



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

## POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

Biología evolutiva

Relaciones filogenéticas en el clado de *Dalbergia brownei* (Jacq.) Schinz.

(Leguminosae, Papilionoideae)

## TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

Hernández Ortega Jaquelin Esmeralda

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dra. Lidia Irene Cabrera Martínez**

Laboratorio de Sistemática Molecular Botánica II, Instituto de Biología,  
Universidad Autónoma Nacional de México

**COMITÉ TUTOR: Dra. Teresa Margarita Terrazas Salgado**

Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México

**Dra. Patricia Dolores Dávila Aranda**

Facultad de Estudios Superiores Iztacala

Ciudad Universitaria, CD. MX., 2022



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



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

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

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

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





# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

## POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

Biología evolutiva

Relaciones filogenéticas en el clado de *Dalbergia brownei* (Jacq.) Schinz.

(Leguminosae, Papilionoideae)

## TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

Hernández Ortega Jaquelin Esmeralda

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dra. Lidia Irene Cabrera Martínez**

Laboratorio de Sistemática Molecular Botánica II, Instituto de Biología,  
Universidad Autónoma Nacional de México

**COMITÉ TUTOR: Dra. Teresa Margarita Terrazas Salgado**

Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México

**Dra. Patricia Dolores Dávila Aranda**

Facultad de Estudios Superiores Iztacala

Ciudad Universitaria, CD. MX., 2022

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS

BIOLÓGICA

SINSTITUTO DE

BIOLOGÍA OFICIO

CPCB/028/2022

ASUNTO: Oficio de Jurado

**M. en C. Ivonne Ramírez Wence**  
Directora General de Administración Escolar,  
UNAMP r e s e n t e

Me permito informar a usted que el Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 6 de septiembre de 2021 se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **BIOLOGÍA EVOLUTIVA** de la estudiante **HERNÁNDEZ ORTEGA JAQUELIN ESMERALDA** con número de cuenta 519020603 con la tesis titulada **“Relaciones filogenéticas en el clado de Dalbergia brownei (Jacq.) Schinz. (Leguminosae, Papilionoideae)”**, realizada bajo la dirección de la **DRA. LIDIA IRENE CABRERA MARTÍNEZ**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. OSWALDO TÉLLEZ VALDÉS  
Vocal: DRA. ITZI FRAGOSO MARTÍNEZ  
Vocal: DRA. LAURA CALVILLO CANADELL  
Vocal: DRA. MARÍA DEL CARMEN MANDUJANO SÁNCHEZ  
Secretario: DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO

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

**ATENTAMENTE**  
**“POR MI RAZA HABLARÁ EL**  
**ESPÍRITU”**

Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 12 de enero de  
2022

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**

**COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

Unidad de Posgrado, Edificio D, 1º Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria  
Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX Tel. (+5255)5623 7002 <http://pcbiol.posgrado.unam.mx/>

## **Agradecimientos institucionales**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada con número de CVU: 959647 durante la duración del programa del posgrado, que permitió realizar el Posgrado.

Al proyecto PAPIIT No. IT200519: Establecimiento de un sistema de identificación molecular para especies y poblaciones de *Dalbergia* de México para el control del comercio ilegal de madera, a cargo de la Dra. Jeny Solange Sotuyo, que permitió la colecta de material biológico y su secuenciación.

A la Dra. Lidia Irene Cabrera como tutor principal

### **A los miembros del Comité Tutor:**

Dra. Teresa Margarita Terrazas Salgado

Dra. Patricia Dolores Dávila Aranda

## **Agradecimientos personales**

A mi familia

A mi tutora Lidia Cabrera por estar pendiente del trabajo

A los miembros del jurado, por su pronta respuesta y acertadas observaciones:

Dr. Oswaldo Téllez Valdés

Dra. Itzi Fragoso Martínez

Dra. Teresa Margarita Terrazas Salgado

Dra. Laura Calvillo Canadell

Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez

A la M. en C. Laura Margarita Márquez Valdelamar y Biol. Nelly López Ortiz por su asistencia en la obtención de secuencias genéticas

Al Herbario Nacional de México MEXU y a los técnicos académicos por la facilitación de ejemplares:

