus donde ha sido ubicado el género Abelia por diferentes autores.

En particular el género Abelia también ha sido sujeto a divisiones en diferentes formas. El cuadro 3 muestra la clasificación del género Abelia, donde se pasa de series a secciones e incluye la segregación del género Zabelia (Rehder) Makino. Hara (1983) sigue la propuesta de Fukuoka (1968) y establece la siguiente separación: la sección Abelia, correspondiente a las especies asiáticas, se caracteriza por

agrupar plantas con cimas de 1-8 flores en grupos axilares o terminales; lóbulos del cáliz 2-5; corola más o menos cigomórfica, frecuentemente bilabiada, inflada en la parte superior; glándula nectarífera en forma de almohadilla plana a cortamente clavada, dentro de una protuberancia en la base del tubo de la corola. La sección Vesalea, correspondiente a las especies americanas y basada en las características de A. floribunda, se describe como: flores 1(-3), en racimos terminales; lóbulos del cáliz 5; corola subregular con tubo estrecho y 5 lóbulos subiguales; 3 glándulas nectaríferas estrechas en forma de banda, sin presentarse como protuberancias de la corola.

Zabel (1893)	Rehder (1911)	Fukuoka (1968)	Hara (1983)
	Sección <u>Euabelia</u> Rehder		
Serie <u>Vesalea</u> Zabel	-Subsección <u>Vesalea</u> (Zabel) Rehder	Sección <u>Vesalea</u> (Zabel) Fukuoka	Sección <u>Vesalea</u>
	-Subsección	Sección	Sección
	Sección <u>Abelia</u>		
Serie <u>Rupestres</u> Zabel		Abelia Serie <u>Abelia</u> Serie <u>Uniflorae</u> Fukuoka	Abelia Serie <u>Abelia</u>
		Serie <u>Serratae</u> Graebn.	Serie <u>Serratae</u> Graebn.
	Sección <u>Zabelia</u> Rehder		
Serie <u>Corymbosae</u> Zabel		Género <u>Zabelia</u> (Rehder) Makino	Género <u>Zabelia</u>
		Sección <u>Zabelia</u> Rehder	Serie <u>Zabelia</u> (Rehder) Hara
Serie <u>Biflorae</u> Zabel		Sección <u>Biflorae</u> (Zabel) Fuk.	Serie <u>Biflorae</u> (Zabel) Hara

Cuadro 3. Comparación de diferentes clasificaciones del género Abelia.

Las especies americanas se distinguen de las asiáticas básicamente por carecer de la glándula nectarífera anteriormente mencionada y de la protuberancia en la base del tubo de la corola que la alberga (figura 27). Esta separación se refleja mejor en las tres últimas clasificaciones del cuadro 3 (Rehder (1911); Fukuoka (1968); y Hara (1983)).

La sección Zabelia de la clasificación de Rehder (1911) es segregada como un género diferente de Abelia por Fukuoka (1968) y Hara (1983) apoyados en una serie de características morfológicas y palinológicas. El género Zabelia se diferencia por presentar ramas con seis ranuras longitudinales, nudos engrosados, pecíolos dilatados y connatos en la base, corola con tubo cilíndrico y 4-5 lóbulos extendidos, subregulares y polen con superficie lisa y una banda ecuatorial continua.

METODOLOGIA

MORFOLOGIA COMPARADA DE LAS ESPECIES MEXICANAS DE ABELIA.

En este estudio se revisó la morfología y anatomía de las especies mexicanas del género. En algunos casos se contrastó la información con Abelia chinensis R. Br., frecuentemente cultivada como planta de ornato en el país y con las referencias bibliográficas relacionadas con el tema. El material necesario para trabajar requirió la solicitud en préstamo de los ejemplares disponibles de los herbarios que se enlistan a continuación (algunos herbarios del extranjero actualmente tienen el material del género en préstamo a Taejin Kim (Corea) que trabaja simultáneamente con las especies asiáticas de Abelia). Los acrónimos de los herbarios están de acuerdo con Holmgren et al. (1990) y son los siguientes:

- ANSM** Herbario, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, Saltillo, Coahuila, México.
- ASU** Herbarium, Botany Department, Arizona State University, Tempe, Arizona, E.U.A.
- BR** Jardin Botanique National de Belgique, Meise, Bélgica.
- CAS** Herbarium, California Academy of Sciences, San Francisco, California, E.U.A.
- CHAPA** Herbario-Hortorio, Colegio de Postgraduados, Chapingó, México.
- CIIDIR** Herbario del Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Regional, Instituto Politécnico

- Nacional, Durango, México.
- DS** Dudley Herbarium of Stanford University, San Francisco, California, E.U.A.
- ENCB** Herbario, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, Distrito Federal, México.
- IATP** Herbario Isidro Palacios, Instituto de Investigaciones de Zonas Desérticas, Universidad Autónoma de San Luis Potosí, México.
- IBUG** Herbario del Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara, Zapopan, Jalisco, México.
- IEB** Herbario, Centro Regional del Bajío, Instituto de Ecología A. C. Pátzcuaro, Michoacán, México.
- F** Herbarium, Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois, E.U.A.
- K** Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Inglaterra.
- LL** Lundell Herbarium, Plant Resources Center, University of Texas, Austin, Texas, E.U.A.
- MEXU** Herbario Nacional de México, Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México.
- MSC** Herbarium, Botany and Plant Pathology, Michigan State University, East Lansing, Michigan, E.U.A.
- NMC** Herbarium, Biology Department, New Mexico State University, Las Cruces, New Mexico, E.U.A.
- NY** Herbarium, The New York Botanical Garden, Bronx, New York, E.U.A.

- PH** Herbarium, Botany Department, Academy of Natural Sciences,
Philadelphia, Pennsylvania, E.U.A.
- TEX** Herbarium, Plant Resources Center, University of Texas,
Austin, Texas, E.U.A.
- UC** University Herbarium, University of California, Berkeley,
California, E.U.A.
- UNL** Herbario, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad
Autónoma de Nuevo León, Nuevo León, México.
- XAL** Herbario, Instituto de Ecología A. C., Xalapa, Veracruz,
México.

Para los estudios morfológicos se contó con más de 130 ejemplares de herbario que se recibieron en préstamo, entre los que se incluyen los tipos nomenclaturales de cuatro nombres considerados en la historia de la taxonomía del género en México.

Se realizó trabajo de campo, tratando de visitar el mayor número posible de poblaciones. Algunas de las poblaciones que se buscaron no fue posible encontrarlas, debido posiblemente a que estén ya extintas o muy menguadas, y en otros casos por lo inaccesible del lugar. De las poblaciones que se pudieron localizar se tomaron datos para conocer el hábitat, la variación o constancia en la forma de crecimiento, posición de las flores y otras características en el desarrollo de las plantas. Se colectaron ejemplares para herbario, de los cuales los primeros juegos estarán depositados en ANSM y MEXU y duplicados para distribución a otros herbarios nacionales y del extranjero. Se tomaron muestras de

ramillas, hojas, botones y flores que se fijaron para su estudio anatómico; además se colectaron frutos para germinación de las semillas en laboratorio y se fijaron botones para llevar a cabo observaciones cromosómicas. Las muestras herborizadas se citan en el tratamiento taxonómico.

ANATOMIA

En el trabajo anatómico se emplearon tanto muestras frescas, colectadas en campo como muestras obtenidas de ejemplares de herbario. Estas últimas se rehidrataron previamente y, al igual que las muestras de campo, se fijaron en FAA. Después se deshidrataron en forma gradual con etanol al 30%, 50%, 70%, 96% y absoluto, y se aclararon en una mezcla de absoluto y xilol (1:1) y xilol. Posteriormente, las muestras se pasaron a una mezcla de xilol y parafina (1:1) y luego de parafina pura a 60 °C por 24 horas cada una. Las muestras se incluyeron en parafina en bloques de tamaño apropiado para cortar en microtomo. Los cortes se adhirieron a portaobjetos con una capa de grenetina disuelta y posteriormente se hicieron pruebas de tinción con la técnica de safranina-verde rápido y se montaron con bálsamo de Canadá.

Para evidenciar los patrones de venación en las hojas y lóbulos del cáliz, se empleó la técnica de transparentación. Primeramente, se colocaron en una solución de NaOH al 5% durante 3-10 días a 37 °C. Se deshidrataron gradualmente en etanol al 30% y 50%, luego se tiñeron en una solución de safranina al 1% en alcohol al 50% y se continuó con la deshidratación en etanol al 70%, 96% y absoluto.

Para aclarar se empleó una mezcla de alcohol y xilol (1:1) y posteriormente xilol. En el montaje se empleó bálsamo de Canadá. El material utilizado que sirvió de referencia para el trabajo anatómico es el siguiente:

<u>Abelia chinensis</u>	<u>J. A. Villarreal 8661</u>	Distrito Federal
<u>Abelia coriacea</u>	<u>J. Rzedowski 4434</u>	San Luis Potosí
<u>Abelia coriacea</u>	<u>E. Estrada et al. 2125</u>	Nuevo León
<u>Abelia floribunda</u>	<u>J. A. Villarreal et al. 8225</u>	Oaxaca
<u>Abelia mexicana</u>	<u>I. Calzada et al. 21100</u>	Oaxaca
<u>Abelia grandifolia</u>	<u>B. Servín 1101</u>	Querétaro
<u>Abelia occidentalis</u>	<u>J. A. Villarreal et al. 8180</u>	Durango

PALINOLOGIA

Las muestras para el estudio de los granos de polen se obtuvieron de material reproductivo colectado en campo, fijado en la solución Farmer, y de ejemplares de herbario. La técnica empleada en la preparación de las muestras por acetólisis, requirió de remover las anteras y algunas partes del perianto para ser maceradas. Se deshidrató en ácido acético glacial, luego se le agregó una mezcla de anhídrido acético y ácido sulfúrico en partes de 9:1 y se colocó en baño maría por diez minutos, mezclando constantemente. Se centrifugó y filtró para separar los restos del perianto y anteras de los granos de polen. Se le agregó ácido acético glacial, se centrifugó y decantó; se repitió el proceso anterior con agua destilada. La remoción de residuos de material extraño al polen se hizo agregando una solución de KOH al 5% por diez minutos en baño maría. Para aclarar se agregó una solución de ácido clorhídrico diluido, se lavó y añadió glicerina y agua destilada en proporción 1:1. Las muestras se montaron en gelatina

glicerizada.

Las laminillas se observaron al microscopio óptico, donde se hicieron mediciones para apreciar la variación y elaborar descripciones del polen. Se elaboraron dos laminillas de polen de varias flores por planta provenientes de dos localidades por especie. En cada laminilla se midieron de 20 a 30 granos de polen. Los datos evaluados fueron: vista polar y vista ecuatorial del grano, grosor de la exina, tamaño de los colpos y espinas. Los ejemplares de herbario de donde se tomaron muestras para este trabajo fueron los siguientes:

<u>Abelia chinensis</u>	<u>J. A. Villarreal 8661</u>	Distrito Federal
<u>Abelia coriacea</u>	<u>J. Rzedowski 4434</u>	San Luis Potosí
<u>Abelia coriacea</u>	<u>M. Mayfield et al. 1402</u>	Coahuila
<u>Abelia floribunda</u>	<u>J. A. Villarreal et al. 8225</u>	Oaxaca
<u>Abelia floribunda</u>	<u>J. A. Villarreal et al. 8223</u>	Puebla
<u>Abelia mexicana</u>	<u>I. Calzada et al. 21100</u>	Oaxaca
<u>Abelia mexicana</u>	<u>J. A. Villarreal 8601</u>	Oaxaca
<u>Abelia grandifolia</u>	<u>E. Carranza et al. 5388</u>	Querétaro
<u>Abelia grandifolia</u>	<u>B. Servín 1101</u>	Querétaro
<u>Abelia occidentalis</u>	<u>J. A. Villarreal et al. 8180</u>	Durango
<u>Abelia occidentalis</u>	<u>A. García 2406</u>	Durango

Para la observación más detallada de la exina de los granos de polen se usó el microscopio electrónico de barrido (MEB). Las primeras muestras de polen fueron previamente acetolizadas para limpiar la cubierta; posteriormente se siguió lo propuesto por Donoghue (1985) procesando el material sin acetolizar, el cual difirió muy poco del acetolizado. Las muestras se deshidrataron en una serie creciente de etanol y se secaron al punto crítico en un EMITECH K850 y montadas en el portaobjetos de aluminio sobre una cinta de doble adhesivo; posteriormente se les recubrió con oro en

una ionizadora EMITECH K550 por un minuto y medio a 15 miliamperes. Las muestras se introdujeron en el microscopio S-2 460N Hitachi, al alto vacío para su observación. Las fotografías se obtuvieron en película Neopan ISO 100 de Fuji. Los muestreos de perforaciones en la superficie de la exina se hicieron con base en las fotografías tomadas. A continuación se enlista el origen del material usado:

<u>Abelia chinensis</u>	<u>J. A. Villarreal s.n.</u>	Coahuila
<u>Abelia chinensis</u>	<u>J. A. Villarreal 8661</u>	Distrito Federal
<u>Abelia coriacea</u>	<u>J. Rzedowski 4434</u>	San Luis Potosí
<u>Abelia coriacea</u>	<u>M. Mayfield et al. 1402</u>	Coahuila
<u>Abelia floribunda</u>	<u>J. A. Villarreal et al. 8225</u>	Oaxaca
<u>Abelia floribunda</u>	<u>J. A. Villarreal et al. 8223</u>	Puebla
<u>Abelia mexicana</u>	<u>I. Calzada et al. 21100</u>	Oaxaca
<u>Abelia mexicana</u>	<u>J. A. Villarreal 8601</u>	Oaxaca
<u>Abelia grandifolia</u>	<u>E. Carranza et al. 5388</u>	Querétaro
<u>Abelia grandifolia</u>	<u>B. Servín 1101</u>	Querétaro
<u>Abelia occidentalis</u>	<u>J. A. Villarreal et al. 8180</u>	Durango
<u>Abelia occidentalis</u>	<u>A. García 2406</u>	Durango
<u>Abelia sanguinea</u>	<u>H. Kanai 6390</u>	Japón
<u>Abelia serrata</u>	<u>I. Enomoto 7166</u>	Japón

NUMEROS CROMOSOMICOS

Para la observación del número cromosómico se procesaron botones florales fijados en Farmer (alcohol etílico: ácido acético, 3:1). Después de 24 horas de fijados, los botones se lavaron en agua destilada y se conservaron posteriormente en alcohol al 70%. Se separaron las anteras y segmentaron con la ayuda de un bisturí, para luego ser maceradas y teñidas con Carmín acético, acelerando la tinción con un poco de calor. Los restos de las anteras se retiraron, se agregó solución Hoyer y se aplanaron las preparaciones para separar células y material celular. De las mejores preparaciones se obtuvieron fotografías.

También se hicieron preparaciones de los extremos de las raicillas en semillas germinadas. Se encontró que los frutos en las especies de Abelia son estériles en un 90 a 95% y en su mayoría no producen semilla. Las semillas no germinan fácilmente, por lo que se tuvieron que someter a tratamientos con ácido giberélico, encontrándose que la dosis de 300 ppm funcionó mejor para estimular la germinación. Young y Young (1986) reportan para algunos representantes de las Caprifoliaceae, semillas con embrión inmaduro o con latencia, por lo que se requiere pretratamiento con frío por 5 a 6 días para inducir la germinación. Para la observación de cromosomas en raicillas se siguió la técnica empleada por Jewell e Islam-Foridi (1994), que sugiere dar pretratamiento en hidroxiquinoleina a cortes de los extremos de las raicillas, que luego fueron fijadas en solución de alcohol y ácido acético. El material se lavó en agua destilada y se hidrolizó con HCl; posteriormente se digirió con pectoliasa y celulasa, para ser macerado en un portaobjetos, teñido y observado.

ANALISIS FENETICO

En este análisis se realizaron dos ensayos: uno primero para la delimitación de taxa, y un segundo para revisar la semejanza morfológica entre taxa. El primer análisis se realizó con base en 62 especímenes de herbario. Cada uno de los ejemplares constituyó una unidad taxonómica operativa (OTU's en inglés). Los caracteres analizados fueron 38 para cada OTU, que incluyen 19 de tipo cualitativo, 16 cuantitativos continuos y 3 cuantitativos

discontinuos. Los caracteres cuantitativos discontinuos se obtuvieron por la medición de hasta diez veces las dimensiones de estructuras apropiadas. Se obtuvo la media y desviación estándar para cada uno de los caracteres cuantitativos.

De cada estado de caracter cualitativo se considero una de las siguientes opciones: presencia (1), ausencia (0) o no se sabe o no se aplica (9).

Los caracteres muestreados para cada OTU son los siguientes:

- (1) Vestidura de las ramillas: a) híspida, b) hispídula, c) estrigosa.
- (2) Grosor de las ramillas: a) menos de 1 mm, b) 1.0 a 1.6 mm
- (3) Largo del pecíolo.
- (4) Forma de la hoja: a) elíptica, b) ovada, c) ovada a subcircular.
- (5) Largo de la hoja.
- (6) Ancho de la hoja.
- (7) Proporción entre largo y ancho de la hoja.
- (8) Apice de la hoja: a) agudo, b) obtuso a redondeado.
- (9) Base de la hoja: a) cuneada, b) obtusa a redondeada.
- (10) Margen de la hoja: a) serrulado, b) entero, c) crenulado.
- (11) Glándulas en el margen de la hoja: a) presentes, b) ausentes.
- (12) Venación de la hoja: a) conspicua, b) inconspicua.
- (13) Textura de la hoja: a) herbácea, b) subcoriácea, c) coriácea.
- (14) Vestidura de la hoja: a) con tricomas glandulares, b) hispídula, c) glabrescente.

- (15) Superficie de la hoja: a) lisa, b) abollada.
- (16) Forma de bractéolas del involucelo: a) subulada a linear, b) obovada.
- (17) Largo de bractéolas del involucelo.
- (18) Largo del pedúnculo.
- (19) Número de flores por pedúnculo: a) 1, b) 2.
- (20) Posición de las flores: a) erectas, b) péndulas.
- (21) Forma de los lóbulos del cáliz: a) lineares, b) lanceolados, c) elípticos.
- (22) Largo de los lóbulos del cáliz.
- (23) Ancho de los lóbulos del cáliz.
- (24) Largo de los lóbulos del cáliz en fruto.
- (25) Vestidura de los lóbulos del cáliz: a) con tricomas glandulares, b) hispídula.
- (26) Forma de la corola: a) infundibuliforme, b) tubular.
- (27) Proporción de la parte estrecha del tubo de la corola: a) $1/2$, b) $2/3$, c) $1/8$ o menos.
- (28) Largo de la corola.
- (29) Ancho de la base del tubo de la corola.
- (30) Ancho del ápice del tubo de la corola.
- (31) Largo de los lóbulos de la corola.
- (32) Color de la corola: a) rojo bermejo, b) rosa-lila, c) blanco rosado.
- (33) Vestidura de la corola: a) con tricomas glandulares, b) hispida y con tricomas glandulares.
- (34) Nivel de inserción de la parte libre de los estambres: a)

garganta de la corola, b) porción inferior del tubo de la corola.

(35) Largo del fruto.

(36) Largo del rostro del fruto.

(37) Proporción entre largo y rostro del fruto.

(38) Vestidura del fruto: a) hispídula y con tricomas glandulares,
b) hispida.

Procesamiento de datos: La matriz de datos (MD) (Tabla 1), formada por 62 OTU's y 38 caracteres (algunos con varios estados de carácter, totalizando 80 estados de caracteres), fué analizada por el método de agrupamiento y técnicas de ordenación. El trabajo de computación se realizó usando el programa NTSYS-pc, desarrollado por Rohlf (1988). Se estandarizaron los caracteres para dar igual peso a todos ellos. El coeficiente de similitud empleado fue el Simple Matching (SM) y el método de agrupamiento UPGMA para la obtención del fenograma. Se obtuvo el coeficiente de correlación cofenético para evaluar el grado de distorsión del método empleado. El análisis de ordenación se llevó a cabo por medio de un Análisis de Componentes Principales mediante el uso de una matriz de correlación entre caracteres. Se determinaron los valores y vectores eigen para lograr la proyección espacial de las unidades muestreadas.

Tabla 1. Matriz de datos (MD) para el análisis fenético (I).

OTUs	Caracteres															
	1a	1b	1c	2a	2b	3	4a	4b	4c	5	6	7	8a	8b	9a	9b
1	0	1	0	1	0	1.4(0.3)	1	0	0	10.9(2.4)	4.2(0.8)	2.5(0.2)	0	1	0	1
2	0	1	0	1	0	1.2(0.3)	0	1	0	11.1(2.6)	7.4(1.8)	1.4(0.1)	0	1	0	1
3	0	1	0	1	0	1.2(0.2)	0	0	1	9.5(1.8)	6.2(1.3)	1.5(0.2)	1	0	0	1
4	0	1	0	1	0	1.1(0.2)	0	1	0	7.4(1.4)	4.1(0.5)	1.7(0.3)	0	1	0	1
5	0	1	0	1	0	1.4(0.4)	0	1	0	9.3(1.7)	4.9(0.8)	1.8(0.3)	1	0	0	1
6	0	1	0	1	0	0.9(0.2)	0	1	0	5.2(2.6)	3.7(0.8)	1.5(0.3)	1	0	0	1
7	0	1	0	1	0	1.1(0.2)	0	1	0	7.1(1.6)	4.7(0.8)	1.4(0.3)	1	0	0	1
8	0	1	0	1	0	1.8(0.2)	0	1	0	12.1(1.7)	8.3(1.4)	1.4(0.2)	1	0	0	1
9	0	1	0	1	0	1.7(0.3)	0	1	0	7.6(1.1)	4.6(0.8)	1.6(0.3)	1	0	0	1
10	0	1	0	1	0	1.6(0.3)	0	1	0	10.0(2.1)	6.6(1.5)	1.4(0.2)	0	1	0	1
11	0	1	0	1	0	1.0(0.3)	0	1	0	9.6(2.2)	6.2(1.4)	1.5(0.2)	0	1	0	1
12	0	1	0	1	0	1.4(0.4)	0	1	0	7.2(2.0)	5.2(1.5)	1.4(0.3)	0	1	0	1
13	0	1	0	1	0	1.4(0.5)	0	1	0	8.2(1.5)	5.3(1.5)	1.6(0.4)	0	1	0	1
14	0	1	0	1	0	1.6(0.3)	0	1	0	8.7(1.8)	4.6(1.1)	1.9(0.3)	0	1	0	1
15	0	1	0	1	0	2.4(0.5)	0	1	0	13.6(2.7)	9.2(2.2)	1.5(0.2)	0	1	0	1
16	0	1	0	1	0	1.5(0.1)	0	0	1	11.1(1.6)	8.1(1.4)	1.4(0.1)	0	1	0	1
17	0	1	0	1	0	3.8(0.6)	0	1	0	18.9(1.9)	11.0(1.0)	1.7(0.2)	0	1	0	1
18	0	1	0	1	0	3.3(0.9)	0	0	1	12.5(2.5)	10.4(2.3)	1.2(0.2)	0	1	0	1
19	0	1	0	1	0	1.2(0.2)	0	1	0	10.6(1.8)	7.4(1.3)	1.4(0.2)	0	1	0	1
20	0	1	0	1	0	2.4(0.5)	0	1	0	13.6(2.4)	7.8(1.3)	1.7(0.2)	0	1	0	1
21	0	1	0	1	0	1.0(0.3)	1	0	0	6.2(1.4)	3.5(0.6)	1.7(0.3)	0	1	0	1
22	0	1	0	1	0	0.8(0.2)	1	0	0	6.2(1.6)	3.2(0.9)	1.9(0.2)	0	1	0	1
23	0	1	0	1	0	1.6(0.4)	1	0	0	13.3(2.0)	6.5(0.9)	2.1(0.4)	1	0	0	1
24	0	1	0	1	0	1.5(0.3)	1	0	0	11.9(2.6)	5.5(1.0)	2.1(0.3)	1	0	0	1
25	0	1	0	1	0	1.4(0.3)	1	0	0	12.7(2.0)	5.2(1.2)	2.4(0.3)	1	0	0	1
26	1	0	0	0	1	5.3(0.8)	1	1	0	23.9(6.2)	13.0(6.2)	1.6(0.2)	0	1	0	1
27	1	0	0	0	1	3.8(0.8)	1	1	0	19.5(2.1)	12.6(4.6)	1.4(0.1)	0	1	0	1
28	1	0	0	0	1	4.5(0.9)	1	1	0	23.2(7.2)	12.8(5.3)	1.9(0.5)	0	1	0	1
29	0	1	0	1	0	0.8(0.2)	1	0	0	12.8(3.2)	7.2(1.7)	1.7(0.2)	1	0	1	0
30	0	1	0	1	0	1.0(0.3)	1	0	0	12.6(1.6)	6.6(1.6)	1.9(0.4)	1	0	1	0
31	0	1	0	1	0	1.4(0.4)	1	0	0	13.5(2.8)	7.3(2.0)	1.8(0.3)	1	0	1	0
32	0	1	0	1	0	2.2(0.8)	1	1	0	23.9(4.0)	11.8(2.7)	2.0(0.4)	1	0	1	0
33	0	1	0	1	0	3.3(0.9)	1	1	0	24.9(5.2)	12.1(3.4)	2.0(0.2)	1	0	1	0
34	0	1	0	1	0	0.7(0.2)	1	0	0	8.9(0.9)	5.0(0.6)	1.7(0.1)	1	0	1	0
35	1	0	0	1	0	3.3(0.6)	0	1	0	18.4(3.4)	13.7(2.6)	1.3(0.1)	1	0	0	1
36	0	1	0	1	0	1.2(0.3)	1	0	0	16.8(6.0)	9.3(2.7)	1.7(0.3)	1	0	1	0
37	0	1	0	1	0	1.8(0.1)	0	1	0	17.7(1.7)	11.2(1.5)	1.7(0.1)	1	0	0	1
38	1	0	0	1	0	2.5(0.6)	0	1	0	22.3(5.8)	9.2(2.5)	2.4(0.4)	1	0	1	0
39	0	1	0	1	0	1.4(0.2)	1	1	0	10.3(1.5)	5.8(0.9)	1.7(0.3)	0	1	0	1
40	1	0	0	1	0	2.3(0.2)	0	1	0	21.2(1.8)	10.5(1.3)	2.0(0.3)	1	0	1	0
41	1	0	0	1	0	2.4(0.2)	0	1	0	22.3(1.6)	8.9(1.4)	2.2(0.4)	1	0	1	0
42	0	1	0	1	0	1.3(0.3)	0	1	0	18.1(3.1)	10.2(1.6)	1.7(0.2)	1	0	0	1
43	0	1	0	1	0	1.1(0.2)	0	1	0	12.1(5.2)	8.2(1.7)	1.7(0.3)	1	0	0	1
44	0	1	0	1	0	1.2(0.4)	1	0	0	16.9(3.9)	8.7(2.0)	1.9(0.3)	1	0	0	1
45	0	1	0	1	0	1.3(0.5)	1	1	0	17.2(2.1)	9.8(2.3)	1.7(0.4)	1	0	0	1
46	0	1	0	1	0	2.1(0.3)	1	0	0	15.4(3.4)	6.8(1.3)	2.2(0.6)	0	1	1	0
47	0	1	0	1	0	2.5(0.4)	1	0	0	12.9(2.2)	6.9(0.7)	1.8(0.3)	0	1	1	0
48	0	1	0	1	0	2.5(0.6)	1	0	0	15.6(2.5)	6.7(0.9)	2.2(0.3)	1	0	1	0
49	0	0	1	1	0	1.5(0.4)	1	0	0	16.2(4.4)	6.0(1.7)	2.7(0.3)	1	0	1	0
50	0	0	1	1	0	0.7(0.2)	1	0	0	12.1(1.4)	4.1(0.7)	2.9(0.3)	1	0	1	0
51	0	0	1	1	0	0.8(0.2)	1	0	0	12.2(2.8)	4.6(0.9)	2.6(0.3)	1	0	1	0
52	0	0	1	1	0	0.9(0.1)	1	0	0	12.8(1.7)	4.6(1.2)	2.7(0.3)	1	0	1	0
53	0	0	1	1	0	1.2(0.4)	1	0	0	11.9(2.3)	4.1(0.8)	2.9(0.3)	0	1	1	0
54	0	0	1	1	0	1.6(2.6)	1	0	0	13.8(2.6)	4.9(0.5)	2.8(0.3)	1	0	1	0
55	0	0	1	1	0	1.7(2.5)	1	0	0	13.9(2.5)	4.8(0.6)	2.7(0.3)	1	0	1	0
56	0	0	1	1	0	1.3(0.3)	1	0	0	12.4(2.7)	5.7(1.5)	2.2(0.4)	1	0	1	0
57	0	1	0	1	0	1.1(0.3)	0	1	0	10.0(2.0)	5.6(1.6)	1.8(0.4)	1	0	0	1
58	0	1	0	1	0	2.1(0.4)	0	1	0	19.0(2.3)	12.1(3.6)	1.7(0.5)	0	1	0	1
59	0	1	0	1	0	2.5(0.6)	1	0	0	23.2(2.4)	12.7(2.3)	1.8(0.2)	0	1	1	0
60	0	1	0	1	0	0.9(0.4)	0	0	1	12.1(2.4)	7.6(1.9)	1.8(0.4)	0	1	1	0
61	1	0	0	1	0	3.4(0.8)	0	1	0	22.1(6.0)	10.0(3.2)	2.5(0.6)	1	0	1	0
62	1	0	0	0	1	5.8(0.8)	1	1	0	24.1(6.2)	14.1(2.5)	1.7(0.2)	0	1	0	1

OTUs	10a10b10c11a11b12a12b13a13b13c14a14b14c15a15b16a16b	17	18	19a19b	20a20b
1	0 1 0 0 1 1 0 0 1 0 1 0 0 1 0 1 0	1.1(0.4)	0.6(0.3)	0 1 1 0	
2	0 1 0 0 1 1 0 0 1 0 1 0 0 1 0 1 0	0.9(0.1)	1.2(0.1)	0 1 1 0	
3	0 1 0 0 1 1 0 0 1 0 1 0 0 1 0 1 0	0.4(0.1)	1.0(0.2)	0 1 1 0	
4	0 1 0 0 1 1 0 0 1 0 1 0 0 1 0 1 0	0.3(0.1)	1.1(0.1)	1 0 1 0	
5	0 1 0 0 1 1 0 0 1 0 1 0 0 1 0 1 0	0.5(0.0)	1.0(0.0)	0 1 1 0	
6	0 1 0 0 1 1 0 0 1 0 1 0 0 1 0 1 0	0.4(0.2)	0.4(0.1)	0 1 1 0	
7	0 1 0 0 1 1 0 0 1 0 1 0 0 1 0 1 0	0.5(0.0)	0.4(0.1)	0 1 1 0	
8	0 1 0 0 1 1 0 0 1 0 1 0 0 1 0 1 0	1.0(0.3)	1.7(0.4)	0 1 1 0	
9	0 1 0 0 1 1 0 0 1 0 1 0 0 1 0 1 0	0.7(0.4)	1.2(0.2)	0 1 1 0	
10	0 1 0 0 1 1 0 0 1 0 1 0 0 1 0 1 0	1.4(0.2)	1.9(0.3)	0 1 1 0	
11	0 1 0 0 1 1 0 0 1 0 1 0 0 1 0 1 0	0.9(0.1)	1.1(0.1)	0 1 1 0	
12	0 1 0 0 1 1 0 0 1 0 1 0 0 1 0 1 0	1.4(0.3)	1.0(0.1)	0 1 1 0	
13	0 1 0 0 1 1 0 0 1 0 1 0 0 1 0 1 0	0.6(0.2)	1.0(0.2)	0 1 1 0	
14	0 1 0 0 1 1 0 0 1 0 1 0 0 1 0 1 0	1.6(0.5)	1.0(0.1)	0 1 1 0	
15	0 1 0 0 1 1 0 0 1 0 1 0 0 1 0 1 0	1.3(0.1)	1.2(0.2)	0 1 1 0	
16	0 1 0 0 1 1 0 0 1 0 1 0 0 1 0 1 0	1.6(0.4)	1.1(0.1)	0 1 1 0	
17	0 1 0 0 1 1 0 0 1 0 1 0 0 1 0 1 0	0.2(0.1)	0.7(0.3)	0 1 1 0	
18	0 1 0 0 1 1 0 0 1 0 1 0 0 1 0 1 0	0.9(0.2)	1.0(0.1)	0 1 1 0	
19	0 1 0 0 1 1 0 0 1 0 1 0 1 1 0 1 0	0.4(0.1)	0.6(0.3)	0 1 1 0	
20	0 1 0 0 1 1 0 0 1 0 1 0 0 1 0 1 0	1.1(0.1)	0.6(0.1)	0 1 1 0	
21	0 1 0 0 1 1 0 0 1 0 1 0 0 1 0 1 0	0.2(0.1)	0.3(0.2)	1 0 1 0	
22	0 1 0 0 1 1 0 0 1 0 1 0 0 1 0 1 0	0.2(0.1)	0.4(0.2)	1 0 1 0	
23	0 1 0 0 1 1 0 0 1 0 1 0 0 1 0 1 0	0.3(0.2)	0.6(0.2)	1 0 1 0	
24	0 1 0 0 1 1 0 0 1 0 1 0 0 1 0 1 0	0.5(0.2)	0.9(0.1)	0 1 1 0	
25	0 1 0 0 1 1 0 0 1 0 1 0 0 1 0 1 0	9	9	9 9 9 9	
26	0 0 1 1 0 0 1 0 0 1 0 0 0 1 0 1 0	2.0(0.2)	2.5(0.5)	0 1 0 1	
27	0 0 1 1 0 0 1 0 0 1 0 0 0 1 0 1 0	2.1(0.1)	1.2(0.0)	0 1 0 1	
28	0 0 1 1 0 0 1 0 0 1 0 0 0 1 0 1 0	5.2(0.7)	2.1(0.7)	0 1 0 1	
29	1 0 0 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 1 0 1 0	1.0(0.8)	1.8(0.5)	1 0 0 1	
30	1 0 0 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 1 0 1 0	0.9(0.2)	2.0(0.7)	1 0 0 1	
31	1 0 0 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 1 0 1 0	1.0(0.2)	1.6(0.6)	1 0 0 1	
32	1 0 0 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 1 0 1 0	0.7(0.4)	1.6(0.5)	1 0 0 1	
33	1 0 0 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 1 0 1 0	1.7(0.6)	1.8(0.2)	1 0 0 1	
34	1 0 0 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 1 1 0 1	0.5(0.1)	0.8(0.3)	1 0 0 1	
35	1 0 0 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 1 0 1 0	1.6(0.4)	1.1(0.3)	0 1 0 1	
36	1 0 0 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 1 0 1 0	2.5(0.7)	2.5(0.7)	1 0 0 1	
37	1 0 0 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 1 1 0 1	0.6(0.2)	3.5(0.7)	1 0 0 1	
38	1 0 0 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 1 1 0 1	1.6(1.0)	1.6(0.8)	0 1 0 1	
39	1 0 0 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 1 0 1 0	1.6(0.4)	2.1(0.5)	1 0 0 1	
40	1 0 0 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 1 0 1 0	1.7(0.4)	1.7(0.8)	0 1 0 1	
41	1 0 0 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 1 0 1 0	1.6(0.3)	1.6(0.6)	1 0 0 1	
42	1 0 0 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 1 0 1 0	1.3(0.3)	2.3(0.6)	0 1 0 1	
43	1 0 0 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 1 0 1 0	0.4(0.3)	1.3(0.4)	1 0 0 1	
44	1 0 0 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 1 1 0 1	1.2(0.3)	1.4(0.4)	1 0 0 1	
45	1 1 0 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 1 1 0 1	1.0(0.3)	3.5(1.0)	1 0 0 1	
46	1 0 0 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 1 0 1 0	5.5(1.1)	1.8(0.2)	1 0 0 1	
47	1 0 0 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 1 0 1 0	4.6(0.5)	1.6(0.6)	1 0 0 1	
48	1 0 0 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 1 0 1 0	4.5(0.2)	1.9(0.5)	1 0 0 1	
49	0 1 0 0 1 0 1 1 0 1 0 0 0 1 0 1 0	0.9(0.2)	0.7(0.2)	1 0 0 1	
50	1 0 0 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 1 0 1 0	0.9(0.1)	0.7(0.2)	1 0 0 1	
51	0 1 0 0 1 1 0 1 0 1 0 0 0 1 1 0 1	2.1(0.1)	0.5(0.1)	1 0 0 1	
52	1 0 0 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 1 1 0 1	0.9(0.1)	0.4(0.1)	1 0 0 1	
53	0 1 0 0 1 1 0 1 0 1 0 0 0 1 1 0 1	1.0(0.1)	0.8(0.3)	1 0 0 1	
54	1 0 0 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 1 0 1 0	1.5(0.4)	0.6(0.3)	1 0 0 1	
55	1 0 0 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 1 0 1 0	0.9(0.3)	0.5(0.3)	1 0 0 1	
56	1 0 0 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 1 0 1 0	0.6(0.1)	0.8(0.3)	1 0 0 1	
57	1 0 0 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 1 0 1 0	0.7(0.2)	1.5(0.4)	1 0 0 1	
58	1 0 0 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 1 0 1 0	1.7(0.5)	2.5(0.5)	1 0 0 1	
59	1 0 0 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 1 0 1 0	1.9(0.4)	1.5(0.3)	1 0 0 1	
60	0 1 0 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 1 0 1 0	0.9(0.3)	1.2(0.2)	0 1 0 1	
61	1 0 0 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 1 0 1 0	1.7(0.3)	1.4(0.7)	1 0 0 1	
62	0 0 1 1 0 1 0 0 1 0 0 0 1 0 1 1 0	2.2(0.2)	1.4(0.2)	0 1 0 1	

OTUs	21a	21b	21c	22	23	24	25a	25b	26a	26b	27a	27b	27c	28	29
1	0	1	0	4.5(0.5)	0.7(0.1)	5.0(0.1)	1	0	1	0	0	1	0	15.5(0.6)	1.1(0.1)
2	1	0	0	3.7(0.6)	0.9(0.1)	4.6(0.4)	0	1	1	0	0	1	0	12.3(2.0)	1.0(0.2)
3	0	1	0	3.2(0.2)	0.4(0.1)	4.2(0.2)	0	1	1	0	0	1	0	14.7(9.9)	0.9(0.1)
4	1	1	0	2.9(0.1)	0.7(0.1)	2.9(0.3)	0	1	1	0	0	1	0	11.0(0.1)	0.9(0.1)
5	1	1	0	3.0(0.5)	0.6(0.1)	3.1(0.3)	1	1	1	0	0	1	0	8.5(1.3)	1.0(0.1)
6	1	0	0	3.6(0.6)	0.6(0.1)	3.8(0.2)	1	0	1	0	0	1	0	14.3(0.9)	0.8(0.1)
7	0	1	0	2.7(0.6)	0.4(0.1)	3.8(0.6)	1	0	1	0	0	1	0	13.4(0.9)	0.8(0.1)
8	1	0	0	4.7(0.5)	0.5(0.1)	5.5(0.8)	1	0	1	0	0	1	0	15.2(1.9)	1.3(0.2)
9	0	1	0	3.2(0.2)	0.5(0.1)	3.7(0.2)	0	1	1	0	0	1	0	15.2(0.8)	0.9(0.1)
10	1	0	0	4.6(0.5)	0.7(0.1)	5.7(0.4)	0	1	1	0	0	1	0	16.3(1.3)	0.9(0.1)
11	1	0	0	3.2(0.4)	0.7(0.2)	3.8(0.2)	1	0	1	0	0	1	0	12.8(1.0)	0.9(0.1)
12	0	1	0	3.2(0.3)	0.7(0.1)	4.5(0.9)	1	0	1	0	0	1	0	12.5(0.6)	1.1(0.1)
13	0	1	0	3.6(0.7)	0.8(0.2)	3.9(0.3)	1	0	1	0	0	1	0	15.6(1.1)	0.9(0.1)
14	0	1	0	2.5(0.1)	0.7(0.2)	1.7(0.3)	1	0	1	0	0	1	0	12.0(0.0)	0.8(0.0)
15	1	0	0	1.3(0.1)	1.2(0.2)	0.8(0.3)	1	1	1	0	0	1	0	16.5(1.3)	1.2(0.1)
16	0	1	0	4.7(0.9)	0.8(0.1)	2.6(0.4)	1	1	1	0	0	1	0	16.2(1.8)	1.0(0.1)
17	1	0	0	4.3(0.6)	0.5(0.1)	2.5(0.3)	0	1	1	0	0	1	0	12.0(0.0)	1.2(0.0)
18	0	1	0	5.6(0.6)	0.8(0.1)	3.2(0.2)	0	1	1	0	1	0	0	16.0(1.4)	1.1(0.2)
19	1	0	0	4.4(0.5)	0.7(0.1)	4.2(0.3)	1	0	1	0	1	0	0	14.2(1.7)	0.9(0.1)
20	1	0	0	2.8(0.2)	0.6(0.1)	4.0(1.1)	1	0	1	0	1	0	0	9	9
21	1	0	0	3.3(0.4)	0.5(0.1)	4.1(0.7)	0	1	1	0	0	1	0	14.8(0.7)	0.9(0.2)
22	1	0	0	4.1(0.1)	0.5(0.1)	5.3(0.4)	1	0	1	0	0	1	0	12.6(0.9)	0.9(0.1)
23	0	1	0	3.9(1.1)	1.1(0.1)	5.3(0.5)	1	0	1	0	0	1	0	18.7(1.7)	1.1(0.1)
24	0	1	0	4.3(0.5)	0.7(0.1)	6.2(0.7)	1	0	1	0	0	1	0	19.5(7.1)	1.1(0.1)
25	0	1	0	3.7(0.4)	0.6(0.3)	5.8(0.4)	1	0	1	0	0	1	0	18.6(6.9)	1.4(0.2)
26	1	0	0	6.4(0.7)	0.8(0.1)	7.5(0.5)	0	1	1	0	0	1	0	22.5(0.8)	1.3(0.1)
27	1	0	0	5.0(1.0)	0.9(0.1)	4.8(0.5)	0	1	1	0	0	1	0	22.8(1.2)	1.5(0.1)
28	1	0	0	3.2(0.7)	0.8(0.1)	5.9(0.5)	0	1	1	0	0	1	0	21.6(1.6)	1.6(0.1)
29	0	0	1	8.0(1.1)	1.7(0.5)	6.3(0.7)	1	0	0	1	0	0	1	29.6(10.8)	1.7(0.3)
30	0	0	1	5.9(0.5)	1.0(0.1)	7.0(1.2)	1	0	0	1	0	0	1	28.5(1.9)	1.5(0.2)
31	0	0	1	6.5(0.6)	1.5(0.2)	6.5(0.7)	1	0	0	1	0	0	1	27.0(1.0)	1.9(0.1)
32	0	0	1	9.2(1.1)	2.0(0.3)	7.2(0.3)	1	0	0	1	0	0	1	44.6(1.7)	1.8(0.4)
33	0	0	1	8.4(0.9)	1.9(0.4)	7.3(0.3)	1	0	0	1	0	0	1	44.0(2.7)	2.0(0.0)
34	0	0	1	3.8(0.8)	1.1(0.1)	3.6(0.2)	0	1	0	1	0	0	1	22.5(0.3)	1.5(0.3)
35	1	0	0	5.8(0.7)	1.1(0.1)	5.4(0.3)	0	1	1	0	0	1	0	26.0(2.6)	1.0(0.1)
36	0	0	1	8.3(1.8)	1.6(0.2)	9.5(0.5)	1	0	0	1	0	0	1	28.0(2.0)	2.0(0.5)
37	0	0	1	5.5(0.7)	1.1(0.1)	7.5(0.7)	1	0	0	1	0	0	1	25.0(1.0)	1.3(0.1)
38	1	0	0	7.0(1.1)	1.2(0.6)	7.8(0.7)	0	1	1	0	0	1	0	26.2(1.9)	1.1(0.2)
39	1	0	0	5.6(0.6)	1.4(0.2)	6.3(0.8)	1	0	1	0	0	1	0	26.0(1.6)	2.1(0.3)
40	0	1	0	6.6(0.6)	1.6(0.2)	7.5(0.8)	0	1	1	0	0	1	0	21.8(2.0)	1.1(0.2)
41	0	1	0	6.2(0.4)	1.5(0.3)	6.9(0.7)	0	1	1	0	0	1	0	24.2(1.8)	1.4(0.3)
42	0	0	1	9.4(0.9)	2.3(0.4)	7.6(1.5)	1	0	0	1	0	0	1	31.2(3.3)	2.9(0.2)
43	0	0	1	6.1(0.7)	1.6(0.3)	6.5(0.8)	1	0	0	1	0	0	1	29.0(1.0)	1.5(0.4)
44	0	0	1	9.5(2.0)	1.9(0.3)	9.0(0.8)	1	0	0	1	0	0	1	42.3(2.2)	2.8(0.1)
45	0	0	1	6.8(1.3)	1.2(0.2)	7.7(1.2)	1	0	0	1	0	0	1	31.0(3.1)	2.0(0.3)
46	0	0	1	7.6(0.8)	2.8(0.2)	9	1	0	0	1	0	0	1	28.8(3.5)	3.6(0.5)
47	0	0	1	6.2(0.4)	2.5(0.2)	9	1	0	0	1	0	0	1	28.5(0.7)	3.0(0.0)
48	0	0	1	8.5(0.6)	1.7(0.3)	10.6(0.9)	1	0	0	1	0	0	1	27.6(0.6)	2.1(0.1)
49	1	0	0	4.9(0.5)	1.9(0.3)	5.8(0.7)	0	1	1	0	1	0	0	9	9
50	0	1	0	5.0(0.0)	0.8(0.0)	4.5(0.5)	1	0	1	0	1	0	0	25.5(0.7)	0.9(0.2)
51	1	0	0	5.6(0.9)	0.4(0.1)	7.2(0.4)	1	0	1	0	1	0	0	19.3(2.0)	1.0(0.1)
52	1	0	0	6.6(0.5)	0.7(0.1)	8.2(0.4)	1	0	1	0	1	0	0	24.6(0.8)	0.9(0.1)
53	1	0	0	5.1(0.7)	0.5(0.1)	9	0	1	1	0	1	0	0	23.0(2.6)	0.7(0.1)
54	0	1	0	7.4(0.9)	0.8(0.9)	4.4(0.8)	1	0	1	0	1	0	0	29.7(2.0)	1.1(0.1)
55	1	0	0	6.8(0.8)	0.8(0.7)	6.9(0.7)	1	0	1	0	1	0	0	28.9(1.8)	1.2(0.3)
56	1	0	0	5.0(0.1)	0.8(0.2)	7.3(0.4)	1	0	1	0	1	0	0	25.8(1.2)	1.2(0.3)
57	0	0	1	5.9(0.6)	1.3(0.2)	7.0(0.6)	1	0	0	1	0	0	1	24.5(1.3)	2.3(0.5)
58	0	0	1	8.2(1.1)	1.9(0.3)	12.4(0.9)	1	0	0	1	0	0	1	36.3(6.7)	1.8(0.1)
59	0	0	1	11.7(1.2)	2.1(0.6)	13.7(1.2)	1	0	0	1	0	0	1	27.5(3.5)	2.1(0.6)
60	1	0	0	4.6(0.4)	0.6(0.1)	4.9(0.6)	1	0	1	0	0	1	0	14.8(1.2)	1.2(0.3)
61	0	1	0	5.4(2.0)	1.2(0.2)	6.8(0.8)	0	1	1	0	0	1	0	25.3(1.8)	1.0(0.3)
62	1	0	0	5.2(1.2)	0.8(0.2)	5.2(0.3)	0	1	1	0	0	1	0	24.8(1.4)	1.4(0.2)