M. en C. Elvira Aguirre Acosta

M. en C. María del Rosario García Peña

M. en C. Blanca Verónica Juárez Jaimes

Biól. Esteban Manuel Martínez Salas

M. en C. Martha Virginia Olvera García

Biól. Gilda Ortiz Calderón

M. en C. María Angélica de la Paz Ramírez Roa

M. en C. Alberto Reyes García

M. en C. Rafael Torres Colín

Al Dr. Adolfo Espejo Serna por compartir sus conocimientos botánicos y de latín

A la profesora Alicia Rojas

A Rocío González Acosta, auxiliar de posgrado

A Ger -la crayola- por toda tu ayuda, comentarios, corajes compartidos y el sushi

## ÍNDICE

RESUMEN .....	1
ABSTRACT .....	3
INTRODUCCIÓN .....	5
Relaciones filogenéticas de especies mexicanas del género <i>Dalbergia</i> L.f.....	7
Descripción del género <i>Dalbergia</i> L.f.....	10
Historia taxonómica del clado <i>Dalbergia brownei sensu lato</i> .....	12
<i>Dalbergia brownei</i> (Jacq.) Urb .....	12
<i>Dalbergia glabra</i> (Mill.) Standl.....	13
<i>Dalbergia tabascanana</i> Pittier .....	15
<i>Dalbergia chontalensis</i> Standl. & L.O.Williams .....	16
Distribución y hábitat .....	18
JUSTIFICACION .....	20
OBJETIVOS .....	20
MATERIAL Y MÉTODOS.....	21
Colecta de material biológico .....	21
Caracteres morfológicos .....	22
Análisis multivariado de coordenadas principales (PCoA).....	23
Procesamiento molecular.....	24
Muestreo para la generación de secuencias de DNA.....	24
Extracción de DNA .....	25
Amplificación de marcadores moleculares .....	26
Secuenciación y ensamble de secuencias .....	28
Alineamiento.....	28
Análisis filogenéticos .....	29
Codificación de las inserciones o deleciones en los alineamientos (“gap”).....	29
Análisis de evidencia total.....	29
RESULTADOS.....	30
Datos morfológicos .....	30

Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) .....	39
Análisis filogenéticos.....	48
Selección del modelo de evolución molecular .....	48
Marcadores de plastidio.....	48
Intrón <i>trnL</i> -UAA.....	48
Espaciador intergénico entre <i>trnH-psbA</i> .....	54
Marcador nuclear.....	58
Espaciadores internos transcritos (ITS).....	58
Análisis de Evidencia total .....	63
DISCUSIÓN .....	71
CONCLUSIÓN .....	82
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	83
ANEXOS .....	92

## Resumen

El género *Dalbergia* está integrado por alrededor de 250 especies con distribución pantropical, de las cuales 20 se han reportado para México. Un análisis filogenético para especies del género permitió identificar que las especies mexicanas forman cuatro clados, uno de ellos denominado clado *Dalbergia brownei*, conformado por *D. brownei*, *D. tabascana*, *D. glabra* y *D. chontalensis*, en el cual sus relaciones no estaban completamente resueltas. Las especies del clado *D. brownei* presentan discrepancias nomenclaturales, ya que algunos autores consideran posibles sinónimos o variedades dentro de las cuatro especies, a pesar de esto, no han sido sometidas a estudios filogenéticos posteriores. Por lo que el objetivo general del presente trabajo fue: 1) Resolver las relaciones filogenéticas de las especies del clado *D. brownei sensu lato* (*D. brownei*, *D. tabascana*, *D. glabra* y *D. chontalensis*) con la finalidad de evaluar cuantas especies se identifican, y como objetivos particulares: 1. Realizar un análisis filogenético con base en dos regiones de plastidio (*trnL* y *trnH-psbA*) y una región del núcleo (ITS); 2. Someter caracteres morfológicos del foliolo, flor y fruto en un análisis multivariado de coordenadas principales (PCoA) para seleccionar los caracteres potencialmente informativos para delimitar grupos e incluirlos en el análisis cladístico. Se llevó a cabo la colecta de ejemplares de la parte Sureste de México, así como de ejemplares de herbario. Para el análisis molecular, se amplificaron dos regiones de plastidio (intrón de *trnL* y el espaciador intergénico entre *trnH-psbA*), una región del núcleo (ITS) y se codificados los “gaps”, de taxones representativos para cada especie. Los análisis filogenéticos se llevaron a cabo siguiendo los métodos de Máxima Verosimilitud e Inferencia Bayesiana. El análisis morfológico se llevó a cabo con ejemplares de herbario y bajo un Análisis de Coordenadas Principales (PCoA). Los resultados del análisis molecular de evidencia total (ITS, “gaps” codificados y caracteres morfológicos) recuperaron al clado *D. brownei sensu lato* como monofilético, en tanto que las relaciones internas no se resolvieron completamente. Los representantes de *D. chontalensis* se localizaron en la base del clado sin estar agrupados, mientras que los representantes de *D. brownei* formaron dos clados: uno de ellos integrado por los representantes de *D. tabascana* y *D. brownei* y el segundo formado por dos individuos de *D. brownei*, en tanto que los representantes de *D. glabra* forman un grupo monofilético. Los estados de carácter para los

caracteres morfológicos tales como longitud y ancho del foliolo; forma del foliolo, ápice y base; indumento en el envés del foliolo; la longitud de la flor; longitud del pedicelo de la flor; la densidad de la inflorescencia; forma del fruto, ápice y base; longitud del fruto; grosor del fruto, constricciones y nudosidad en el fruto, aportaron información al ser caracteres que en conjunto permite diferenciarlas entre ellas. Concluyendo así que el trabajo debe ser ampliado, ya que no se encontró una clara resolución entre las relaciones filogenéticas de los taxa del clado *D. brownei*, siendo los taxa de *D. glabra*, el único grupo monofilético, mientras que la morfología mostró que no están definidas por estados de carácter morfológicos exclusivamente únicos, sino que la mayoría de estos también fueron compartidos. Considerando así las siguientes hipótesis: la posibilidad de que se trate de una alta variación en las especies como respuesta a los diversos hábitats en los que se distribuyen y su amplia distribución o la presencia de barreras geográficas, así como también la posible acción de la hibridación o eventos de sorteo incompleto de linajes, las cuales posiblemente estén obstaculizando diferenciar entre los taxa. Finalmente se propone abordar otras fuentes de información, como son los caracteres anatómicos del foliolo, la integración de caracteres que no fue posible analizar en este trabajo, así como un análisis molecular poblacional.

## Abstract

The genus *Dalbergia* comprise around 250 species with a pantropical distribution, from which 20 have been reported for Mexico. A phylogenetic analysis for species of the genus made it possible to identify that the Mexican species form four clades, one of them called the *Dalbergia brownei* clade, including to *D. brownei*, *D. tabascana*, *D. glabra* and *D. chontalensis*. In this work their relationships were not fully resolved. Species of the clade *D. brownei* present nomenclatural discrepancies, since some authors consider possible synonyms or varieties within the four species, despite this, they have not been subjected to subsequent phylogenetic studies. Therefore, the general objective of this work was: 1) To resolve the phylogenetic relationships of the species of the clade *D. brownei sensu lato* (*D. brownei*, *D. tabascana*, *D. glabra* and *D. chontalensis*) in order to assess how many species are identified. Particular objectives were: 1. Perform a phylogenetic analysis based on two plastid regions (trnL and trnH-psbA) and a nucleus region (ITS); 2. Submit morphological characters of the leaflet, flower and fruit in a multivariate principal coordinate analysis (PCoA) to select potentially informative characters, to delimit groups and include them in the cladistic analysis. The collection of specimens from the Southeastern part of Mexico, as well as herbarium specimens, was carried out. For molecular analysis, two plastid regions were amplified (trnL intron and the intergenic spacer between trnH-psbA), one nuclear locus (ITS) and "gaps" of representative taxa for each species were encoded. The phylogenetic analyzes were carried out following Maximum Likelihood and Bayesian Inference criteria. The morphological analysis was carried out with herbarium specimens and under a Principal Coordinate Analysis (PCoA). The results of the molecular analysis of total evidence (ITS, coded gaps and morphological characters) recovered the clade *D. brownei sensu lato* as monophyletic, while the internal relationships were not completely resolved. The representatives of *D. chontalensis* were located at the base of the clade without being grouped, while the representatives of *D. brownei* formed two clades: one of them composed of the representatives of *D. tabascana* and *D. brownei* and the second formed by two individuals of *D. brownei*, while representatives of *D. glabra* form a monophyletic