OTUs	30	31	32a	32b	32c	33a	33b	34a	34b	35	36	37	38a	38b
1	5.0(0.2)	3.4(0.5)	0	0	1	1	0	1	0	4.0(0.5)	0.7(0.1)	5.5(0.4)	1	0
2	4.0(1.0)	3.1(0.3)	0	0	1	1	0	1	0	4.2(1.1)	0.9(0.4)	4.9(1.2)	1	0
3	4.1(0.6)	3.1(0.2)	0	0	1	1	0	1	0	3.7(0.3)	0.9(0.1)	4.1(0.2)	1	0
4	5.0(1.0)	3.5(0.5)	0	0	1	1	0	1	0	3.0(0.2)	0.6(0.1)	5.0(0.5)	1	0
5	3.3(0.4)	2.3(0.2)	0	0	1	1	1	1	0	9	9	9	9	9
6	4.0(0.4)	2.7(0.2)	0	0	1	1	0	1	0	3.6(0.3)	0.6(0.1)	5.0(2.1)	1	0
7	5.0(0.8)	3.0(0.3)	0	0	1	1	0	1	0	3.0(0.1)	1.0(0.1)	3.0(0.1)	1	0
8	5.4(0.5)	4.5(0.6)	0	0	1	1	0	1	0	4.1(0.2)	0.9(0.1)	4.4(0.7)	1	0
9	4.5(0.5)	3.8(0.3)	0	0	1	1	0	1	0	9	9	9	1	0
10	5.0(0.7)	3.0(0.2)	0	0	1	1	0	1	0	3.7(0.5)	1.2(0.2)	3.1(0.2)	1	0
11	4.2(0.5)	3.0(0.3)	0	0	1	1	0	1	0	3.7(0.3)	0.8(0.1)	4.3(0.1)	1	0
12	4.2(0.5)	2.8(0.2)	0	0	1	1	0	1	0	9	9	9	1	0
13	4.1(0.5)	3.2(0.3)	0	0	1	1	0	1	0	9	9	9	1	0
14	5.0(0.0)	3.0(0.0)	0	0	1	1	0	1	0	9	9	9	1	0
15	7.5(0.2)	3.6(0.5)	0	0	1	1	1	1	0	5.5(0.7)	1.6(0.2)	3.4(0.5)	1	0
16	5.4(0.5)	4.4(0.5)	0	0	1	1	0	1	0	9	9	9	1	0
17	5.0(0.0)	3.0(0.0)	0	0	1	1	0	1	0	9	9	9	1	0
18	5.5(0.7)	4.2(0.3)	0	0	1	1	0	1	0	4.0(0.0)	1.0(0.0)	4.0(0.0)	1	0
19	6.2(0.5)	3.5(0.5)	0	0	1	1	0	1	0	3.3(0.2)	0.4(0.1)	7.8(0.4)	1	0
20	9	9	1	0	1	0	1	9	9	4.6(0.5)	1.7(0.3)	2.6(0.3)	1	0
21	4.2(0.4)	3.4(0.4)	0	0	1	1	0	1	0	9	9	9	1	0
22	4.8(0.4)	3.4(0.4)	0	0	1	1	0	1	0	3.9(0.2)	1.3(0.4)	3.0(0.4)	1	0
23	7.0(0.8)	5.0(0.7)	0	0	1	1	0	1	0	4.0(0.0)	1.0(0.0)	0.2(0.0)	1	0
24	7.2(0.7)	4.7(0.7)	0	0	1	1	0	1	0	9	9	9	9	9
25	7.4(0.6)	5.1(0.6)	0	0	1	1	0	1	0	9	9	9	9	9
26	10.7(1.2)	5.1(0.7)	0	1	0	0	1	1	0	4.0(0.0)	1.5(0.0)	2.6(0.0)	0	1
27	11.2(0.9)	4.6(0.8)	0	1	0	0	1	1	0	4.2(0.4)	1.0(0.1)	4.2(0.4)	0	1
28	10.4(1.3)	5.0(0.0)	0	1	0	0	1	1	0	4.2(0.3)	1.5(0.0)	3.1(0.2)	0	1
29	9.4(1.5)	5.0(0.7)	1	0	0	1	0	0	1	3.4(0.5)	1.5(1.7)	3.8(2.5)	1	0
30	7.7(1.2)	4.2(0.5)	1	0	0	1	0	0	1	3.2(0.3)	0.5(0.1)	6.5(0.7)	1	0
31	8.5(0.7)	4.5(0.7)	1	0	0	1	0	0	1	5.0(0.0)	1.5(0.0)	3.3(0.0)	1	0
32	10.2(2.0)	6.1(1.4)	1	0	0	1	0	0	1	4.3(0.6)	1.0(0.0)	2.3(0.2)	1	0
33	12.0(2.9)	7.0(0.0)	1	0	0	1	0	0	1	6.6(0.5)	1.0(0.0)	6.6(0.5)	1	0
34	6.0(0.8)	4.0(1.0)	1	0	0	1	0	0	1	9	9	9	1	0
35	8.4(0.9)	5.1(0.6)	0	1	0	0	1	1	0	4.6(0.6)	1.3(0.3)	3.5(0.4)	0	1
36	5.6(1.1)	4.3(0.6)	1	0	0	1	0	0	1	9	9	9	1	0
37	5.3(0.6)	4.3(0.6)	1	0	0	1	0	0	1	9	9	9	1	0
38	8.6(0.7)	4.8(0.8)	0	1	0	0	1	1	0	3.8(0.4)	1.0(0.2)	3.6(0.6)	0	1
39	5.8(1.3)	3.6(0.5)	0	1	0	1	0	1	0	4.7(0.3)	0.9(0.1)	5.0(0.0)	1	0
40	8.6(1.2)	5.5(0.6)	0	1	0	0	1	0	1	4.6(0.3)	1.3(0.2)	3.5(0.7)	0	1
41	8.9(1.4)	4.8(0.5)	0	1	0	0	1	1	0	4.7(0.3)	1.4(0.2)	3.4(0.6)	0	1
42	6.0(1.2)	4.7(0.4)	1	0	0	1	0	0	1	9	9	9	1	0
43	6.6(0.6)	5.3(0.6)	1	0	0	1	0	0	1	4.1(0.2)	1.1(0.2)	3.6(0.5)	1	0
44	6.3(1.1)	5.2(0.5)	1	0	0	1	0	0	1	5.4(0.4)	1.5(0.3)	3.4(0.3)	1	0
45	7.8(0.9)	5.5(0.9)	1	0	0	1	0	0	1	5.3(1.0)	1.6(0.6)	2.9(1.2)	1	0
46	8.8(2.2)	5.4(0.7)	1	0	0	0	1	0	1	9	9	9	1	0
47	7.5(0.7)	5.5(0.7)	1	0	0	0	1	0	1	9	9	9	9	9
48	7.7(0.7)	5.8(0.7)	1	0	0	1	0	0	1	4.8(0.5)	1.1(0.1)	4.3(0.4)	1	0
49	9	9	0	0	1	0	1	1	0	5.3(0.6)	2.1(0.1)	2.4(0.4)	0	1
50	8.9(0.3)	5.1(0.3)	0	0	1	0	1	1	0	5.0(0.0)	2.1(0.4)	2.1(0.3)	0	1
51	5.0(1.0)	4.0(1.0)	0	0	1	0	1	1	0	5.0(0.0)	2.0(0.0)	2.5(0.0)	0	1
52	6.4(4.5)	5.5(0.1)	0	0	1	0	1	1	0	9	9	9	0	1
53	8.0(1.0)	4.3(0.6)	0	0	1	1	1	1	0	9	9	9	0	1
54	10.3(1.8)	5.8(0.9)	0	0	1	0	1	1	0	5.9(0.8)	3.1(0.6)	2.1(0.4)	0	1
55	10.6(0.8)	5.9(0.8)	0	0	1	0	1	1	0	5.6(0.7)	2.6(0.5)	2.2(0.3)	0	1
56	11.0(0.9)	6.2(0.7)	0	0	1	1	1	1	0	5.1(0.1)	2.0(0.1)	2.3(0.3)	0	1
57	6.0(0.8)	4.3(0.5)	1	0	0	1	0	0	1	3.4(0.3)	0.5(0.2)	7.8(3.3)	0	1
58	7.0(1.0)	5.3(0.6)	1	0	0	1	0	0	1	6.2(0.3)	1.1(0.4)	5.7(0.4)	1	0
59	7.5(0.7)	5.5(0.7)	1	0	0	1	0	0	1	5.5(0.7)	2.5(0.7)	2.2(0.3)	0	1
60	4.6(0.4)	3.2(0.3)	0	0	1	0	1	1	0	3.7(0.2)	1.0(0.1)	3.7(0.2)	1	0
61	7.8(0.5)	6.2(0.7)	0	1	0	0	1	1	0	4.2(0.4)	0.8(0.8)	4.1(0.8)	0	1
62	10.4(0.7)	5.0(0.6)	0	1	0	0	1	1	0	4.2(0.3)	1.6(0.4)	2.6(0.2)	0	1

Lista de unidades muestreadas (OTU's):

- | | |
|--|--|
| 1. J. Henrickson 11558 (Coah.) | 34. C. H. Ramos 293 (Ver.) |
| 2. I. M. Johnston 9011 (Coah.) | 35. T. MacDougall s.n. (Oax.) |
| 3. J. Henrickson 13177 (Coah.) | 36. W. H. Camp 2598 (Oax.) |
| 4. M. C. Johnston <u>et al.</u> 11919 (Coah.) | 37. S. Walker 75h35 (Oax.) |
| 5. M. C. Johnston <u>et al.</u> 10984 (Coah.) | 38. D. E. Breedlove 69627 (Oax.) |
| 6. F. Chiang <u>et al.</u> 9269 (Coah.) | 39. R. Torres <u>et al.</u> 2836 (Oax.) |
| 7. F. Chiang <u>et al.</u> 9402 (Coah.) | 40. R. Torres <u>et al.</u> 7249 (Oax.) |
| 8. R. M. Stewart 1081 (Coah.) | 41. J. I. Calzada 21100 (Oax.) |
| 9. J. Henrickson 11826 (Coah.) | 42. E. W. Nelson 1053 (Oax.) |
| 10. M. H. Mayfield <u>et al.</u> 1402 (Coah.) | 43. P. Tenorio 17477 (Oax.) |
| 11. T. Wendt 567 (Coah.) | 44. C. G. Pringle 4649 (Oax.) |
| 12. M. C. Johnston <u>et al.</u> 11678 (Coah.) | 45. J. A. Villarreal 8225 (Oax.) |
| 13. J. Henrickson 11932 (Coah.) | 46. D. E. Breedlove 25909 (Chia.) |
| 14. C. H. Muller 3205 (Coah.) | 47. D. E. Breedlove 31113 (Chia.) |
| 15. T. F. Patterson 6100 (N. L.) | 48. D. E. Breedlove 22838 (Chia.) |
| 16. T. F. Patterson 6782 (N. L.) | 49. S. González <u>et al.</u> 3723 (Dgo.) |
| 17. G. B. Hinton 19266 (N. L.) | 50. E. Martínez 531 (Dgo.) |
| 18. F. W. Pennell 17251 (N. L.) | 51. S. González <u>et al.</u> 3804 (Dgo.) |
| 19. C. G. Pringle 2546 (N. L.) | 52. E. Martínez 564 (Dgo.) |
| 20. E. Estrada C. 2125 (N. L.) | 53. S. Gallina <u>et al.</u> 34 (Dgo.) |
| 21. J. Henrickson 12990a (Chih.) | 54. J. A. Villarreal <u>et al.</u> 8180 (Dgo.) |
| 22. J. Henrickson 12830a (Chih.) | 55. A. García 2406 (Dgo.) |
| 23. J. G. Schaffner 32 (S. L. P.) | 56. F. Santana M. 1743 (Jal.) |
| 24. J. G. Schaffner 485 (S. L. P.) | 57. J. A. Villarreal <u>et al.</u> 8223 (Pue.) |
| 25. J. Rzedowski 4434 (S. L. P.) | 58. H. Galeotti 2641 (Ver.) |
| 26. B. Servín 1299 (Que.) | 59. H. Galeotti 2640bis (Oax.) |
| 27. E. Carranza 2876 (Que.) | 60. I. M. Johnston 9011 (Coah.) |
| 28. B. Servín 1101 (Que.) | 61. J. A. Villarreal 8601 (Oax.) |
| 29. C. A. Purpus 2554a (Pue.) | 62. E. Carranza <u>et al.</u> 5388 (Qro.) |
| 30. C. A. Purpus 2554 (Pue.) | |
| 31. C. A. Purpus 3883 (Pue.) | |
| 32. M. A. Cházaro 1550 (Ver.) | |
| 33. M. A. Cházaro 3453 (Ver.) | |

En un estudio complementario se evaluaron los siete grupos de Abelia formados en el primer análisis y que corresponden a las siguientes áreas de distribución y taxa: 1) N.L., Coah., ne de Chih. (Abelia coriacea var. subcoriacea), 2) S.L.P. (A. coriacea var. coriacea), 3) Dgo. Y Jal. (A. occidentalis), 4) Que. (A. grandifolia), 5) s de Oax. (A. mexicana), 6) Pue., Ver. y c. de Oax. (A. floribunda var. floribunda y 7) Chis. (A. floribunda var. foliosa). Se incluyeron en este segundo ensayo características estructurales, tanto superficiales como internas (anatómicas) de los taxa, con el propósito de observar el grado de semejanza entre los taxa incluidos. Los estados de carácter evaluados fueron 70. El coeficiente de similitud empleado fue el Simple Matching (SM) y el método de agrupamiento fue el de UPGMA. La lista de caracteres y base de datos se enlistan a continuación:

- (1) Hábitat: a) bosque de pino-encino, b) matorral.
- (2) Hábito de la planta: a) erecto, b) postrado
- (3) Floración: a) primavera, b) verano, c) otoño, d) invierno.
- (4) Vestidura en ramillas: a) hispida, b) hispídula, c) estrigosa
- (5) Largo del pecíolo.
- (6) Forma de la hoja: a) elíptica, b) ovada, c) ovada a subcircular.
- (7) Largo de la hoja.
- (8) Ancho de la hoja.
- (9) Proporción entre largo y ancho de la hoja.
- (10) Apice de la hoja: a) agudo, b) obtuso a redondeado.
- (11) Base de la hoja: a) cuneada, b) obtusa a redondeada.
- (12) Margen de la hoja: a) serrulado o crenulado, b) entero.
- (13) Extensiones de colénquima del haz vascular a la epidermis:
a) hacia ambos lados, b) sólo hacia el envés.
- (14) Vaina del haz vascular: a) de una célula de grosor, b) de dos a tres células de grosor.
- (15) Venación de la hoja: a) conspicua, b) inconspicua.
- (16) Textura de la hoja: a) herbácea, b) subcoriácea, c) coriácea.
- (17) Vestidura de la hoja: a) hispídula, b) con tricomas glandulares.
- (18) Superficie de la hoja: a) lisa, b) abollada.
- (19) Forma de las bractéolas del involucelo: a) subulada a linear, b) obovada.
- (20) Largo de las bractéolas del involucelo.

- (21) Número de flores por pedúnculo: a) 1, b) 2.
- (22) Posición de las flores: a) erectas, b) péndulas.
- (23) Forma de los lóbulos del cáliz: a) lineares, b) lanceolados, c) elípticos.
- (24) Largo de los lóbulos del cáliz.
- (25) Vestidura de los lóbulos del cáliz: a) con tricomas glandulares, b) hispídula y con tricomas glandulares.
- (26) Forma de la corola: a) infundibuliforme, b) tubular.
- (27) Proporción de la parte estrecha del tubo de la corola: a) $1/2$, b) $2/3$, c) $1/8$ o menos.
- (28) Largo de la corola.
- (29) Glándula nectarífera en la corola: a) una banda, b) tres bandas.
- (30) Color de la corola: a) rojo bermejo, b) rosa-lila, c) blanco-rosado.
- (31) Vestidura de la corola a) con tricomas glandulares, b) hispídula y con tricomas glandulares.
- (32) Nivel de inserción de la parte libre de los estambres: a) garganta de la corola, b) porción inferior del tubo de la corola.
- (33) Largo del fruto.
- (34) Largo del rostro del fruto.
- (35) Proporción entre largo y rostro del fruto.
- (36) Vestidura del fruto: a) hispídula y con tricomas glandulares, b) hispida.

Tabla 2. Matriz de datos (MD) para el análisis fenético (II).

OTUs	CARACTERES																																			
	1a1b2a2b3a3b3c3d4a4b4c	5	6a6b6c	7	8	9	10a10b	11a11b12a12b13a13b14a14b15a15b																												
ACc	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1.5	1	0	0	12.0	05.8	1.7	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	
ACs	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0.6	0	0	1	10.2	06.3	1.8	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0
AFf	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	2.0	1	1	0	18.0	08.5	1.9	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1
Afc	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	2.2	1	0	0	16.6	07.8	1.8	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1
AG	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	4.0	0	1	0	22.4	12.2	1.8	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1
AM	1	0	1	0	0	1	0	0	2.1	1	1	0	0	21.5	10.8	1.6	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0
AO	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1.1	1	0	0	14.1	04.8	2.8	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1

OTUs	16a16b16c17a17b17c18a18b19a19b2021a21b22a22b23a23b23c2425a25b26a26b27a27b27c2829a29b30a30b30c																																				
	31a31b32a32b	33	34	35	36a36b																																
ACc	0	1	1	0	1	0	0.7	1	0	1	0	0	1	0	3.9	1	0	1	0	1	0	0	12.4	1	0	0	0	1	1	0	1	0	3.8	0.8	4.1	1	0
ACs	1	0	1	0	1	0	0.4	1	0	1	0	0	1	0	3.9	1	0	1	0	1	0	0	16.2	1	0	0	0	1	1	0	1	0	3.8	0.7	5.0	1	0
AFf	0	0	0	1	1	0	1.8	0	1	0	1	0	0	1	7.2	0	1	0	1	0	0	1	36.2	0	1	1	0	0	1	0	0	1	4.8	1.4	3.8	1	0
Afc	0	0	0	1	0	1	4.4	1	0	0	1	0	0	1	7.2	0	1	0	1	0	0	1	35.4	0	1	1	0	0	1	0	0	1	4.6	1.3	3.9	1	0
AG	1	0	0	1	0	1	2.3	1	0	0	1	1	0	0	6.0	0	1	1	0	1	0	0	23.6	1	0	0	0	0	1	1	0	4.2	1.4	3.2	0	1	
AM	0	0	0	1	1	0	1.8	1	0	0	1	1	0	0	5.8	0	1	1	0	1	0	0	26.2	1	0	0	1	0	0	1	1	0	4.1	1.3	3.4	0	1
AO	0	0	0	1	1	0	1.2	1	0	0	1	1	0	0	6.0	0	1	1	0	1	0	0	26.1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	5.3	2.3	2.3	1	0

ACc= *A. coriacea* var. *coriacea*, ACs= *A. coriacea* var. *subcoriacea*, AFf= *A. floribunda* var. *floribunda*, Afc= *A. floribunda* var. *foliacea*, AG= *A. grandifolia*, AM= *A. mexicana*, AO= *A. occidentalis*.

ANALISIS FILOGENETICO

Del conjunto de caracteres empleados en el análisis fenético se llevo a cabo una revisión y selección de los mismos, que sirvió de base para el análisis filogenético. Se seleccionaron 19 caracteres considerados como filogenéticamente significativos para postular relaciones entre OTUs, 16 con dos estados y tres con tres estados de carácter. Las especies utilizadas para el análisis fueron 18; se incluyen las cinco especies americanas del género, 12 especies asiáticas (5 del género *Zabelia*) de las cuales se dispuso de material de herbario y/o información bibliográfica suficiente para su análisis. También se incluye a *Kolkwitzia amabilis*, género monotípico que se considera tiene la mayor relación con *Abelia*, de acuerdo con Weberling (1966). En el análisis se empleó el criterio de grupo externo (Watrous y Wheeler, 1981), usándose como grupo externo a *Kolkwitzia* y como conjunto interno a las especies de *Abelia* (incluyendo especies del grupo *Zabelia*). El análisis se

realizó utilizando el programa PAUP (Swofford, 1985). El método bootstrap (Felsenstein, 1985) para 100 replicas fué usado para estimar el grado de confianza en la formación de grupos.

En seguida se presenta la lista de especies, los caracteres empleados en el análisis filogenético y la matriz resultante.

Lista de especies empleadas en el análisis filogenético

Clave	Especie
ABIFL	<u>Abelia</u> (<u>Zabelia</u>) <u>biflora</u> Turcz.
ABUDD	<u>Abelia</u> (<u>Zabelia</u>) <u>buddleioides</u> W. Smith
ACHIN	<u>Abelia</u> <u>chinensis</u> R. Br.
ADIEL	<u>Abelia</u> (<u>Zabelia</u>) <u>dielsii</u> (Graebn.) Rehd.
AINTE	<u>Abelia</u> (<u>Zabelia</u>) <u>integrifolia</u> Koidz.
AMACR	<u>Abelia</u> <u>macrotera</u> (Graebn. & Bucw.) Rehd.
APARV	<u>Abelia</u> <u>parviflora</u> Hemsl.
ASANG	<u>Abelia</u> <u>sanguinea</u> Makino
ASERR	<u>Abelia</u> <u>serrata</u> Sieb. & Zucc.
ASPAT	<u>Abelia</u> <u>spathulata</u> Sieb. & Zucc.
ATETR	<u>Abelia</u> <u>tetrasepala</u> (Koidz.) Hara & Kuros.
ATRIF	<u>Abelia</u> (<u>Zabelia</u>) <u>triflora</u> R. Br.
ACORI	<u>Abelia</u> <u>coriacea</u> Hemsl.
AFLOR	<u>Abelia</u> <u>floribunda</u> (Mart. & Gal.) Dcne.
AGRAN	<u>Abelia</u> <u>grandifolia</u> Villarreal
AMEXI	<u>Abelia</u> <u>mexicana</u> Villarreal
AOCCI	<u>Abelia</u> <u>occidentalis</u> Villarreal
KAMAB	<u>Kolkwitzia</u> <u>amabilis</u> Graebn.

Caracteres y estados de carácter empleados en el análisis filogenético del género Abelia.

1. Tallos con estrías y nudos fuertemente engrosados. 0= ausente, 1= presente
2. Vestidura del tallo. 0= híspida, 1= hispídula, 2= glabrescente o estrigosa
3. Forma de la hoja. 0= rómbica, 1= elíptica a ovada

4. Largo de la hoja. 0= más de 18 mm, 1= menos de 17 mm
5. Ancho de la hoja. 0= más de 15 mm, 1= menos de 14 mm
6. Margen de la hoja. 0= serrulado o crenulado, 1= entero
7. Posición de las flores. 0= erectas, 1= péndulas
8. Forma de los lóbulos del cáliz. 0= elíptica, 1= linear a lanceolada
9. Número de sépalos. 0= cinco, 1= menos de cinco
10. Glándula nectarífera en prominencia de la base del tubo de la corola. 0= presente, 1= ausente
11. Número de glándulas nectaríferas en forma de banda, en la base del tubo de la corola. 0= ausente, 1= 1, 2= 3
12. Forma de la corola. 0= infundibuliforme, 1= tubular
13. Largo de la corola. 0= menos de 2 cm, 1= más de 2 cm
14. Color de la corola. 0= blanco, amarillo a rosado, 1= rosalila, 2= rojo
15. Simetría de la corola. 0= subregular, 1= bilabiada, 2= fuertemente bilabiada.
16. Nivel de inserción de la parte libre de los estambres en la corola. 0= garganta, 1= porción inferior del tubo.
17. Forma de la base del fruto. 0= linear-fusifforme, 1= ovada
18. Disposición de los ovarios. 0= pareados, 1= solitarios
19. Polen. 0= equinulado, sin banda ecuatorial, 1= liso, con banda ecuatorial

Tabla 3. Matriz de datos utilizada para el análisis filogenético de Abelia.

!ABELIA.PAU data set (0 al 2 = estados de carácter y 9 no aplica o no se tiene información).

param notu=17 nchar=19 treout=2 root=outgroup outwidth=80 echo

statrep beep nocc outlab=left release describe missing=9;

data (a6,a1,1x,15i1)

Especie	Carácter																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
ABIFL	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1
ABUDD	1	0	1	0	0	1	0	1	0	9	0	0	0	0	1	1	0	0	1
ACHIN	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1
ADIEL	1	0	0	0	1	0	0	1	0	9	0	1	0	1	0	1	1	0	1
AINTE	1	2	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1
AMACR	0	0	0	0	0	0	1	9	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0
APARV	0	0	1	1	0	0	0	0	9	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1
ASANG	0	1	0	0	0	1	2	2	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0
ASERR	0	1	0	1	1	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	1	0	0	1
ASPAT	0	0	0	0	1	0	2	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1
ATETR	0	0	0	0	1	0	2	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1
ATRIF	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1
ACORI	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1
AFLOR	0	1	1	1	0	1	0	1	1	2	0	1	1	1	1	0	1	1	0
AGRAN	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1
AMEXI	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1
AOCCI	0	2	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1
KAMAB *	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0

* Grupo externo

Simbología: ABIFL= Abelia biflora, ABUDD= A. buddleioides, ACHIN= A. chinensis, ADIEL= A. dielsii, AINTE= A. integrifolia, AMACR= A. macrotera, APARV= A. parviflora, ASANG= A. sanguinea, ASERR= A. serrata, ASPAT= A. spathulata, ATETR= A. tetrasepala, ATRIF= A. triflora, ACORI= A. coriacea, AFLOR= A. floribunda, AGRAN= A. grandifolia, AMEXI= A. mexicana, AOCCI= A. occidentalis, KAMAB= Kolkwitzia amabilis.

RESULTADOS

MORFOLOGIA Y ANATOMIA

En esta sección se presenta en forma detallada la información sobre morfología y anatomía de las estructuras de la planta, con énfasis en datos comparativos entre los taxa de Abelia.

Forma de crecimiento: Las especies de Abelia en México son arbustos ramificados, con tallos postrados en A. grandifolia y erectos en el resto de las especies (Figura 1). El tamaño varía de unos 30 cm en ejemplares de A. coriacea en el noroeste de Coahuila y noreste de Chihuahua, hasta un poco más de 2 m de alto en algunos ejemplares de A. floribunda en Oaxaca. Las ramas son opuestas, alargadas y flexibles en las plantas de hábitats méxicos, mientras que en las plantas de regiones más áridas llegan a ser rígidas y espinescentes. Debido a que la variación en tamaño entre especies e intraespecífica es debida a condiciones ambientales, el tamaño de la planta no se considera un carácter con valor taxonómico.

Es usual el crecimiento de las plantas en laderas pedregosas de poca pendiente, comunmente entre elementos de bosques de pino-encino y matorral submontano. La mayoría de las especies crece en suelos de origen calizo, excepto A. coriacea de San Luís Potosí, que se desarrolla en suelos de origen ígneo.

Tallo: El tallo en sección transversal es circular a ligeramente anguloso, con diámetros en la porción media de la planta que van de 3 a 6 mm. Es común que la epidermis, junto con la corteza secundaria, se desprendan en tiras alargadas en las ramas maduras. Las ramas presentan ligeros engrosamientos en los nudos y la distancia

internodal va de 3 mm hasta 4.5 cm de largo en ejemplares de A. mexicana y A. floribunda; este carácter usualmente está relacionado con la frondosidad de la planta.

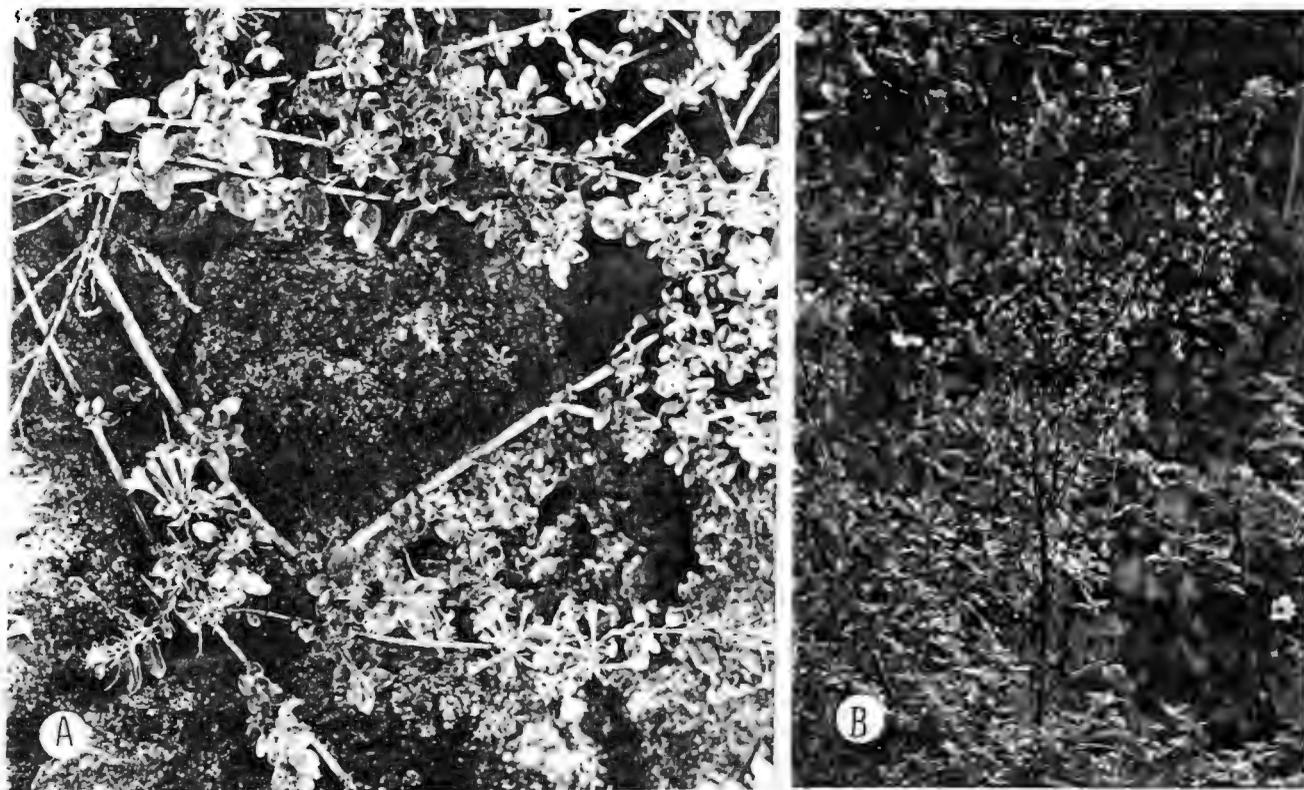


Figura 1. Forma de crecimiento en Abelia. A. Arbustos postrados en A. grandifolia y B. Arbustos erectos en A. floribunda.

Vascularización nodal: La vascularización nodal es de tres trazas, con las laterales separándose del cilindro vascular medio abajo de la traza vascular foliar media. La base del pecíolo muestra tres trazas libres, que se unen en una sola en el resto del pecíolo hasta la nervadura media del limbo, lo cual corresponde con lo reportado por Metcalfe y Chalk (1950) para otros miembros de la familia. La hoja muestra una traza central media y dos trazas laterales (figura 2).

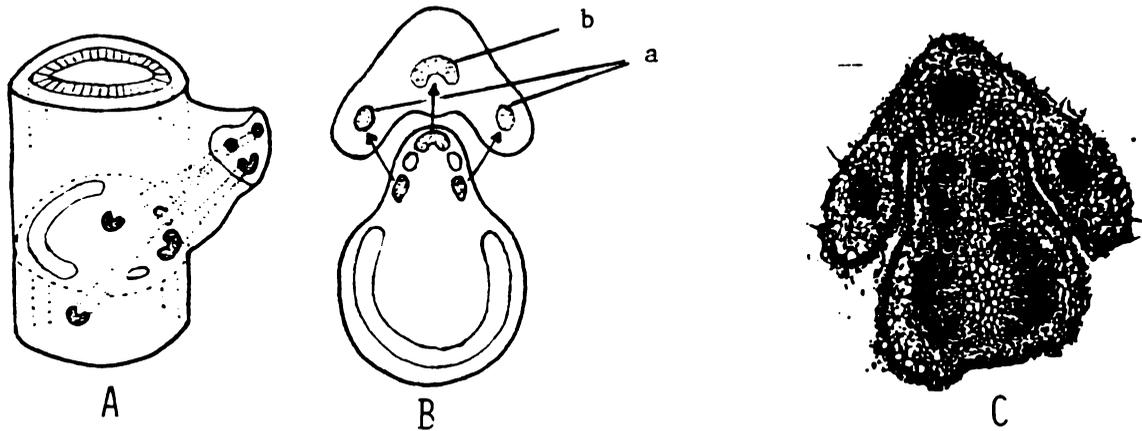


Figura 2. Vascularización nodal en Abelia occidentalis. A. representación de la ubicación de trazas vasculares en el área del nudo. B. diagrama del corte transversal del nudo, pecíolo y hoja, donde a corresponde a las trazas laterales y b a la traza central; las flechas indican correspondencia. C. corte transversal donde se muestra lo esquematizado en B.

Hoja: Las hojas son opuestas y pecioladas. Las estípulas son diminutas, de 0.1-0.2 mm de largo, frecuentemente ausentes. La forma de la hoja es de ovada a circular en A. coriacea y ovada a elíptica en A. floribunda, predominantemente elíptica en A. occidentalis, ovada en A. grandifolia y rómbica a ovada en los ejemplares de A. mexicana. La variación en las dimensiones de la hoja se presenta en las figuras 3 y 4, donde se puede destacar:

a) El largo del pecíolo es significativamente mayor en A. grandifolia que en las otras especies. Los pecíolos en A. occidentalis son los más pequeños y con menor variación; sin embargo, las medidas se sobreponen completamente con los de A. coriacea y A. floribunda.

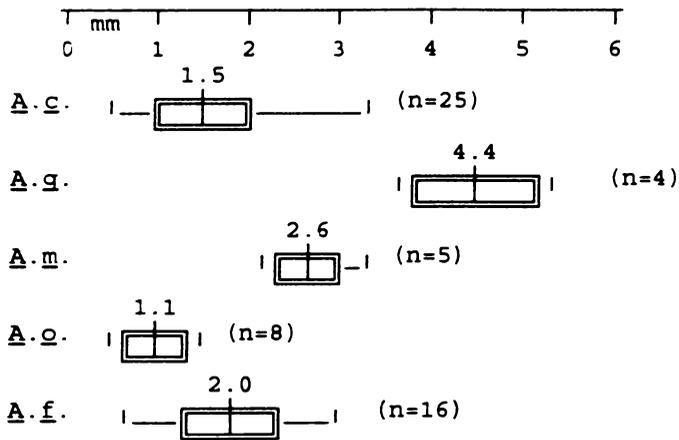
b) Las hojas más pequeñas, de 6.2 a 14.0 mm de largo, se presentan en A. coriacea y las de mayores dimensiones, entre 18 a 24 mm de

largo, en A. grandifolia y A. mexicana. La mayor variación, de 8.2 a 23.6 mm de largo, se presenta en las hojas de A. floribunda.

c) La relación promedio entre largo/ancho de la hoja es de 1.6 a 2 veces en la mayoría de las especies. Sobresale A. occidentalis con hojas en promedio cerca de tres veces más largas que anchas.

La textura de la hoja varía de coriácea en A. coriacea de San Luis Potosí, subcoriácea en ejemplares de A. coriacea del NE del país y de A. grandifolia, a herbácea en A. occidentalis, A. floribunda y A. mexicana de Oaxaca. El grosor va de 0.25-0.35 mm en limbos herbáceos a 0.40-0.55 mm en limbos coriáceos. Las hojas maduras usualmente empiezan a caer en el otoño y son sustituidas en primavera por hojas nuevas. Los limbos son planos a ligeramente plegados en la nervadura media en todas las especies; sólo las plantas de A. grandifolia y las de A. floribunda de Chiapas muestran superficies abolladas con nerviación muy evidente. La base es redondeada en A. coriacea y A. grandifolia, mientras que la base aguda a obtusa es frecuente en A. floribunda, A. occidentalis y A. mexicana. El ápice es obtuso a redondeado en la mayoría de las especies, y agudo en A. mexicana. El margen es entero y ligeramente revoluto en A. coriacea, entero a serrulado en A. occidentalis, y serrulado en A. floribunda, A. grandifolia y A. mexicana. Los dientecillos usualmente presentan glándulas apicales, que son descritas como nectarios extraflorales más adelante.

Largo del pecíolo



Largo de la hoja

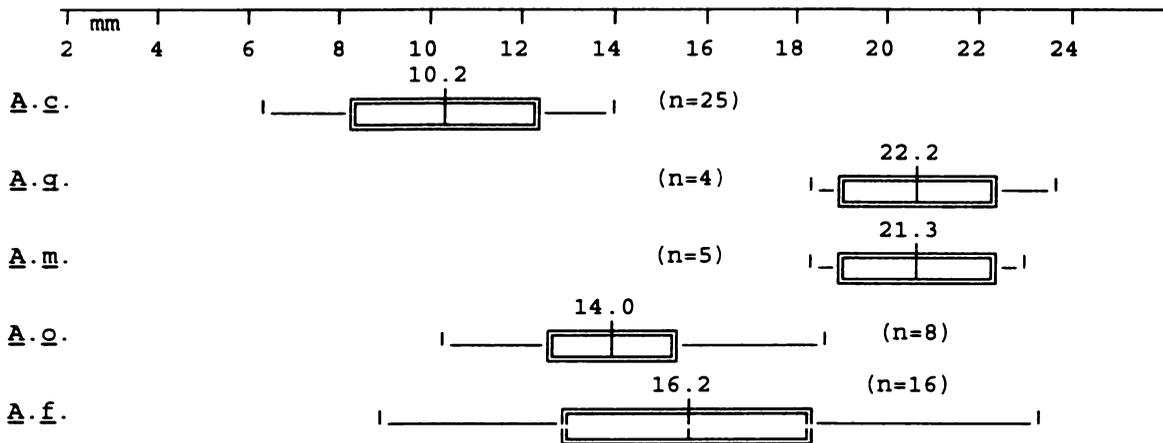


Figura 3. Diagramas que describen la variación, promedio y desviación estándar del largo del pecíolo y largo de la hoja en las especies americanas de Abelia. A. c.= Abelia coriacea, A. g.= A. grandifolia, A. m.= A. mexicana, A. o.= A. occidentalis y A. f.= A. floribunda.

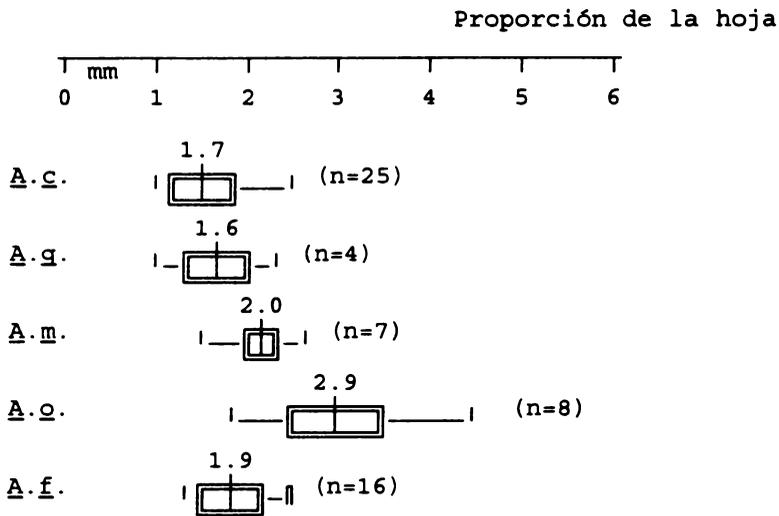
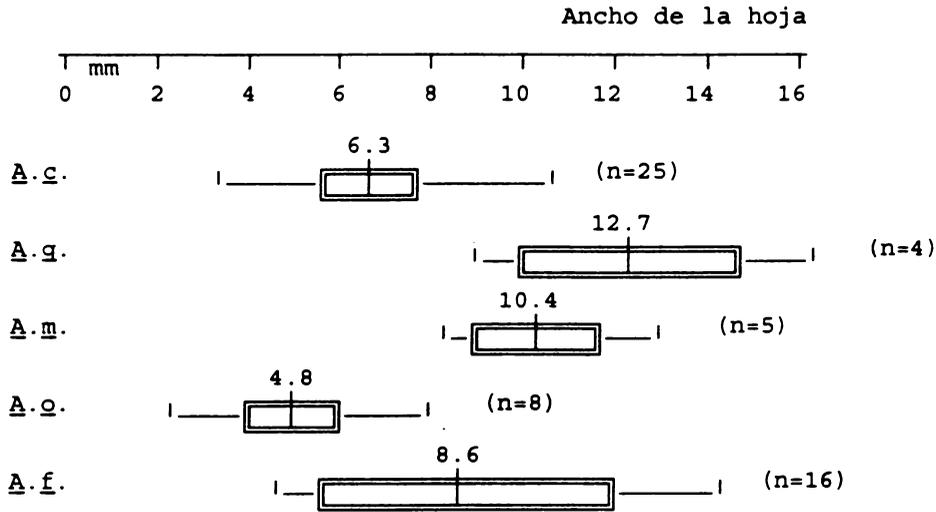


Figura 4. Diagramas que describen la variación, promedio y desviación estándar del ancho y la proporción (largo/ancho) de la hoja en las especies americanas de Abelia. A. c.= Abelia coriacea, A. g.= A. grandifolia, A. m.= A. mexicana, A. o.= A. occidentalis y A. f.= A. floribunda.

Venación: La venación es pinnada, reticulódroma, tanto en hojas enteras como las que presentan margen serrulado o crenulado (Hickey, 1973). La vena media es recta a ligeramente sinuosa, ancha, ocupando de 3 a 4 % del ancho del limbo (figura 5). Las venas secundarias son divergentes de la vena media en ángulo recto a casi recto en la parte media y apical de la hoja; las venas inferiores se disponen en ángulo obtuso. Las venas secundarias son gruesas, curvadas distalmente, uniéndose a la vena secundaria suprayacente en ángulo obtuso, y formando en la porción cercana al margen una venación intramarginal que se conecta al borde y a las glándulas marginales. Una línea marginal libre de venación de 0.1-0.2 mm de ancho se presenta en el borde de la hoja, la cual es más evidente en A. coriacea. Las venas terciarias se originan en ángulo recto o casi recto de las secundarias, con un patrón de ramificación transverso dividido. La venación cuaternaria es distinguible, con un curso ortogonal que da origen a la venación quinternaria. Las areólas son imperfectas, usualmente pentagonales y de tamaño medio.

Los lóbulos del cáliz presentan venación semicraspedódroma, con la vena principal evidente y las venas secundarias conectadas y con una ramificación terminando en el margen (figuras 12-16). El patrón de venación en las hojas y los lóbulos del cáliz es constante para las especies mexicanas, encontrándose el mismo patrón al hacer la comparación con A. chinensis.

Anatomía foliar: En sección transversal, la epidermis está formada por una sola capa de células con paredes gruesas, cúbicas y grandes en el haz; el envés tiene células casi esféricas y más pequeñas. La

hipodermis está ausente. El mesófilo es bifacial, consistente en un parénquima en empalizada formado por una hilera de células alargadas en A. floribunda y A. mexicana, y dos en A. coriacea, A. grandifolia y A. occidentalis que ocupan aproximadamente de un tercio a la mitad del espacio del mesófilo (figura 6). El parénquima esponjoso lo constituyen células más cortas, con arreglo irregular que deja abundantes espacios. Los haces vasculares presentan vainas de una célula de grosor, con células de colénquima que se extienden hacia ambos lados hasta la epidermis en la nervadura principal y sólo hacia el envés en las nervaduras secundarias en A. floribunda, A. occidentalis y A. mexicana. La vaina del haz vascular es de dos a tres células de grosor en A. coriacea y A. grandifolia, con colénquima que se extiende sólo hacia el envés. En A. occidentalis existen haces de fibras subepidérmicas contiguos al colénquima en las nervaduras principales. También se presentan cristales tipo drusa esparcidos en los espacios del parénquima esponjoso. Abelia chinensis tiene hojas delgadas, de alrededor de 0.25 mm de grosor, dos hileras de células en el parénquima en empalizada, la vaina del haz vascular es de una célula de grosor y carece de extensiones hacia la epidermis.

La epidermis está compuesta por células poligonales irregulares, las cercanas a las nervaduras son alargadas con forma rectangular. La cutícula es delgada, de 1 a 2 μm de grueso. Sin embargo, es algo más engrosada en la parte media de las células donde forma papilas cortas, siendo más evidente en el haz que en el envés.

Los estomas son del tipo paracítico (Van Cotthem, 1970) y con

distribución anfiestomática y son más numerosos en el envés. Su orientación es irregular y están ausentes en los haces vasculares. Las células guardianes varían de 15 a 25 μm de largo (figura 8).

Vestidura: La vestidura o indumento está presente en toda la planta, pero es más evidente en los tallos jóvenes, envés de la hoja, corola y fruto. La vestidura en las especies de Abelia es considerada un carácter con significado taxonómico. Es hispídula en A. coriacea y A. floribunda, con tricomas entre 0.01-0.04 mm de largo. Es hispida en A. mexicana y A. grandifolia con tricomas entre 0.045-0.060 mm de largo, y estrigosa, con tricomas antrorsos en los tallos y ramillas de A. occidentalis (figuras 7 y 9). La vestidura está formada de dos tipos de tricomas, que de acuerdo con la terminología de Roe (1971) corresponden a: 1) Tricomas simples, unicelulares, ligeramente cónicos, con tamaños que varían de 0.01 a 0.06 mm de largo. Al Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) los tricomas simples muestran una superficie granular (figura 9). Sobresalen los tricomas de A. occidentalis, los cuales son curvados antrorsamente, a diferencia del resto de las especies que son más bien erectos a ligeramente curvados. 2) Los tricomas glandulares multicelulares son de unos 0.03 mm largo, con una cabezuela de cuatro células; están presentes en las ramillas y son especialmente abundantes en las hojas y en la cara adaxial de la corola.

Inflorescencia: Las flores se presentan en inflorescencias cimosas, usualmente solitarias en A. floribunda y en pares en el resto de las especies, aunque raras veces se presentan en grupos de tres. Las inflorescencias se localizan en las axilas terminales de

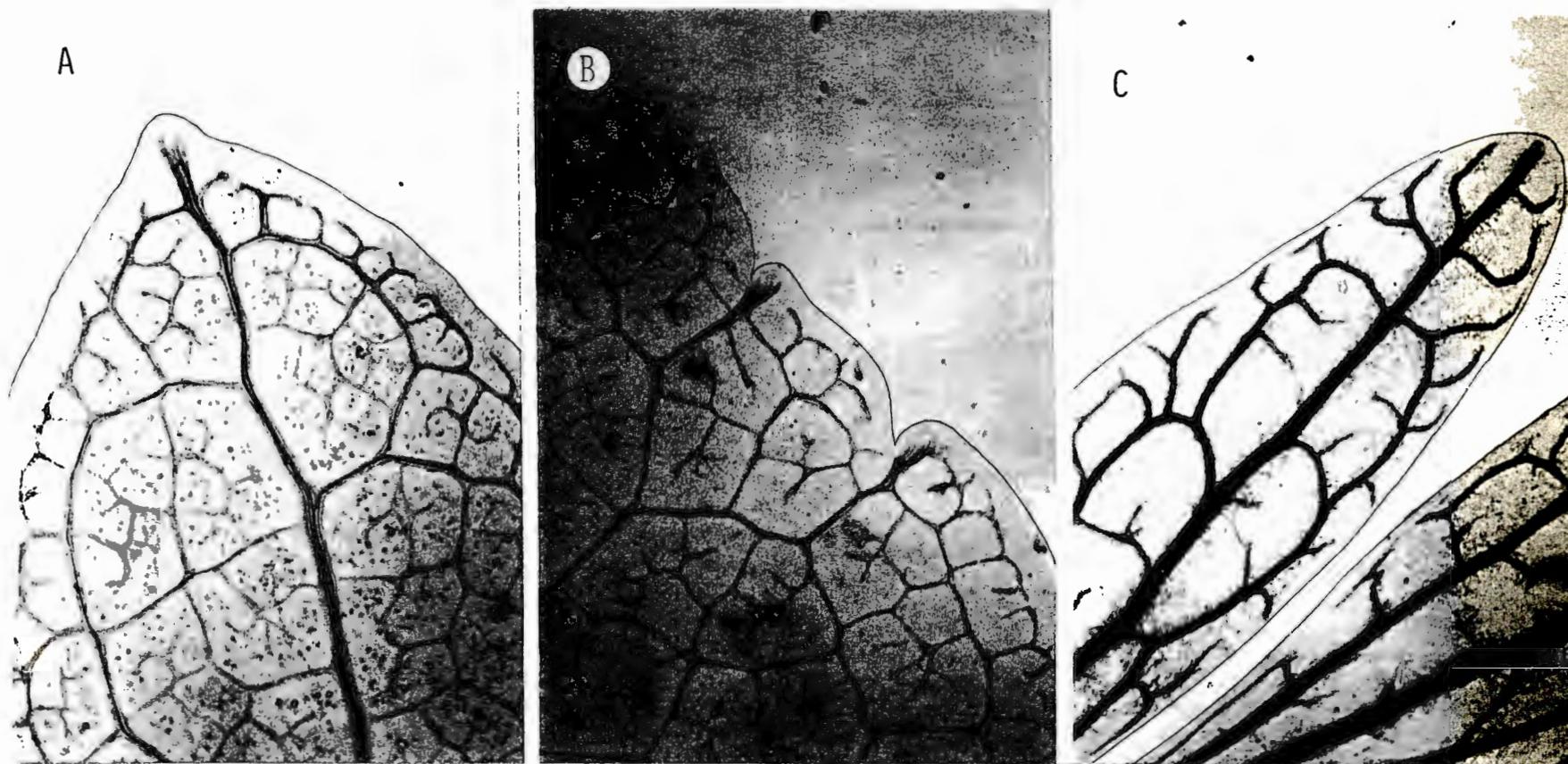


Figura 5. Venación en la hoja de Abelia. A) Hoja aclarada con la venación teñida. Nótese el patrón de venación. B) Margen con dientes y el ensanchamiento de la vena terminal en la glándula. C) Venación en los sépalos de A. floribunda.

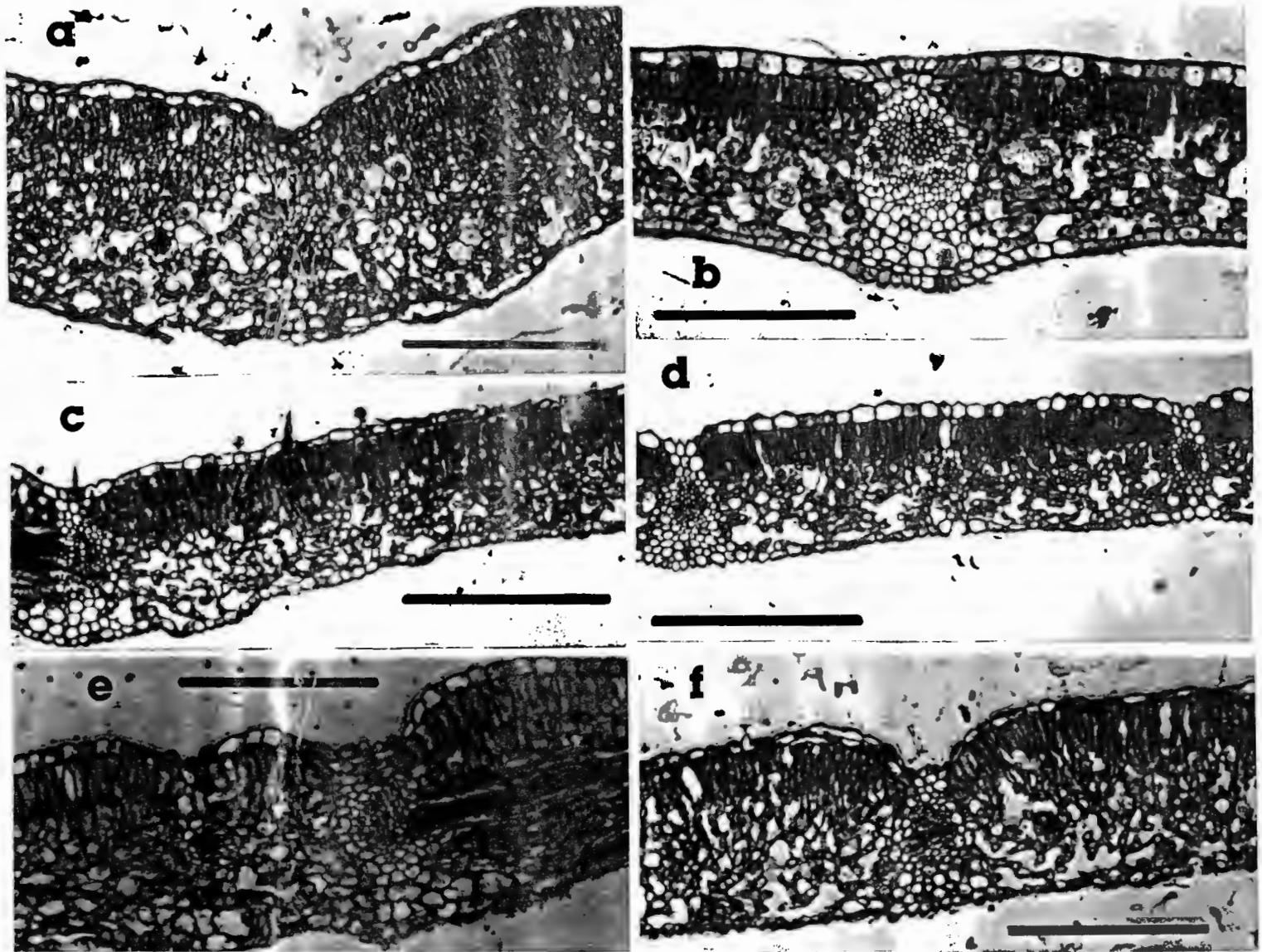


Figura 6. Anatomía de la hoja de Abelia. Corte en sección transversal de la hoja de a. A. coriacea, b. A. chinensis, c. A. mexicana, d. A. floribunda, e. A. grandifolia y f. A. occidentalis. Se observa el parénquima en empalizada en una hilera en c y d, de dos a tres hileras en a, b y e, además el mesófilo, el haz vascular, la vaina del haz vascular y cistolitos. Barras horizontales de 0.5 mm.

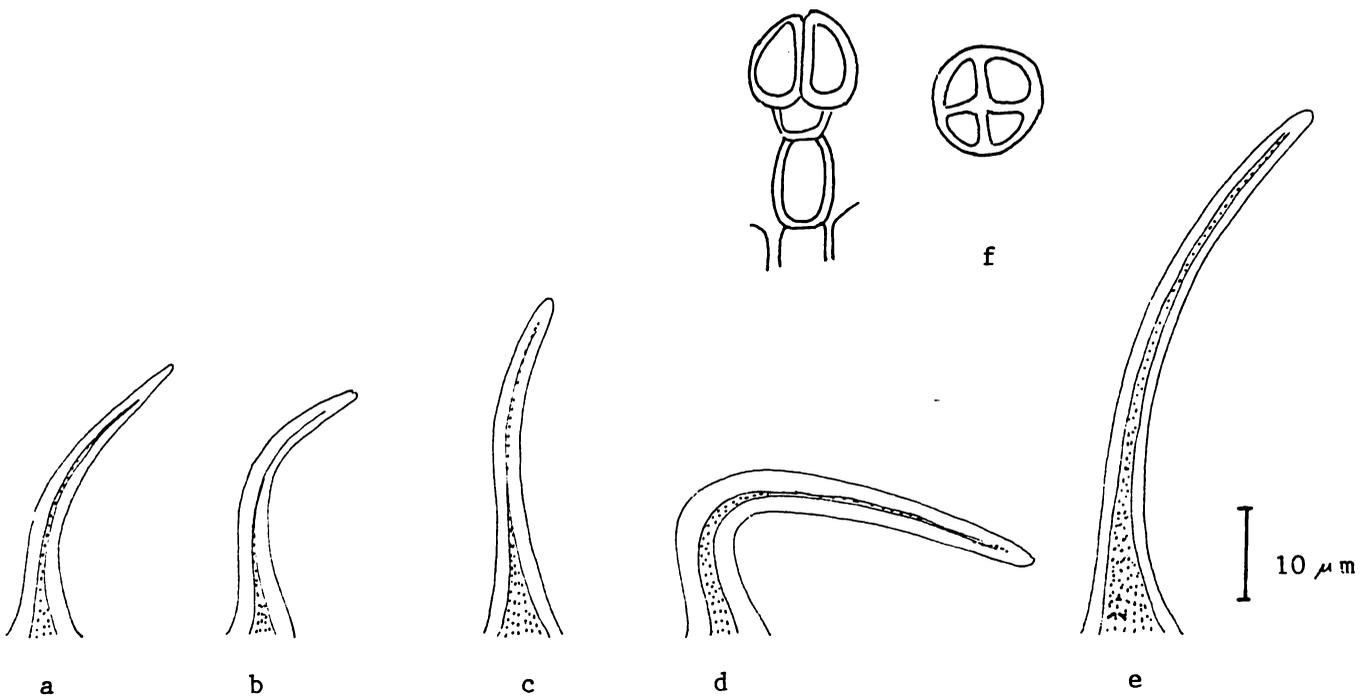


Figura 7. Tricomas en Abelia. Tricomas unicelulares simples en a. A. coriacea, b. A. chinensis, c. A. floribunda, d. A. occidentalis, e. A. mexicana. Nótese el tamaño en A. mexicana y la forma en A. occidentalis. f. Tricomas glandulares multicelulares en vista lateral y cabezuela de 4 células en vista superior en A. floribunda.

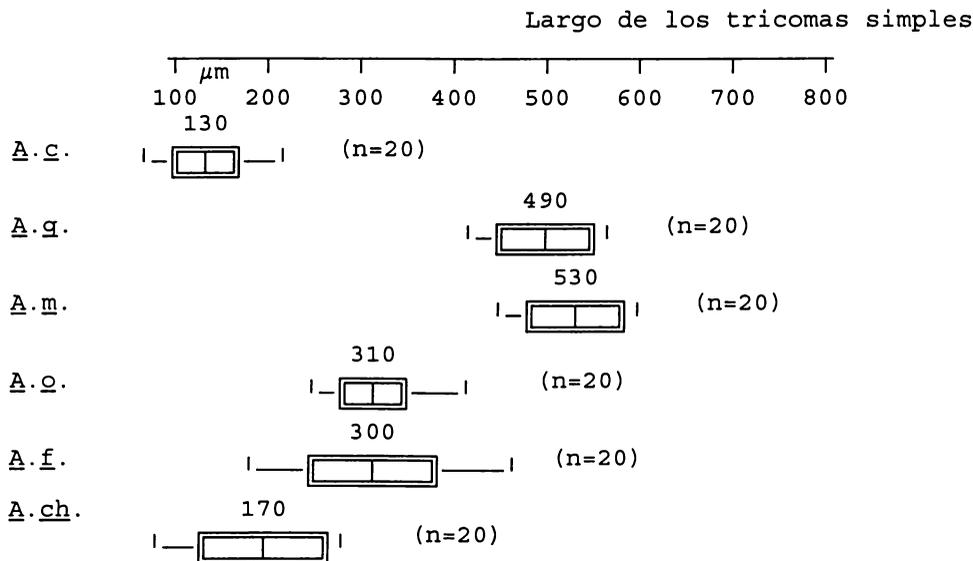


Figura 8. Diagrama que describe la variación, promedio y desviación estándar del largo de los tricomas simples en las especies americanas de Abelia, comparadas con A. chinensis. A. c. = Abelia coriacea, A. g. = A. grandifolia, A. m. = A. mexicana, A. o. = A. occidentalis, A. f. = A. floribunda y A. ch. = A. chinensis.

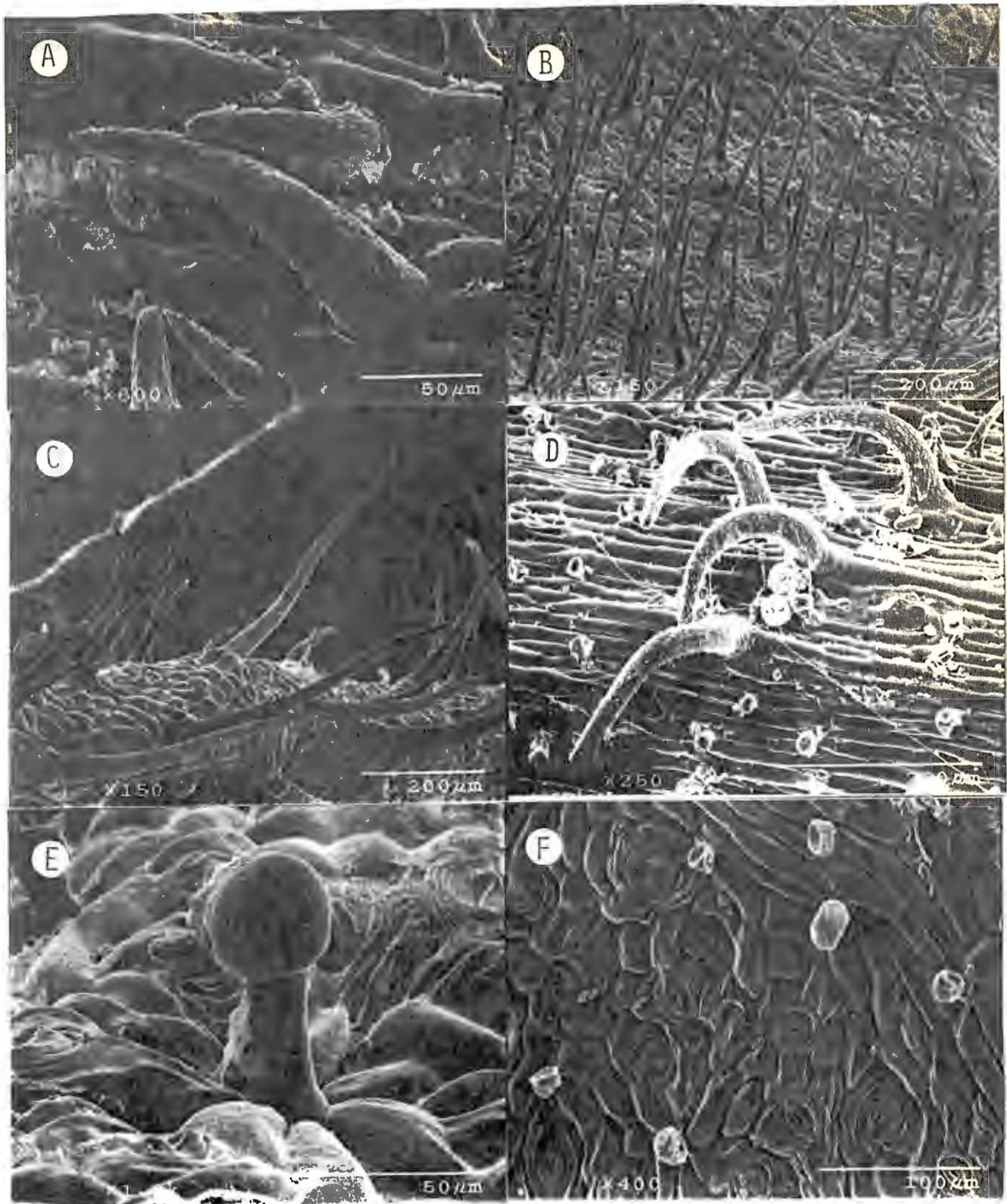


Figura 9. Tricomas y estomas en Abelia vistos al microscopio electrónico de barrido. A. Tricomas simples en A. coriacea, B. Tricomas simples en A. mexicana, C. Tricomas simples en A. grandifolia, D. Tricomas simples en A. occidentalis, E. Tricoma glandular en hoja de A. occidentalis, F. Estomas en envés de hoja en A. occidentalis.

las ramas. Los pedúnculos son de 1.0-2.5 mm de largo, con un par de brácteas en la base. Las flores están en pedicelos de 0.7-2.0 mm de largo en promedio.

El involucelo está formado por cuatro bractéolas y se localiza en la base del ovario. En todas las especies, las bractéolas son lineares a subuladas, de 0.3-2.5 mm de largo, excepto en los especímenes de A. floribunda de Chiapas, donde son obovadas de 3-7 mm de largo (figuras 17 y 30). Las flores son erectas en A. coriacea y péndulas en las otras especies.

Cáliz: El cáliz es de cinco sépalos alargados, soldados en un tubo corto basal que corona el ovario ínfero. La forma de los lóbulos del cáliz es linear a lanceolada en A. coriacea, A. grandifolia, A. mexicana y A. occidentalis, mientras que es elíptica en A. floribunda, donde usualmente se presentan dos o más sépalos fusionados. Esta condición de sépalos fusionados es frecuente en algunas especies asiáticas, como A. chinensis. En el botón los sépalos son valvados y el indumento es esparcido y semejante al del tallo. La vascularización semicraspedódroma representativa de los sépalos se muestra en las figuras 12-16. Los lóbulos del cáliz se acrescentan ligeramente y persisten en el fruto.

El análisis de las dimensiones de los lóbulos del cáliz muestra:

a) El largo varía de 2.2 a 10.0 mm; las especies más variables son A. coriacea y A. floribunda. Existe mucha sobreposición en las medidas entre las especies (figura 18). El tamaño de los lóbulos se incrementa ligeramente cuando el ovario madura (figura 19).

b) El ancho de mayores dimensiones se presenta en A. floribunda,

mientras que las otras especies muestran dimensiones muy similares entre ellas (figura 18).

Corola: La corola es gamopétala, tubular en A. floribunda e infundibuliforme en el resto de las especies. El tubo de la corola se expande gradualmente en A. coriacea, A. grandifolia y A. mexicana, mientras que en A. occidentalis el tubo es estrecho en la porción inferior y se expande bruscamente en la parte media. El color de la corola varía de blanco-rosado en A. coriacea, rosa-lila en A. grandifolia, A. mexicana y A. occidentalis, y rojo bermejo en A. floribunda. El tamaño va desde 10 a 24 mm en A. coriacea, 20 a 30 mm en A. grandifolia, 21 a 30 mm en A. mexicana y A. occidentalis y 28 a 45 mm en A. floribunda (figura 19). El ancho de la base del tubo de la corola es mayor en A. floribunda y muy similar en las otras cuatro especies. Por otra parte, el ancho del ápice del tubo de la corola es más variable; A. coriacea muestra una anchura promedio de 5 mm, A. grandifolia de 10.6 mm, A. mexicana de 8.5, A. occidentalis de 8.3 y A. floribunda de 7.6 mm (figura 20).

Los lóbulos son cinco, oblongo-obovados, el inferior es escasamente más grande, dando una forma ligeramente bilateral de la corola. El largo de los lóbulos de la corola se señala en la figura 21, donde se muestra una sobreposición entre las especies, con valores directamente relacionados con el largo de la corola. La prefloración es imbricada y el lóbulo inferior es el más externo. Adaxialmente, la vestidura está representada por tricomas simples y glandulares. Los lóbulos presentan abundantes tricomas en el botón, mientras que la parte interna de la corola es glabra, y sólo presenta

algunos tricomas simples en la porción inferior.

Androceo: El número de estambres es de cuatro, con un arreglo didínamo. Los inferiores son un poco más largos que los superiores y están dispuestos sobre la porción ventral de la corola. Los filamentos están soldados en el tercio inferior del tubo de la corola; son aplanados, blancos (algunas veces se vuelven negruzcos durante el secado), glabros en la parte superior y pilosos en la porción inferior. Las anteras son de dos tecas, glabras, amarillas, introrsamente dehiscentes, con dehiscencia longitudinal, dorsifijas, las paredes están formadas por dos a tres hileras de células de grosor, siéndo la más interna el tapetum glandular.

Polen: Se analizaron los granos de polen de todas las especies de Abelia mexicanas. En las mediciones al microscopio óptico se incluyó a A. chinensis. La descripción es la siguiente: el polen es tricolpado a tetracolpado, circular en vista polar, de 50 a 82 μm de diámetro, y circular en vista ecuatorial, de 50 a 82 μm de diámetro (cuadro 4). Los colpos son de 22 a 48 μm de largo. La exina es tectada de 3.8 a 5.8 μm de grueso, con una superficie equinada (supraequinada) con espinas pequeñas de 0.5 a 3 μm de largo, distribuidas regularmente sobre la superficie. Las dimensiones anteriores fueron tomadas al microscopio óptico donde se encontró que las características cuantitativas del polen son bastante constantes. Sólo las muestras de A. floribunda tienen dimensiones un poco mayores, las cuales pueden atribuirse a las condiciones ambientales que favorecen el mejor desarrollo de las plantas.



Figura 10. Flores en Abelia. A. A. grandifolia, b. A. floribunda, C. A. mexicana y D. A. occidentalis.

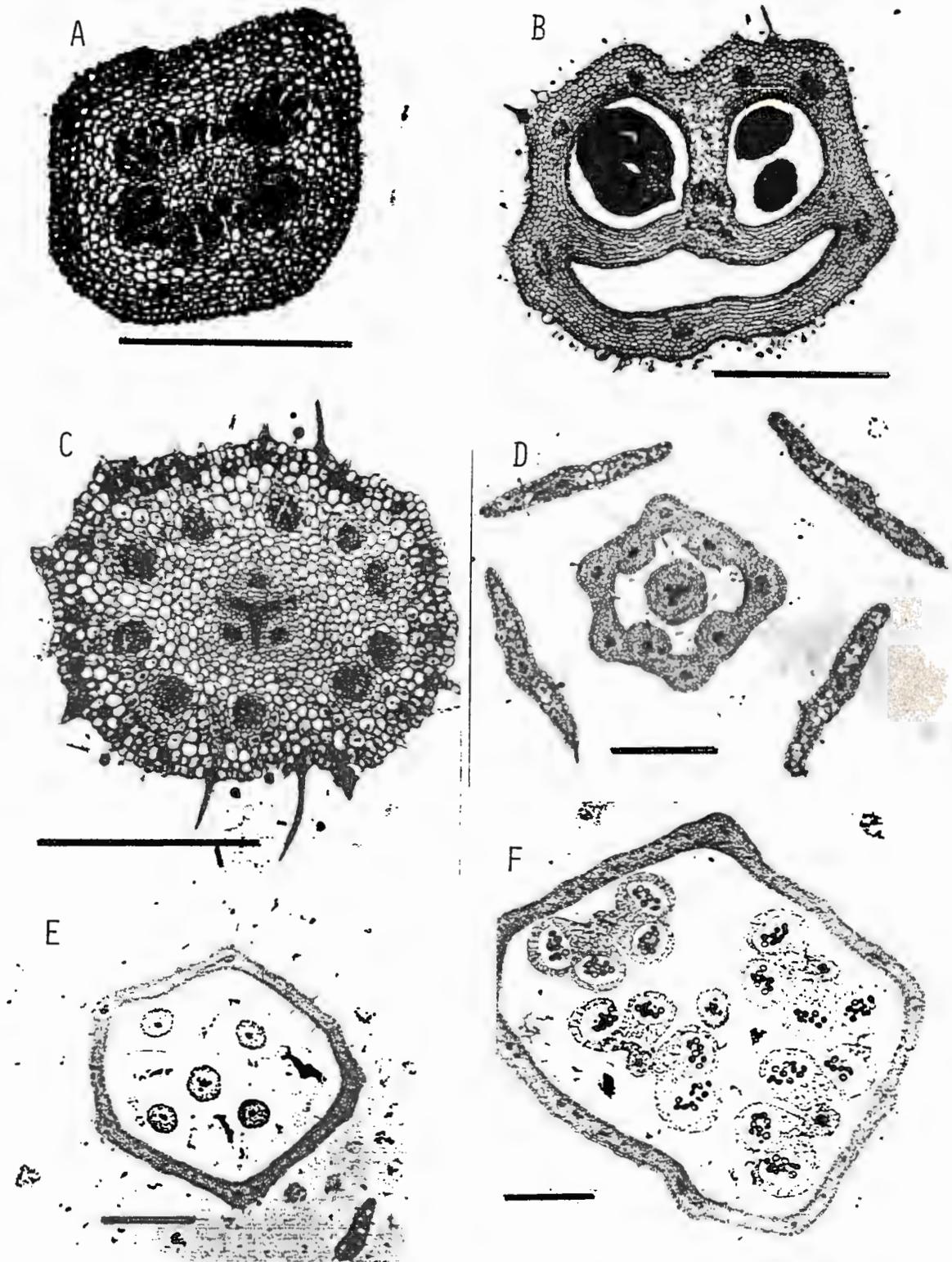


Figura 11. Anatomía de la flor en *Abelia floribunda*. Cortes transversales de botón, A. base del ovario, B. ovario, C. rostro, D. base de la corola, E. corola, filamentos y estilo, F. corola y anteras. Barras de referencia de 0.5 mm.

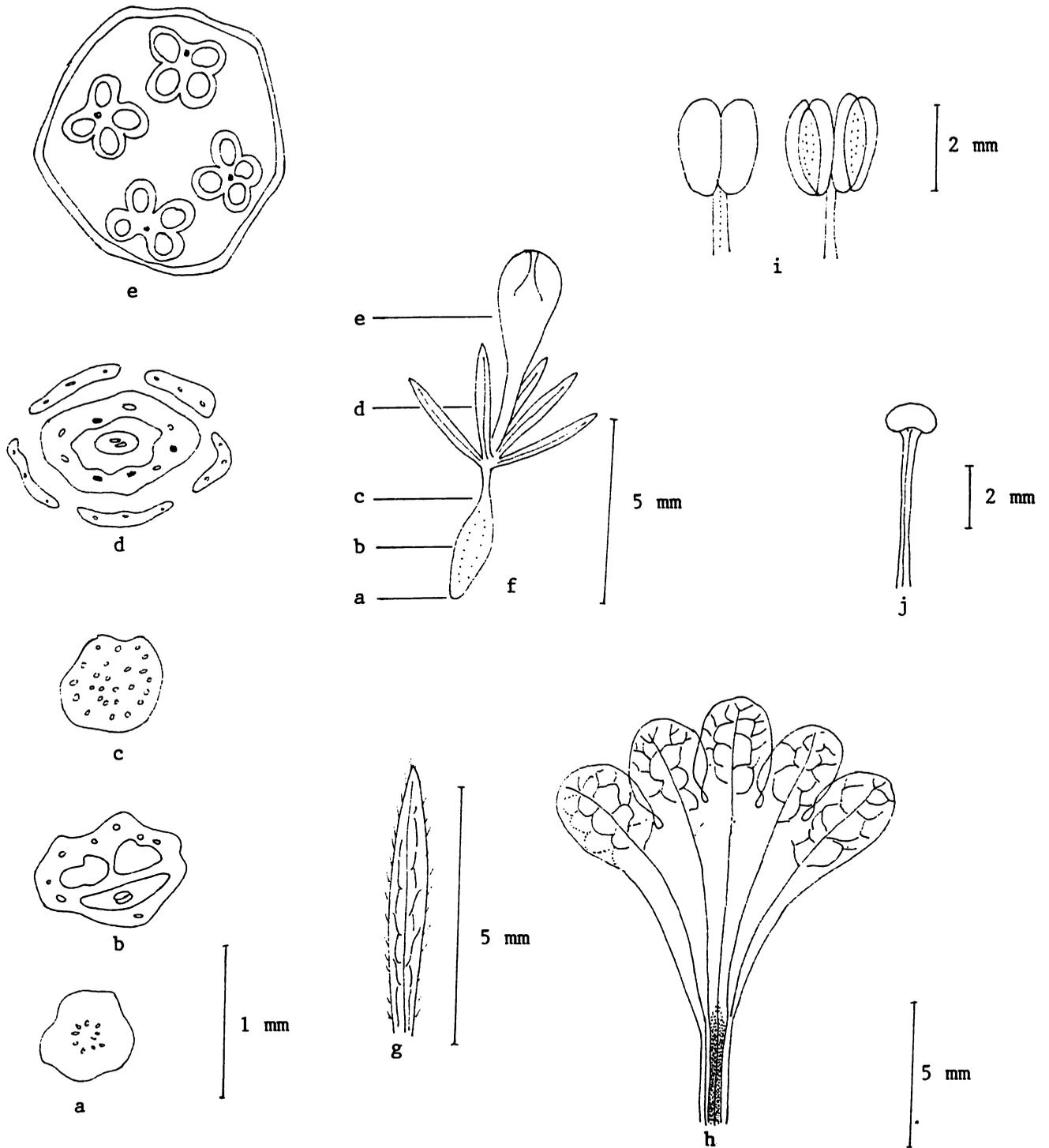


Figura 12. Vascularización de flores de *Abelia coriacea*. a-e. Diagramas del sistema vascular como es visto en una serie de cortes a nivel indicado en la figura f. Las trazas de los estambres son indicadas por círculos negros en d-e. Diagramas que muestran la vascularización en material aclarado de lóbulos del cáliz en g, y la corola en h, la parte sombreada en el tubo de la corola corresponde al nectario. i. Estambres en su cara adaxial (izquierdo) y abaxial (derecho). j. Estilo y estigma.

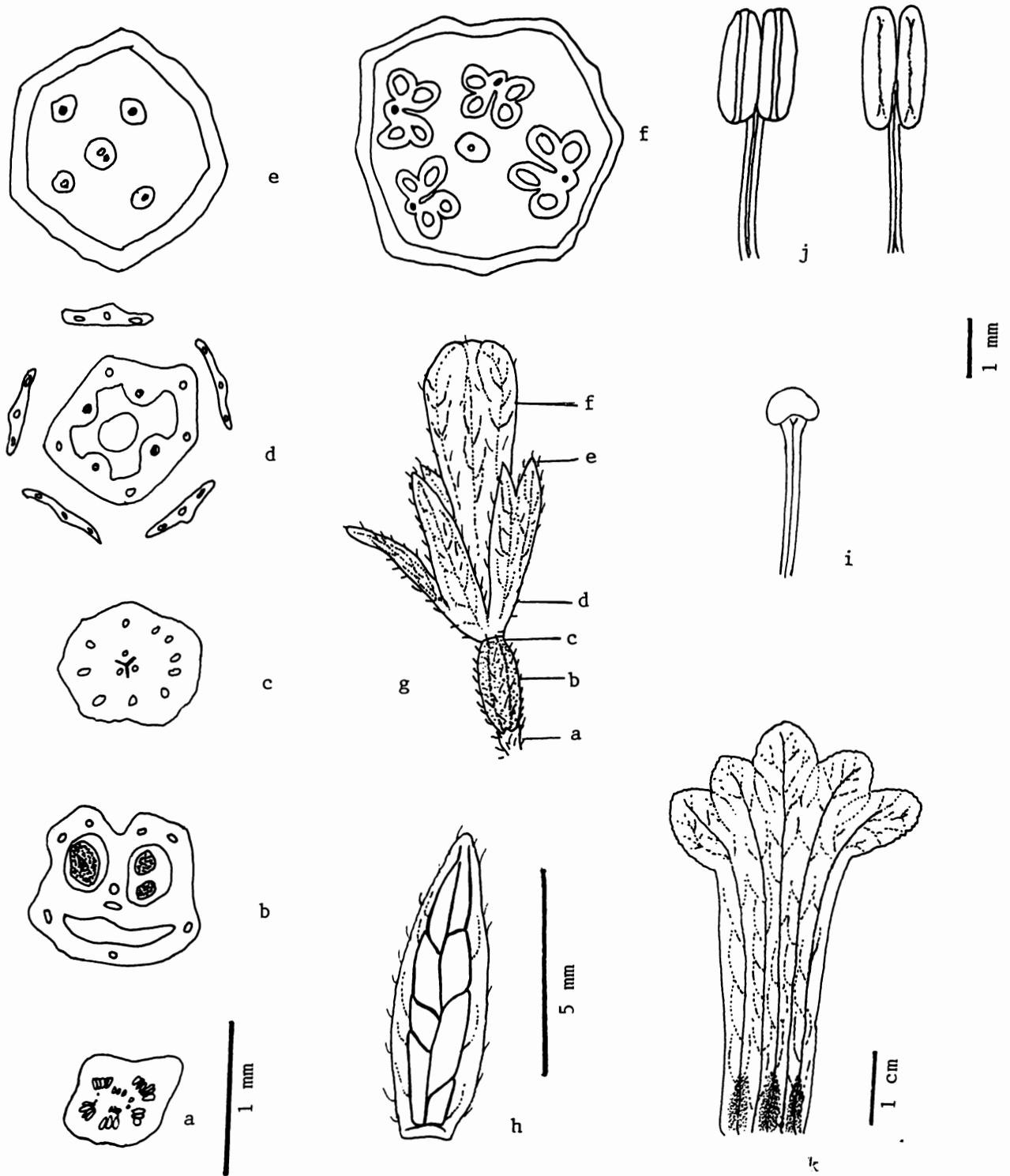


Figura 13. Vascularización de flores de *Abelia floribunda*. a-f. Diagramas del sistema vascular como es visto en una serie de cortes a nivel indicado en la figura g. Las trazas de los estambres son indicadas por círculos negros en d-f. Diagramas que muestran la vascularización en material aclarado de lóbulos del cáliz en h, y la corola en k, la parte sombreada en el tubo de la corola corresponde al nectario. i. Estilo y estigma. j. Estambres en su cara adaxial (izquierdo) y abaxial (derecho).

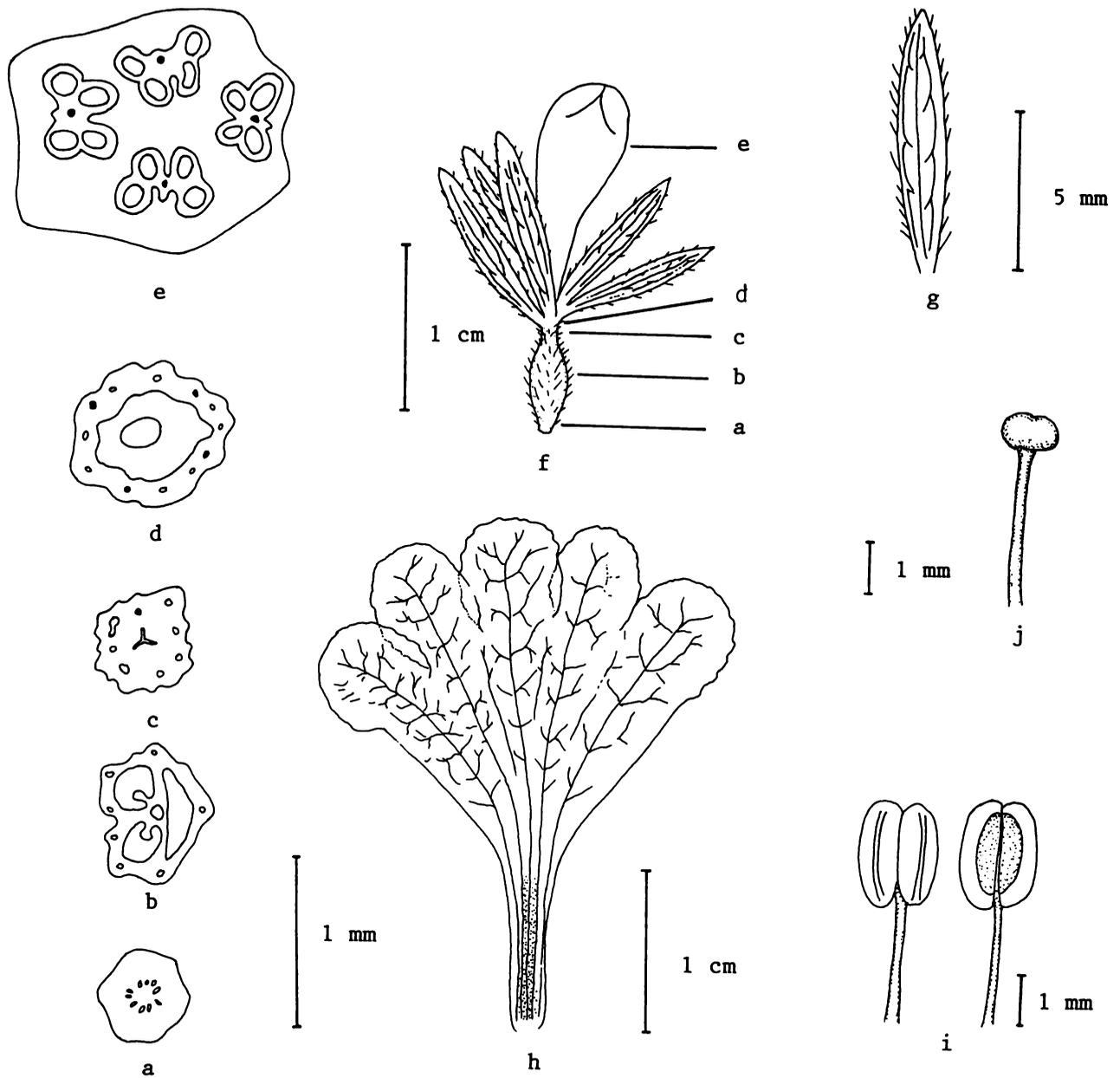


Figura 14. Vascularización de flores de *Abelia grandifolia*. a-e. Diagramas del sistema vascular como es visto en una serie de cortes a nivel indicado en la figura f. Las trazas de los estambres son indicadas por círculos negros en d-e. Diagramas que muestran la vascularización en material aclarado de lóbulos del cáliz en g, y la corola en h, la porción sombreada en el tubo de la corola corresponde al nectario. i. Estambres en su cara adaxial (izquierdo) y abaxial (derecho). j. Estilo y estigma.