group. The character states for morphological characters such as leaflet length and width; leaflet shape, apex and base; indument on the underside of the leaflet; the length of the flower; length of flower pedicel; the density of the inflorescence; fruit shape, apex and base; fruit length; fruit thickness, constrictions and knots in the fruit, provided information as they are characters that together allow to differentiate between them. Thus, concluding that the work should be expanded, since a clear resolution was not found between the phylogenetic relationships of the taxa of the clade *D. brownei*, being the taxa of *D. glabra*, the only monophyletic group, while the morphology showed that no are defined by exclusively unique morphological character states, but most of these were also shared. Considering thus the following hypotheses: the possibility that it is a question of a high variation in the species as a response to the diverse habitats in which they are distributed and their wide distribution or the presence of geographical barriers, as well as the possible action of hybridization or incomplete lineage drawing events, which are possibly making it difficult to differentiate between taxa. Finally, it is proposed to address other sources of information, such as the anatomical characters of the leaflet, the integration of characters that it was not possible to analyze in this work, as well as a population molecular analysis.

## Introducción

La familia Leguminosae, integrada aproximadamente por 727 géneros y 19,325 especies (Lewis *et al.*, 2005; Angiosperm Phylogeny Website, 2021), presenta una distribución cosmopolita y formas de vida variadas *e.g.*, arbustos, enredaderas, lianas, árboles gigantes y acuáticas (Rundel, 1989; Lewis *et al.*, 2005). Es considerada una de las más diversas en el continente americano después de las familias Orchidaceae y Asteraceae (Duno de Stefano y Cetzal-Ix, 2016; ILDIS, 2018), de igual manera, ha sido objeto de diversos estudios por su gran importancia ecológica y económica (González y González, 2013; Castañeda, 2017; Das *et al.*, 2018; Kumar *et al.*, 2018; Angiosperm Phylogeny Website, 2021; eFloras, 2021).

En la familia Leguminosae se han reconocido tradicionalmente tres subfamilias: Mimosoideae, Caesalpinioideae y Papilionoideae, dicha división ha estado basada principalmente en caracteres de la estructura floral (Lewis *et al.*, 2005; Wojciechowski, 2006). Actualmente se reconoce que las relaciones filogenéticas entre las tres subfamilias no están completamente resueltas, sugiriendo así una nueva clasificación dentro de la familia con la propuesta de incluir nuevas subfamilias (Doyle *et al.*, 2000; Wojciechowski *et al.*, 2004; Borges *et al.*, 2013; Ricked *et al.*, 2013). En estudios de Wojciechowski (2013) y Hughes y Legume Phylogeny Working Group (2017), proponen con base en un análisis filogenético, así como de caracteres morfológicos, el reconocimiento de seis subfamilias (Caesalpinioideae, Cercidoideae, Detarioideae, Dialioideae, Duparquetioideae y Papilionoideae). En esta nueva propuesta de clasificación, la antes conocida subfamilia Mimosoideae, se encuentra anidada dentro de la subfamilia Caesalpinioideae, mientras que la subfamilia Papilionoideae se conserva como monofilética.

La subfamilia Papilionoideae, donde se ubica el género *Dalbergia* L. f., cuenta aproximadamente con 28 subtribus y cerca de 13,800 especies, lo cual la convierte en la subfamilia más diversa (Doyle *et al.*, 2000). Las especies de esta subfamilia presentan todas las formas de vida, por lo regular con nódulos en la raíz; tienen hojas uni-, o trifoliadas o multifolioladas, algunas con zarcillos; flor típica papilionada zigomórfica, con el estandarte más externo y grande y los demás pétalos imbricados, sépalos unidos en la base, con nueve a 10 estambres con filamentos generalmente connados y polen dispuesto en granos individuales (Lavin *et al.*, 2001; Sousa *et al.*, 2003; Lewis *et al.*, 2005).

El género *Dalbergia* está integrado por alrededor de 250 especies de distribución pantropical, las cuales están concentradas principalmente en parte de Norteamérica, Centro- y Sudamérica, África, Madagascar y Asia (Vatanparast *et al.*, 2013). En México, se han reportado 20 especies de *Dalbergia*, de las cuales, cinco son endémicas (Dwyer y Hermann, 1965; Cervantes, 2016; Cervantes *et al.*, 2019). Su distribución abarca desde la península de Yucatán hasta el centro y occidente de México, encontrándose en bosque tropical perennifolio, bosque mesófilo de montaña, bosque tropical caducifolio, subcaducifolio, bosque de coníferas y de encinos (Cervantes, 2016).