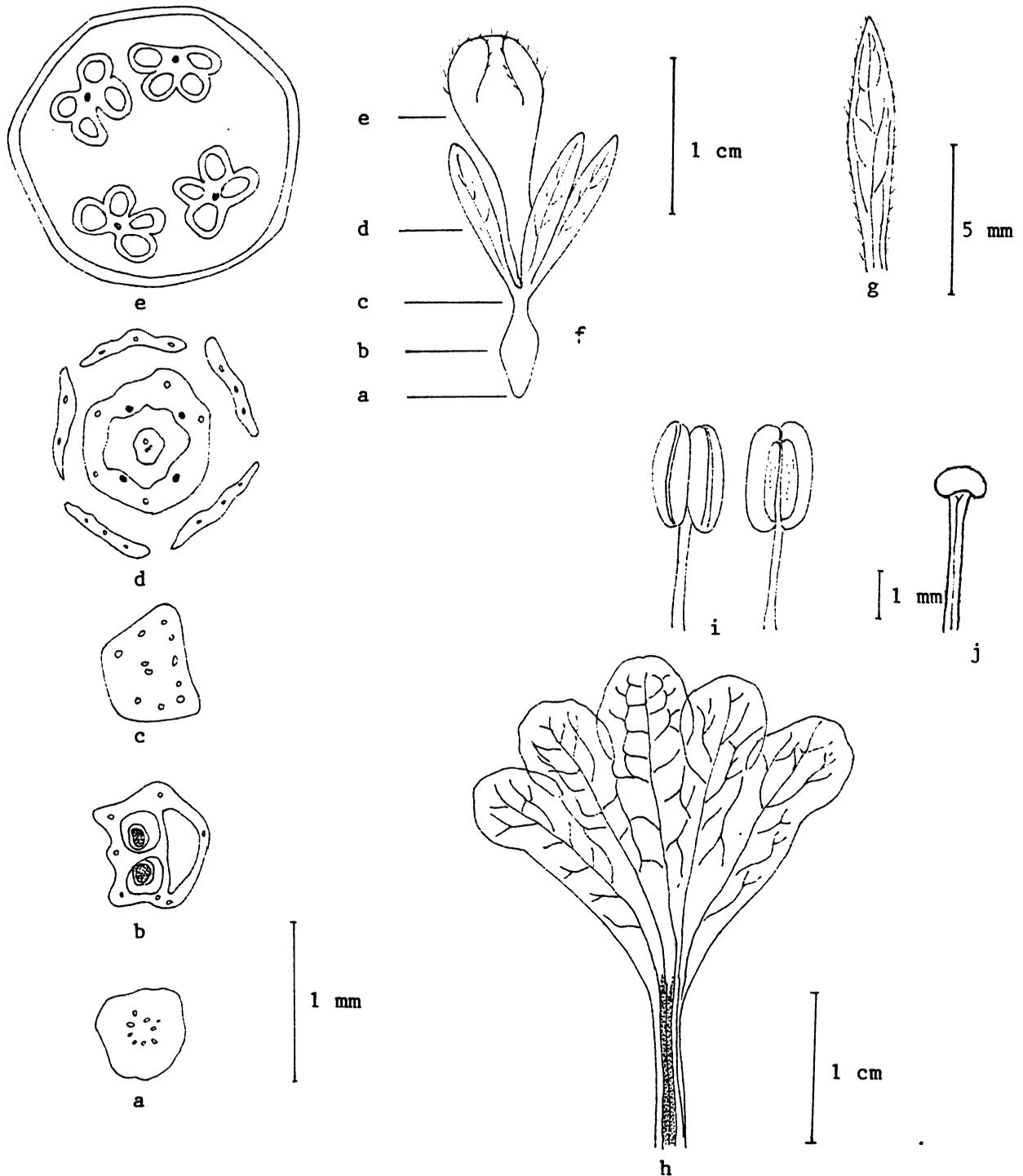


Figura 15. Vascularización de flores de Abelia mexicana. a-e. Diagramas del sistema vascular como es visto en una serie de cortes a nivel indicado en la figura f. Las trazas de los estambres son indicadas por círculos negros en d-e. Diagramas que muestran la vascularización en material aclarado de lóbulos del cáliz en g, y la corola en h, la porción sombreada en el tubo de la corola corresponde al nectario. i. Estambres en su cara adaxial (izquierdo) y abaxial (derecho). j. Estilo y estigma.

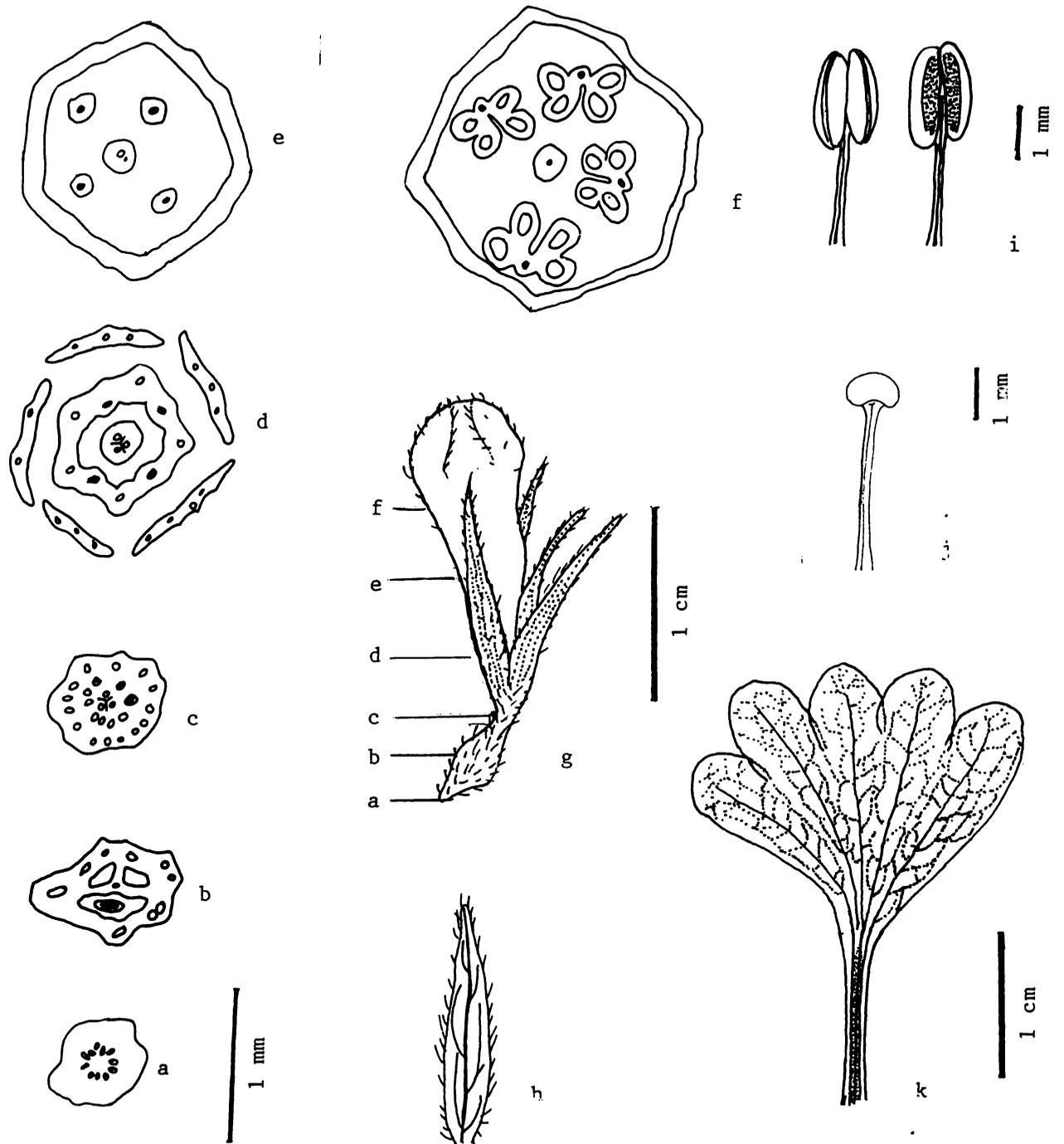
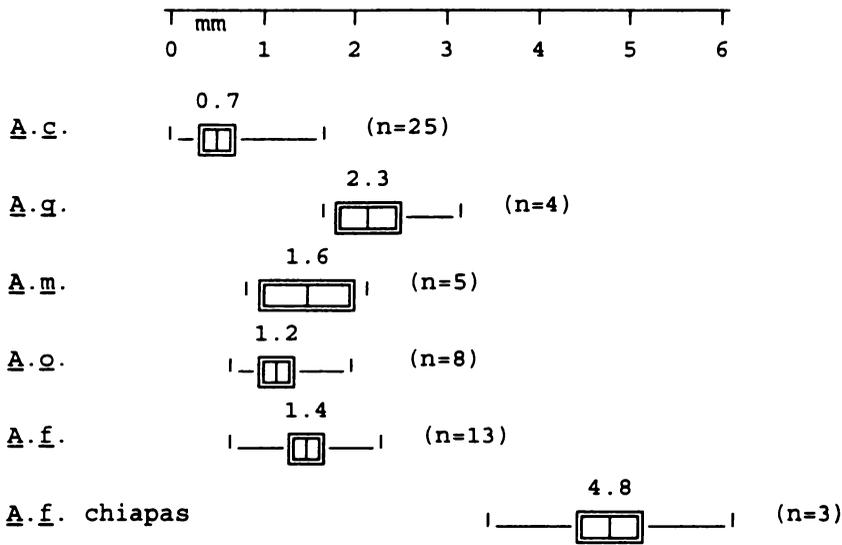


Figura 16. Vascularización de flores de *Abelia occidentalis*. a-f. Diagramas del sistema vascular como es visto en una serie de cortes a nivel indicado en la figura g. Las trazas de los estambres son indicadas por círculos negros en d-f. Diagramas que muestran la vascularización en material aclarado de lóbulos del cáliz en h, y la corola en k, la parte sombreada en el tubo de la corola corresponde al nectario. i. Estambres en su cara adaxial (izquierdo) y abaxial (derecho). j. Estilo y estigma.

Largo de las bractéolas del involucelo



Largo de los pedicelos

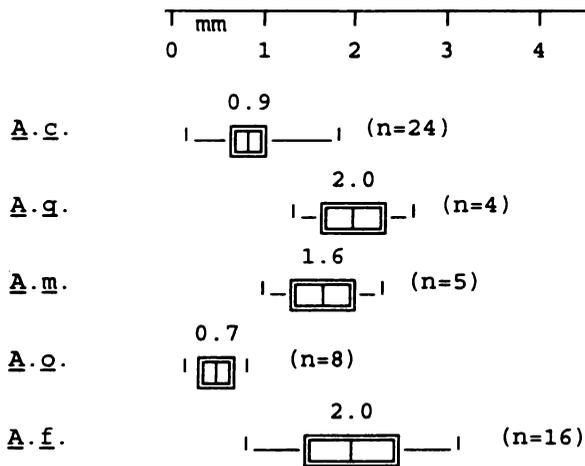
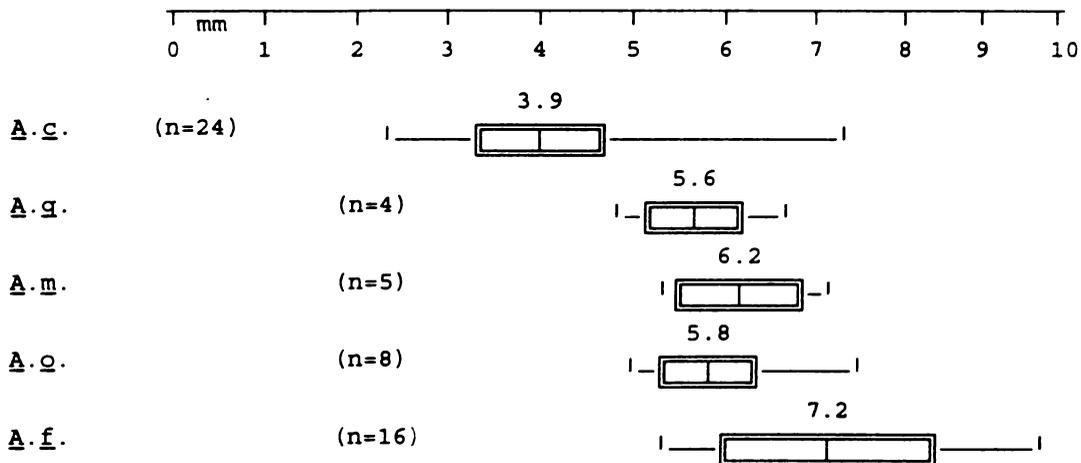


Figura 17. Diagramas que describen la variación, promedio y desviación estándar del largo de las bractéolas del involucelo y largo de los pedicelos en las especies americanas de *Abelia*. *A. c.*= *Abelia coriacea*, *A. g.*= *A. grandifolia*, *A. m.*= *A. mexicana*, *A. o.*= *A. occidentalis* y *A. f.*= *A. floribunda*.

Largo de los lóbulos del cáliz



Ancho de los lóbulos del cáliz

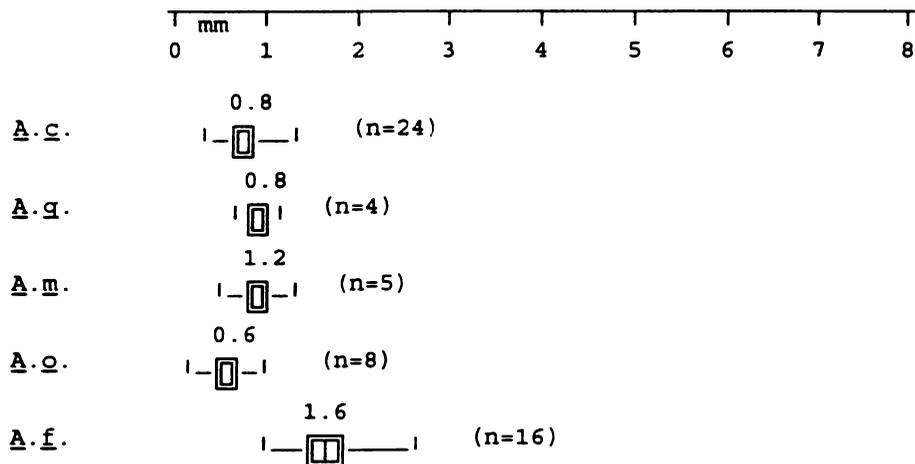
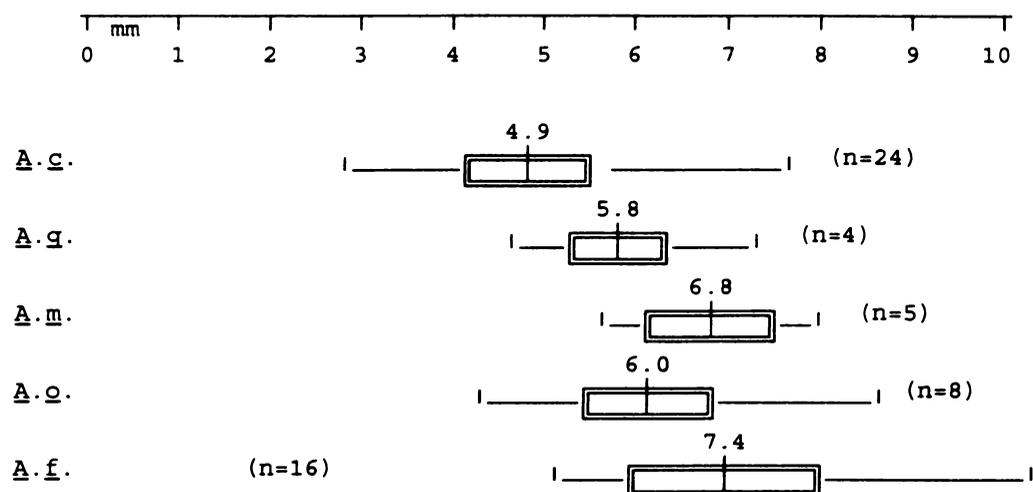


Figura 18. Diagramas que describen la variación, promedio y desviación estándar del largo y ancho de los lóbulos del cáliz en las especies americanas de Abelia. A. c.= Abelia coriacea, A. g.= A. grandifolia, A. m.= A. mexicana, A. o.= A. occidentalis y A. f.= A. floribunda.

Largo de los lóbulos del cáliz en el fruto



Largo de la corola

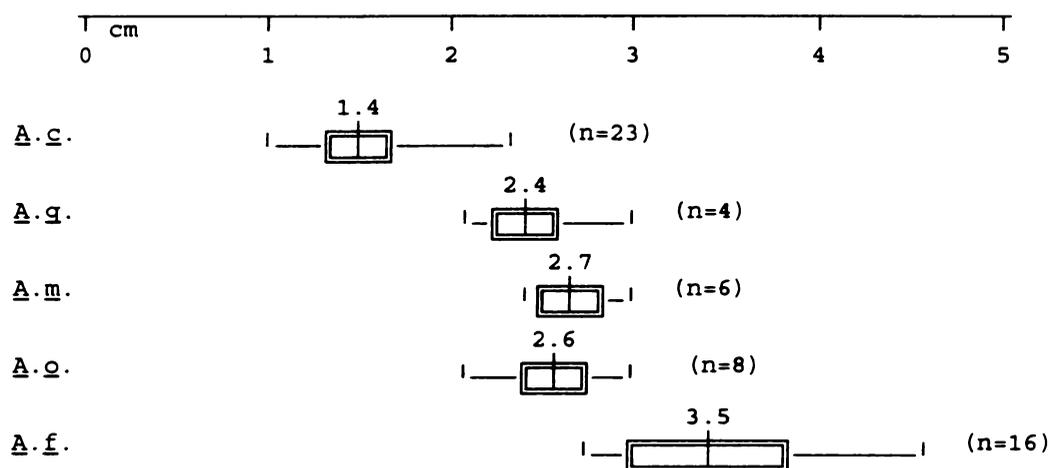
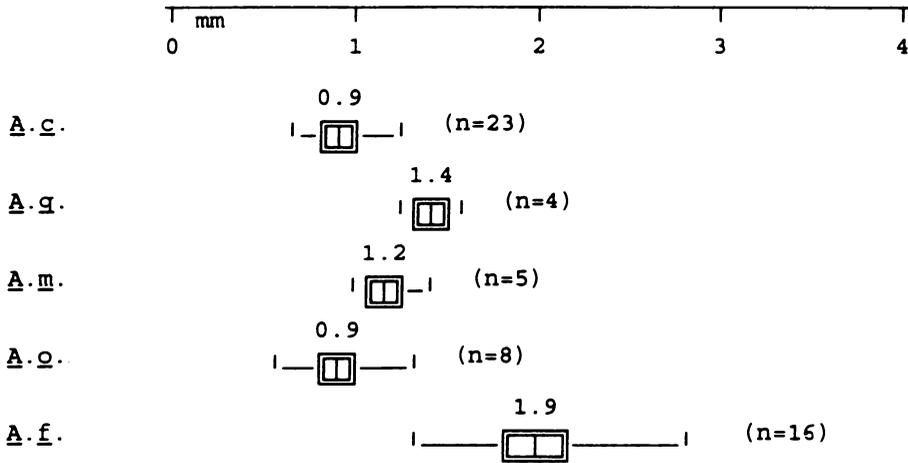


Figura 19. Diagramas que describen la variación, promedio y desviación estándar del largo de los lóbulos del cáliz en el fruto y el largo de la corola en las especies americanas de Abelia. A. c.= Abelia coriacea, A. g.= A. grandifolia, A. m.= A. mexicana, A. o.= A. occidentalis y A. f.= A. floribunda.

Ancho de la base del tubo de la corola



Ancho del ápice del tubo de la corola

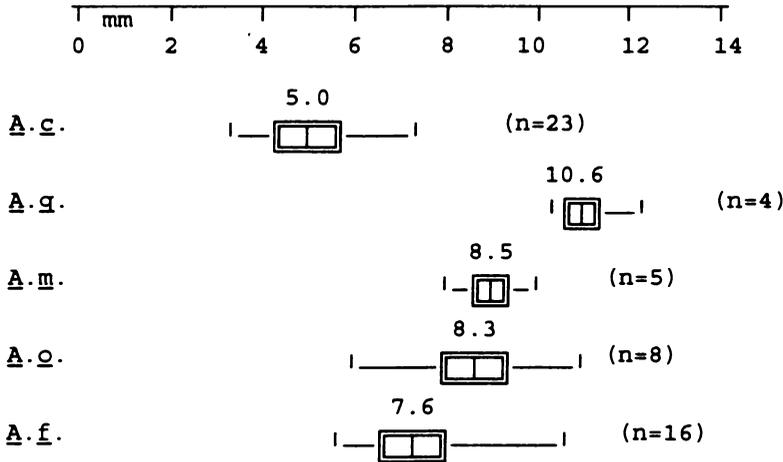
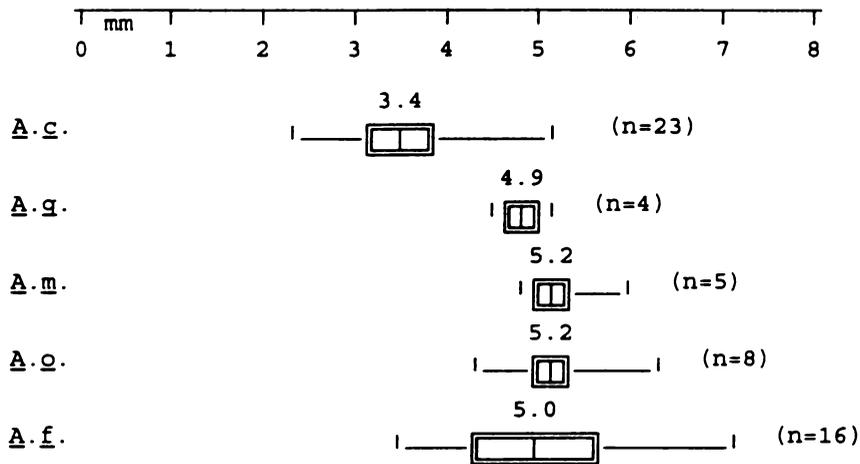


Figura 20. Diagramas que describen la variación, promedio y desviación estándar del ancho de la base del tubo de la corola y el ancho del ápice del tubo de la corola en las especies americanas de Abelia. A. c.= Abelia coriacea, A. g.= A. grandifolia, A. m.= A. mexicana, A. o.= A. occidentalis y A. f.= A. floribunda.

Largo de los lóbulos de la corola



Largo del fruto

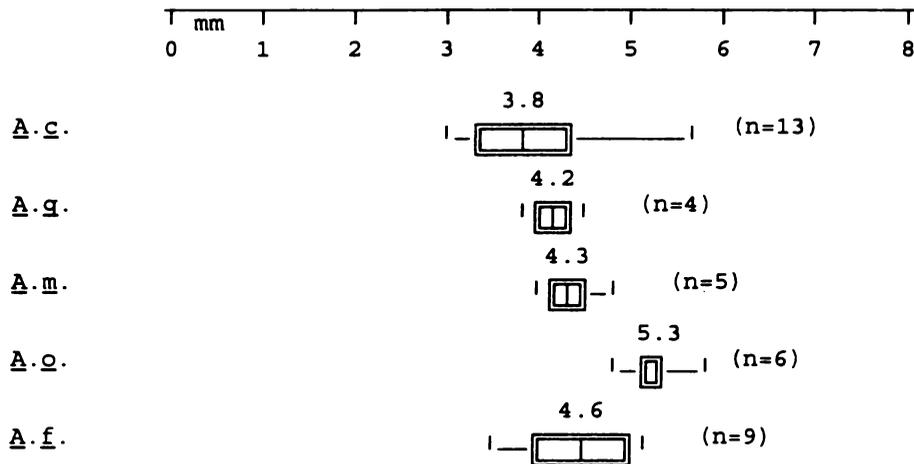


Figura 21. Diagramas que describen la variación, promedio y desviación estándar del largo de los lóbulos de la corola y largo del fruto en las especies americanas de Abelia. A. c. = Abelia coriacea, A. g. = A. grandifolia, A. m. = A. mexicana, A. o. = A. occidentalis y A. f. = A. floribunda.

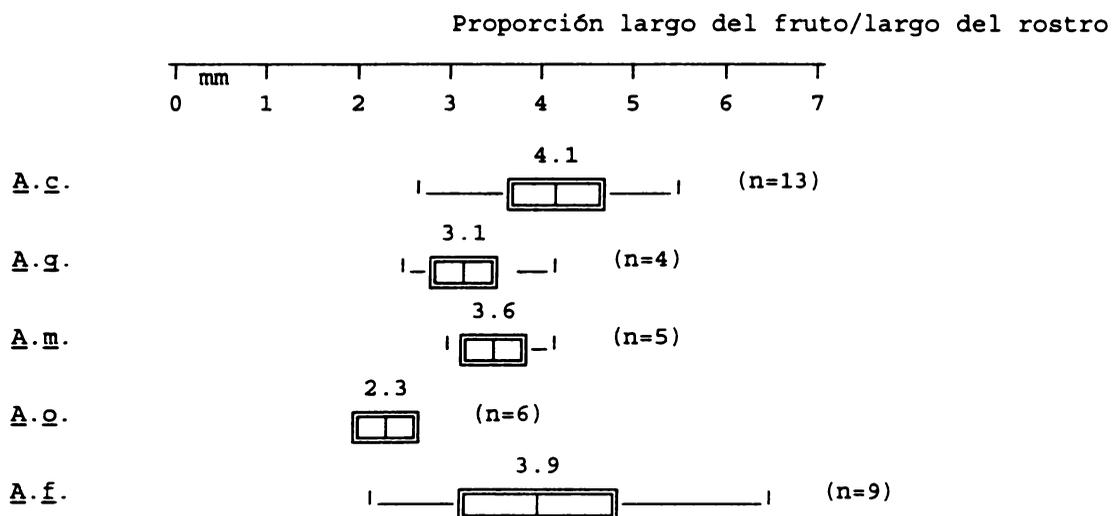
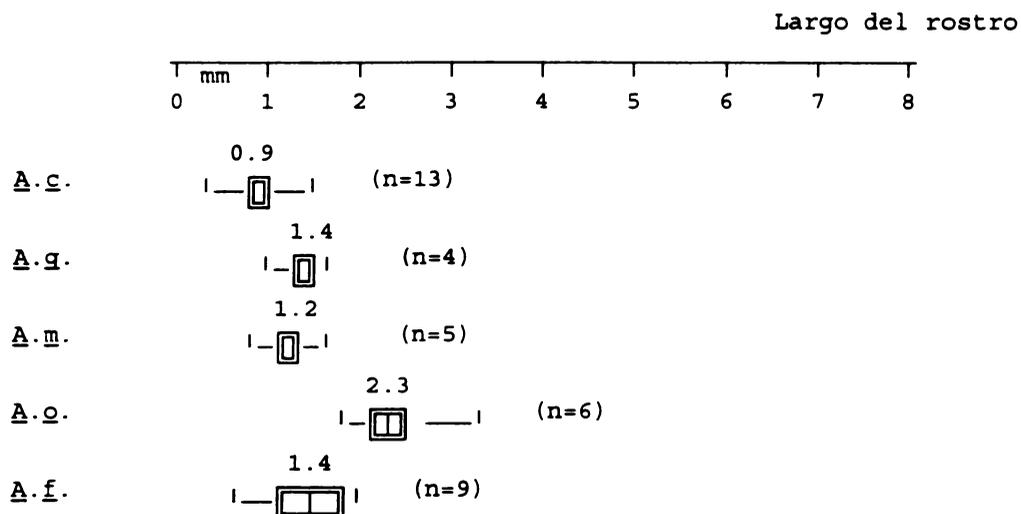


Figura 22. Diagramas que describen la variación, promedio y desviación estándar del largo del rostro y la proporción rostro/largo del fruto en las especies americanas de Abelia. A. c.= Abelia coriacea, A. g.= A. grandifolia, A. m.= A. mexicana, A. o.= A. occidentalis y A. f.= A. floribunda.

Taxon	Eje polar (P) en μm	Eje ecuatorial (E) en μm	P/E	Colpos en μm	Exina en μm	Espinas en μm
<u>A. coriacea</u>	50 (62) 70 s=3	53 (61) 68 s=3	1.01	22 (26) 32 s=2	3.8 (4.7) 5.2 s=0.7	0.5 (0.6) 0.8 s=0.4
<u>A. floribunda</u>	60 (76) 82 s=2	58 (74) 82 s=4	1.02	28 (34) 48 s=3	3.9 (4.8) 5.1 s=0.3	1.8 (2.2) 2.8 s=0.3
<u>A. grandifolia</u>	58 (69) 78 s=5	62 (70) 80 s=5	0.98	30 (36) 42 s=2	4.4 (5.2) 5.6 s=0.5	1.3 (1.7) 2.4 s=0.4
<u>A. mexicana</u>	60 (71) 80 s=5	58 (70) 79 s=6	1.01	30 (35) 42 s=2	4.5 (4.8) 5.8 s=0.5	1.5 (1.8) 2.5 s=0.4
<u>A. occidentalis</u>	53 (63) 78 s=4	50 (60) 76 s=3	1.05	28 (36) 44 s=3	4.3 (4.8) 5.6 s=0.6	0.8 (1.3) 2.2 s=0.2
<u>A. chinensis</u>	52 (63) 78 s=4	48 (58) 76 s=4	1.08	25 (34) 40 s=3	3.8 (4.8) 5.2 s=0.4	1.6 (2.0) 2.5 s=0.2

Cuadro 4. Medición del polen en Abelia al microscopio óptico (s= desviación estándar).

Las observaciones de la microestructura al MEB muestran que la superficie de los granos de polen tiene espinas y un tectum perforado. Las perforaciones del tectum miden de 0.11 a 0.15 μm . Las variaciones en el tamaño de las espinas y el número de perforaciones en los diferentes taxa estudiados se describen a continuación: Abelia coriacea presenta una superficie con espinas cortas, de 0.5 a 0.8 μm de largo y perforaciones del tectum de 3-8/4 μm^2 , distribuidas irregularmente. Abelia floribunda tiene las espinas de mayores dimensiones, de 1.8 a 2.8 μm de largo y pocas perforaciones (0-3/4 μm^2). Abelia grandifolia muestra espinas de 1.3 a 2.4 μm de largo, escasas, con perforaciones del tectum en número de 0-4/4 μm^2 . Abelia mexicana tiene espinas de 1.5 a 2.5 μm de largo, escasas, y mayor número de perforaciones (10-20/4 μm^2). En A. occidentalis las espinas son de 0.8 a 2.2 μm de largo y las perforaciones son de 12-20/4 μm^2 . También se hicieron observaciones del polen de A. chinensis, A. sanguinea Makino y A. serrata Sieb. & Zucc., las cuales muestran espinas abundantes de 1.8 a 2.4 μm de largo, con perforaciones del tectum de 0-4/4 μm^2 (figuras 24 a 26). El corte de la exina en el polen

de A. coriacea (sólo se vió esta especie) muestra una estructura tectada, con una capa de nexina externa diferenciada de una sexina más interna; esta última presenta un sistema desarrollado de columnelas que forman el tectum (figura 25).

Gineceo: El ovario es ínfero, de tres carpelos y tres cavidades. Una de las cavidades ocupa la mitad del ovario, es semicircular en sección transversal y alberga al óvulo fértil en la mayoría de las especies. Las otras dos cavidades ocupan la otra mitad del ovario, contienen 4-6 óvulos usualmente rudimentarios, ocasionalmente se desarrolla uno de ellos como se muestra en las figuras 11B y 13. La placentación es axilar. El ovario se prolonga por encima de las cavidades en un rostro estéril, el cual es casi tan largo como el ovario en A. occidentalis; de la mitad a un tercio del tamaño del ovario en A. floribunda, A. grandifolia y A. mexicana y menos de un tercio en A. coriacea (figura 22). El gineceo se continúa después del cáliz en un estilo alargado que termina en un estigma ligeramente trilobulado, subcapitado. Durante la antesis el estilo se alarga y el estigma queda exerto.

La vascularización de la flor se muestra en las figuras 12-16. Una pequeña estela de haces vasculares da origen a la vascularización del ovario. Los haces vasculares en el ovario se distribuyen irregularmente, seis en la mitad estéril y tres un poco más engrosados en la mitad fértil. En la porción inferior del rostro se diferencian en unos 15 haces periféricos que vascularizarán el cáliz y nueve más centrales que serán los haces vasculares de la corola y androceo. Los haces de los sépalos posteriormente se dividen en tres

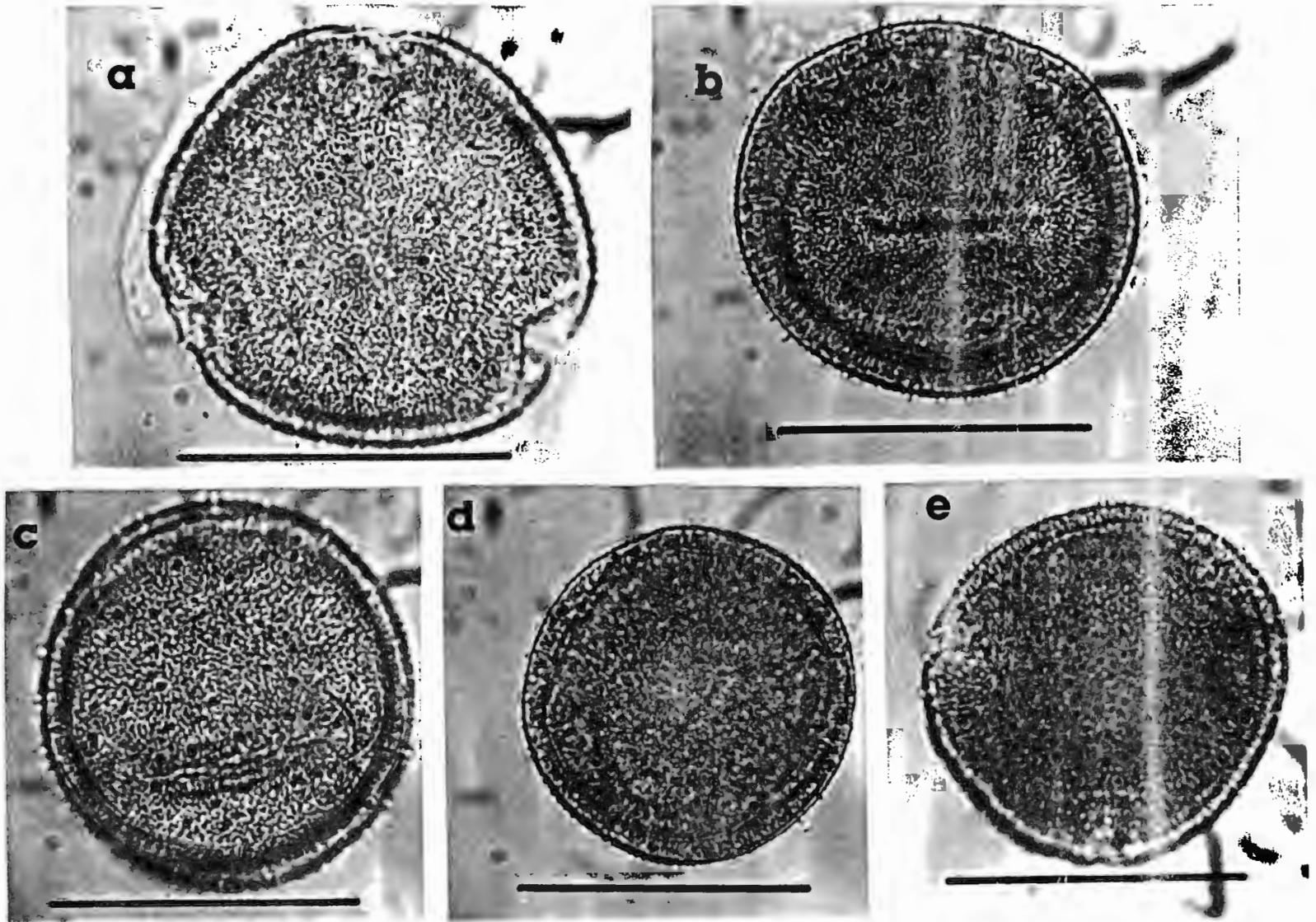


Figura 23. Polen de Abelia visto al microscopio óptico. a. A. coriacea, vista polar, b. A. floribunda, vista ecuatorial, c. A. mexicana, vista ecuatorial, d. A. occidentalis, vista ecuatorial y e. A. grandifolia, vista polar. Notese la superficie equinada. Aumento 100 x, barras horizontales de 50 micras.

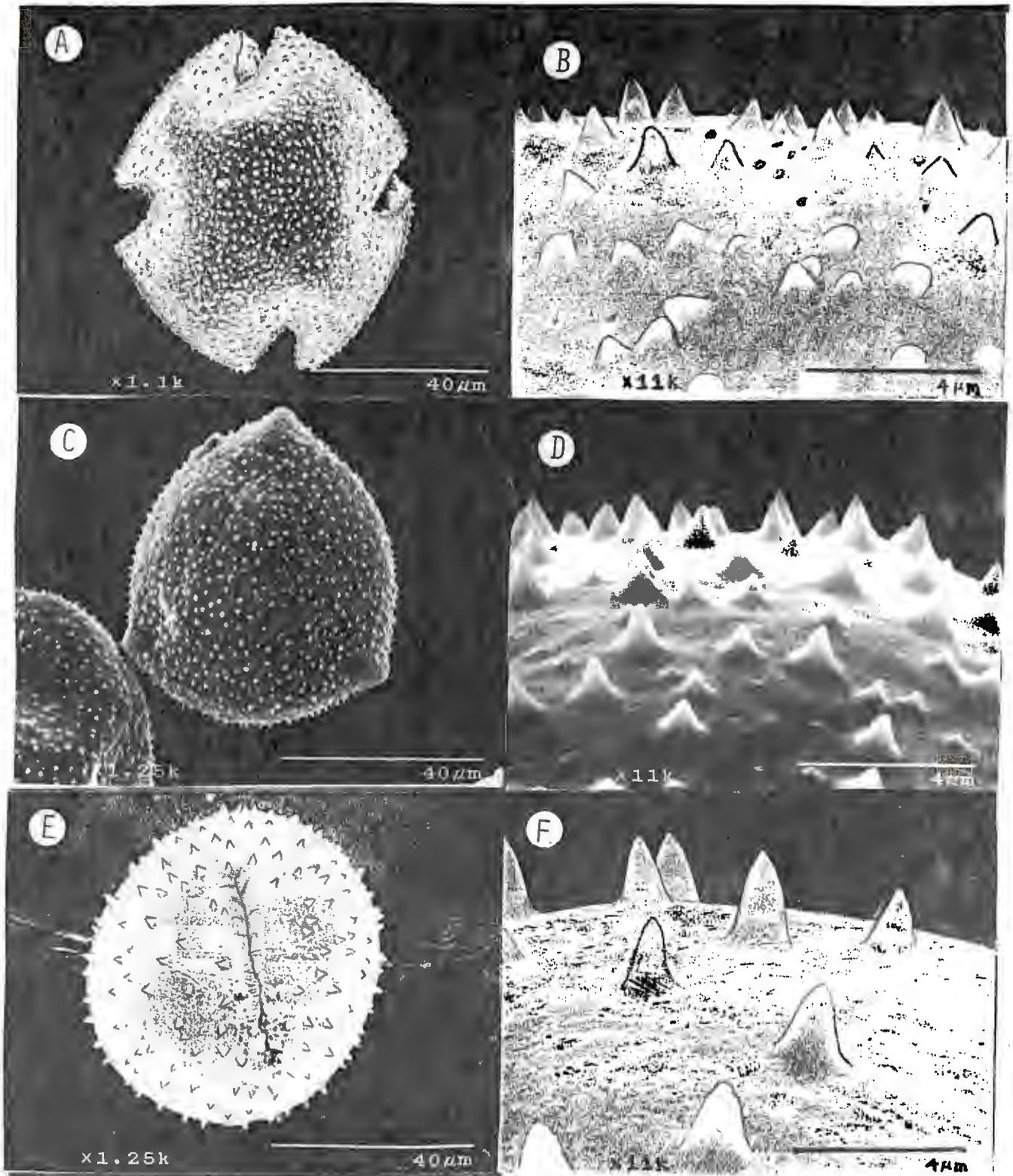


Figura 24. Polen de *Abelia* visto al microscopio electrónico de barrido. A y B. Grano de polen en vista polar y superficie en *A. coriacea*, C y D. Grano de polen en vista polar y superficie en *A. grandifolia*, E y F. Grano de polen en vista ecuatorial y superficie en *A. floribunda*.

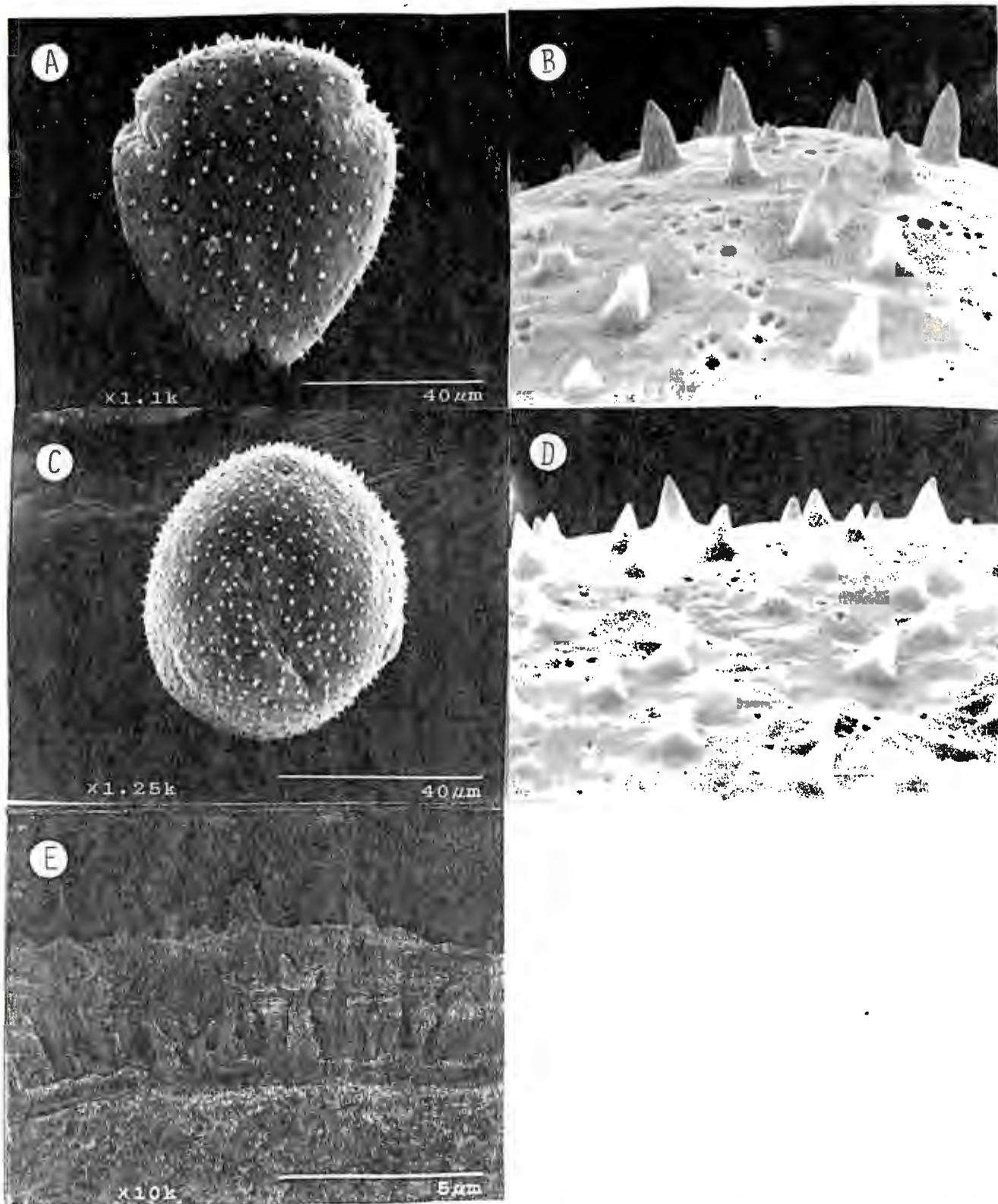


Figura 25. Polen de *Abelia* visto al microscopio electrónico de barrido. A y B. Grano de polen en vista polar y superficie en *A. mexicana*, C y D. Grano de polen en vista ecuatorial y superficie en *A. occidentalis*, E. Corte de la exina en grano de polen de *A. coriacea*.

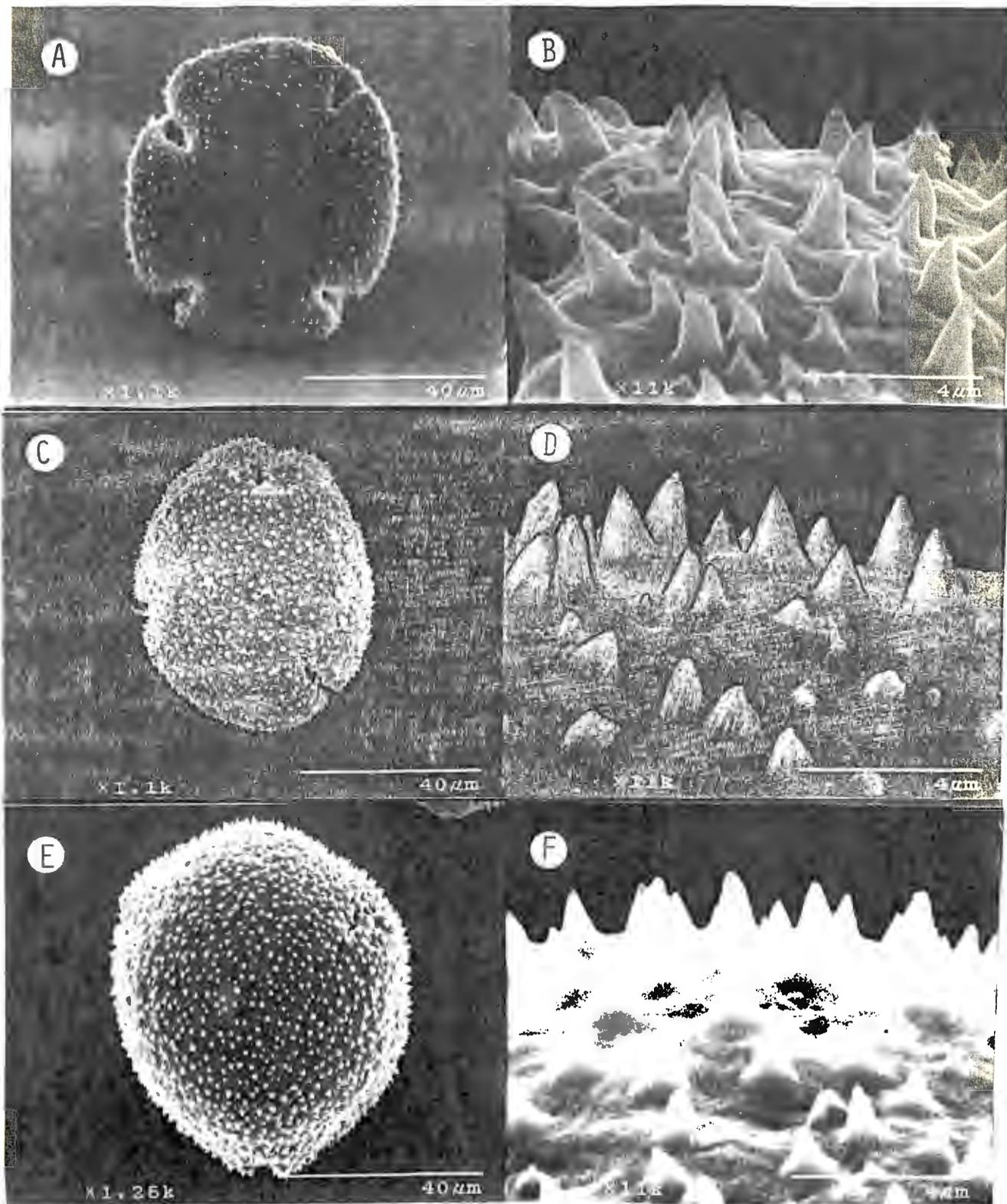


Figura 26. Polen de *Abelia* visto al microscopio electrónico de barrido. A y B. Grano de polen en vista polar y superficie en *A. chinensis*, C y D. Grano de polen en vista polar y superficie en *A. sanguinea*, E y F. Grano de polen en vista ecuatorial y superficie en *A. serrata*.

integrar la nerviación. La distribución y número de haces vasculares en la flor es constante en todas las especies mexicanas del género Abelia.

Glándula nectarífera: Existe una glándula nectarífera floral localizada en la base del lado ventral en el interior de la corola. La glándula es en forma de almohadilla en las especies asiáticas y está formada por un engrosamiento multicelular en el epitelio interno de la corola. La base de la corola forma una pequeña giba que alberga esta glándula (figuras 27 y 28). La giba presenta de cuatro a cinco haces vasculares contiguos a la glándula. Las especies americanas no presentan corola con una giba en la base y la glándula es en forma de una banda estrecha, la cual ocupa aproximadamente la porción inferior del tubo de la corola y está formada por dos a tres hileras de células modificadas del epitelio. Sólo un haz vascular se localiza en la corola del lado de la glándula (figura 27). Abelia floribunda presenta tres bandas glandulares que se extienden cerca de una cuarta parte de la corola, en contraste, A. coriacea, A. grandifolia, A. mexicana y A. occidentalis muestran una banda glandular que se extiende aproximadamente a un tercio del tubo de la corola.

La porción de la glándula muestra hileras de células con núcleos muy evidentes y citoplasma denso. Las células de la hilera más externa se agrandan, tornándose claviformes, se rompen y liberan su contenido; posteriormente se desprenden y son sustituidas por células de la capa próxima inferior.

Se presentan nectarios extraflorales en los dientecillos del borde de las hojas. Estos nectarios tienen forma cortamente cilíndrica,

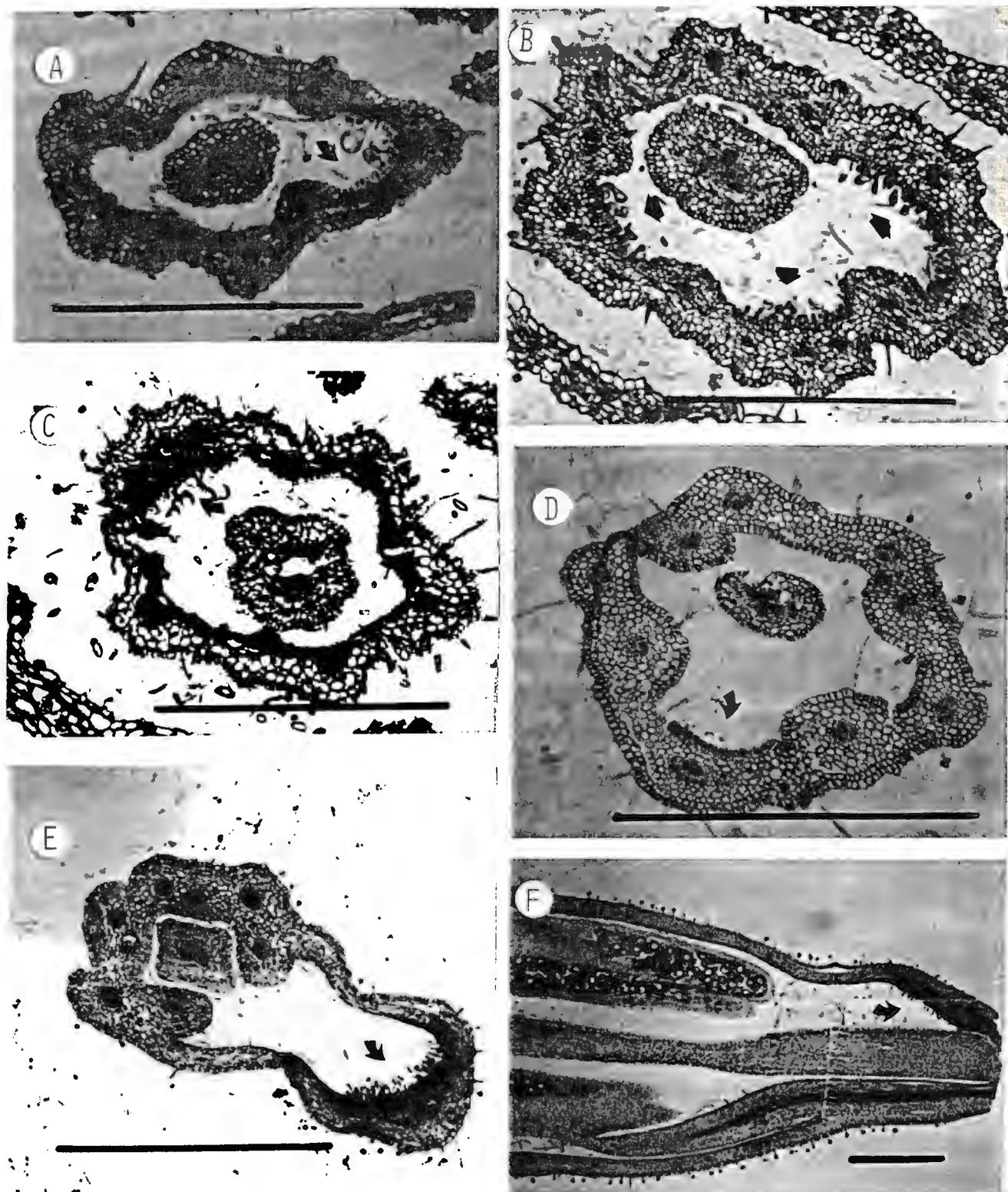


Figura 27. Glándulas nectaríferas en *Abelia* vistas al microscopio óptico. Corte transversal de la base del tubo de la corola en botón. A. *A. coriacea* con una sola área glandular, B. *A. floribunda* con tres áreas glandulares, C. *A. mexicana* con una sola área glandular, D. *A. occidentalis* con una área glandular. E y F. Corte transversal y longitudinal de botón en *A. chinensis*, donde se muestra la giba y glándula nectarífera. Barras horizontales de 1 mm.

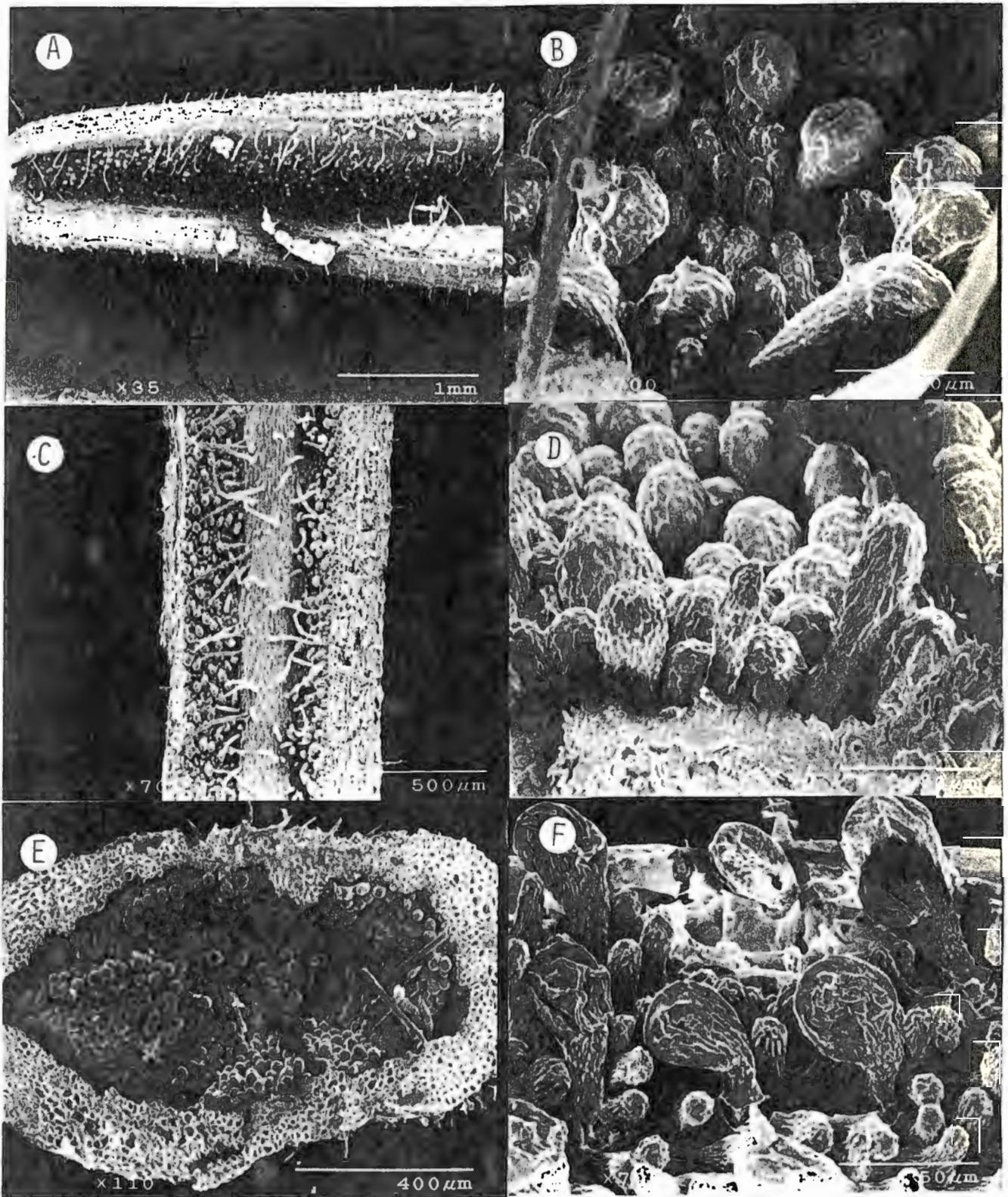


Figura 28. Glándulas nectaríferas en *Abelia* vistas al microscopio electrónico de barrido. Corte longitudinal en la base del tubo de la corola. A. Glándula en una sóla banda en *A. occidentalis*, B. Vista de los tricomas glandulares de la glándula mostrada en A. C. Dos glándulas en banda de las tres presentes en *A. floribunda*, D. Vista de los tricomas glandulares mostrados en C. E. Glándula en almohadilla en la giba en *A. chinensis*, F. Vista de los tricomas glandulares mostrados en E.

usualmente de color oscuro; están formados por tejido secretor o epiteuma que forma una pequeña cavidad donde se acumula la secreción /y un poro que comunica al exterior. Existe conexión del tejido con un pequeño haz vascular, donde abunda el xilema (figura 29).

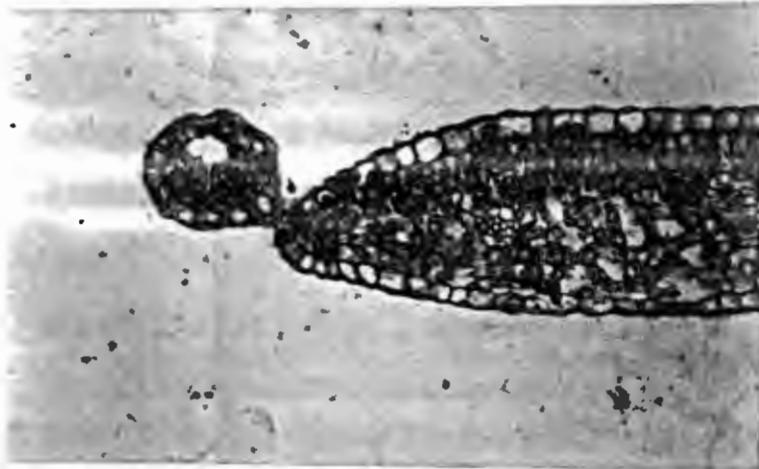


Figura 29. Corte del dientecillo del borde de la hoja donde se muestra el nectario extrafloral en A. occidentalis.

Fruto: El ovario da origen a una cápsula indehiscente que está coronada por los lóbulos persistentes del cáliz. El ovario en las especies americanas está formado por un ensanchamiento basal ovado, mientras que en los representantes asiáticos el ovario es alargado y casi cilíndrico. La mitad del ovario está formado por dos lóculos estériles que contienen de 4 a 6 óvulos rudimentarios, aunque ocasionalmente desarrollan de 1 a 2 óvulos fértiles. La otra mitad del ovario la ocupa el lóculo fértil que desarrolla un sólo óvulo. Externamente el ovario es asimétrico, con una cara plana que

corresponde al lado de una cavidad y otra cara convexa correspondiente al lado de las dos cavidades; también presenta costillas que corresponden a la nerviación. El ovario se continúa por encima de los lóculos en un cuello estrecho y estéril denominado rostro, el cual remata en el cáliz. Es de suponer, que por las dimensiones de los lóbulos del cáliz, éstos ayudan en la dispersión anemófila del fruto. El ovario maduro y el cáliz presentan vestiduras diferentes, ya que es hispídulo con tricomas glandulares en A. coriacea y A. floribunda e hispido sin tricomas glandulares en A. grandifolia, A. mexicana y A. occidentalis.

El tamaño del fruto varía de 3 a 6 mm de largo en las especies estudiadas; aunque existe sobreposición en los datos, como se muestra en las figuras 21 y 22, se puede destacar que los frutos de mayor tamaño se presentan en A. occidentalis y los más pequeños en A. coriacea. Lo mismo pasa con el largo del rostro del fruto, que varía de 0.2 a 3.3 mm de largo (figura 22). La proporción del largo del fruto con respecto al rostro muestran que a A. coriacea posee los valores más altos y A. occidentalis los más bajos.

La semilla de las especies mexicanas es obovada a ampliamente obovada (2:1-6:5). Es comprimida en las especies americanas, a diferencia de las especies asiáticas donde la forma es lanceolada y más bien cilíndrica. El tamaño varía de 1.4 a 3.0 mm de largo y 0.8 a 2.4 mm de ancho. La superficie vista al MEB es finamente coliculada (figura 31). Las celdas en la superficie son de 30-50 μm en A. floribunda y A. occidentalis, y de 20-35 μm en A. grandifolia y A. mexicana. Los cotiledones contienen abundante endospermo, el eje

embrionario es pequeño, recto y situado en la porción superior (figura 31).

Cromosomas: El número cromosómico básico para la familia Caprifoliaceae parece ser nueve, ya que es el número encontrado para la mayoría de los géneros (Sax y Kribs, 1930). El cuadro 4 muestra los números cromosómicos conocidos de especies de Abelia y Kolwitzia obtenidos de la literatura y el obtenido durante este estudio. La variación en las especies muestra $2n=32,36$. Sax y Kribs (1930) mencionan que algunas de las especies de Abelia y Kolwitzia que no concuerdan con el número cromosómico básico, por poseer 16 cromosomas gaméticos, pueden ser interpretados como tetraploides que han perdido dos pares de cromosomas.

Especie	<u>n</u>	<u>2n</u>	Referencia bibliográfica o colecta
<u>Abelia coreana</u>		36	Provatova & Sokolovskaya, 1988
<u>A. engleriana</u>		32	Sax & Kribs, 1930
<u>A. grandiflora</u>		32	Chattereje, 1968
<u>A. floribunda</u>		32	J. A. Villarreal 8602
<u>A. grandifolia</u>		32	E. Carranza <u>et al.</u> 5388
<u>A. mexicana</u>		32	J. A. Villarreal 8601
<u>A. schumannii</u>		32	Sax & Kribs, 1930
<u>A. triflora</u>	9	36	Mehra, 1976; Bir <u>et al.</u> , 1980; Bedi <u>et al.</u> , 1981
<u>A. uniflora</u>		36	Poucques, 1949
<u>A. occidentalis</u>	16	32	J. A. Villarreal <u>et al.</u> 8180
<u>Kolwitzia amabilis</u>		32	Sax & Kribs, 1930

Cuadro 5. Números cromosómicos reportados de especies de Abelia y Kolwitzia amabilis. Tomado de Federov (1974), Goldblatt y Johnson (1991) y Goldblatt (1981, 1984, 1988 y 1990).

Las observaciones de los cromosomas a partir de los botones florales tuvieron poco éxito. Al parecer la fase de división celular en el polen es muy corta y muy temprana, lo cual dificulta su

localización. Sin embargo, los cromosomas de las células de polen en desarrollo de A. occidentalis fueron observados en número de 16 en la telofase I.

Las células en división en los extremos de raicillas, permitieron el recuento de cuatro especies (ver cuadro 3), encontrándose en todos los casos $2n = 32$. Los cromosomas son muy pequeños y cortos, como los reportan Sax y Kribs (1930) para A. schumannii (Graebn.) Rehd.

Como el número básico cromosómico de la familia Caprifoliaceae es $x = (8)9$, las especies de Abelia con $2n = 32$ pueden ser consideradas como tetraploides.

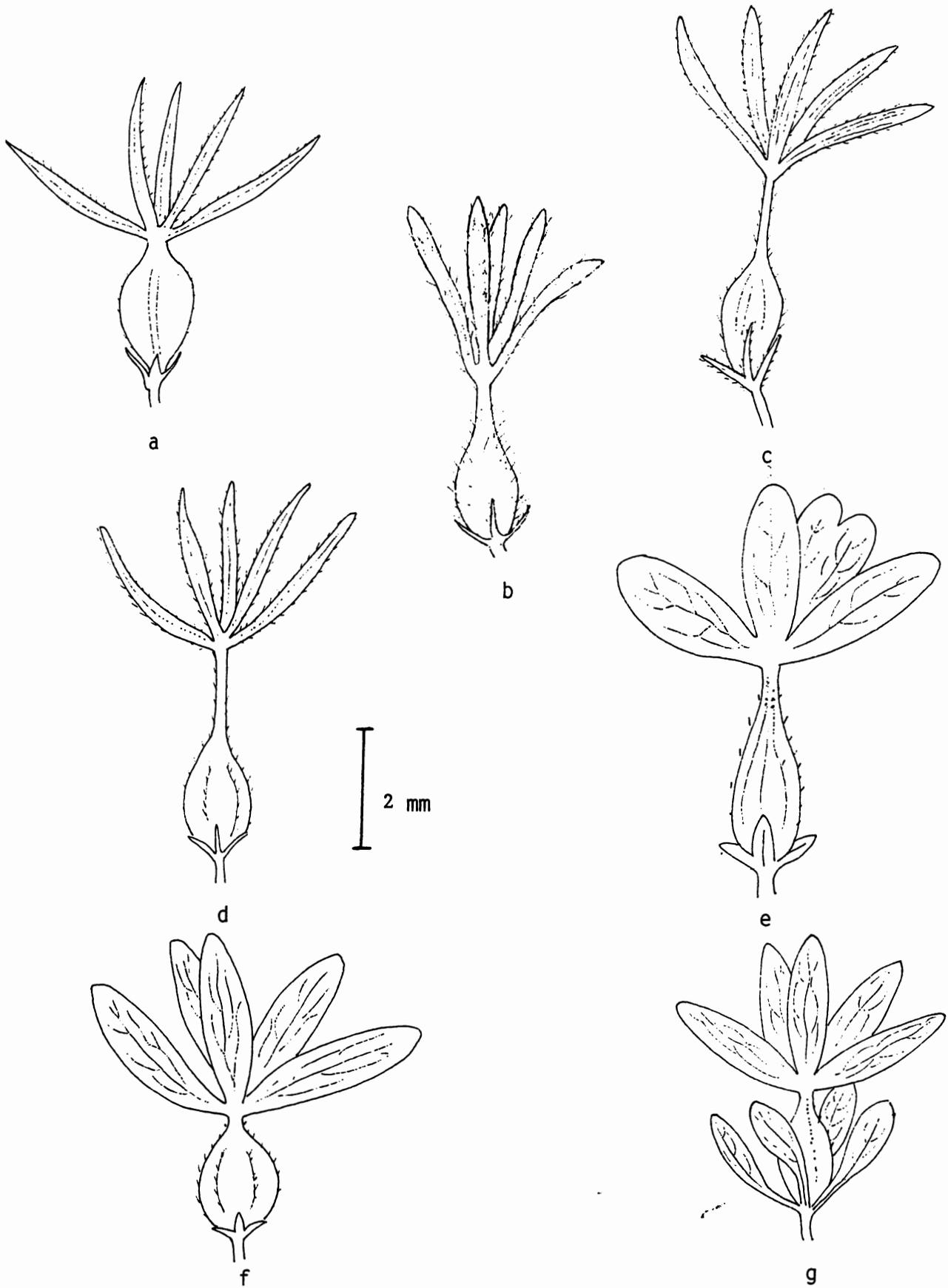
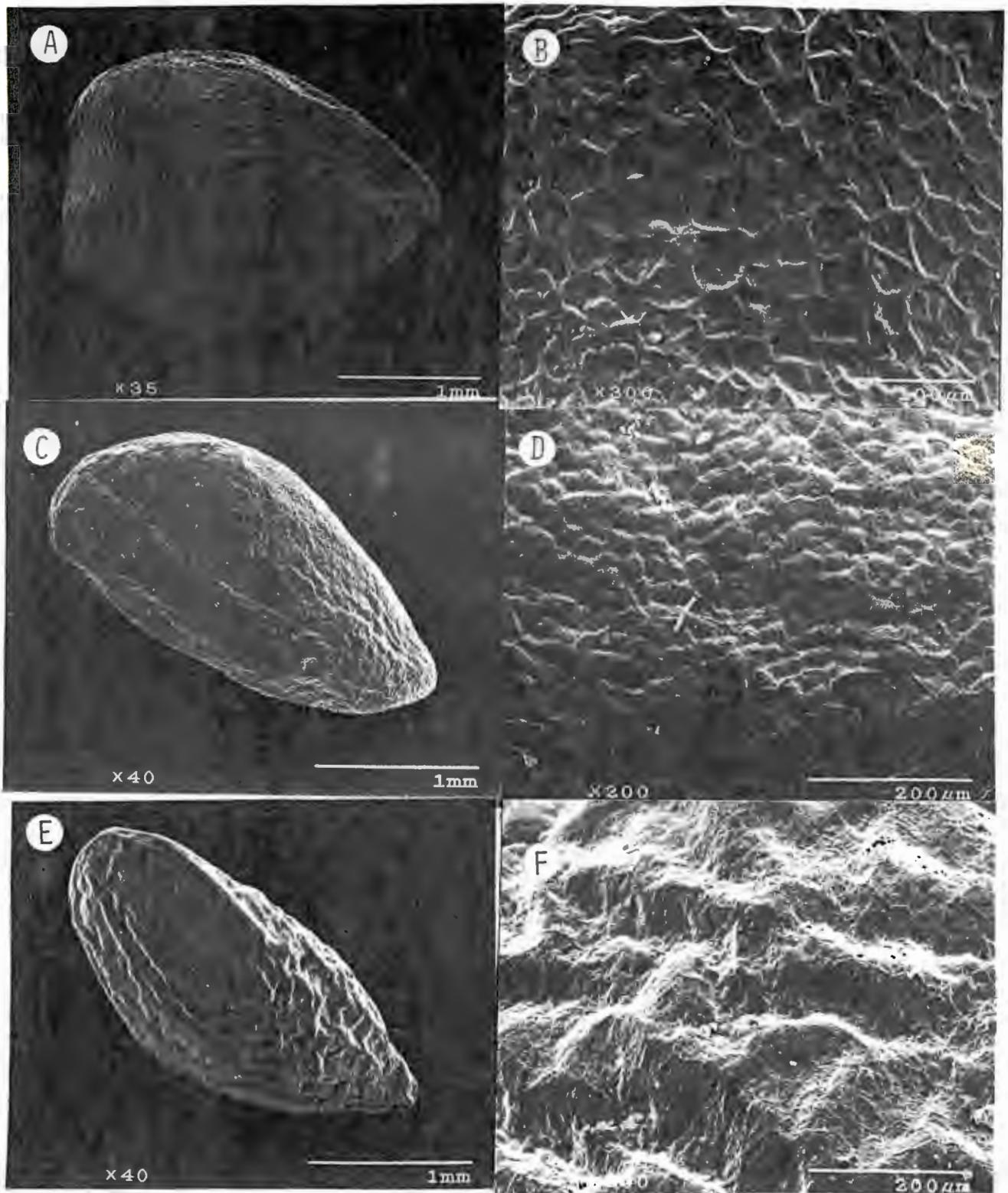


Figura 30. Fruto e involucrelo en Abelia. a. A. coriacea, b. A. mexicana, c. A. grandifolia d. A. occidentalis, e. A. chinensis, f. A. floribunda var. floribunda g. A. floribunda var. foliacea. Nótese la forma y tamaño de las bractéolas del involucrelo en las diferentes especies.



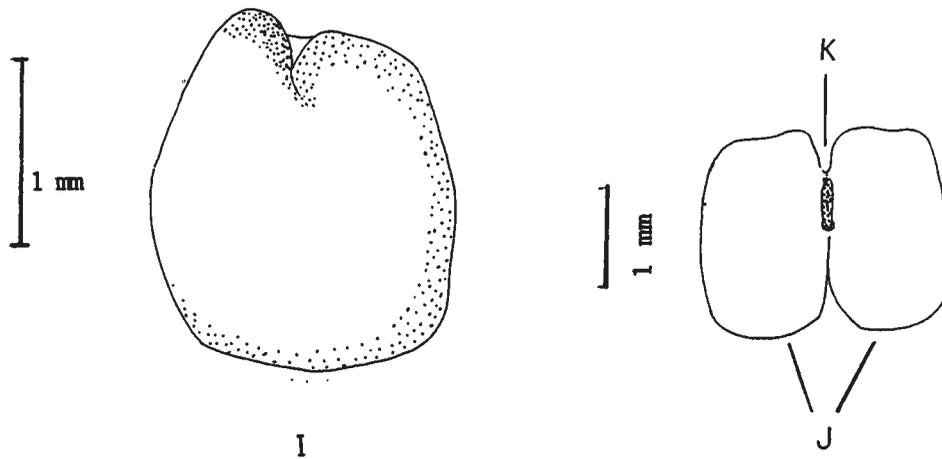
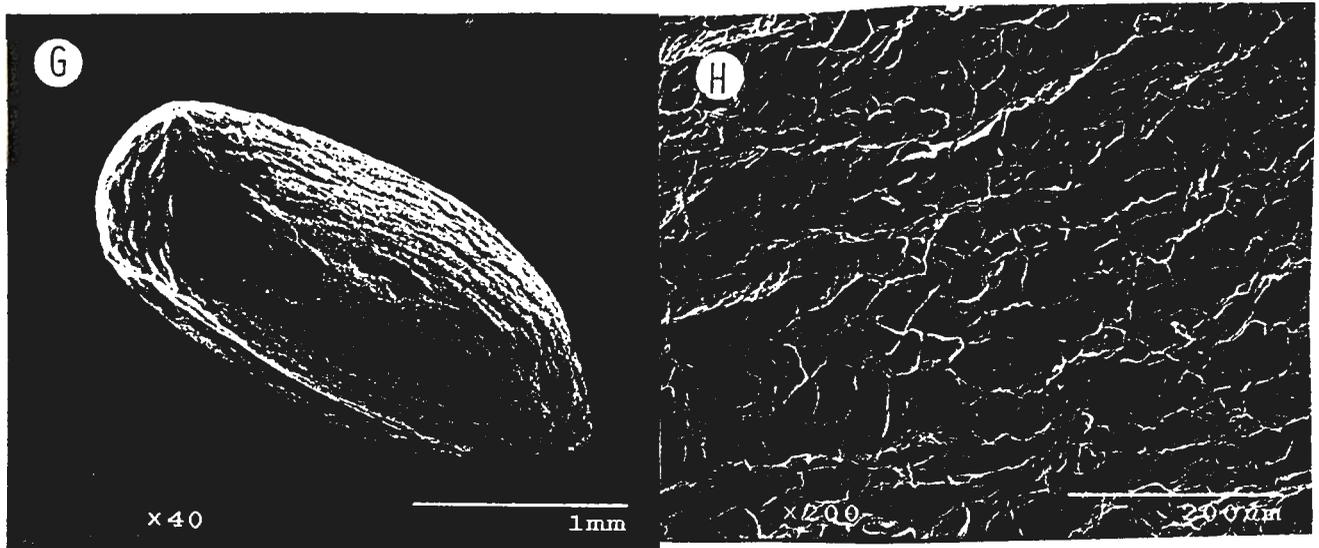


Figura 31. Semilla en Abelia. Semillas vistas al microscopio electrónico de barrido. A y B. Semilla y su superficie en A. floribunda, C y D. Semilla y su superficie en A. grandifolia, E y F. Semilla y su superficie en A. mexicana, G y H. Semilla y su superficie en A. occidentalis. Dibujo de semilla en A. floribunda. i. Vista lateral, j. Coltilledones, k. Embrión.

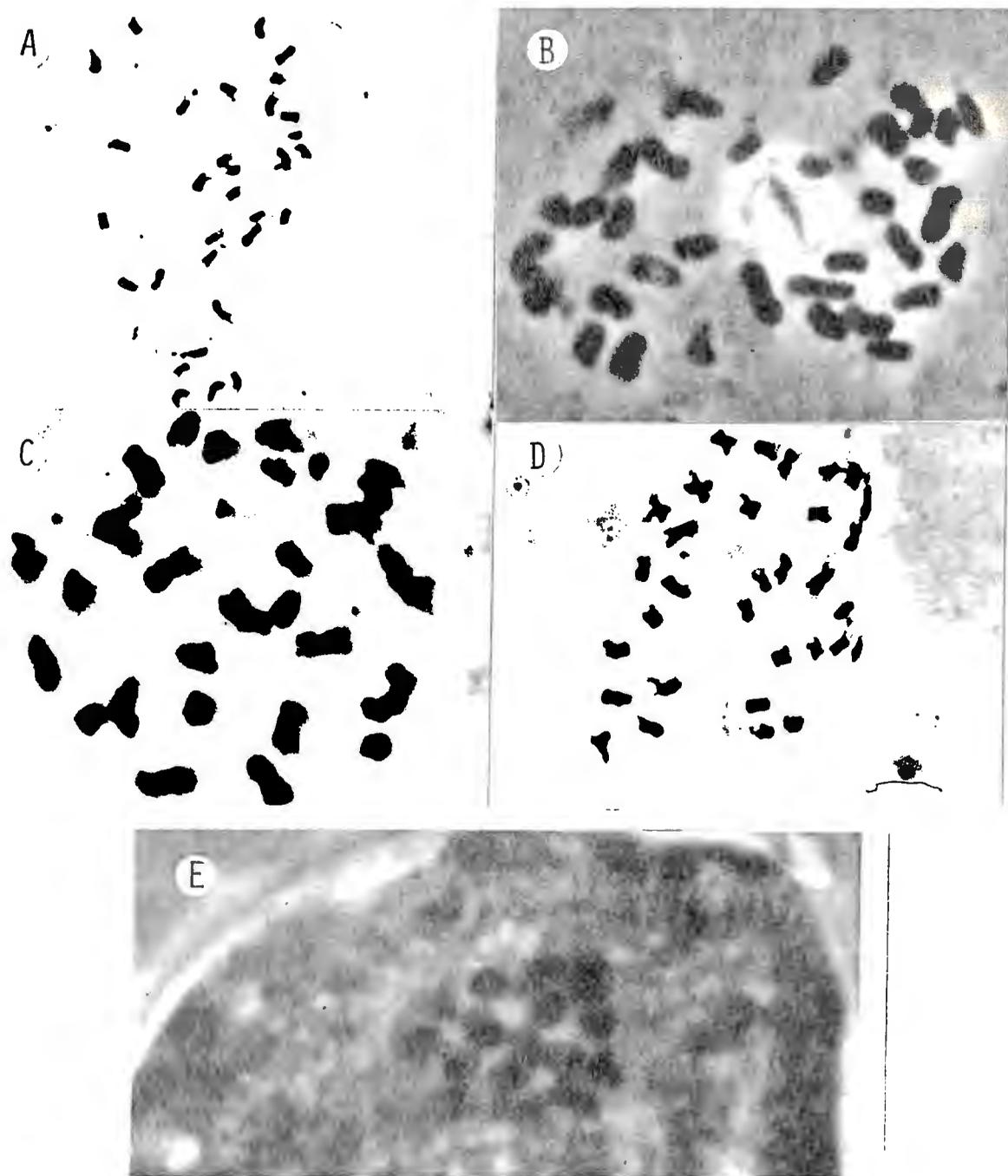


Figura 32. Células radicales donde se muestran los cromosomas en A. A. floribunda $2n=32$ (J. A. Villarreal 8602), B. A. grandifolia $2n=32$ (E. Carranza 5388), C. A. mexicana $2n=32$ (J. A. Villarreal 8601), D y E. A. occidentalis $2n=32$, $n=16$ (J. A. Villarreal 8180).

ANALISIS FENETICO

El análisis fenético permite cuantificar las similitudes y agrupar a las unidades muestreadas con el uso de métodos cuantitativos. Con el uso del método de agrupamiento UPGMA se pretende conjuntar los miembros de un taxon, que en promedio son más similares entre ellos que con los miembros de otro taxon. Este ejercicio de taxonomía numérica tiene la característica de ser repetible por otros especialistas interesados que empleen los mismos ejemplares y la misma base de datos (considerando un margen de error en la toma e interpretación de datos), obteniéndose resultados semejantes (Sneath y Sokal, 1973). La clasificación fenética se interpreta como una clasificación natural con incremento de la objetividad y repetitividad, donde los miembros de cada taxon en cada nivel son, en promedio, más similares entre ellos que entre los miembros de otros taxa a niveles correspondientes (Stuessy, 1990).

Aunque las ventajas de la fenética son muy claras, existen algunas desventajas entre las que se pueden mencionar: a) la incongruencia entre las clasificaciones basadas en diferentes partes del cuerpo o etapas de la historia de vida, b) diferencias en las estimaciones producidas por el uso de diferentes coeficientes de similitud, c) diferentes interpretaciones de las relaciones producidas por distintos métodos de agrupamiento y d) el efecto de procesos biológicos tales como los paralelismos y las convergencias en las conclusiones taxonómicas basadas en la estimaciones de las relaciones fenéticas (Sneath y Sokal, 1973).

El primer análisis fenético se realizó con el propósito de

observar la forma de agrupamiento de los especímenes muestreados y realizar una interpretación taxonómica. El fenograma obtenido se muestra en la figura 33, donde se puede observar que las abelias mexicanas se agrupan de acuerdo a su ubicación geográfica. El arreglo de las muestras lleva a la formación de cinco grupos principales a niveles de similitud entre 0.51 a 0.56. Estos cinco grupos son equivalentes a nivel taxonómico a la categoría de especie, correspondiendo a Abelia coriacea, A. floribunda, A. grandifolia, A. mexicana y A. occidentalis. El siguiente nivel de agrupamiento, localizado entre 0.56 a 0.61, lleva a la formación de siete grupos que adiciona dos subgrupos nuevos en la primera y última especie. Estos dos subgrupos también presentan una distribución geográfica particular y se pueden interpretar como variedades dentro de A. coriacea y A. floribunda.

Del primer fenograma obtenido, se observa un primer grupo formado por tres especies, A. coriacea, A. grandifolia y A. mexicana, las cuales resultaron tener un mayor grado de similitud entre sí. En este grupo se muestra mayor cercanía entre A. grandifolia y A. mexicana, las cuales a su vez se relacionan con A. coriacea. Los ejemplares provenientes del noreste de México integran la especie A. coriacea. En este grupo, como lo muestra el fenograma, los ejemplares de San Luis Potosí se agrupan a un nivel menor de similitud, formando un subgrupo que correspondería a la variedad típica de A. coriacea, mientras que el resto de los ejemplares de las otras localidades (N. L., Coah. y Chih.) forman otro subgrupo, reconocido como la variedad subcoriacea. Abelia grandifolia se distribuye en el norte de

Querétaro y A. mexicana en el sur de Oaxaca.

El segundo grupo en el fenograma lo integran las dos especies restantes, A. floribunda y A. occidentalis. El nivel de similitud entre estas especies se ubica alrededor de los 45 puntos. Abelia occidentalis se distribuye en el sureste de Durango y norte de Jalisco. Abelia floribunda está integrada por los ejemplares del centro y este de Oaxaca, Puebla, Veracruz y Chiapas. Los elementos de Chiapas, agrupados a un nivel menor de similitud forman un subgrupo parcialmente diferente, que se separa a un valor de 58 de similitud con respecto a los demás miembros de la especie y son segregados en la variedad foliacea. Finalmente, la variedad floribunda está compuesta por los ejemplares de las restantes tres localidades.

Los resultados del Análisis de Componentes Principales muestran en la figura 34 al primer componente principal segregando a las muestras de A. floribunda de las de A. coriacea y localizando a las restantes taxa en una posición intermedia. El segundo componente principal deja a las muestras de A. grandifolia en la posición inferior y cercano a un grupo formado por la mezcla de elementos de A. mexicana y A. occidentalis. La proyección basada en los componentes principales primero y tercero produce una mejor definición de grupos para las muestras analizadas (Figura 35). El tercer componente principal discrimina a las muestras de A. occidentalis en la porción superior de las de A. grandifolia en la porción inferior, y localizando a A. mexicana en una posición intermedia. Los caracteres vegetativos son los que más contribuyen a la delimitación de los grupos en este análisis (Tabla 4). Entre las

características más importantes están: la forma de las bractéolas, la textura de la hoja y la superficie de la hoja.

El resultado del segundo análisis se presenta en la figura 36, donde se muestra un fenograma que representa las relaciones fenéticas de los taxa de Abelia reconocidos mediante el ejercicio anterior. En el fenograma, A. floribunda es la especie más disímil, ya que se separa del resto del grupo con el menor índice de similitud (menos de 0.16). Las otras cuatro especies se agrupan mostrando mayor proximidad. Las especies con la mayor cercanía fenética son A. grandifolia y A. mexicana, las cuales como en el fenograma anterior, muestran mayor relación con A. coriacea. Por otro lado A. occidentalis se presenta como la especie más disímil en este grupo. Las variedades están diferenciadas a niveles de 0.55 para A. floribunda y a un grado mayor, 0.59, para A. coriacea.

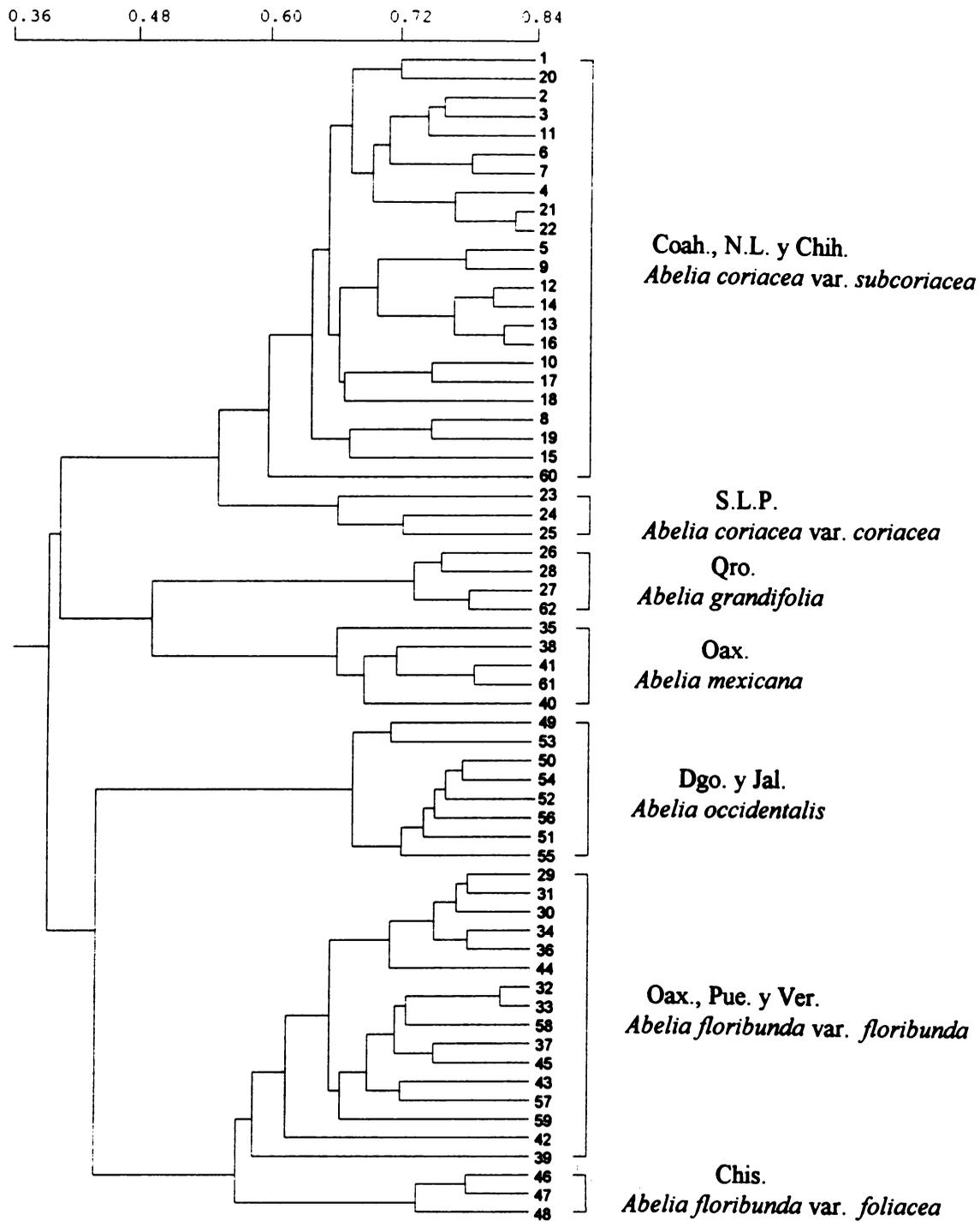


Figura 33. Fenograma que muestra la formación de grupos en las poblaciones de *Abelia* mexicanas, resultado del método de agrupamiento UPGMA empleando el coeficiente de similitud SM. Coeficiente de correlación cofenética ($r = 0.906$). La lista de números de la derecha corresponde a las unidades muestreadas que aparecen en la página 27.