Los individuos de las especies que componen a este género presentan hábitos desde arbustos con ramas escandentes, lianas y árboles; hojas imparipinadas, con uno a varios folíolos opuestos, con estipulas caducas o persistentes; las inflorescencias pueden ser racimos, panículas o panículas cimosas, terminales o axilares, con presencia de brácteas y bractéolas; flor papilionada, cáliz campanulado con cinco lóbulos, estos desiguales o subiguales,

pétalos glabros, blancos, crema, amarillos o purpúreos; estambres 10, monadelfos di- o triadelfos, anteras ditecas, basifijas; estilo falcado, estigma corto, ovario estipitado; frutos una vaina aplanada indehisciente generalmente con una semilla, semillas reniformes y planas (de Carvalho, 1997; Lewis *et al.*, 2005; Kheim, 2017).

Las especies que integran al clado *Dalbergia brownei sensu lato* (*D. brownei*, *D. tabascanana*, *D. glabra* y *D. chontalensis*) tienen hábito arbustivo con ramas escandentes; hojas con uno a nueve foliolos, de dos a cinco cm de longitud, con ápice agudo a redondeado o retuso y base subcordada, aguda o redondeada; flores blancas-crema, de cinco a 11 mm de longitud; frutos lineales, elípticos u oblongos falcados, a veces constreñidos a la altura de la cámara seminal (Linares y Sousa, 2007; Khiem, 2017; Cervantes *et al.*, 2019), y que se distribuyen en regiones de clima tropical húmedo-seco (Flora de la península de Yucatán, 2020). En cuanto al uso, se ha reportado que *D. glabra* es empleada con fines medicinales (Cervantes, 2016), mientras que los individuos de *D. brownei* están asociados con la retención de suelo que puede perderse por la erosión en los márgenes de cuerpos de agua (Sepúlveda *et al.*, 2009) y son considerados como grandes contribuyentes a la formación de suelo y aportación de nutrimentos por la caída de materia orgánica en los manglares (Mata *et al.*, 2011, 2012).

### **Relaciones filogenéticas de especies mexicanas del género *Dalbergia* L.f.**

Diversos estudios (Ribeiro *et al.*, 2011; Yu *et al.*, 2017; He *et al.*, 2019) han propuesto tanto regiones codificantes como no codificantes de cloroplasto, así como genes nucleares, como regiones potenciales en el aporte de información para la delimitación de especies estrechamente relacionadas en diversas familias de

plantas, por lo que la mayor dificultad ha consistido en la búsqueda de la mejor región o regiones que sean suficientemente variables para delimitar especies (Chase *et al.*, 2007).

En el género *Dalbergia*, ya se han usado locus independientes o en combinación, como las regiones de plastidio *rbcL*, el intrón entre el espaciador intergénico entre *trnH-psbA*, *trnL*, *trnF*, *matK* y las regiones del núcleo, como son los espaciadores internos transcritos (ITS, por su siglas en inglés), estos han presentado la tasa más alta de diferenciación, por lo que son considerados altamente útiles para la identificación precisa de especies dentro del género *Dalbergia* (Kress *et al.*, 2005; Dong *et al.*, 2012; Bhagwat *et al.*, 2015; Hartvig, 2015; Yu *et al.*, 2016).

Lavin y colaboradores en 2001, con el objetivo de analizar las relaciones filogenéticas entre algunas de las especies que conforman la subfamilia Papilionoideae, realizaron un análisis filogenético bajo el criterio de Parsimonia (PA) utilizando los marcadores genéticos *matK*, *trnK*, ITS y *trnL*, en el cual incluyeron representantes de leguminosas de la subfamilia Papilionoideae, con al menos una especie por género para los tres clados que se reconocen para esta subfamilia: *Adesmia* DC., *Dalbergia* L.f. y *Pterocarpus* L.. Para *Dalbergia* se incluyeron nueve ejemplares que correspondieron a seis especies y dos taxones no identificados, un ejemplar incluido correspondió a *D. congestiflora*, que se distribuye en México. Los árboles resultantes para cada marcador mostraron que *Dalbergia* forma un grupo monofilético sustentado con valores de apoyo bootstrap mayores al 80%. Aunado a esto, los géneros *Machaerium* Pers. y *Aeschynomene* L. resultaron como los grupos cercanamente relacionados a *Dalbergia* con un valor de apoyo de 97%.