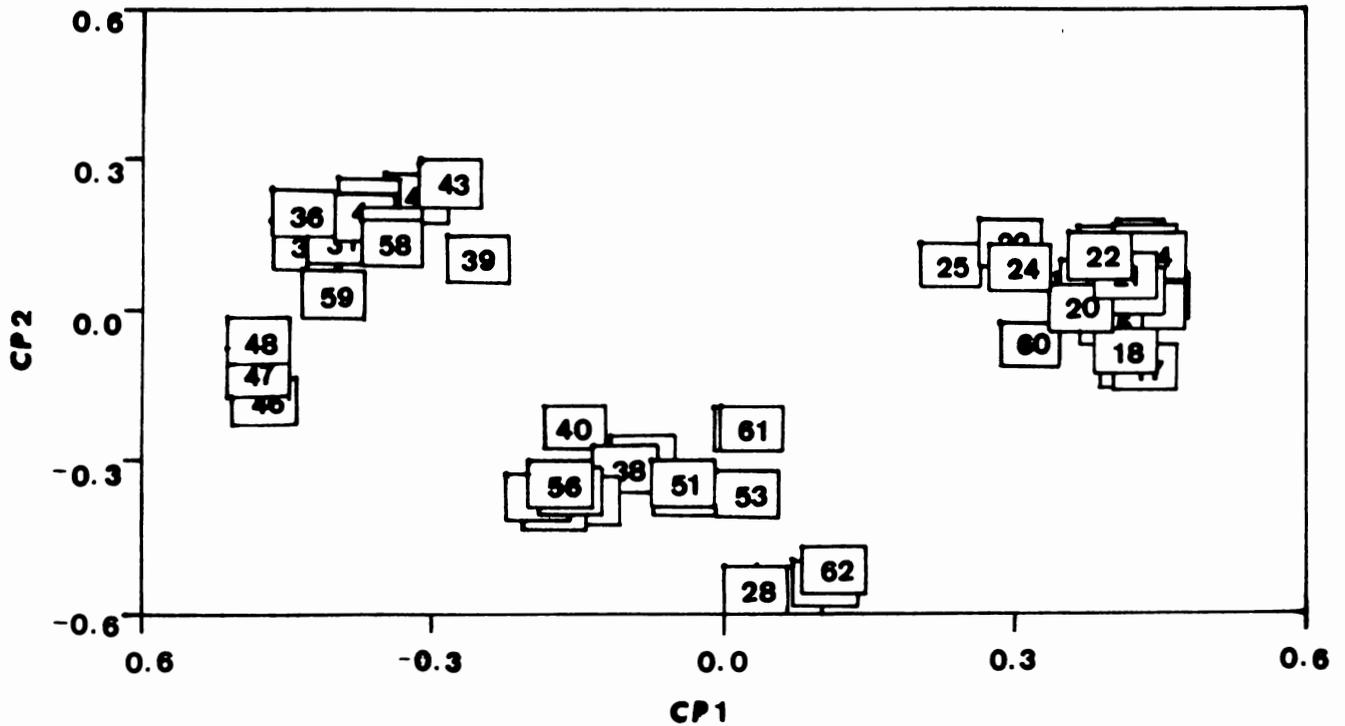


Figura 34. Arreglo definido por el primer y segundo componentes principales para ejemplares mexicanos de Abelia. Para los números ver la lista de la página 25.

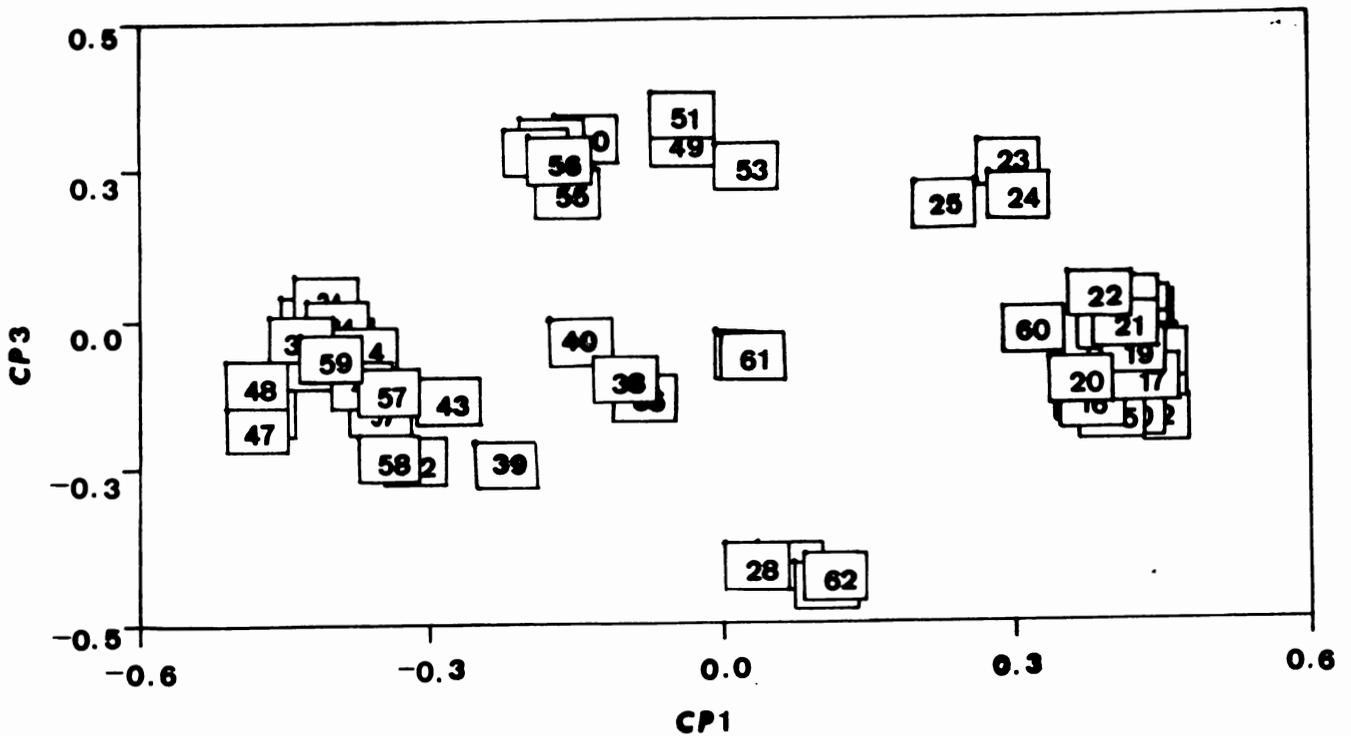
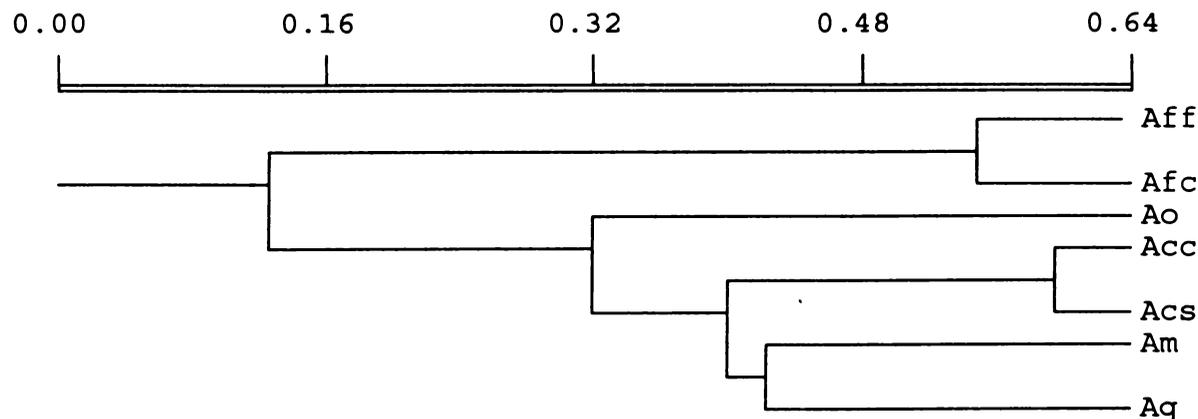


Figura 35. Arreglo definido por el primer y tercer componentes principales para ejemplares mexicanos de Abelia. Para los números ver la lista de la página 25.

Tabla 4. Caracteres de mayor importancia en los tres primeros componentes principales (el número del carácter se incluye en paréntesis).

Componente principal	Caracteres de mayor importancia	Valor
I	Forma de las bractéolas del involuclero (44)	-0.514
	Superficie de la hoja (42)	-0.501
	Vestidura en ramillas (13)	0.485
II	Textura de la hoja (37)	-0.534
	Forma de lóbulos del cáliz (51)	0.491
	Textura de la hoja (36)	0.516
III	Grosor de las ramillas (16)	0.524
	Superficie de la hoja (42)	0.514
	Forma de las bractéolas del involuclero (44)	0.484



Coeficiente de similitud: SM
Método de agrupamiento: UPGMA
 $r = 0.920$

Figura 36. Fenograma que muestra las relaciones fenéticas entre taxa de *Abelia* en México. **Acc** (*Abelia coriacea* var. *coriacea*); **Acs** (*A. coriacea* var. *subcoriacea*); **Aff** (*A. floribunda* var. *floribunda*) y **Afc** (*A. floribunda* var. *foliacea*); **Ag** (*A. grandifolia*); **Am** (*A. mexicana*); **Ao** (*A. occidentalis*).

ANALISIS FILOGENETICO

La Cladística es en Biología uno de los métodos usados para reconstruir genealogías y construir clasificaciones (Scotland, 1992). La taxonomía cladística define las relaciones filogenéticas de los organismos con base en características derivadas compartidas, más que en base a la semejanza fenotípica de todos los caracteres, como lo establece la taxonomía fenética. La teoría cladística propone que la filogenia de un grupo puede ser determinada mediante los caracteres que definen a un grupo como monofilético. Esto implica que no es necesario determinar totalmente la semejanza fenética entre los organismos para determinar el grado de relación filogenética, ya que hay algunos caracteres que evidencian cambios evolutivos e indican mejor las relaciones filogenéticas que otros. Sin embargo, se requieren estudios comparativos completos sobre semejanzas morfológicas para poder determinar cuáles estados de carácter son novedades evolutivas. Una forma de determinar cambios evolutivos es tomando como referencia, si el estado de carácter está presente en organismos relacionados, pero que no pertenezcan al grupo bajo estudio (Villaseñor y Dávila, 1992).

Hennig (1966) estableció la diferencia entre las similitudes primitivas o plesiomorfias y similitudes avanzadas o apomorfias. Parte del punto de que la evolución ocurre y que los caracteres compartidos entre organismos son el resultado de la herencia compartida. Las sinapomorfias o caracteres derivados compartidos son evidencia exclusiva de un ancestro común (monofilia).

En un análisis cladístico los caracteres homólogos son aquellos en

que dos especies comparten un mismo estado de carácter heredado de un ancestro común. Por el contrario, un carácter es homoplásico si el estado de carácter que presentan dos especies tiene un origen diferente, es decir, una evolución independiente. Entre las homoplasias se cuentan los paralelismos, convergencias y reversiones.

El criterio de Parsimonia establece que, ante las diferentes soluciones a un problema, la más económica debe ser aceptada. En el caso de hipótesis sobre las relaciones filogenéticas, la mejor es la que tiene el menor número de eventos evolutivos y el mínimo de homoplasias (Kitching, 1992).

La técnica de bootstrap estima la estabilidad o grado de confianza en la formación de grupos monofiléticos dentro de un árbol. Basa su funcionamiento en el muestreo de caracteres con reemplazo para crear nuevas matrices, que al ser analizadas encuentren el árbol que mejor se ajuste. Se recomienda que el procedimiento se repita al menos 100 veces para que el porcentaje de ocurrencia de un componente particular de el índice de apoyo. Felsenstein (1985) encontró que el límite de confianza en un clado debe ser apoyado por al menos tres caracteres.

Se empleó el programa PAUP (Swofford, 1985), y se obtuvieron 81 árboles como resultado del análisis filogenético, todos ellos igualmente parsimoniosos. El índice de consistencia fue de 0.479 y una longitud de 48 cambios en los estados de carácter. El árbol de consenso estricto (figura 37) revela que la topología de los 81 árboles es prácticamente la misma para el clado de las especies mexicanas. La no congruencia entre los 81 árboles se debe

principalmente al resultado de la variación en el grupo Zabelia y las abelias asiáticas, que muestran politomías en algunos nodos del árbol.

Un cladograma representativo de los obtenidos se ilustra en la figura 38, donde se muestra la distribución de los estados de carácter y la correspondencia de relaciones propuestas.

Algunas de las generalidades que podemos observar en el cladograma de la figura 38 son las siguientes:

1) El porcentaje de homoplasias es de 68.4, lo que indica que en el grupo abundan los caracteres homoplásicos.

2) Existen tres clados fácilmente diferenciados; uno agrupa a las especies del grupo Zabelia, el segundo a las abelias asiáticas y el otro a las especies mexicanas.

3) Existe politomía en los dos primeros grupos antes mencionados.

4) El grupo de abelias mexicanas es definido como monofilético por dos sinapomorfias: la glándula nectarífera en forma de banda en el tubo de la corola y la forma ovada de la base del fruto.

5) El grupo Zabelia es definido como monofilético por dos sinapomorfias: tallos con estrías y nudos fuertemente engrosados y polen liso con una banda ecuatorial. El valor del bootstrap es del 54 %.

6) Kolwitzia amabilis, utilizado como grupo externo es definido por la disposición de los ovarios en pares.

El género Abelia se define como grupo por la ausencia de tallos con estrías y nudos fuertemente engrosados y el polen equinulado, sin banda ecuatorial. El grupo de especies mexicanas se caracteriza por

cambios en la glándula nectarífera y el ovario. La glándula nectarífera cambia de tipo almohadilla a forma de banda, localizada a lo largo de la parte angosta y basal del tubo de la corola. La glándula se presenta en número de tres en A. floribunda y solitaria en el resto de las especies. El ovario alargado y estrecho cambia a ensanchado en las especies mexicanas; éste es un cambio que redundo en semillas ovadas o elípticas, comprimidas, no cilíndricas como se presenta en las especies asiáticas.

Los caracteres vegetativos tales como el indumento hispido e hispidulo del tallo, hojas rómbicas, grandes (de más de 18 mm de largo y más de 15 mm de ancho) y margen de la hoja serrulado, son considerados plesiomórficos y más frecuentes en especies asiáticas. Los estados de carácter tales como tallos glabros o con indumento estrigoso, hojas pequeñas (menos de 17 mm de largo y menos de 14 mm de ancho) y margen entero son cambios en las estrategias adaptativas de las especies a condiciones menos mésicas; se presentan en este estudio como apomorfias con homoplasia (paralelismos).

La condición de flores en posición erecta durante la antesis (carácter 7) es frecuente en las especies asiáticas, mientras que el estado de carácter de flores con posición péndula parece haber evolucionado más de una ocasión e independientemente en diferentes grupos (paralelismos). Los lóbulos del cáliz ensanchados (elípticos) al parecer es la condición plesiomórfica y es común encontrarla en los grupos asiáticos. Los lóbulos angostos (linear a lanceolados), son comunes en especies mexicanas y son considerados como condición apomórfica. El número de cinco sépalos al parecer es una condición

plesiomórfica y la reducción de ellos, usualmente por fusión, es una apomorfia con homoplasia (tres paralelismos y dos reversiones).

La localización de una glándula nectarífera en forma de almohadilla, en una prominencia en forma de giba en la base del tubo de la corola, resultó ser un carácter primitivo y común a los grupos asiáticos. La ausencia de la giba en el tubo de la corola y la substitución de la forma de almohadilla por glándulas en forma de banda es considerado apomórfico y caracteriza a las especies mexicanas.

En el presente estudio se encontró que la forma de la corola no define grupos y la condición plesiomórfica (corola infundibuliforme) es frecuente en todos los grupos analizados. La corola tubular es la condición considerada apomórfica con homoplasia entre tres especies del grupo Zabelia y A. floribunda en México. Para el tamaño de la corola (carácter 13), la corola pequeña (menos de 2 cm de largo) es un estado de carácter plesiomórfico y la grande (más de 2 cm de largo) el estado de carácter apomórfico, con paralelismos en A. integrifolia, A. macrotera, A. sanguinea, A. spathacea, A. tetraptera entre las especies asiáticas, y A. floribunda, A. grandifolia y A. mexicana en las especies mexicanas.

De acuerdo con lo encontrado en este trabajo, el color de la corola (carácter 14) el estado de carácter plesiomórfico es el amarillo a blanco-rosado, el cual se presenta en la mayoría de las especies. El estado apomórfico es el color rojo, que sólo se presenta en A. sanguinea y A. floribunda. Un estado más avanzado de este carácter es el color rosa-lila, el cual es propio de A. grandifolia,

A. mexicana y A. occidentalis. La simetría subregular de la corola, en este trabajo se presenta como el estado de carácter plesiomórfico, y como apomórfico la simetría bilateral. La condición más avanzada, para el estado de carácter fuertemente bilateral, se presenta en el grupo de abelias japonesas (A. sanguinea, A. serrata, A. spathacea y A. tetraptera).

El carácter 16, correspondiente a la inserción de los estambres en el tubo de la corola, presenta como estado plesiomórfico la inserción en la garganta de la corola, el cual domina en las especies estudiadas. El estado apomórfico, inserción en la porción inferior del tubo de la corola, se presenta en A. dielsii y A. floribunda.

La forma de la base del fruto (carácter 17) es plesiomórfica para el estado de carácter linear a fusiforme, que distingue a los grupos asiáticos. La condición apomórfica, de forma ovada, distingue el grupo mexicano.

La disposición de los ovarios pareados (carácter 18) se presenta como una autoapomorfia en el análisis. Sin embargo, es considerado como un estado de carácter plesiomórfico que se presenta en Kolwitzia, y el de ovarios solitarios es considerado el estado de carácter apomórfico.

El polen equinulado sin banda ecuatorial, en este análisis se presenta como el estado de carácter plesiomórfico y distingue al grupo Abelia. Se considera como apomórfico el tipo de polen liso con banda ecuatorial, propio del grupo Zabelia.

El grupo de especies mexicanas se caracteriza por los estados de carácter 10, 11 y 17, que son la base de la corola sin prominencia

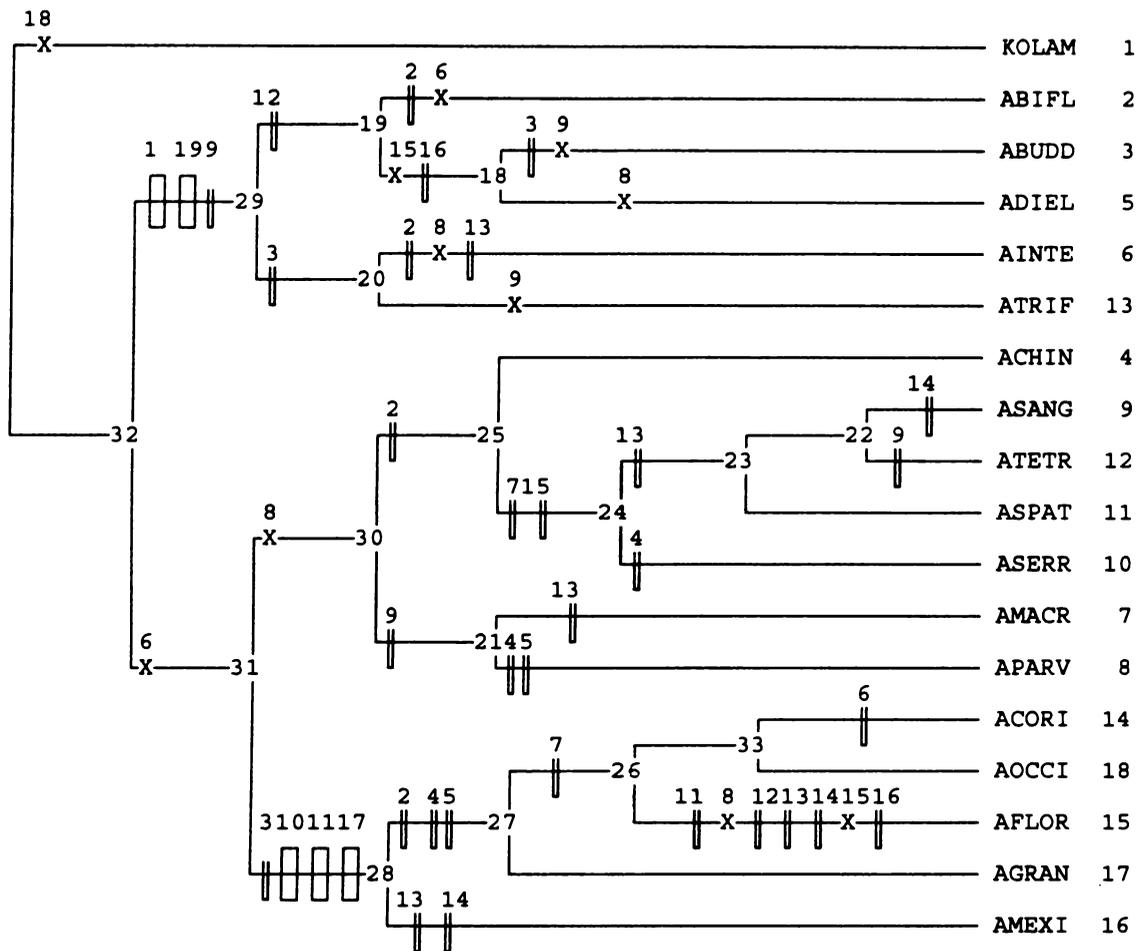


Figura 38. Cladograma que muestra las relaciones filogenéticas entre especies de los géneros Abelia, y Kolkwitzia. Los rectángulos indican sinapomorfias, las líneas paralelas paralelismos y las X reversiones, con los números correspondientes a los caracteres. La correspondencia a las abreviaciones se presenta en la página 29.

La siguiente es la información básica sobre la matriz de datos en la generación de un cladograma. El árbol elegido es el 1, acompañado de la información necesaria para su interpretación.

```

*****
*                               *
*      P A U P                   *
*                               *
*     Version 2.4.1              *
*                               *
*   Illinois Natural             *
*   History Survey              *
*                               *
*   08/28/98   14:25:21         *
*                               *
*****

```

```

ABELIA.PAU Datos de Abelia para analizar en PAUP
*****
* Analysis No. 1 *

```

```

*****
Option settings:
NOTU ..... 18
NCHAR ..... 19
User-tree(s) ..... NO
HYPANC ..... 1
ADDSEQ ..... CLOSEST
HOLD ..... 5
SWAP ..... GLOBAL
MULPARS ..... YES
OPT ..... FARRIS
ROOT ..... OUTGROUP
Weights applied ..... NO
OUTWIDTH ..... 80
Missing data code ..... 9
MAXTREE ..... 50

```

The following characters are unordered:

2

Branch and bound algorithm used to find all most parsimonious trees.

Release of tree descriptions suppressed.

81 trees were found.

Description of tree 1:

Relevant options in effect:

ROOT = OUTGROUP

OPT = FARRIS

The following characters are unordered: 2

Statistics for tree no. 1

Length = 52.000

Consistency index = 0.442

Tree no. 1 rooted using designated outgroup

Change lists

Character	Changed		Along branch	Consistency
	From	To		
1	0	1	32 ---> 29	1.000
2	0	1	28 ---> 27	0.500
	0	1	30 ---> 25	
	0	2	20 ---> AINTE	
	0	1	19 ---> ABIFL	
3	0	1	31 ---> 28	0.333
	0	1	29 ---> 20	
	0	1	18 ---> ABUDD	
4	0	1	28 ---> 27	0.333
	0	1	24 ---> ASERR	
	0	1	21 ---> APARV	
5	0	1	28 ---> 27	0.500
	0	1	21 ---> APARV	
6	1	0	32 ---> 31	0.333
	0	1	33 ---> ACORI	
	1	0	19 ---> ABIFL	
7	0	1	27 ---> 26	0.500
	0	1	25 ---> 24	
8	1	0	31 ---> 30	0.250
	1	0	26 ---> AFLOR	
	1	0	20 ---> AINTE	
	1	0	18 ---> ADIEL	
9	0	1	32 ---> 29	0.200
	0	1	30 ---> 21	
	1	0	20 ---> ATRIF	
	0	1	22 ---> ATETR	
	1	0	18 ---> ABUDD	

10	0	1	31 ---> 28	1.000
11	0	1	31 ---> 28	
	1	2	26 ---> AFLOR	1.000
12	0	1	29 ---> 19	
	0	1	26 ---> AFLOR	0.500
13	0	1	24 ---> 23	
	0	1	28 ---> AMEXI	
	0	1	26 ---> AFLOR	
	0	1	21 ---> AMACR	
	0	1	20 ---> AINTE	0.200
14	0	1	28 ---> AMEXI	
	0	2	26 ---> AFLOR	
	0	1	22 ---> ASANG	0.667
15	1	2	25 ---> 24	
	1	0	19 ---> 18	
	1	0	26 ---> AFLOR	0.667
16	0	1	19 ---> 18	
	0	1	26 ---> AFLOR	0.500
17	0	1	31 ---> 28	1.000
18	1	0	32 <---> KOLAM	1.000
19	0	1	32 ---> 29	1.000

Apomorphy lists

Node	Ancestor	Character	Ancestral state	Derived state	Length added
ABIFL	19	2	0	1	1.000
		6	1	0	1.000
ABUDD	18	3	0	1	1.000
		9	1	0	1.000
ACHIN	25	8	1	0	1.000
ADIEL	18	2	0	2	1.000
		8	1	0	1.000
		13	0	1	1.000
AMACR	21	13	0	1	1.000
APARV	21	4	0	1	1.000
		5	0	1	1.000
ASANG	22	14	0	1	1.000
ASERR	24	4	0	1	1.000
ASPAT	23	9	0	1	1.000
ATETR	22	9	1	0	1.000
ATRIF	20	9	0	1	1.000
ACORI	27	6	0	1	1.000
		16	0	1	1.000
AFLOR	26	8	1	0	1.000
		11	1	2	1.000
		12	0	1	1.000
		13	0	1	1.000
		14	0	2	1.000
		15	1	0	1.000
AGRAN	27				
AMEXI	28				

		13	0	1	1.000
		14	0	1	1.000
AOCCI	26				
18	19				
		15	1	0	1.000
		16	0	1	1.000
19	29				
20	29	12	0	1	1.000
21	30	3	0	1	1.000
22	23	9	0	1	1.000
23	24				
24	25	13	0	1	1.000
		7	0	1	1.000
		15	1	2	1.000
25	30				
26	27	2	0	1	1.000
27	28	7	0	1	1.000
		2	0	1	1.000
		4	0	1	1.000
		5	0	1	1.000
28	31				
		3	0	1	1.000
		10	0	1	1.000
		11	0	1	1.000
		17	0	1	1.000
29	32				
		1	0	1	1.000
		9	0	1	1.000
		19	0	1	1.000
30	31				
31	32	8	1	0	1.000
		6	1	0	1.000

Changes between nodes KOLAM and 32 cannot be polarized.
 These changes follow:

Character	-----States-----		Length added
	KOLAM	32	
18	0	1	1.000

DISCUSION

El género Abelia ha sido tratado taxonómicamente con base en los caracteres florales, y secundariamente, en los caracteres vegetativos (Bailey, 1977, Hara, 1983 y Standley, 1922). Es sobresaliente en el género la forma, color y tamaño de la corola, la disposición de las flores y la vestidura, complementando tales caracteres la forma y tamaño de la hoja. Las especies de este género con amplia distribución muestran variación de estos caracteres en sus poblaciones. Así, aquellas que habitan lugares áridos frecuentemente tienen hojas y flores más pequeñas, mientras que las que provienen de hábitats más favorables, tienen hojas y flores más grandes. Esta variación ha sido incorporada en el intervalo de variación de las especies en este trabajo.

En la hoja, los caracteres tales como el tamaño, forma y textura ayudan a la diferenciación de los taxa a nivel de especie y de variedad. Las especies americanas se caracterizan por tener en su mayoría hojas con base y ápice redondeado a obtuso, raramente agudos. Estos últimos son más frecuentes en las especies asiáticas (Hara, 1983). En el presente trabajo, la anatomía foliar reveló que algunos caracteres, como el grosor de la hoja y el número de hileras de células en empalizada, varían en las especies estudiadas y pueden ser empleados para su diferenciación. Se ha encontrado que el desarrollo del tejido en empalizada en la hoja está relacionado con la mayor exposición a la luz directa (Esau, 1977). El grosor y textura de la hoja son caracteres de valor taxonómico en las especies estudiadas.

Las comparaciones con A. chinensis reflejan una mayor similitud anatómica con A. occidentalis que con las demás especies americanas.

Esau (1977) indica que las hojas de las plantas mesofíticas son delgadas, con el parénquima en empalizada localizado en la parte superior de la hoja y el esponjoso en la parte inferior (bifacial) en igual proporción. En contraste, en las plantas xerofíticas las hojas son pequeñas y compactas, con mesófilo grueso y con mayor tejido de empalizada que el parénquima esponjoso. La revisión de la anatomía de la hoja de Abelia reveló que ambos tipos de mesófilo se presentan en las especies americanas, con relación directa al ambiente en que se encuentran. A. coriacea y A. grandifolia de regiones más xéricas, tienen hojas con parénquima más desarrollado; las otras especies, A. floribunda, A. mexicana y A. occidentalis de condiciones más mésicas, presentan un parénquima menos engrosado. Algunos caracteres tales como la venación de hoja y los sépalos y el tipo de estomas se mantienen constantes en todas las especies.

El estudio del polen en Caprifoliaceae ha revelado considerable variación morfológica tanto a nivel de microscopio óptico (Arreguin, 1980) como electrónico (Donoghue, 1985). Los patrones de variación en general están relacionados con la taxonomía del grupo y la segregación en tribus. Las evidencias sobre la morfología del polen apoyan la teoría de que las Caprifoliaceae no representan un grupo monofilético. Donoghue (1985) encuentra que el polen en Viburnum presenta pequeñas variaciones que pueden ser consideradas de utilidad taxonómica. Remarca que las variaciones en la morfología del polen deben ser lo suficientemente contrastantes para eliminar la variación

debida a las condiciones ambientales, las que aparecen durante el desarrollo de la planta y las determinadas por el método de preparación. Para Abelia, el tamaño promedio del polen, el grosor de la exina, los colpos y las espinas para las especies revisadas no muestran diferencias contrastantes entre los taxa americanos. El número de perforaciones del tectum sólo se tomó de las muestras fotografiadas, por lo que se requiere de un mayor número de observaciones que corroboren la información dada anteriormente. Sin embargo, las pequeñas variaciones como el tamaño de las espinas y el número de perforaciones, muestran muy escasa diferenciación entre especies. Un estudio más detallado ayudaría a aclarar las diferencias. Arreguin, (1980) describe el polen de A. floribunda como tetraporado, con una exina delgada y espinas pequeñas, lo cual difiere de lo encontrado en este trabajo. El polen de todos los miembros de Caprifoliaceae es normalmente de tres aperturas, con granos que ocasionalmente muestran cuatro aperturas (Bassett y Crompton, 1970). Esta condición de granos tri y tetra-colpados se observó en las especies estudiadas y está de acuerdo con lo reportado por Donoghue (1985) para A. spathulata.

En general, se encontró un alto grado de similitud con lo descrito para las especies asiáticas (sección Abelia), de acuerdo con lo estudiado por Erdtman (1943) y Donoghue (1985) y lo observado en este trabajo en A. chinensis, A. sanguinea y A. serrata. Sin embargo, es importante remarcar que las características de la morfología del polen en las especies asiáticas fueron tomadas en cuenta por Rehder (1977) para proponer la separación de la sección Zabelia. El polen en

esta sección se caracteriza por ser tricolpado, liso, zonorado y con una banda ecuatorial continua (Erdtman, 1943; Hara, 1983). Encontrándose que la palinología ha servido para delimitar grupos a nivel de género en Caprifoliaceae.

El estudio de la filogenia basado en polen coloca a Abelia en la tribu Linnaeae, la cual muestra relaciones con Valerianaceae y Dipsacaceae. Los granos con un tipo de exina con tectum sostenido por columnelas y espinas suprategmadas, parece corresponder a una condición ancestral presente en Abelia y de la cual posiblemente derivó el polen semitegado e intectado como el de Viburnum (Donoghue, 1985).

El tipo de glándula nectarífera y su localización diferencia a las especies asiáticas, ubicadas por Fukuoka (1968) en la sección Abelia. Las glándulas en las especies americanas son en forma de banda, condición que también es reportada para Lonicera japonica por Fahn (1978). Este tipo de glándula en banda es considerado por Wagenitz y Laing (1984) como una condición avanzada. El número de bandas glandulares varía de tres en A. floribunda, a una en A. coriacea, A. grandifolia, A. mexicana y A. occidentalis. La glándula nectarífera en bandas es una característica diferencial de las abelias americanas (sección Vesalea).

La anatomía floral de las especies americanas no difiere de lo descrito por Wilkinson (1948) para el género. El ovario en Abelia, como en otros géneros de Linnaeae muestra una reducción en el número de carpelos y fusión de haces vasculares (Wilkinson, 1949). En este trabajo observamos esta fusión en los haces vasculares que bordean el

lóculo fértil. Aunque se ha discutido que en el ovario un lóculo es fértil y los otros dos estériles (Wilkinson, 1948), encontramos que ocasionalmente en A. floribunda y A. mexicana los frutos desarrollan semillas en una de las otras dos cavidades. En la fructificación, aunque se observa abundante, muchos de los frutos no desarrollan semilla. La semilla es ancha en las especies americanas y estrecha en las asiáticas (Hara, 1983). Este carácter, aunado a la forma más bien cilíndrica del ovario y fruto, sumado a la presencia de una glándula en una prominencia de la base de la corola, diferencian a las especies asiáticas de las americanas.

La separación de Abelia en dos secciones, Abelia y Vesalea, con base en evidencias morfológicas, se muestra en las clasificaciones de Fukuoka (1968) y Hara (1983) en el cuadro 3, lo que parece la propuesta mejor justificada y la más aceptable para el género. La formación del género Vesalea, apoyándose en el tipo de glándula nectarífera y forma del ovario es una propuesta débil que debe reforzarse con más evidencias, que hasta el momento no se tienen.

La familia Caprifoliaceae, de acuerdo con Takhtajan (1980) es más bien un grupo heterogéneo, lo cual es congruente con los resultados de estudios morfológicos recientes. Existe variación morfológica en el polen (Donoghue, 1985), nectarios (Wagenitz y Laing, 1984) y estructura cromosómica (Sax y Kribs, 1930), lo cual refuerza la idea de que existen líneas evolutivas diferentes en la familia (Takhtajan, 1980; Dahlgren, 1980). Este punto de vista también es consistente con los resultados encontrados por Hsu (1983) en un análisis fenético utilizando datos morfológicos para la familia, con el análisis de

productos químicos secundarios (Bohm y Glennie, 1971), con evidencias inmunológicas (Hillebrand y Fairbrothers, 1970) y con estudios del gene rbcL del cloroplasto para Viburnum (Donoghue et al., 1992; Downie y Palmer, 1992).

Estas evidencias sugieren que los géneros de la familia Caprifoliaceae (en el sentido tradicional) no forman un grupo monofilético. Los géneros más cuestionados son Sambucus L. y Viburnum L., que al parecer están más relacionados con Adoxa (ahora en Adoxaceae) que con el resto de las Caprifoliaceae.

En el primer análisis fenético se encontró la formación de cinco grupos, de los cuales dos corresponden a especies previamente conocidas, A. coriacea y A. floribunda (Standley, 1922); los otros grupos representan tres especies nuevas. En este análisis, donde se emplean caracteres morfológicos, se muestra la formación de dos grupos principales para las abelias americanas: el formado por A. coriacea, A. grandifolia y A. mexicana, el cual parece ser un grupo bastante consistente, ya que se conserva como tal en el segundo análisis. El segundo grupo lo forman A. floribunda y A. occidentalis, el cual no se conserva en el segundo fenograma. El análisis fenético también muestra evidencias de poblaciones parcialmente diferentes en A. coriacea, y A. floribunda en caracteres vegetativos y florales, los cuales se consideran como variaciones a nivel infraespecífico en el tratamiento taxonómico.

Los resultados del análisis de componentes principales son bastante consistentes con los del análisis de agrupamiento. La formación de cinco grupos es clara en ambos análisis. Los resultados

apoyan la delimitación taxonómica de las especies mexicanas de Abelia. Las técnicas de análisis aplicadas en este estudio son definidas por una combinación de caracteres principalmente relacionados con la morfología de hoja y bractéolas.

Para el segundo análisis fenético se adicionaron caracteres anatómicos y de forma de crecimiento a los datos del primer estudio, y como unidades de muestreo se usaron taxa (especies y variedades). La relación fenética en este análisis muestra a las especies americanas con cierto grado de discrepancia con el primer análisis. El fenograma presenta a A. floribunda con menor grado de afinidad al resto de las especies. Las otras cuatro especies forman un grupo con mayor grado de similitud, repitiéndose una mayor semejanza entre A. grandiflora y A. mexicana, lo cual también es observado en la gráfica bidimensional (figura 34). Abelia occidentalis que en el primer fenograma se asocia con A. floribunda muestra mayor afinidad con las otras especies al incluirse datos anatómicos, encontrándose que los resultados del fenograma cambian dependiendo del tipo de datos analizados.

El análisis cladístico muestra la formación de tres grupos en Abelia: 1) el grupo Zabelia, segregado como género distinto, 2) el grupo de abelias asiáticas, reconocido como sección Abelia y 3) el grupo de abelias mexicanas, pertenecientes a la sección Vesalea, de acuerdo con la clasificación de Fukuoka (1968) y Hara (1983).

El género Zabelia y la sección Vesalea se definen como monofiléticos por una serie de sinapomorfias que los distinguen; sin embargo, en este estudio la sección Abelia no quedó claramente

definida. Los valores de bootstrap encontrados son ligeramente mayores al 50 % para los grupos primero y tercero, indicando que son los clados mejor definidos y con el mayor grado de estabilidad en el árbol. Hillis y Bull (1993) encuentran que se requieren valores mayores para que se considere que un clado es real, también hacen notar que los valores usualmente sobrestiman la exactitud y varían con las condiciones del estudio.

La relación de la sección Vesalea es mayor con la sección Abelia, considerado grupo hermano, con quien comparte tallos sin estrías longitudinales, nodos poco engrosados y polen equinulado sin banda ecuatorial. El cladograma muestra una resolución clara para cada una de las especies de la sección Vesalea sin sugerir la formación de grupos dentro de ella.

De acuerdo con Nelson y Platnick (1981), el centro de origen de un taxón es el área que alberga el mayor número de especies, o también el lugar donde se encuentran las especies más primitivas. Aunque cierta discusión se ha suscitado sobre si el sureste de Asia representa el centro de origen o sólo un gran refugio, es aceptado como un gran centro de diversidad de la mayoría de las angiospermas del Hemisferio Norte (Wolfe, 1975; Tiffney, 1985).

Fukuoka (1968) establece a la sección Vesalea considerando sólo a A. floribunda y la ubica filogenéticamente como primitiva, con base en la simetría subregular de la corola y la presencia de tres glándulas lineares en la corola. Con base en la información del análisis cladístico obtenido no podemos aseverar el grado de evolución del grupo mexicano. Pero si consideramos que: 1) el mayor

número de especies de Abelia está en Asia, 2) los géneros afines a Abelia son básicamente asiáticos y 3) la mayor parte de los géneros de Caprifoliaceae se localizan en aquel continente, podemos deducir que las especies mexicanas se originaron de ancestros asiáticos. En este estudio se considera como plesiomórfico el carácter glándula discoidea, presente en todas las abelias asiáticas, en el grupo Zabelia, Kolwitzia y otros géneros afines. Se considera que las abelias mexicanas son un grupo apomórfico, con el carácter de la glándula en banda presente como una novedad evolutiva en este género. La simetría de la corola frecuentemente es cigomorfa con estado de carácter avanzado como fuertemente cigomorfa y la condición subregular como un estado con convergencia que se presenta en especies del género Zabelia y en A. floribunda. Las otras tres especies de abelias mexicanas tienen simetría cigomorfa, por lo que en este sentido no pueden ser consideradas como primitivas.

El alto grado de resolución observado hacia dentro del grupo de abelias mexicanas muestra completa congruencia entre los diferentes cladogramas. De acuerdo con Donoghue y Cantino (1984), el grado de robustez de una hipótesis depende del nivel de congruencia de los cladogramas obtenidos en un análisis cladístico. Por lo tanto, se considera que las relaciones de monofilia en el grupo es una hipótesis robusta descrita por el cladograma de la figura 38. La hipótesis de monofilia para la sección Vesalea es apoyada por las evidencias encontradas en este estudio.

DISTRIBUCION GEOGRAFICA Y HABITAT

El género Abelia se distribuye en regiones templadas y montañosas de Asia, en la zona de los Himalayas, China, Japón y Korea. En América sólo se conoce de las regiones montañosas de México, donde la distribución más norteña la alcanza A. coriacea en las montañas del norte de Coahuila. Abelia floribunda alcanza el límite sur de la distribución conocida, la cual se ubica en la región montañosa del sur de Chiapas, en las proximidades con Guatemala, por lo que no se descarta su presencia en esta última región.

De acuerdo con observaciones hechas en campo y de las obtenidas de los ejemplares de herbario, las especies de Abelia se localizan en diferentes hábitats de las sierras Madre Occidental, Madre Oriental y Madre del Sur. El intervalo altitudinal va de los 1,200 a los 3,300 m. La especie que muestra la mayor variación es A. coriacea. En esta especie, la variedad coriacea es conocida sólo de las montañas cercanas a la ciudad de San Luis Potosí, donde se presentan encinares arbustivos y bosquesillos de encinos y pino piñonero, con altitudes entre los 2,000 a 2,400 m. La variedad subcoriacea tiene una amplia distribución en la porción norte de la Sierra Madre Oriental, en los estados de Nuevo León, Coahuila y noreste de Chihuahua (figura 39). Crece en bosques de pino-encino y matorrales submontanos y desérticos, entre los 1,400 a 2,500 m. Se asocia con especies de los géneros Rhus, Sophora, Acacia, Agave, Yucca, Dasyllirion y Vauquelinia, entre otros.

Abelia floribunda se distribuye en el centro y sur de México. La

variedad floribunda se localiza en la región del Eje Volcánico Transversal, en los estados de Puebla, Oaxaca y Veracruz. Crece en bosques de pino-encino a altitudes entre 2,100 a los 3,300 m. La variedad foliacea esta reportada de la Sierra Madre de Chiapas en bosque de pino, asociada con Oecopetalum, Magnolia y Clethra con Symplococus, a los 2,100 m.

Abelia grandifolia ha sido colectada sólo en el norte de Querétaro, en bosque de pino-encino entre los 2,000 a 2,500 m. Se asocia con especies de Amelanchier, Salvia, Agave y Dodonaea, además de otras. Abelia mexicana se distribuye en la porción sur de Oaxaca en bosques de pino-encino con elementos de Juniperus y Brahea, entre los 1,700 a los 2,400 m. Mientras que A. occidentalis crece en bosques de pino-encino de la Sierra Madre Occidental en el sur de Durango y el norte de Jalisco. Se asocia frecuentemente con Juniperus, Arbutus, Rhus y Arctostaphylos, entre otras especies, en altitudes entre los 2,200 a los 2,700 m.