Vatanparast y colaboradores en 2013, presentaron la primera filogenia molecular del género *Dalbergia*. En su trabajo, los autores utilizaron como marcadores genéticos los ITS para 64 especies de *Dalbergia* distribuidas en África, América y Asia, de las cuales, cinco de ellas se distribuyen en México. Con ello generaron un árbol filogenético empleando el criterio de Parsimonia (PA) y otro con base en Inferencia Bayesiana (IB). Los clados resultaron con valores de apoyo bootstrap superiores al 50% para el análisis de PA y con valores de probabilidad posterior de 0.9 a 1 en el análisis de IB. Sin embargo, las relaciones en general mostraron no estar completamente resueltas. Los clados con taxa de *Aeschynomene*, *Machaerium*, *Ormocarpum* y *Dalbergia* formaron una politomía, pues no se mostraron resueltas las relaciones entre estos géneros. *Dalbergia* se recuperó como grupo monofilético con un valor de apoyo bootstrap alto de 85% y 0.94 de probabilidad posterior, respectivamente para cada criterio de inferencia filogenética usado. En cuanto a las relaciones internas de *Dalbergia*, estas se dividieron en cinco clados (I-V), donde las especies distribuidas en México, *D. monetaria* y *D. ecastaphyllum*, se anidaron en el denominado clado III, sin las relaciones internas resueltas entre estos taxa. Por otro lado, *D. congestiflora*, *D. glomerata* y *D. melanocardium*, quedaron anidadas en el clado V, junto con especies Sudamericanas.

Cabrera y Sotuyo en el 2017, realizaron un trabajo de identificación molecular para madera de especies mexicanas de *Dalbergia*, para ello se incluyeron muestras de folíolos de las 20 especies de dalbergias presentes en México, adicionalmente se incluyeron nueve especies de Centroamérica, una de Sudamérica y 19 del sureste asiático y África, utilizando los marcadores genéticos de regiones de

plastidio (*rbcL* y *matK*) y del núcleo (ITS). En este trabajo, las autoras realizaron un análisis de distancias genéticas, donde observaron que las especies de dalbergias distribuidas en México, formaron cuatro agrupamientos distribuidos en diferentes puntos del fenograma. Más tarde, en un trabajo de Sotuyo y colaboradores (trabajo en preparación para publicación) donde se emplearon los datos obtenidos anteriormente, más nuevas secuencias de especies de Sudamérica, se observa que se recuperaron los cuatro clados de especies de dalbergias distribuidas en México, los cuales fueron denominados como: clado *D. ecastaphyllum*, compuesto por especies de hábito de arbusto o lianas; clado *D. granadillo*; el clado *D. congestiflora*, compuesto por especies de hábito arbóreo y finalmente el clado denominado *D. brownei*, el cual está constituido por las especies *D. brownei*, *D. glabra*, *D. tabascanana* y *D. chontalensis*, con hábito de arbusto con ramas escandentes. Al interior del clado *D. brownei*, se observó que las relaciones filogenéticas no estaban completamente resueltas, dado que las especies que están representadas por más de un individuo no resultaron monofiléticas.

### **Descripción del género *Dalbergia* L. f.**

El género *Dalbergia* fue descrito por Linneo hijo en 1781, quien designó a *D. lanceolaria* como especie tipo. En este género, incluyó a ejemplares que fueron clasificados previamente en los géneros *Amerimnon* P. Browne y *Ecastaphyllum* P. Browne (Kuntze, 1891; Pittier, 1922). Al incluir a los miembros de dichos géneros, la nueva circunscripción de *Dalbergia* incluye especies con cáliz campanulado, corola papilionada (corola con forma de mariposa) (Fig. 1E), nueve estambres, anteras globosas en ditecas, estilo con estigma capitado, frutos pedicelados denominados legumbres.