Con excepción de A. coriacea, que presenta una distribución relativamente amplia, las demás especies mexicanas son de áreas restringidas, con poblaciones reducidas y muy localizadas. A medida que se colecte más intensamente la flora de México, se podrá conocer mejor la distribución de estas especies, en la actualidad pobremente colectadas.

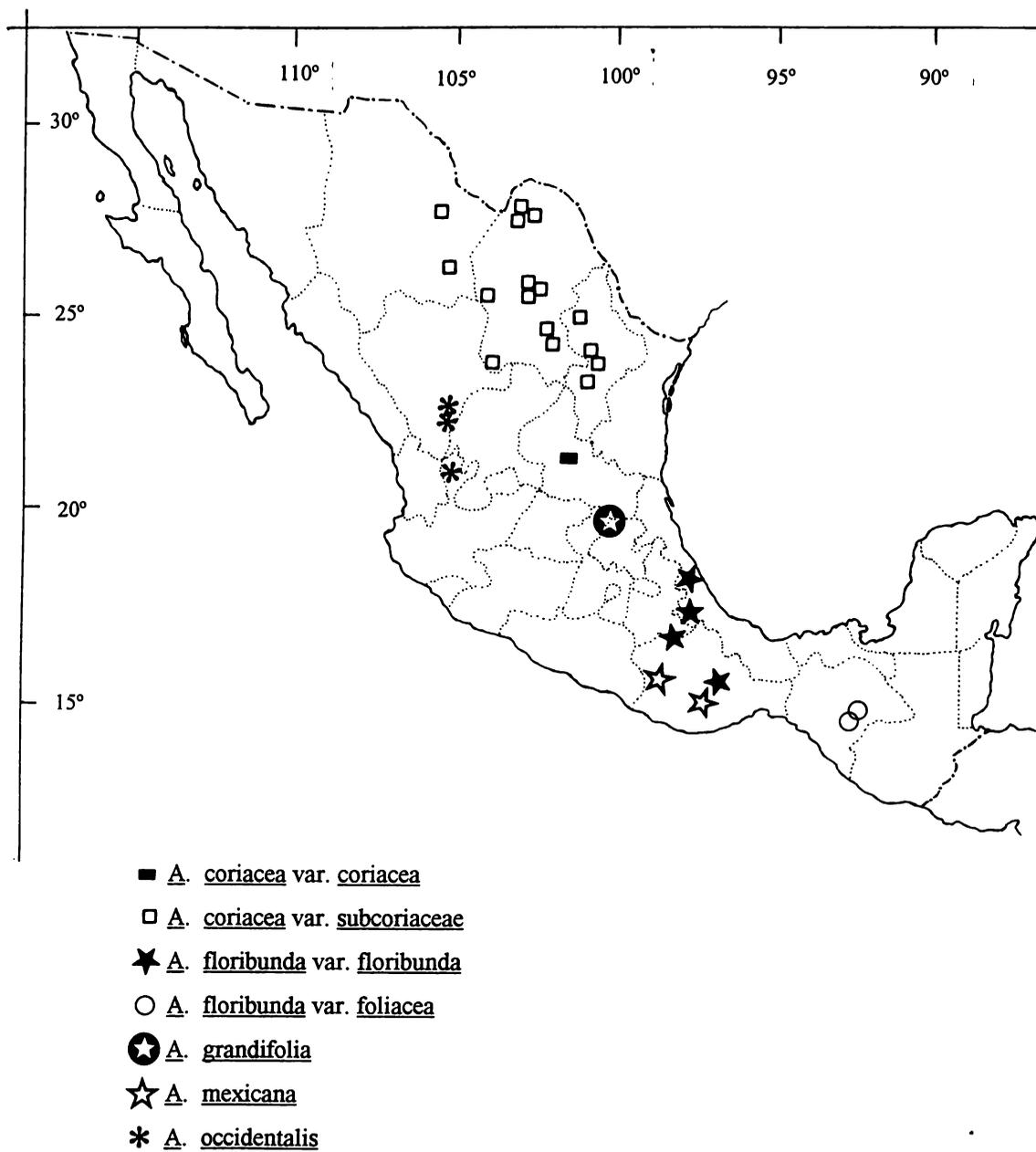


Figura 39. Distribución geográfica de las especies de *Abelia* en México.

FITOGEOGRAFIA

Es de aceptación general que la distribución geográfica constituye uno de los atributos que caracterizan una especie. De esta manera, la biogeografía es considerada como una fuente de información taxonómica (Stace, 1989). Abelia es un género con distribución disyunta entre el este de Asia y Norteamérica (Good, 1974). La presencia del género en América está relacionada, al parecer, con fenómenos de dispersión y migración. Al igual que otros géneros, Abelia es un ejemplo más de la afinidad florística existente entre los bosques mesófilos del este de Asia y el este de Norteamérica. Rzedowski (1993) menciona que los bosques de neblina de México y Centroamérica conservan un grupo numeroso de géneros en común con el este de Asia. El origen de esta ocurrencia disyunta es revelada por las floras fósiles del Cenozoico ampliamente distribuidas en el Hemisferio Norte (Graham, 1972; Wolfe, 1975). El patrón de distribución disyunta tuvo su origen muy probablemente en cambios climáticos característicos del Cenozoico; en la disponibilidad, al menos durante finales del Mioceno, de un puente terrestre entre Asia y Norteamérica; y el proceso orogénico que llevó a la formación de grandes cadenas montañosas (Graham, 1972; Tiffney, 1985).

La relación entre las masas continentales de América y Asia es postulada por la existencia de un extenso espacio de tierra seca que conectó a ambas regiones entre lo que actualmente se conoce como el este de Siberia y Alaska. Esta región, conocida como Beringia, constituyó una ruta de dispersión entre Norteamérica y Eurasia a

mediados del Eoceno, hace unos 49 millones de años, con vegetación de bosques deciduos mesófilos, bosques de coníferas, pastizales y tundra (Raven y Axelrod, 1974). Sharp (1966) sugiere un origen asiático de muchos de los componentes de los bosques templados y propone el estrecho de Bering y el oeste de Norteamérica como la ruta migratoria. De acuerdo con Graham (1972) para finales del Oligoceno los bosques deciduos templados ocupaban extensas áreas de norteamérica, extendiéndose hacia el norte hasta el Círculo Artico, hacia el este hasta latitudes templadas de Europa y hacia el oeste a través del puente de tierra de Bering hasta Asia. Los bosques templados ocuparon las partes altas en latitudes medias durante el Eoceno, mientras que las partes bajas eran ocupadas por vegetación tropical a subtropical. Tanto los datos paleoclimáticos como la composición taxonómica de la flora de principios del Terciario demuestran que los climas fueron parcialmente tropicales en latitudes medias del Hemisferio Norte (Buchardt, 1978; Collinson et al, 1981). Con el descenso de temperaturas a finales del Oligoceno, los bosques invadieron las partes bajas desplazando a la vegetación tropical (Axelrod, 1952). La configuración del terreno con sistemas montañosos con dirección norte-sur en norteamérica permitieron la migración hacia el sur de biotas en respuesta al avance glacial y los cambios del clima. La flora de los bosques mesófilos se desarrolló de elementos que existen en otras partes del mundo (Rzedowski, 1993). Muchos de sus componentes ampliaron su área de distribución, entre ellos el género Abelia, que si suponemos se originó en Asia, donde tiene actualmente el mayor número de especies y géneros relacionados,

incluyó a Norteamérica como parte de su área de distribución. Cambios a un clima más frío a finales del Terciario, influyeron para que muchas plantas que habían emigrado más al sur, restringieran su distribución a áreas de climas más cálidos. El bosque mesófilo quedó segregado a dos regiones principales disyuntas en Norteamérica y Asia, debidas a la erradicación de las comunidades naturales en el oeste de Europa por las glaciaciones y el desarrollo de una extensa taiga en las latitudes nórdicas (Graham, 1972).

Las afinidades ecológicas y geográficas del género sugieren que su diversificación ocurrió en las montañas y su evolución, al parecer, está relacionada con los procesos de orogénesis. Rzedowski (1978) señala que la distribución de la mayoría de los tipos de vegetación está también íntimamente ligada con la orogénesis y vulcanismo en México.

Durante el inicio del Eoceno se presentó la orogénesis Hidalgoense, que originó el levantamiento de la Sierra Madre Oriental en el centro de México, y las Sierras Madres de Oaxaca, Chiapas y Guatemala, lo cual proporcionó un área con hábitat méxico apropiado para Abelia. Más tarde, en el Mioceno-Pleistoceno se originó la Sierra Madre Occidental, con la consecuente formación de extensas zonas áridas en el norte y centro de México (Guzmán y De Cserna, 1963; Ferrusquía, 1993). Aunque el clima posiblemente fue más benigno en estas épocas que el actual (Axelrod, 1979), se puede pensar que Abelia fué restringiendo su distribución a las áreas montañosas, como la presenta actualmente. A fines del Plioceno y hasta épocas recientes, la actividad volcánica formó el Eje Volcánico Transversal

(Guzmán y de Cserna, 1963; Ferrusquía, 1993), lo que dividió a México en las regiones montañosas del norte y las del sur. El clima en el Pleistoceno se caracterizó por cambios en temperatura y precipitación, lo cual causó que vegetación de climas cálidos se desplazara hacia el sur y regiones más bajas (Rzedowski, 1978; Graham, 1993). La temperatura fue más fría que la actual en las áreas tropicales de México durante el Pleistoceno, lo que permitió la expansión de bosques templados a áreas de menor elevación y latitud a las conocidas actualmente (Toledo, 1982). Aunque no se sabe que tanto descendió la vegetación de regiones altas, es seguro que estuvo sujeta a ciclos de condiciones secas y húmedas propiciados por períodos glaciares e interglaciares que determinaron los patrones de distribución de los tipos de vegetación (Graham, 1993). Es posible que Abelia expandiera su distribución dadas las condiciones climáticas favorables, y que posteriormente los cambios en la vegetación, debidos a las variaciones climáticas del Pleistoceno, afectaran la distribución del género en América. El aislamiento de poblaciones durante los períodos interglaciares muy posiblemente favoreció la diferenciación y que la distribución actual de las especies refleje las áreas refugio con condiciones más favorables.

De acuerdo con las relaciones filogenéticas para las especies mexicanas que se muestran en el análisis cladístico en la figura 38, basado en caracteres morfológicos y anatómicos, se puede postular que A. mexicana (AMEXI) es la especie más cercana al linaje ancestral de la sección. Dado que la distribución actual de las especies del género es más próxima al centro de México, podemos pensar que su

probable diversificación se inició en las partes montañosas de esta área. La expansión en su distribución fue favorecida por condiciones climáticas y su posterior fragmentación resultado de una radiación adaptativa. Abelia grandifolia (AGRAN) parece ser la especie más cercana a AMEXI. Este grupo posiblemente tuvo un ancestro con una distribución amplia que se vió afectado por la aparición del Eje Volcánico Transversal en el centro de México, lo cual dió lugar a la separación de las dos especies conocidas actualmente, una en el oeste de Oaxaca y la otra en el norte de Querétaro. Al parecer A. occidentalis (AOCCI) por un lado y A. floribunda (AFLOR) y A. coriacea (ACORI) por otro, comparten un ancestro común más reciente, lo que sugiere un origen reciente seguido de un proceso de expansión y especiación. Abelia floribunda se distribuye en las montañas del sur de Veracruz hasta las del centro de Oaxaca, con extensión a las montañas del sur de Chiapas. Abelia coriacea se presenta en la Sierra Madre Oriental en el noreste del país, localizada en una serie de sierras aisladas, donde es de suponer se vió afectada por cambios climáticos con tendencias a la aridez; y A. occidentalis con distribución conocida en Durango y Jalisco, restringida a la Sierra Madre Occidental.

Las especies mexicanas de Abelia conforman un patrón de distribución vicariante. Al parecer se originaron por aislamiento geográfico al quedar separadas en diferentes cordilleras montañosas y evolucionaron alopátricamente hasta los taxa actuales. Las poblaciones actuales son usualmente reducidas, dando la apariencia de ser relictos. Abelia coriacea es la especie con mayor número de

poblaciones en las sierras del noreste de México y la que ocupa un mayor número de hábitats, en bosques de pino-encino, matorrales submontanos y matorrales desérticos. De las demás especies especies se conocen pocas poblaciones y su habitat es en bosques de pino-encino.

IMPORTANCIA ECONOMICA

Las especies del género Abelia se han empleado tradicionalmente como plantas de ornato por sus flores llamativas. Entre las especies asiáticas destacan A. chinensis R. Br., A. engleriana (Graebn.) Rehd., A. grandiflora (André) Rehd., A. schumannii (Graebn.) Rehd. y A. triflora R. Br., entre otras (Rehder, 1977; Coats, 1992). La única especie americana reportada con uso ornamental es A. floribunda (Bailey, 1977; Coats, 1992), la cual fué introducida a Europa en 1841 como elemento decorativo por sus flores grandes, colgantes y de color rojo bermejo. Otras especies americanas que consideramos con potencialidad para uso ornamental son A. mexicana y A. occidentalis, cuyas flores son también llamativas y con colores vistosos. Lo anterior permite visualizar la importancia económica potencial de estas especies, para lo cual se requiere trabajo relacionado con el entendimiento de los procesos de domesticación.

CONCLUSIONES

En el presente estudio de las abelias mexicanas se hizo una evaluación del número de taxa existentes, encontrándose cinco especies y dos variedades adicionales. Dos especies previamente conocidas y tres especies y dos variedades son encontradas como nuevas. Se puso en evidencia que los caracteres macromorfológicos y anatómicos son taxonómicamente más importantes que los palinológicos y citológicos en la delimitación de especies.

En el análisis fenético Abelia floribunda se discrimina como especie con una serie de caracteres diferenciales en el grupo. Esta misma especie en el análisis cladístico, con una serie de homoplasias, no apoya su segregación y se muestra como integrante del grupo.

Las abelias mexicanas forman un grupo monofilético, definido por el tipo de glándula nectarífera y la forma del ovario. Los resultados apoyan la definición de la sección Vesalea para este conjunto de especies, con la sección Abelia como su grupo hermano. Los caracteres morfológicos, anatómicos y palinológicos revisados en este trabajo no marcan diferencias suficientes para una separación. Un mayor número de evidencias, entre ellas moleculares, fundamentarían la segregación del género Vesalea.

Clasificación actual: Género Abelia

Sección Abelia

Sección Vesalea (Zabel) Fukuoka

Género Zabelia (Rehder) Makino

TRATAMIENTO TAXONOMICO

LA FAMILIA CAPRIFOLIACEAE

Arbustos deciduos, raramente arboles, hierbas o lianas; hojas opuestas, simples, raramente compuestas, usualmente estipuladas; inflorescencias cimosas, comúnmente bracteoladas; flores bisexuales, pentámeras, actinomorfas o cigomorfas; cáliz con lóbulos o dientes imbricados en el botón, ligeramente acrescentes en el fruto; corola gamopétala, de forma variada, lóbulos imbricados o valvados, parte inferior del tubo de la corola frecuentemente nectarífera, algunas veces gibosa o espolonada en la base; estambres 5 o 4, raramente 2, soldados al tubo de la corola, anteras dorsifijas, biloculares, dehiscencia longitudinal, usualmente introrsas, polen trinucleado, comúnmente, tricolpado, tetracolpado, tricolporado o triporado; pistilo uno, ovario ínfero, de 2-5(-8) carpelos y 1-5 cavidades, usualmente una fértil y las otras con óvulos abortivos, óvulos anátropos, placentación axial, estilo terminal, estigma capitado o lobulado; fruto una baya, drupa, cápsula o seco e indehiscente; semilla con embrión recto, endospermo carnosos. Número cromosómico base $x= 8$ ó 9 . Género tipo Caprifolium Mill. (= Lonicera L.).

EL GENERO ABELIA

ABELIA R. Br., Abel Narr. Jour. China App. B. 376. 1818. Vesalea M. Martens & Galeotti. Bull. Acad. Brux. 11(1): 242. 1844. Linnaea L. subgen. Abelia Graebn. Engl. Bot. Jahrb. 29: 128. 1900.
ESPECIE TIPO: Abelia chinensis R. Br.

Arbustos muy ramificados; tallos erectos o decumbentes, ramillas rojo-parduscas con vestidura densa de tricomas simples unicelulares, adpresos o extendidos y tricomas glandulares; corteza grisácea, rasgada, delgada, exfoliante; yemas protegidas por brácteas ovado-lanceoladas. Hojas con pecíolos cortos, opuestas, deciduas o persistentes, elípticas, ovadas a circulares, enteras, serruladas o crenuladas, con los márgenes ligeramente engrosados y con frecuencia ligeramente revolutos, venación reticulódroma, de textura herbácea, coriácea a subcoriácea, con vestidura de tricomas simples y tricomas glandulares (éstos últimos a veces sésiles) regularmente distribuida, a veces restringida a la nervadura media y los márgenes, superficie lisa a abollada. Flores axilares, solitarias o en pares, usualmente pedunculadas, en las partes terminales de las ramas, involucelo en la base del ovario de cuatro pequeñas bractéolas connatas en la base; cáliz gamosépalo, con cinco lóbulos brevemente fusionados en la base, lineares, lanceolados a elípticos, purpurinos, con indumento parecido al de las hojas, persistentes y ligeramente acrescentes en el fruto; corola infundibuliforme a tubular, con limbo penta-lobular, ligeramente cigomorfa, indumento externo de abundantes tricomas glandulares, glándulas nectaríferas de 1 a 3, en forma de banda en la porción inferior de la corola; estambres cuatro, pareados, insertos en el tubo de la corola, ligeramente exsertos, anteras dorsifijas, introrsas, alrededor de 2 mm largo; ovario ínfero, trilocular; estilo largo, ligeramente exerto durante la antesis, estigma ligeramente trilobulado, subcapitado. Fruto un aquenio, coronado por el cáliz persistente; semilla usualmente una, obovada y comprimida o

lanceolada y cilíndrica, con superficie finamente coliculada. Número cromosómico básico $x=8(9)$.

CLAVE PARA LA IDENTIFICACION DE LAS ESPECIES MEXICANAS DE Abelia.

1. Corola tubular, 30-35(-45) mm largo; lóbulos del cáliz elípticos, 1.5 a 3.0 mm ancho; glándula nectarífera en tres bandas
..... A. floribunda
1. Corola infundibuliforme, 10-30 mm largo; lóbulos del cáliz linear a lanceolados, 0.5 a 1.4 mm ancho; glándula nectarífera en una banda 2
2. Tubo de la corola abruptamente ensanchado, la parte estrecha del tubo ocupa 1/2 del largo; hojas elípticas con el ápice obtuso; Dgo. y Jal. A. occidentalis
2. Tubo de la corola gradualmente ensanchado, la parte estrecha del tubo ocupa 1/3 del largo; hojas ovadas, circulares a rómbicas, sí elípticas con el ápice agudo; Chih., Coah., N. L., S. L. P., Qro. y Oax. 3
3. Tallos decumbentes a prostrados; hojas con superficie abollada. ..
..... A. grandifolia
3. Tallos erectos; hojas con superficie lisa. 4
4. Flores 10-16(-24) mm largo, blanco rosadas; hojas coriáceas a subcoriáceas; Chih., Coah., N. L. y S. L. P..... A. coriacea
4. Flores 25-30 mm largo, color rosa-lila; hojas herbáceas; Oax. .
..... A. mexicana

Abelia coriacea Hemsl.

Arbustos erectos, ramificados, 30-180 cm alto; ramas en plantas xerófilas espinescentes, no punzantes; ramillas rojizas, hispíduladas, con tricomas simples, cortos y extendidos de 80-200 μ m de largo y tricomas glandulares. Hojas con pecíolos 0.5-3.2 mm largo, con vestidura hispídula densa; limbos elípticos, ovados a subcirculares, 6-14 mm largo, 3-11 mm ancho, ápice agudo, obtuso a redondeado, base redondeada y márgenes enteros, ligeramente engrosados, revolutos y ciliados, venación poco conspicua, textura coriácea a subcoriácea, con abundantes tricomas glandulares cortos (frecuentemente sésiles) y tricomas simples cortos y esparcidos, superficie lisa. Flores axilares en pares, erectas; pedicelos 0.5-1.7 mm largo; involucelo con bractéolas subuladas, alrededor de 0.5 mm largo; cáliz de cinco lóbulos lineares a lanceolados, 2.5-7.5 mm largo, 0.5-1.4 mm ancho, verde amarillento, con tricomas simples y tricomas glandulares esparcidos; corola infundibuliforme, blanco-rosada, tubo con ensanchamiento gradual que ocupa 2/3 del largo, 1.0-2.4 cm largo, ápice del tubo alrededor de 5 mm ancho, lóbulos 2.4-4.8 mm largo, con tricomas glandulares y tricomas simples esparcidos, glándula nectarífera en una banda; estambres 4, insertos en la garganta de la corola, porción libre de los filamentos menor que la porción soldada; estilo 12-22 mm largo, estigma subcapitado. Fruto alrededor de 4 mm largo, rostro alrededor de 1 mm de largo, 5-accostillado, glandular a cortamente hispídulo; semilla obovada, 1.4-1.8 mm largo, 0.8-1.2 mm ancho.

Abelia coriacea se caracteriza por sus flores con corolas

infundibuliformes, blancos-rosadas, 10-16(-24) mm de largo, sus hojas coriáceas a subcoriáceas, enteras, superficie lisa, con indumento básicamente glandular, con tricomas simples cortos de 80 a 200 μ m de largo y rostro del fruto alrededor de 1 mm de largo. Se reconocen dos variedades que se separan por la clave siguiente:

1. Hojas elípticas, con el ápice agudo, venación no evidente; corola 20-24 mm largo; sépalos lanceolados; crece en encinares arbustivos y bosques de pino-encino, en suelos ígneos; S. L. P. A. coriacea var. coriacea

1. Hojas ovadas a subcirculares, con el ápice obtuso a redondeado, venación evidente; corola 10-16(-18) mm largo; sépalos lineares; crece en bosque de encinos a matorrales xerófilos, en suelos calizos; N. L., Coah. y Chih. A. coriacea var. subcoriacea

Abelia coriacea Hemsl. var. coriacea, Diag. Pl. Mex. 53. 1880.

TIPO: MEXICO. San Luis Potosí: Chiefly in the region of San Luis Potosí, 22° N, 6,000-8,000 ft., 1878, C. C. Parry and E. Palmer 299 (HOLOTIPO: K; ISOTIPO: F!, NY!).

Arbustos erectos, 40-60(-90) cm de alto; hojas elípticas 10-14 mm largo, 4-8 mm ancho, ápice agudo, base redondeada, margen entero, venación no evidente, coriáceas (0.45-0.55 mm grosor), vestidura de glándulas pediceladas y sésiles y pocos tricomas simples; cáliz con sépalos lanceolados, 3-6 mm largo, 1.0-1.4 mm ancho; corola 20-24 mm largo.

La variedad coriacea tiene una distribución conocida restringida a las montañas que rodean la ciudad de San Luis Potosí (figura 44), en encinares arbustivos y pequeños bosques de encino y pino piñonero, en suelos de origen ígneo.

Ejemplares examinados: SAN LUIS POTOSI: **Mpio. de San Luis Potosí:** San Luis Potosí, 1877, J. G. Schaffner 32 (MEXU); San Miguelito, VIII.1879, J. G. Schaffner 485 (CAS, F, MEXU, NY, PH); Sierra San Miguelito, al w de la cañada el Lobo, chaparral de encino, alt. 2,300 m, 10.XI.1954, Rzedowski 4434 (DS, ENCB, MEXU).

Abelia coriacea Hemsl. var. subcoriacea Villarreal var. nov. TIPO: MEXICO. Coahuila: Mpio. de Sierra Mojada, Cañón de Hidalgo, Sierra Mojada, above San Salvador Mine, near Esmeralda, along the very steep and difficult trail up the precipitous northern wall of the sierra, [fl], 4.VIII.1941, R. M. Stewart 1081, (HOLOTIPO: MEXU!; ISOTIPOS: ANSM!, F!, TEX/LL!).

Similis Abeliae coriaceae Hemsl. var. coriaceae sed folia ovatis vel subrotundatis, subcoriaceus, 6-14 mm longa, 3-11 mm lata; lobi calycis linearibus; corolla 10-16(-18) mm longa.

Arbustos erectos 30-80(-180) cm alto; hojas ovadas a subcirculares, raramente elípticas, 6-14 mm largo, 3-11 mm de ancho, ápice obtuso a redondeado, base redondeada, margen entero, raramente serrulado, venación evidente, sobre todo en el envés, subcoriáceas (0.35-0.43 mm grosor), vestidura de tricomas simples y tricomas glandulares; cáliz de sépalos lineares, 2.5-7.5 mm largo, 0.5-1.0 mm ancho; corola 10-16(-18) mm largo. Figura 40.

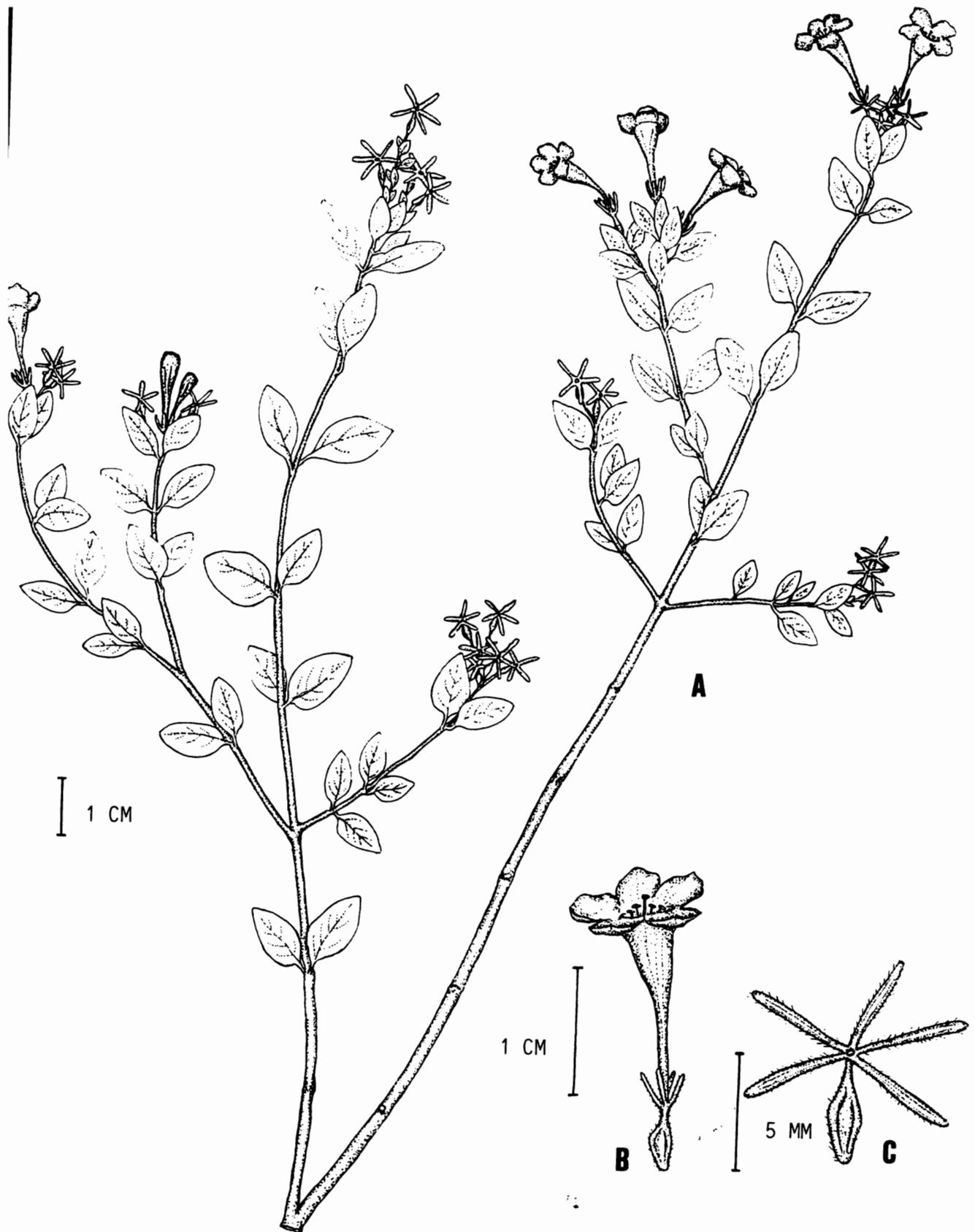


Figura 40. *Abelia coriacea* Hemsl. var. *subcoriacea* Villarreal. A. Rama floral. B. Flor. C. Fruto. (Dibujo basado en R. M. Stewart 1081 (MEXU)).

Abelia coriacea var. subcoriacea se distingue de la variedad típica por sus hojas ovadas a subcirculares, con venación evidente y textura subcoriácea, los lóbulos lineares del cáliz y las corolas más pequeñas, 10-18 mm de largo.

La nueva variedad se distribuye en la porción terminal de la Sierra Madre Oriental, en la serie de sierras interrumpidas del centro y norte de Nuevo León y Coahuila hasta el noreste de Chihuahua, en suelos con roca caliza (figura 44). Varía de un arbusto de 10 a 18 dm de alto, con ramas alargadas y hojas bien desarrolladas en bosques mesófilos de pino-encino, a arbustos de 3 a 5 dm de alto con ramas cortas, tendiendo a ser espinescentes y hojas pequeñas, en matorrales xerófilos con lechugilla y sotol, pasando por arbustos de porte y características intermedias que se desarrollan en matorrales submontanos.

Ejemplares examinados: CHIHUAHUA: **Mpio. de Julimes:** Sierra de Carrasco, canyon 31 miles NW of Julimes, 28° 47'N, 105° 09'W, alt. 6600 ft, 15.IX.1973, J. Henrickson 12990a (TEX/LL); **Mpio. de Villa Ahumada:** Sierra de la Alcaparra, 23 miles ENE de Villa Ahumada, 30° 40'N, 106° 07'W, alt. 5400-5800 ft, 12.IX.1973, J. Henrickson 12830a (TEX/LL); COAHUILA: **Mpio. de Acuña:** Sierra del Carmen, Mina El Popo ca. 2 km s. of Cañon del Diablo on dissected E slope, 29° 12'N, 102° 45'W, alt. 1600 m, [fl], 29.VII.1973, M. C. Johnston 11919, T. Wendt and D. Riskind (ANSM, F, MEXU, NY, TEX/LL); Sierra del Carmen, Mina El Popo, 29° 13'N, 102° 44'W, alt. 5000 ft, 29.VII.1973, J. Henrickson 11558 (TEX/LL); SW flank of Sierra del Carmen, 29° 06'N, 102° 45' W, alt 1400 m, 15.IX.1972, F. Chiang 9269, M. C. Johnston and T. Wendt (CAS, MEXU, TEX/LL); Sierra del Carmen, base of cliffs of N side of Pico de Cerda, 29° 12' N, 102° 49'W, alt. 2100 m, 11.VIII.1974, T. Wendt 567 (MEXU, TEX/LL); Sierra del Carmen, Cañón del Diablo, 29° 11'N, 102° 47'W, alt. 2000 m, 10.VIII.1974, T. Wendt 552 (TEX/LL); **Mpio. de Cuatrociénegas:** Sierra de la Madera, 27° 04'N, 102° 25'W, alt. 1700-2000 m, 15.V.1992, M. H. Mayfield 1402, B. G. Milligan and C. McCall (MEXU, TEX/LL); Sierra de la Madera, Cañón del Agua, 8.IX.1939, C. H. Muller 3205 (F, TEX, UC); Sierra de la Madera, high crest of main ridge about 2 km E of Picacho de Zozaya, 8600-8800 ft, 13.IX.1941. I. M. Johnston 9011 (F); Sierra de la Madera, higher part

and N slope, 27° 02'N, 102° 23'W, alt. 1500-2000 m, 20.IX.1972, F. Chiang 9402, M. C. Johnston and T. Wendt (CAS, MEXU, NY, TEX/LL); Sierra de la Madera, Canyon de la Hacienda, 27° 06'N, 102° 25'W, alt. 1500 m, 11.V.1973, M. C. Johnston 10984, F. Chiang and T. Wendt (CAS, MEXU, NY, TEX/LL); Sierra de la Madera, Canyon de la Hacienda, 27° 03'N, 102° 24'W, alt. 8900 ft, 5.VIII.1973, J. Henrickson 11932 (ASU, TEX/LL); Sierra de San Marcos, opposite Los Fresnos, northeast facing slope, D. J. Pinkava 6127, Keil, Meyer and Lewis (TEX); Sierra San Marcos, higher slopes, 26° 48'N, 102° 05'W, alt. 1250-1800 m, 9.V.1973, M. C. Johnston 10941, F. Chiang and T. Wendt (TEX/LL); Top of Sierra de San Marcos, NE facing slope, 20.VIII.1968, W. L. Minckley s.n. (ASU, TEX/LL); **Mpio. de Castaños**: Sierra de la Gavia, Canyon la Gavia, 26° 19'N, 101° 16'W, alt. 6000 ft, 3.VIII.1973, J. Henrickson 11826 (TEX/LL); **Mpio. de Ocampo**: Sierra de la Madera, 2 km E of Picacho de Zozaya, alt. 8600-8800 ft, 13.IX.1941, I. M. Johnston 9011 (TEX/LL); **Mpio. de Ramos Arizpe**: Mina El Aguirreño, north side of Sierra de la Paila, 26° 05'N, 101° 36'W, alt. 1700-2200 m, [fl], 5.VII.1973, M. C. Johnston 11678, T. L. Wendt and F. Chiang (ANSM, CAS, F, NY, TEX/LL); **Mpio. de Torreón**: Sierra de Jimulco, 6 miles SSW of La Rosita, along trail to the summit, 25° 10'N, 103° 15'W, alt. 8,200 ft, 18.IX.1973, J. Henrickson 13177 (TEX/LL); NUEVO LEON: **Mpio. de Galeana**: Cerro EL Gallo, oak and Arbutus wood, alt. 2000 m, 23.X.1988, G. B. Hinton 19266 (TEX/LL); **Mpio. de Guadalupe**: summit of Sierra de la Silla, 7.VI.1889, C. G. Pringle 2546 (F, MEXU, NY, UC); **Mpio. de Montemorelos**: 6 km SE of La Trinidad, Sierra La Cebolla, 25° 11'N, 100° 07'W, alt. 2100-2500 m, 5.VIII.1988, T. F. Patterson 6100 (TEX/LL); **Mpio. de San Pedro**: Chipinque en la Sierra Madre Oriental, limestone cliff, alt. 1500-1700 m, 7.VII. 1934, F. W. Pennell 17251 (F, MEXU, PH); **Mpio. de Santiago**: Camino entre Laguna de Sánchez y San Isidro, alt. 1500 m, (fr.), 9.X.1991, E. Estrada 2125, C. Schoenfeld, G. Sternberg y J. Fairey (ANSM); **Mpio. de Villaldama**: summit of Sierra Gomas in a pine-oak woodland on limestone, 26° 20'N, 100° 28'W, alt. 2200 m, 15.VIII.1988, T. F. Patterson 6782 (TEX/LL).

Abelia floribunda (M. Martens & Galeotti) Decne.

Arbustos erectos, ramificados, 50-150 cm alto, con tallos alargados; ramillas pardo-rojizas, hispídulos con tricomas simples 100-280 µm largo y tricomas glandulares. Hojas con pecíolos 0.5-3.0 mm largo, hispídulos; limbos elípticos a ovados, (9-)14-20(-25) mm largo, 5-15 mm ancho, ápice agudo a obtuso, base obtusa a redondeada, márgenes usualmente con 5-6 dientes glandulares tenues por lado,

venación evidente, textura herbácea, hispídula, con tricomas simples cortos esparcidos, usualmente marginales, superficie lisa. Flores axilares, en pares, colgantes; pedícelos 1-3 mm largo; bractéolas del involucelo subuladas u obovadas, 0.5-2.0(-7.0) mm largo; cáliz con cinco lóbulos elípticos (frecuentemente dos o tres fusionados), 6-11 mm largo, 1.5-3.0 mm ancho, ápice redondeado, verde amarillento a purpurino, con abundantes tricomas glandulares cortos y tricomas simples esparcidos; corola tubular, rojo-bermejo, parte estrecha del tubo 1/8 o menos, basal, tubo con ligero ensanchamiento gradual hacia el ápice, 3.0-3.5(-4.5) cm largo 6-12 mm ancho en el limbo, lóbulos 4-7 mm largo, externamente hirsútula y con tricomas glandulares, internamente hirsuta en la porción inferior del tubo, glándula nectarífera en tres bandas; estambres 4, filamentos insertos en la porción inferior del tubo de la corola, porción libre de los filamentos más larga que la porción soldada; estilo 3.5-4.6 mm largo, estigma subcapitado. Fruto 3.6-5.2 mm largo, rostro 0.8-2.0 mm largo, hispídulo-glandular, cáliz persistente y ligeramente acrescente, de color púrpura; semilla ampliamente obovada 2.2-3.0 mm largo, 1.8-2.4 mm ancho. Número cromosómico, $n=16$.

Abelia floribunda se distingue fácilmente por sus flores tubulares, colgantes, de 30 a 45 mm de largo, color rojo bermejo, pedícelos de 1 a 3 mm de largo, lóbulos del cáliz elípticos, frecuentemente fusionados algunos de ellos, hojas usualmente ovadas, herbáceas con margen serrulado. La especie se distribuye principalmente en las montañas de la región del eje Volcánico Transversal, en bosque de pino-encino (figura 44).

Dos variedades se reconocen para la especie, separadas por la clave siguiente:

1. Bractéolas del involucelo subuladas, 0.5-2.0 mm largo, 0.3-0.6 mm ancho; hojas con limbo liso; Pue., Ver., Oax.

..... A. floribunda var. floribunda

1. Bractéolas del involucelo obovadas, 3-7 mm largo, 1.5-4 mm ancho; hojas con limbo abollado; Chis. A. floribunda var. foliacea

Abelia floribunda (M. Martens & Galeotti) Decne. var. floribunda, Fl. Serr. Jard. 2: pl 5. 1846. Vesalea floribunda M. Martens & Galeotti, Bull. Acad. Brux. 11⁽¹⁾: 242. 1844. TIPO: MEXICO. Veracruz: Pico de Orizaba, Cordillera de Veracruz, 10,000 ft., 6.X.1840, H. Galeotti 2641 (HOLOTIPO: BR!; ISOTIPO: K!).

Vesalea hirsuta M. Martens & Galeotti. Bull. Acad. Brux. 11⁽¹⁾: 242-243. 1844. Abelia speciosa Decne., Fl. Serr. Jard. 2: pl 5. 1846. TIPO: MEXICO. Oaxaca: Cerro San Felipe, Cordillera oriental de Oaxaca, 7500-9000 ft., 5.IX.1840, H. Galeotti 2640 bis (HOLOTIPO: BR!; ISOTIPO: K!).

Arbustos erectos 50-150 cm alto; hojas ovadas, 12-25 mm largo, 6-15 mm de ancho, ápice obtuso, raramente redondeado, base redondeada, margen serrulado, raramente entero, venación evidente, vestidura hispídula, de tricomas simples y glandulares, superficie lisa; bractéolas del involucelo subuladas 0.5-2.0 mm largo, 0.3-0.6 mm de ancho, cáliz con lóbulos elípticos, 6-12 mm largo, 1.5-3.0 mm ancho;

corola 30-45 mm largo, rojo bermejo. Fruto 3.6-5.2 mm largo, rostro 0.8-2.0 mm largo, hispídulo-glandular, cáliz en el fruto de color púrpura. Figura 41.

Abelia floribunda var. floribunda tiene hojas ovadas, con venación evidente en una superficie lisa y las bractéolas del involucelo subuladas, 0.5-2.0 mm largo y 0.3-0.6 mm de ancho. La amplia variación en las dimensiones de las hojas y flores se relaciona con el hábitat. Especímenes de lugares más expuestos a condiciones menos húmedas muestran hojas y flores más pequeñas, mientras que aquellos de bosques mésicos ocupan el extremo de mayores dimensiones.

Ejemplares examinados: OAXACA: **Mpio. de Santa Catarina Zapoquila:** Cerro el Chicamole, cañada al W de Guadalupe Membrillos, camino al arco, 18° 02' N, 97° 33' W, alt. 2,100 m, 14.IX.1991, P. Tenorio 17477 (CAS, F, MEXU); **Mpio. de Cuajimoloyas:** 18 km al N de Díaz Ordaz, por la desviación a Cuajimoloyas, bosque de pino-encino, 17° 06' N, 96° 27' W, alt. 2,730 m, 14.V.1983, R. Torres C. 2836, P. Tenorio, L. Romero (MEXU); 18 km al N de Díaz Ordaz, por la desviación a Cuajimoloyas, bosque de pino-encino, 17° 06' N, 96° 27' W, alt. 2,700 m, 8.IX.1995, J. A. Villarreal 8225, J. Panero y J. L. Villaseñor (ANSM); 18 km al N de Díaz Ordaz, por la desviación a Cuajimoloyas, bosque de pino-encino, 17° 06' N, 96° 27' W, alt. 2,700 m, 17.VIII.1997, J. A. Villarreal 8602 y J. I. Calzada (ANSM); **Mpio. de Oaxaca:** vicinity of Cerro San Felipe, 9,500-11,000 ft., 1897, E. W. Nelson 1053 (MEXU); Sierra San Felipe, dry ledges, 8-10,000 ft., V.IX.1894, C. G. Pringle 4649 (F, MEXU, NY, PH, UC); Cerro de San Felipe, 12.II.1937, W. H. Camp 2598 (NY); Cerro San Felipe, 8,500-9,000 ft., 2.II.1975, S Walker 75H35 (NY); Sierra de San Felipe, 10000 ft, 28.VIII.1894, C. L. Smith 852 (F); PUEBLA: **Mpio. de Palmar de Bravo:** cerro Tepoxtla (Filo de la Tierra Colorada), San Martín Esperilla, 300 m al E de la mina de cantera, matorral de Dasyllirion, Quercus, Agave, Yucca, Arbutus, Rhus, 18° 44' N, 97° 33' W, alt. 2,700 m, 31.X.1991, P. Tenorio 17984, P. Davila y J. Panero (MEXU); alt. 2,500 m, 5.V.1992, P. Tenorio 18295 (MEXU); cerro Tepoxtla (Filo de la Tierra Colorada), San Martín Esperilla, 300 m al E de la mina de cantera, alt. 2,580 m, 7.IX.1995, J. A. Villarreal 8223, J. Panero y J. L. Villaseñor (ANSM); **Mpio. de Tehuacán:** Cerro de Paxtle, VII.1907, C. A. Purpus 2554 (UC); **Mpio. de San Luis Tultitlanapa:** VII.1908, C. A. Purpus 2554a (F, NY, UC); Tlacuilotepec, VIII.1909, C. A. Purpus 3983 (UC); VERACRUZ: **Mpio. de Perote:** Cerros calizos al S en la carr. a Xalapa entre Alchichica y Totalco, C. Ramos 293

(MEXU); **Mpio. de Calcahualco**: Pico de Orizaba, Barranca de San Miguel Tlaquiotiopa, bosque de pino-encino, alt. 2,550 m, 2.VII.1985, M. Cházaro 3453 y M. Leach (XAL); **Mpio. de Tonayan**: Sierra La Magdalena, bosque de pino-encino, alt 2,450 m, 10.VI.1981, M. Cházaro 1550 (F, XAL).

Abelia floribunda (M. Martens & Galeotti) Decne. var. foliacea Villarreal var. nov. TIPO: MEXICO. Chiapas: **Mpio. de Motozintla de Mendoza**: southwest side of cerro Mozotal, 11 km northwest of the junction of the road to Motozintla, along the road to El Porvenir and Siltepec, montane rain forest, alt. 2,100 m, 19.XI.1971, D. E. Breedlove 22838 and A. R. Smith (HOLOTIPO: DS!).

Similis Abeliae floribundae (M. Martens & Galeotti) Decne. var. floribundae sed folia ellipticis, lamina bullata conspicua serrulata, 9-18 mm longa, 5-8 mm lata; bracteis ab involucello foliacea eliptico-obovata, 3-7 mm longa, 1.5-4 mm lata.

Arbustos erectos 40-90 (-180) cm alto; hojas oblongas a elípticas, 9-18 mm largo, 5-8 mm de ancho, ápice obtuso a redondeado, base redondeada, margen conspicuamente serrulado y glandular, venación evidente, sobre todo en el envés, superficie abollada, vestidura hispídula de tricomas simples y glandulares; bractéolas del involucelo obovadas 3-7 mm largo, 1.5-4 mm ancho, cáliz con lóbulos elípticos, 6-9 mm largo, 1.5-3.0 mm ancho; corola 28-35 mm largo, color rojo bermejo. Fruto 3.5-5.0 mm largo, rostro 0.8-1.8 mm largo, hispídulo y con tricomas glandulares.