Las plantas presentan hábito de árboles, arbustos o lianas leñosas; sus hojas son compuestas, generalmente alternas, imparipinnadas, con estípulas a menudo pequeñas y caducas tempranas, los folíolos alternados, raramente opuestos. Las inflorescencias son terminales o axilares, racemosas, paniculadas o cimosas, generalmente numerosas, las flores son pequeñas y casi siempre numerosas, a menudo fragantes, con brácteas pequeñas, generalmente caducas, rara vez persistentes, cáliz campanulado, de cinco lóbulos subiguales o desiguales, el carinal más largo que los demás, el par superior generalmente más ancho que los otros. La corola papilionácea, de color blanco, crema, amarilla o violeta, estandarte ovado, obovado, orbicular u oblongo, generalmente emarginado en el ápice, con la uña larga o corta, alas oblongas, obovadas o raramente ovadas, generalmente auriculadas, con base cuneada, truncada o sagitada, pétalos de la quilla muy a menudo ligeramente más cortos que las alas, sus láminas son obtusas, oblongas o a veces obovadas, generalmente auriculadas en la base del limbo, siempre connadas en la cara inferior del ápice. Estambres nueve o diez, mono-, di- o triadelos y a veces con el estambre vexilar libre, anteras pequeñas, erectas, ditecas, basifijas con dehiscencia apical corta. El ovario es estipitado, estilo largo o corto, generalmente curvado, estigma pequeño y con pocos óvulos. El fruto de oblongo a oblongo-elíptico, samaróide, indehiscente, en forma de medialuna, de riñón, orbicular a suborbicular, membranáceo, subcoriáceo o coriáceo, engrosado sobre la cavidad de la semilla o engrosado por completo. La semilla reniforme y comprimida (de Carvalho, 1997; Khiem, 2017; eFloras, 2021).

## Historia taxonómica del clado *Dalbergia brownei sensu lato*

### *Dalbergia brownei* (Jacq.) Urb.

*Dalbergia brownei* fue descrita por Jacquin Nicolai en 1756 con el basónimo *Amerimnon brownei*, la cual estaba definida como arbustos de hojas simples, lustrosas, de ápice acuminado y base cordada; flor papilionada, compuesta por un estandarte retuso, alas oblongas y una quilla corta y ovada, estambres nueve con los filamentos unidos en la base, el pistilo pedicelado, estilo corbado y el fruto una cápsula dehiscente, caracteres que coinciden con la descripción actual del género *Dalbergia*. Posteriormente Schinz en 1898, expresa el desacuerdo con el nombre anteriormente dado, por lo que consideró apropiado mantenerlo como *Dalbergia*, así también abordó la problemática de los múltiples sinónimos dados para esta especie bajo el uso de los nombres de los géneros *Ecastaphyllum* y *Amerimnon* o el epíteto específico *brownei*: *Amerimnon browne*, *Ecastaphyllum browne*, *Amerimnon brownii*, *Ecastaphyllum brownei*, *Ecastaphyllum brownei*, etc. Este último fue nombrado así por Persoon en 1807, la cual posteriormente fue renombrada como *Dalbergia ecastaphyllum* por Taubert en 1894, nombre que se conserva hasta la actualidad. Finalmente, Urbano en 1905 retoma como fue nombrada la especie *D. brownei* en los trabajos anteriores, entre ellos el trabajo de Bentham (1860), donde este último emplea uno de los tantos sinónimos para la especie (*Dalbergia amerimnum*); sin embargo, Urbano (1905) sugiere que debe ser reconocido como *D. brownei* al igual que lo propuso Schinz (1898).

Las plantas de esta especie son arbustos o árboles pequeños, hasta 10 m de alto, a menudo densamente ramificado con ramas escandentes. Foliolo uno a tres, ovado a ovado-elíptico, 4-9 cm de largo y 2-4 cm de ancho, ápice generalmente agudo, algunas veces acuminado u obtuso, base cordada a redondeada, lustroso en el haz, glabro a escasamente adpreso-pubescente; estípulas ovado-deltoides (Robert *et al.*, 1980), 1-2 mm de largo, caducas. Panículas axilares, pedicelos de 1-2 mm de largo, flores de 0.8-1 cm de largo, fragantes, pétalos no unguiculados (Linares y Sousa, 2007); cáliz cerca de 4 mm de largo, ligeramente angosto en la base, pubescente, algunas veces glabrescente, lóbulos desiguales, el carinal linear a angostamente triangular, los vexilares más anchos, agudos a redondeados, los laterales agudos y cortos; pétalos blancos o blanco-crema; estambres 10, monadelfos. Frutos oblongos a falcados (Linares y Sousa, 2007), de 1.5-5 cm de largo y 0.8-1 cm de ancho, lustrosos, glabros, estípites cerca de tres 3 mm de largo; semillas 1 a 4 (Schinz, 1898) (Fig. 1A).