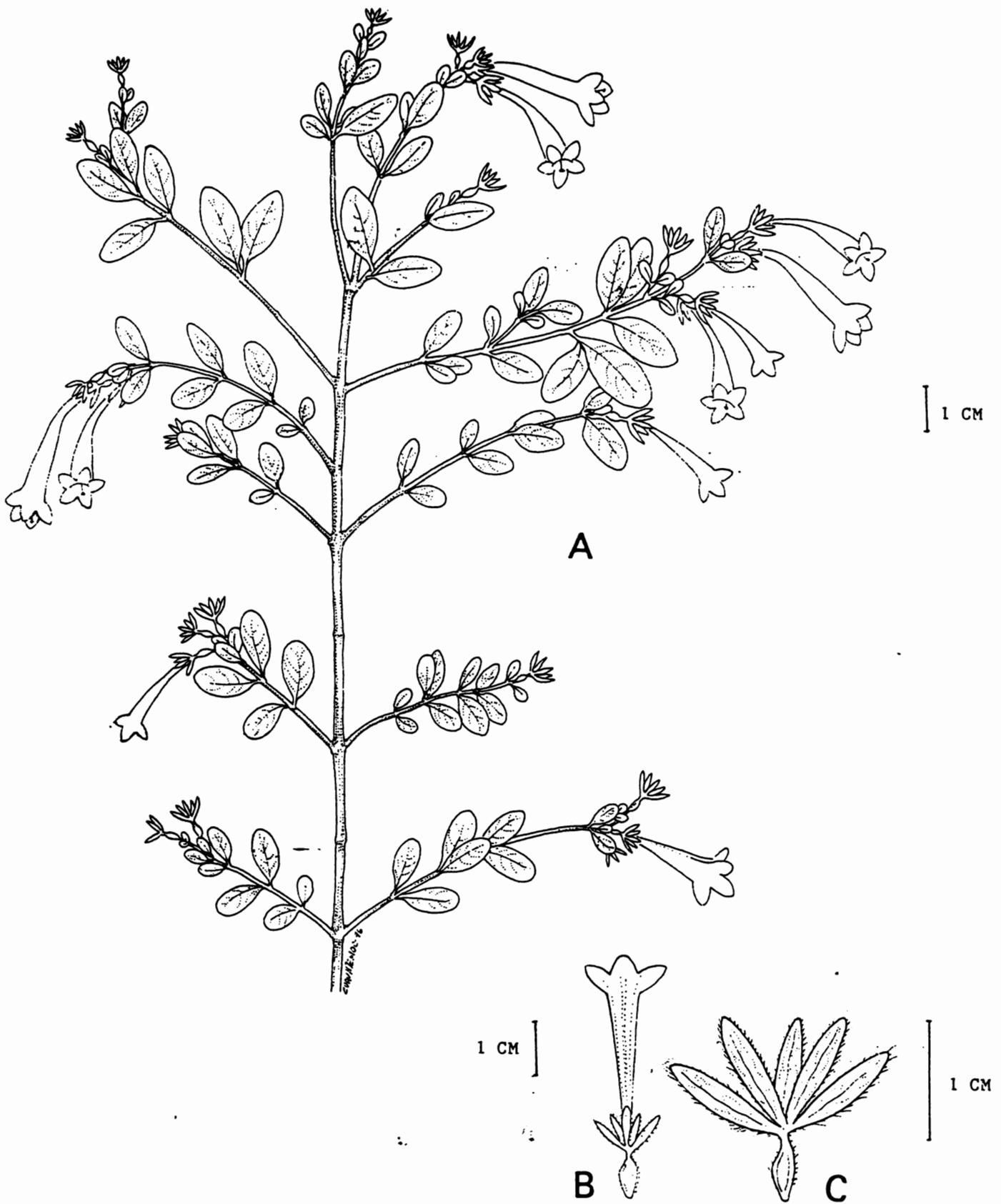


Figura 41. Abelia floribunda (M. Martens & Galeotti) Decne. var. floribunda. A. Rama floral. B. Flor. C. Fruto. (Basado en J. A. Villarreal et al. 8225).

Abelia floribunda var. foliacea se distingue de la variedad típica por sus hojas oblongas a elípticas, con venación evidente y superficie abollada y las bractéolas del involucelo más grandes, obovadas, foliáceas, de 3-7 mm largo y 1.5-4 mm de ancho.

La nueva variedad se distribuye en la porción oeste de la Sierra Madre de Chiapas, cerca de los límites con Guatemala (figura 44). Actualmente sólo conocida de la localidad tipo. Crece en bosque con Oecopetalum, Magnolia, Clethra, Pinus, Quercus y Symplocos.

Ejemplares examinados: CHIAPAS: **Mpio. de Motozintla de Mendoza:** southwest side of cerro Mozotal, 11 km northwest of the junction of the road to Motozintla, along the road to El Porvenir and Siltepec, montane rain forest, alt. 2,100 m, 27.VI.1972, D. E. Breedlove 25909 (DS); southwest side of cerro Mozotal, 11 km northwest of the junction of the road to Motozintla, along the road to El Porvenir and Siltepec, montane rain forest, alt. 2,100 m, 29.XII.1972, D. E. Breedlove 31113 y R. F. Thorne (CAS).

Abelia grandifolia Villarreal sp. nov.

TIPO: MEXICO. Querétaro: **Mpio. de Jalpan:** 9-10 Km al S de San Juan de Durán, Cerro Grande, laderas de bosque de pino-encino, alt. 2,600-2,700 m, 13.VI.1991, B. Servín 1101 (HOLOTIPO: IEB!; ISOTIPO: CAS).

Similis Abeliae mexicanae Villarreal sed frutex decumbens ad prostratus; folia elipticus-ovatis, lamina bullata, subcoreaceis, venosis, marginibus conspicue serrulati; corolla roseus-lilacinus.

Arbustos decumbentes a postrados, 60-150 cm largo; ramillas pardo-rojizas, engrosadas, 1.0-1.5 mm de ancho, híspidas, con abundantes

tricomas simples de 400-550 μm largo y tricomas glandulares. Hojas con pecíolos 3.2-5.0 mm largo, hispídeos; limbos elípticos a ovados, 18-24 mm largo, 9-16 mm de ancho, ápice agudo a obtuso, base redondeada, márgenes crenulados, venación conspicua, textura subcoriácea, vestidura hispídula de tricomas simples de hasta 600 μm largo, abundantes en las venas del envés, superficie abollada. Flores axilares, colgantes, en la porción terminal de los tallos; pedicelos 1.2-2.8 mm largo; bractéolas del involucelo lineares, 1.5-3.0 mm largo; cáliz con lóbulos linear-lanceolados, 4.8-6.5 mm largo, 0.6-1.2 mm ancho, verde amarillentos, con tricomas glandulares cortos y tricomas simples marginales; corola infundibuliforme, rosa-lila, tubo con ensanchamiento gradual que ocupa 2/3 del largo, 2.-3 cm largo, ápice del tubo 10.2-11.6 mm ancho, lóbulos 4.4-5.2 mm largo, con tricomas glandulares y tricomas simples esparcidos, glándula nectarífera en una banda; estambres 4, insertos en la garganta de la corola, porción libre de los filamentos más corta que la porción soldada; estilo 2.0-3.0 cm largo, estigma subcapitado. Fruto 3.8-4.4 mm largo, rostro 1.0-1.8 mm de largo, hispídeo; semilla obovada 2.0-2.6 mm largo, 1.0-1.6 mm ancho. Número cromosómico, $n=16$. Figura 42.

A. grandifolia se caracteriza por sus tallos decumbentes a postrados, las hojas elípticas a ovadas de textura subcoriácea, 18-24 mm de largo y 9-16 mm de ancho, con venación evidente y superficie abollada entre las venas, y sus flores rosa-lilas. Crece en afloramientos rocosos, con hábito de crecimiento frecuentemente decumbente, asociada con Amelanchier, Agave, Salvia, y Dodonaea, entre otras.

Sólo se ha colectado en la región norte del estado de Querétaro.

Ejemplares examinados: QUERETARO: **Mpio. de Jalpan**: 6-7 km al NE de la Lagunita de San Diego, vertiente SE del cerro Grande, alt. 2250-2300 m, 20.X.1996, E. Pérez y E. Carranza 3520 (ANSM, IEB); **Mpio. de Landa**: Las Abras del cerro Grande, al NE de la Lagunita de San Diego, bosque de encino, ladera de cerro, 27.X.1990, E. Carranza 2876 (IEB); 7-8 Km al NE de Lagunita de San Diego, Ciénega del Cerro Grande, bosque de pino, encino y cupresos, ladera de cerro, alt. 2,060 m, 28.VIII.1991, B. Servín 1299 (IEB); Cerca de 3.5 km al E-NE de la Lagunita de San Diego, 21° 23' N, 99° 08' W, bosque de pino, encino y enebro, 2.X.1997, E. Carranza, E. Pérez y J. A. Villarreal 5388 (IEB).

Abelia mexicana Villarreal sp. nov.

TIPO: MEXICO. Oaxaca: **Mpio. San Sebastián Tecomaxtlahuaca**: Cerca de 10 km de San Sebastián Tecomaxtlahuaca, camino a San Martín Duraznos, 17° 18' N, 98° 06' W, bosque de Quercus-Juniperus-Brahea, Alt. 1755, 19.VII.1996, J. I. Calzada 21100 (HOLOTIPO: MEXU!, ISOTIPOS: ANSM!, ENCB!).

A. coriaceae Hemsl. affinis, sed folia elíptica-ovata ad rombica, 18-23 mm longa, lamina herbacea, marginibus serrulati et indumentis hispidus, saltem secus nervo principali; corolla purpura, 2.5-3.0 cm longa.

Arbustos erectos, ramificados, 60-150 cm alto, con ramas alargadas; ramillas parduzcas, híspidas, con abundantes tricomas simples (400-600 µm largo) y tricomas glandulares. Hojas con pecíolos 2.2-3.4 mm largo, híspidos; limbos elípticos a rómbicos, 18-23 mm largo, 8-13 mm ancho, base aguda a cuneada, ápice agudo a obtuso, márgenes serrulados con 5-6 dientes glandulares por lado, venación

evidente, textura herbácea, vestidura hispídula, envés hispido con abundantes tricomas simples de hasta 800 μm largo en la vena central y venas secundarias, superficie lisa. Flores axilares, colgantes, en la porción terminal de los tallos; pedicelos cortos, 0.8-2.2 mm largo, hispídos; bractéolas del involucelo lineares, 0.8-2.4 mm largo; cáliz con lóbulos linear a lanceolados, 5.0-7.0 mm largo, 0.6-1.4 mm ancho, ápice agudo, verde-amarillento, con tricomas glandulares cortos y tricomas simples marginales; corola infundibuliforme, rosa-lila, tubo con ensanchamiento gradual que ocupa 2/3 del largo, 2.5-3.0 cm largo, ápice del tubo 7.8-9.6 mm ancho, lóbulos 4.6-6.0 mm largo, con tricomas glandulares y tricomas simples esparcidos, glándula nectarífera en una banda; estambres 4, insertos en la garganta de la corola, porción libre de los filamentos más corta que la porción soldada; estilo 2.0-3.0 cm largo, estigma subcapitado. Fruto 3.8-4.6 mm largo, rostro 0.8-1.8 mm de largo, hispido, cáliz ligeramente acrescente, de color verde amarillento; semilla obovada 2.0-2.6 mm largo, 0.8-1.6 mm ancho. Número cromosómico, $n=16$. Figura 43.

Abelia mexicana está relacionada con A. coriacea, con la cual comparte una corola infundibuliforme con un tubo gradualmente ensanchado hacia el ápice y lóbulos del cáliz lineares lanceolados. La nueva especie difiere de A. coriacea por sus flores de mayor tamaño, 2.5 a 3.0 cm de largo (no 1.0 a 1.6 cm), rosa-lilas (no blanco-rosadas), hojas ovadas a rómbicas de 1.8 a 2.3 cm largo, con nervación evidente, margen serrulado glandular, vestidura hispida de tricomas simples, al menos a lo largo de la nervadura principal

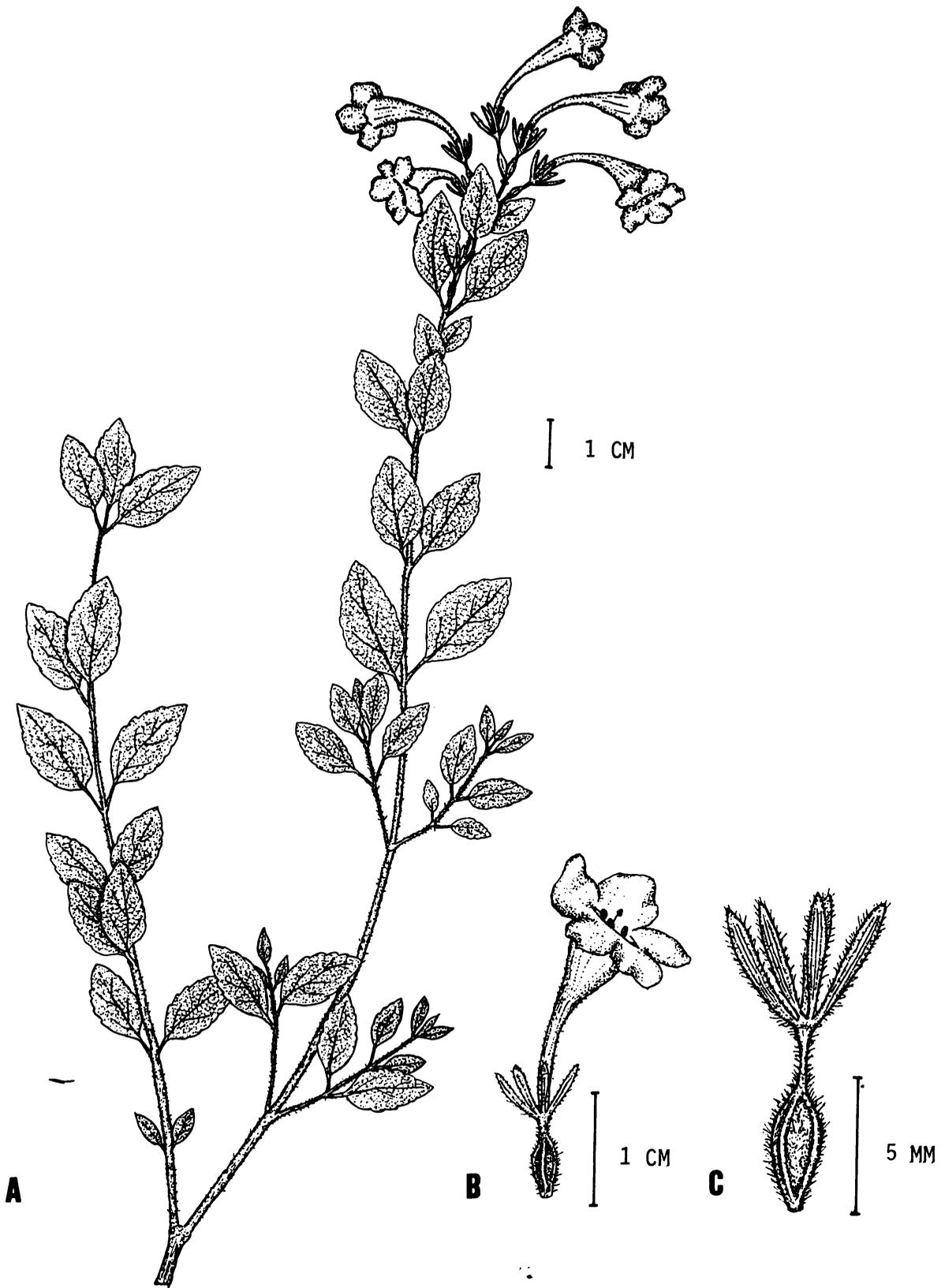


Figura 42. *Abelia grandifolia* Villarreal. A. Rama floral. B. Flor. C. Fruto. (Basado en B. servín 1299 (IEB)).

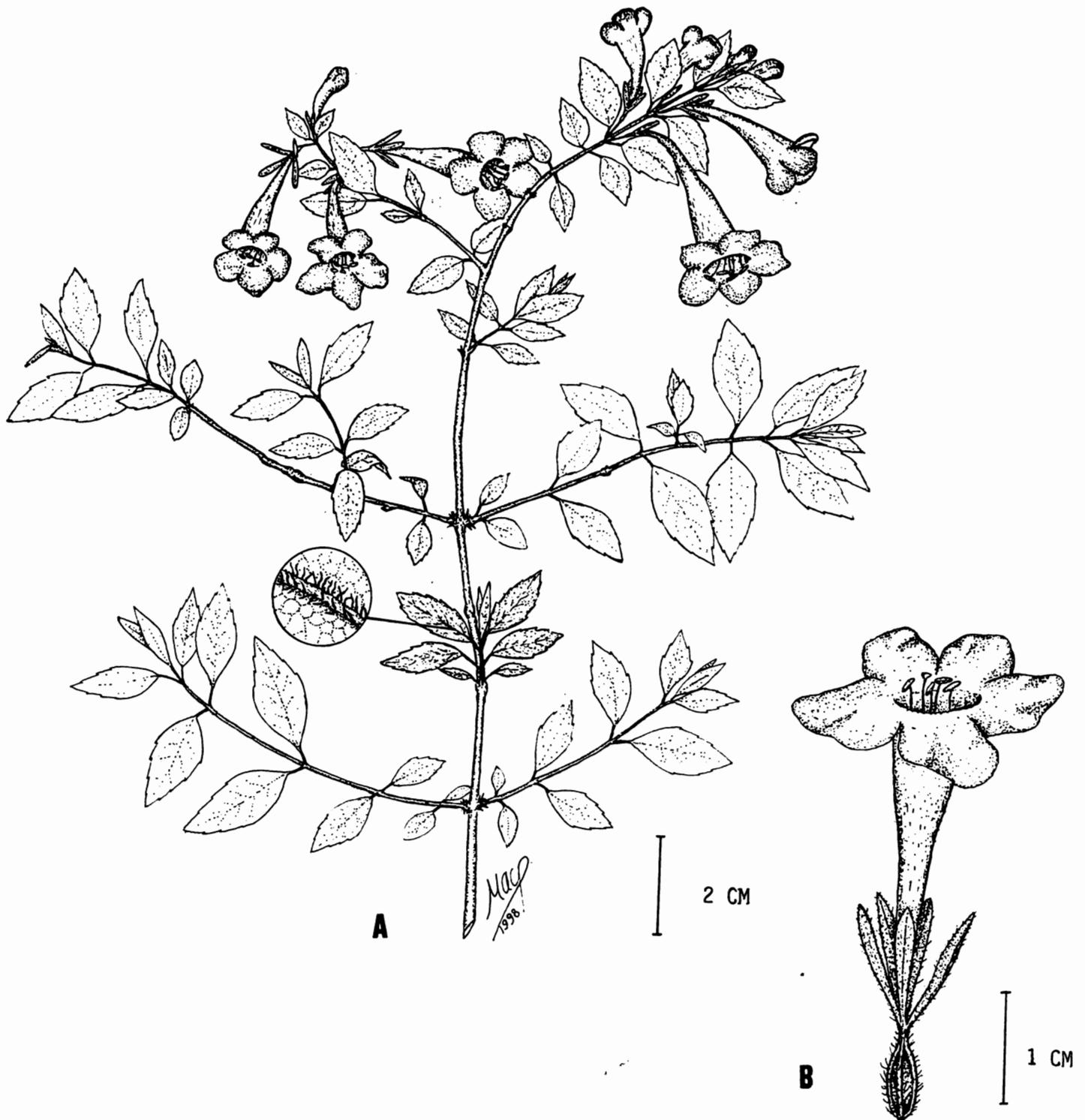


Figura 43. *Abelia mexicana* Villarreal. A. Rama floral. B. Flor.
 (Basado en J. I. Calzada 21100 (MEXU)).

(contra hojas ovadas a elípticas de 0.6 a 1.4 cm largo, con nerviación poco evidente, margen entero y con vestidura hispídula).

Las hojas con indumento hispido en la venación del envés muestran el carácter vegetativo más sobresaliente de la nueva especie, con tricomas simples extendidos, de 530 μm de largo en promedio. Este carácter la distingue del resto de las especies americanas conocidas; sin embargo, es frecuente en muchas especies asiáticas. Aunque el carácter de la hoja es compartido por esta especie en América y especies de Asia, los caracteres florales las separan.

Ejemplares examinados: OAXACA: **Mpio. de Putla de Guerrero**: Slope with Pinus and Quercus, 52 km W of Tlaxiaco on road to Putla, alt. 2,375 m, 26.VIII.1988, D. E. Breedlove 69627 (CAS, TEX); **Mpio. de Tlaxiaco**: Slope with Pinus and Quercus, 10 km NE of Chicahuaxtla, alt. 2,130 m, 26.X.1991, D. E. Breedlove 72232 and D. Mahoney (CAS); 26 km al NE de la desviación a Tlaxiaco, carr. Putla-Tlaxiaco, bosque mesófilo, alt. 2,330 m, 10.VIII.1985, R. Torres 7249, L. Torres y C. Martínez (CAS); **Mpio. San Pedro Mixtepec**: Steep slope above Río San Pedro, 21.XII.1951, T. MacDougall s.n. (NY); **Mpio. de San Sebastián Tecomaxtlahuaca**: Cerca de 10 km de San Sebastián Tecomaxtlahuaca, camino a San Martín Durazos, 17° 18'N, 98° 06'W, bosque de Quercus-Juniperus-Brahea, Alt. 1755, 17.VIII. 1997, J. A. Villarreal 8601 y J. I. Calzada.

Abelia occidentalis Villarreal, Brittonia 49: 84-86. 1997.

TIPO: MEXICO. Durango: **Mpio. de Súchil**: estación La Michilía, 23° 27'N, 104° 18'W, alt. 2,580 m, 27.VIII.1995, . J. A. Villarreal 8180, M. A. Carranza y A. García (HOLOTIPO: MEXU!; ISOTIPOS: ANSM!, CIIDIR!, ENCB!, TEX!).

Arbustos erectos muy ramificados, 40-50(-60) cm alto; ramillas

rojizas con vestidura estrigosa de tricomas simples, curvos, antrorsos (200-400 μm largo) y tricomas glandulares esparcidos. Hojas con pecíolos 0.5-1.5 mm largo, estrigosos; limbos elípticos, 10-19 mm largo, 2-8 mm de ancho, ápice obtuso, base aguda, márgenes enteros a serrulados, venación conspicua, textura herbácea, vestidura estrigosa de tricomas simples esparcidos, usualmente concentrados en la nervadura media, superficie lisa. Flores axilares, colgantes; pedicelos 0.2-0.9 mm largo, hispídulos; bractéolas del involucelo lineares, 0.5-2.0 mm largo; cáliz con lóbulos linear a lanceolados, 5.0-7.5 mm largo, 0.5-1.2 mm ancho, verde amarillento, con tricomas glandulares cortos y tricomas simples marginales; corola infundibuliforme, rosa-lila, tubo abruptamente ensanchado en la porción media, 2.2-3.0 cm largo, la parte estrecha ocupa 1/2 del largo, ápice del tubo 6.2-11.5 mm ancho, lóbulos 4.2-6.2 mm largo, con tricomas glandulares y tricomas simples esparcidos, glándula nectarífera en una banda; estambres 4, insertos en la garganta de la corola, porción libre de los filamentos más corta que la porción soldada; estilo 2.0-3.5 cm largo, estigma subcapitado. Fruto 4.8-5.8 mm largo, rostro 1.8-3.0 mm de largo, hispídulo; semilla elíptico-obovada 2.0-2.6 mm largo, 1.0-1.4 mm ancho. Número cromosómico, $n=16$. Figura 44.

Abelia occidentalis se caracteriza por su corola de 2.2-3.0 mm de largo, color rosa-lila, el tubo de la corola abruptamente expandido en la porción media, sus hojas elípticas (2:1 a 3:1), de textura herbácea, superficie lisa, rostro del fruto tan largo como la parte ensanchada y el indumento del tallo y ramillas estrigoso, con

tricomas cortos, curvados antrorsamente. Este último carácter sólo se presenta al parecer en esta especie americana, pero se describe como frecuente en especies asiáticas (Hara, 1983).

El espécimen conocido de Jalisco, que representa la población más meridional, presenta limbos de las hojas más bien rómbicos con abundantes tricomas simples y glandulares.

La especie se conoce de la Sierra Madre Occidental, de una área en el sureste de Durango y otra en el norte de Jalisco (figura 44), donde crece como arbusto en laderas y a la orilla de arroyos, en bosques de pino-encino extendiéndose hasta lugares abiertos más xéricos. El área de distribución muy probablemente alcance los estados de Zacatecas y Nayarit.

Ejemplares examinados: DURANGO: **Mpio. de Súchil**: Reserva de la Michilía, Ciénega Los Caballos, Bosque de pino-encino, alt. 2570 m, [fr], 25.XI.1985, S. Gonzalez y J. Rzedowski 3723 (ANSM, CIIDIR, IEB); Reserva de la Michilía, Ciénega Los Caballos, Bosque de pino-encino, alt. 2570 m, [fl], 9.IX.1996, A. García 2406 (ANSM); Reserva de la Michilía, entre El Taray y Ciénega de Los Caballos, Bosque de P. lumholtzii y Quercus, alt. 2540 m, [fl], 18.VI.1986, S. Gonzalez 3804 (ANSM, CIIDIR, IEB, NMC, TEX/LL); Ciénega de Los Caballos, 23° 20'N, 104° 17'W, 10.VI.1977, E. Martínez 564 (MEXU); Rancho de la Peña (Taray), 23° 25'N, 104° 12'W, alt. 2250 m, 9.VI.1976, E. Martínez 531 (MEXU); Magueicitos, Reserva La Michilía, Bosque de encino-pino, [fl], VI.1975, S. Gallina 34, E. Murray y V. Serrano (IEB); JALISCO: **Mpio. de Bolaños**: 14 Km al NW de Bolaños, por la brecha a los Asmoles, sobre cañada húmeda, en un arroyo, bosque de pino-encino, alt. 1,600 m, 8.VIII.1986, F. J. Santana et al. 1743 (MEXU); La toma, cerca de 20 km al NW de Bolaños, por la brecha a Bolaños, bosque de pino-encino, alt. 2200 m, 16.VI.1990, A. Flores M., G. Martinez P. y N. P. Ramos G 1880 (MEXU).

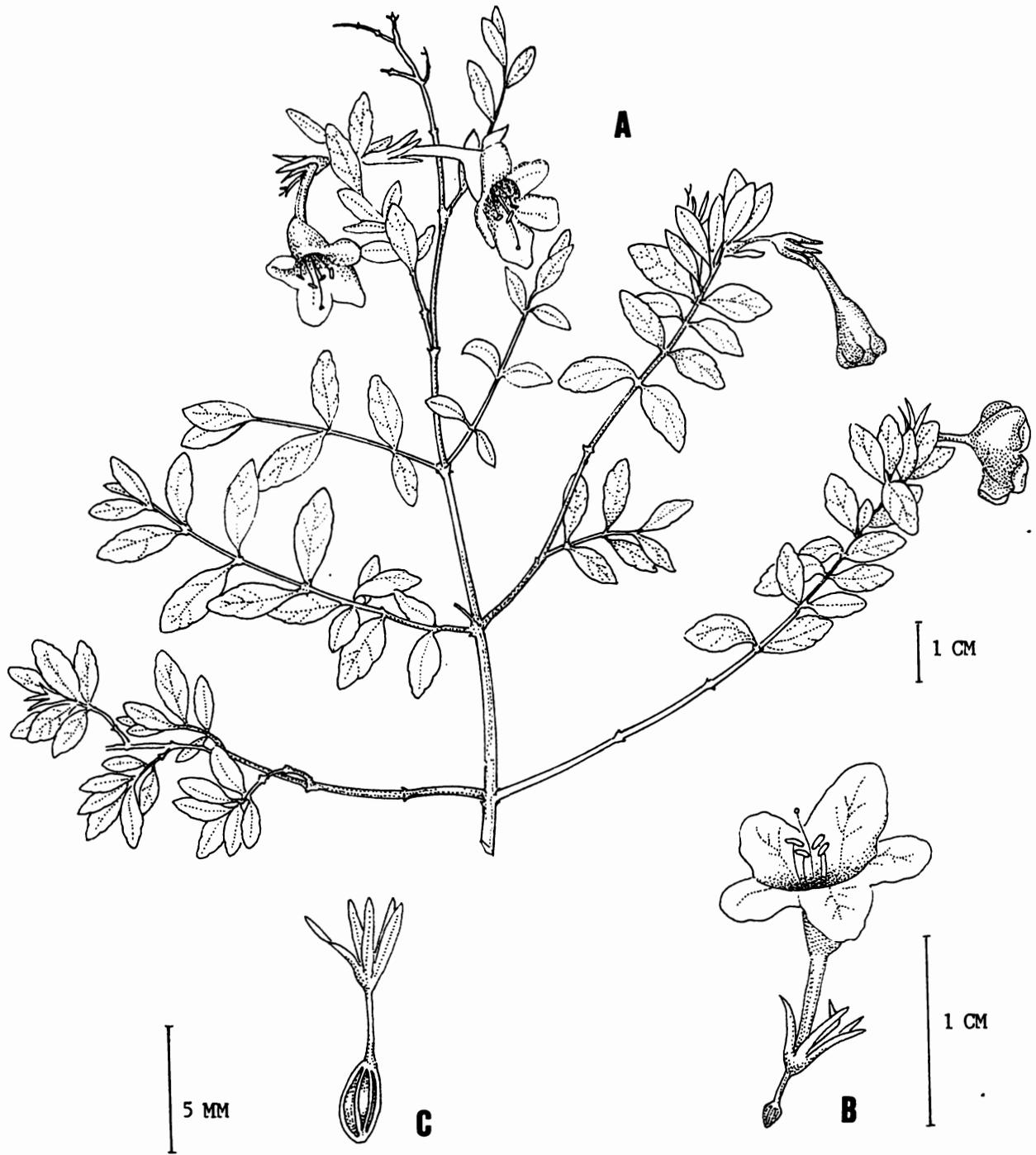


Figura 44. *Abelia occidentalis* Villarreal. A. Rama floral. B. Flor en la antesis. C. Fruto. (Basado en Villarreal et al. 8180 (MEXU)).

LITERATURA CITADA

- Arreguin, M. de la Luz. 1980. Morfología de los granos de polen de la familia Caprifoliaceae en México. Memorias del III Coloquio sobre Paleobotánica y Palinología. Colección Científica, No. 86. INAH. Pp. 29-51.
- Axelrod, D. I. 1952. A theory of angiosperm evolution. *Evolution* 5: 29-60.
- Axelrod, D. I. 1979. Age and origin of Sonoran Desert Vegetation. *Occas. Pap. Calif. Acad. Sci.* 132: 1-87.
- Bailey, L. H. 1977. *Manual of Cultivated Plants*. McMillan Publ. Co. Inc. New York. 1116 p.
- Bassett, I. J. y C. W. Crompton. 1970. Pollen morphology of the family Caprifoliaceae in Canada. *Pollen et Spores* 12: 365-380.
- Bedi, Y. S., S. S. Bir y B. S. Gill. 1981. Chromosome number reports LXXIII. *Taxon* 30: 153.
- Bentham G. y J. D. Hooker. 1873. *Genera Plantarum*. Vol. 2. Leveillé & Co. London. 1279 p.
- Bir, S. S., B. S. Gill, Y. S. Bedi y V. K. Singhal. 1980. Evolutionary status of the woody taxa of Garhwal Himalaya. *In*: P. K. Kohsla (ed.). *Improvement of Forest Biomes* 81-96. Indian Society of Tree Scientist, Solan (India). Pp. 538-616.
- Bohm, B. A. y C. W. Glennie. 1971. A chemosystematic study of the Caprifoliaceae. *Canad. J. Bot.* 49: 1799-1807.
- Buchardt, B. 1978. Oxygen isotope paleotemperatures from the Tertiary period in the North Sea area. *Nature* 275: 121-123.
- Chatterjee, T. 1968. Study of the structure and behavior of chromosomes of different taxa of Caprifoliaceae. *J. Cytol. Genet.* 3: 60-65.
- Coats, A. M. 1992. *Garden Shrubs and their histories*. Simon and Schuster. New York. Pp. 13-15.
- Collinson, M. E., K. Fowler y M. C. Boulter. 1981. Floristic changes indicate a cooling climate in the Eocene of southern England. *Nature* 291: 315-317.
- Cronquist, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. The New York Botanical Garden. New York. 1261 p.

- Dahlgren, R. 1980. A revised system of classification of the angiosperms. *Bot. J. Linn. Sci.* 80: 91-124.
- Decaisne, J. 1846. Abelia floribunda. In: *Flora de Serres et Jardins* 2: 54-56.
- Donoghue, M. J. 1985. Pollen diversity and exine evolution in Viburnum and the Caprifoliaceae sensu lato. *J. Arnold Arbor.* 66: 421-469.
- Donoghue, M. J. y P. D. Cantino. 1984. The logic and limitations of the outgroup substitution approach to cladistic analysis. *Systematic Botany* 9: 192-202.
- Donoghue, M. J., R. G. Olmstead, J. F. Smith y J. D. Palmer. 1992. Phylogenetic relationships of Dipsacales based on rbcL sequences. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79: 333-345.
- Downie, S. R. y J. D. Palmer. 1992. Restriction mapping of the chloroplast DNA invert repeat: A molecular phylogeny of the Asteridae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79: 266-283.
- Engler, A. y L. Diels. 1936. *Syllabus der Pflanzenfamilien*. Aufl. 11. Berlin, Alemania. P. 890.
- Erdtman, G. 1943. *An Introduction to Pollen Analysis*. Chronical Botanica Company. Waltham, Massachusetts. 1322 p.
- Esau, K. 1977. *Anatomy of Seed Plants*. 2nd ed. John Wiley & Sons. New York. 550 p.
- Fahn, A. 1978. *Anatomia Vegetal*. H. Blume Ediciones, Madrid, España. Pp. 524-531.
- Federov, A. A. 1974. *Chromosome numbers of Flowering Plants*. Otto Koeltz Science Publ. West Germany. Pp. 196.
- Ferguson, I. K. 1966. The genera of Caprifoliaceae in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor.* 47: 33-59.
- Ferrusquía, I. 1993. Geology of Mexico: a synopsis. In: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Oxford Univ. Press. New York. Pp. 3-107.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.
- Fritsch, K. 1902. Caprifoliaceae. In: Engler, A. y K. Prantl. *Die Natütlicher Pflanzenfamilien*. Leipzig. 3: 156-167.
- Fukuoka, N. 1968. Phylogeny of the tribe Linnaeae. *Acta Phytotax.*

- Geobot. 23: 93.
- Goldblatt, P. (Ed.) 1981. Index to Plant Chromosome Numbers (1975-1978). Monographs in Syst. Bot. 5: 172.
- Goldblatt, P. (Ed.) 1984. Index to Plant Chromosome Numbers (1979-1981). Monographs in Syst. Bot. 8: 133.
- Goldblatt, P. (Ed.) 1988. Index to Plant Chromosome Numbers (1984-1985). Monographs in Syst. Bot. 23: 81.
- Goldblatt, P. (Ed.) 1990. Index to Plant Chromosome Numbers (1986-1988). Monographs in Syst. Bot. 30: 66.
- Goldblatt, P. y D. E. Johnson. 1991. Index to Plant Chromosome Numbers (1988-1989). Monographs in Syst. Bot. 40: 81.
- Good, R. 1974. The geography of the flowering plants. (4th ed.) Longman, London. 473 p.
- Graham, A. 1972. Outline of the origin and historical recognition of Floristic affinities between Asia and Eastern North America. In: Graham, A. (ed.). Floristics and paleofloristics of Asia and Eastern North America. Elsevier Publ. Co. Amsterdam. Pp. 1-18.
- Graham, A. 1993. Historical factors and Biological diversity in Mexico. In: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Llorente y J. Fa (eds.). Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution. Oxford Univ. Press. New York. Pp. 109-127.
- Guzmán, E. y Z. De Cserna. 1963. Tectonic history of México. Amer. Assoc. Pet. Geol. Mem. 2: 113-129.
- Hallier, H. 1905. Provisional scheme of the natural (phylogenetic) system of flowering plants. New Phytologist 4: 151-162.
- Hara, H. 1983. A revision of Caprifoliaceae of Japan with reference to allied plants in other districts and the Adoxaceae. Ginkgoana 5: 1-336.
- Hennig, W. 1966. Phylogenetic Systematics. University of Illinois Press, Urbana, Illinois.
- Hemsley, W. B. 1879-1888. Biologia Centrali-Americana. Diag. Pl. Mex. 53.
- Hickey, L. F. 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. Amer. J. Bot. 60: 17-33.
- Hillebrand, G. R., y D. E. Fairbrothers. 1970. Phytoserological systematic survey of the Caprifoliaceae. Brittonia 22: 125-133.

- Hillis, D. M. y J. J. Bull. 1993. An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis. *Syst. Biol.* 42(2): 182-192.
- Holmgren, P. K., N. H. Holmgren y L. C. Barnett (Eds.). 1990. *Index Herbariorum Part I: The herbaria of the world.* 8a. ed. The New York Botanical Garden, New York. 693 p.
- Hsu, P. S. 1983. A preliminary numerical taxonomy of the family Caprifoliaceae. *Acta Phytotax. Sinica* 21: 26-33.
- Hutchinson, J. 1929. The phylogeny of flowering plants. *Proc. Intern. Congr. Pl. Sci.* 1: 413-421.
- Hutchinson, J. 1967. The genera of Flowering Plants. Dicotyledons. Vol. II. Oxford at the Clarendon Press. London. Pp. 81-89.
- Jewell, D. C. y N. Islam-Faridi. 1994. A technique of somatic chromosome preparation and C-banding of Maize. *In*: Freeling, M. y V. Walbot (Eds.). *The Maize Handbook.* New York. Pp. 484-492.
- Kitching, I. J. 1992. Tree building techniques, Capítulo 4. *In*: Forey, C. J., Humpries, I. J. Kitching, R. W. Scotland, D. J. Siebert y D. M. Williams. (Eds.). *Cladistics. A Practical Course in Systematics.* Oxford University Press Inc., New York. 191 p.
- Li, H. L. 1972. East Asia-eastern North America species-pairs in wide-ranging genera. *In*: Graham, A. (Ed.). *Floristics and Paleofloristics of Asia and eastern North America.* Elsevier Publ. Co., Amsterdam. Pp. 65-78.
- Mehra, P. N. 1976. *Cytology of Himalayan Hardwoods.* Sree Saraswaty Press, Calcuta India. P. 321.
- Martens, M y H. Galeotti. 1844. *Enumeratio synoptica plantarum phanerogamarum ab Henrico Galleotti in regionibus Mexicanis collectarum.* *Bull. Acad. Brux.* 11: 242-243.
- Metcalf, C. R. y L. Chalk. 1950. *Anatomy of the dicotyledons.* Clarendon Press, Oxford. Pp. 124-132.
- Nelson, G. y N. Plantick. 1981. *Systematics and Biogeography, Cladistics and Vicariance.* Columbia University Press, New York.
- Poucqes, M. L. 1949. *Researches cariologiques sur les Rubiales.* *Rev. Gén. Bot.* 56(659): 5-27; (660): 74-96; (661): 97-138; (662): 172-188.
- Provatova, N. S. y A. P. Sokolovskaya. 1988. Chromosome numbers in Vascular Plants from Primorye Territory, The Amur Region,

- Sakhalin, Kamchatka and Kuril Islands. Bot Zurn. 74: 120-123.
- Raven, P. H. y D. I. Axelrod. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. Ann. Missouri Bot. Gard. 61: 539-673.
- Rehder, A. 1911. Abelia. In: Sargent, T. Pl. Wilson. 1: 122.
- Rehder, A. 1977. Manual of Cultivated Trees and Shrubs. 2nd ed. Macmillan Publ. Co., Inc. New York. Pp. 846-847.
- Roe, K. E. 1971. Terminology of hairs in the genus Solanum. Taxon 20: 501-508.
- Rohlf, F. J. 1988. NTSYS-pc, Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. Version 1.4. Exeter Publishing, LTD. New York. 177 p.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa. México. 432 p.
- Rzedowski, J. 1993. Diversity and Origins of the Phanerogamic Flora of Mexico. In: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution. Oxford Univ. Press., New York. Pp. 129-144.
- Sax, K. y D. A. Kribs. 1930. Chromosomes and phylogeny in Caprifoliaceae. J. Arnold Arbor. 11: 147-153.
- Scotland, R. W. 1992. Cladistic theory, chapter 1. In: Forey, C. J. Humpries, I. J. Kitching, R. W. Scotland, D. J. Siebert y D. M Williams. (Eds.). Cladistics. A Practical Course in Systematics. Oxford University Press Inc., New York. 191 p.
- Sharp, A. J. 1966. Some aspects of Mexican phytogeography. Ciencia (México) 24: 229-232.
- Sneath, P. H. A. y R. R. Sokal. 1973. Numerical Taxonomy. The principles and practice of numerical classification. W. H. Freeman, San Francisco, California. 523 p.
- Stace, C. A. 1989. Plant Taxonomy and Biosystematics. Second edition. E. Arnold. London, U.K. 246 p.
- Standley, P. C. 1922. Caprifoliaceae. In: Trees and Shrubs of Mexico. Contr. U. S. Nat. Herb. 23(5): 1394-1400.
- Stuessy, T. F. 1990. Plant Taxonomy. The systematic evaluation of comparative data. Columbia University Press, New York. 514 p.
- Swofford, D. L. 1985. PAUP. (Phylogenetic Analysis Using Parsimony). Version 2.4. Illinois Natural History Survey. Champaign, Illinois.

- Takhtajan, A. L. 1980. Outline of a classification of flowering plants (Magnoliophyta). Bot. Rev. 46: 225-359.
- Tiffney, B. H. 1985. Perspectives on the origin of the floristic similarity between eastern Asia and eastern North America. J. Arnold Arbor. 66: 73-94.
- Toledo, V. M. 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico. In: G. T. Prance (Ed). The Biological Diversification in the Tropics. Columbia Univ. Press., New York. Pp. 93-111.
- Toledo, V. M. 1994. La diversidad biológica de México. Nuevos retos para la investigación en los noventas. Ciencias 34: 43-59.
- Van Cotthem, W. R. 1970. A classification of stomatal types. Bot. J Linnean Soc. 63: 235-246.
- Villarreal-Q., J. A. 1997. A new species of Abelia (Caprifoliaceae) from western Mexico. Brittonia 49: 84-86.
- Villaseñor, J. L. y P. Dávila. 1992. Breve introducción a la metodología cladística. Coordinación de Servicios Editoriales. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 47 p.
- Wagenitz, G. 1975. Blütenreduktion als ein zentrales Problem der Angiosperm-Systematik. Bot. Jahrb. Syst. 96: 448-470.
- Wagenitz, G. y B. Laing. 1984. Die nektarien der Dipsacales und ihre systematische bedeutung. Bot. Jahrb. Syst. 104: 91-113.
- Watrous, L. E. y Q. D. Wheeler. 1981. The out-group comparison method of character analysis. Syst. Zool. 30: 1-11.
- Weberling, F. 1966. Zur Systematischen Stellung der caprifoliaceengattung Kolkwitzia Grabern. Blumea 14: 333-336.
- Wilkinson, A. M. 1948. Floral anatomy and morphology of some species of the tribes Linnaeae and Sambuceae of the Caprifoliaceae. Amer. J. Bot. 35(7): 365-371.
- Wilkinson, A. M. 1949. Floral anatomy and morphology of Triosetum and the Caprifoliaceae in general. Amer. J. Bot. 36: 481-489.
- Williams, J. K. 1994. A new species, Symphoricarpos guatemalensis (Caprifoliaceae), from Guatemala with a key to the Mexican and Guatemalan species. Sida 16(2): 273-280.
- Wolfe, J. A. 1975. Some aspects of plant geography of the Northern Hemisphere during the Late Cretaceous and Tertiary. Ann. Missouri Bot. Gard. 62: 264-279.

Young, J. A. y C. L. Young. 1986. Collecting, processing and germinating seeds of wildland plants. Timber Press. Portland Oregon. Pp 125, 134-135.

Zabel, A. 1893. Abelia. In: Mitt. Deuts. Dendr. Ges. 2: 32.