### ***Dalbergia glabra* (Mill.) Standl.**

*Dalbergia glabra* tiene una historia taxonómica compleja, debido a varios cambios nomenclaturales a lo largo del tiempo. Esta especie fue descrita por Miller en 1768 con el basónimo *Robinia glabra*, definiéndola por la presencia de hojas imparipinadas, foliolos oblongos a ovados, grandes ramas con flores que crecen agrupadas densamente en racimos con pedúnculos largos. Más adelante Bentham en 1860 le asigna el nombre *D. campechiana*, con una descripción morfológica más completa, como arbusto con hojas de siete a nueve foliolos, inflorescencia con ramas glabras a puberulentas, paniculadas a subcimosas, el cáliz con dientes

obtusos, estambres diez y el fruto una legumbre glabra, sostenida por un corto estípote, con dos a tres semillas endurecidas. Por su parte Kuntze en 1891, argumenta que aún no hay una clara diferenciación entre el género denominado *Amerimnon* y el género denominado *Dalbergia*, por lo que el respeta el primer nombre del género, pero cambiando el epíteto específico, denominándola ahora como *Amerimnon campeachianum*. En el año 1919, Brandege, presenta un listado de plantas mexicanas, donde describe a la especie denominada *D. purpusii* cuyos caracteres mencionados, presuntamente corresponden a *D. glabra*, pues coincide con los caracteres número y formas de los foliolos, tipo de inflorescencia, el cáliz en lóbulos, el número de estambres y el tipo de fruto, adicionalmente, hay correspondencia en la localidad de colecta del ejemplar tipo de esta especie, con la distribución geográfica de la ahora llamada *D. glabra*. Para el año 1930, Standley menciona algunos de los sinónimos que se han considerado para la especie, pero el acepta el epíteto específico propuesto inicialmente por Miller y asignándola al género *Dalbergia*, mencionándola como *D. glabra*. En los años posteriores, Rudd (1995) la asoció a otras especies como sus variedades, como *D. glabra* var. *chontalensis* (Standl. & L.O. Williams) Rudd y *D. glabra* var. *paucifoliolata* (Lundell) Rudd.

Son arbusto, con folíolos de 7 a 12, oblongos, elípticos u obovados, de 1-3.5 cm de largo y de 0.7-2 cm de ancho, ápice redondeado, retuso o emarginado, base redondeada a aguda, haz seríceo a glabrescente, envés con tricomas lacios diminutos adpresos; estípulas generalmente deciduas de 3-4 mm (Hammel *et al.*, 2003). Inflorescencias muy densas, cimosas o paniculadas (Linares y Sousa, 2007), axilares o algunas veces terminales, pedicelos de 1 a 2 mm de largo, flores de 4–5

(6) mm de largo, cáliz de 2 a 3 mm de largo, con tricomas escasos adpresos, el lóbulo carinal linear-atenuado, los laterales y el vexilar más amplios, obtusos o subagudos y un poco más cortos, pétalos blancos; estambres 10, monadelfos. Frutos aplanados, lineal a oblongos, con una coloración conspicua a la altura de las semillas (nudosidad) (Linares y Sousa, 2007), de 5-10.5 cm de largo y 0.9-1.4 cm de ancho, glabros, estípites 0.5-1 cm de largo; semillas 1 o 2 (Standley, 1930) (Fig. 1B).

### ***Dalbergia tabascana* Pittier.**

*Dalbergia tabascana* fue descrita por Pittier en 1922, con base en caracteres morfológicos de los foliolos y florales, definiéndola como una especie con hábito de arbusto con ramas que presentan lenticelas, de seis a siete foliolos, subcoriáceos, con forma ovada a obovada, inflorescencias poco densas, axilares, subcimosas o paniculadas, las flores pecioladas, con un estandarte, alas y quilla, estambres diez; ovario con cuatro o cinco óvulos, con estilo oblicuo y estigma subcapitulado.

Son arbusto con ramas escasamente lenticeladas, de 6 a 7 foliolos, oblongos a obovados, base y ápice redondeado, de 1 a 2.5 cm de largo por 0.5 a 1 cm de ancho, verde oscuro, glabros en el haz y minuciosamente pubescentes en el envés. Inflorescencia con pocas flores, subcimosas, axilares, o paniculadas al final de las ramas, flores pediceladas, pedicelo de 2 a 4 mm, flores de 0.9 a 1 cm de largo, cáliz escasamente pubescente o lóbulos pubescentes y glabros en la base, el lóbulo carinal apiculado, no mucho más que los vexilares los cuales son obtusos, los laterales más pequeños y agudos; pétalos glabros, estandarte obovado a oblongo,

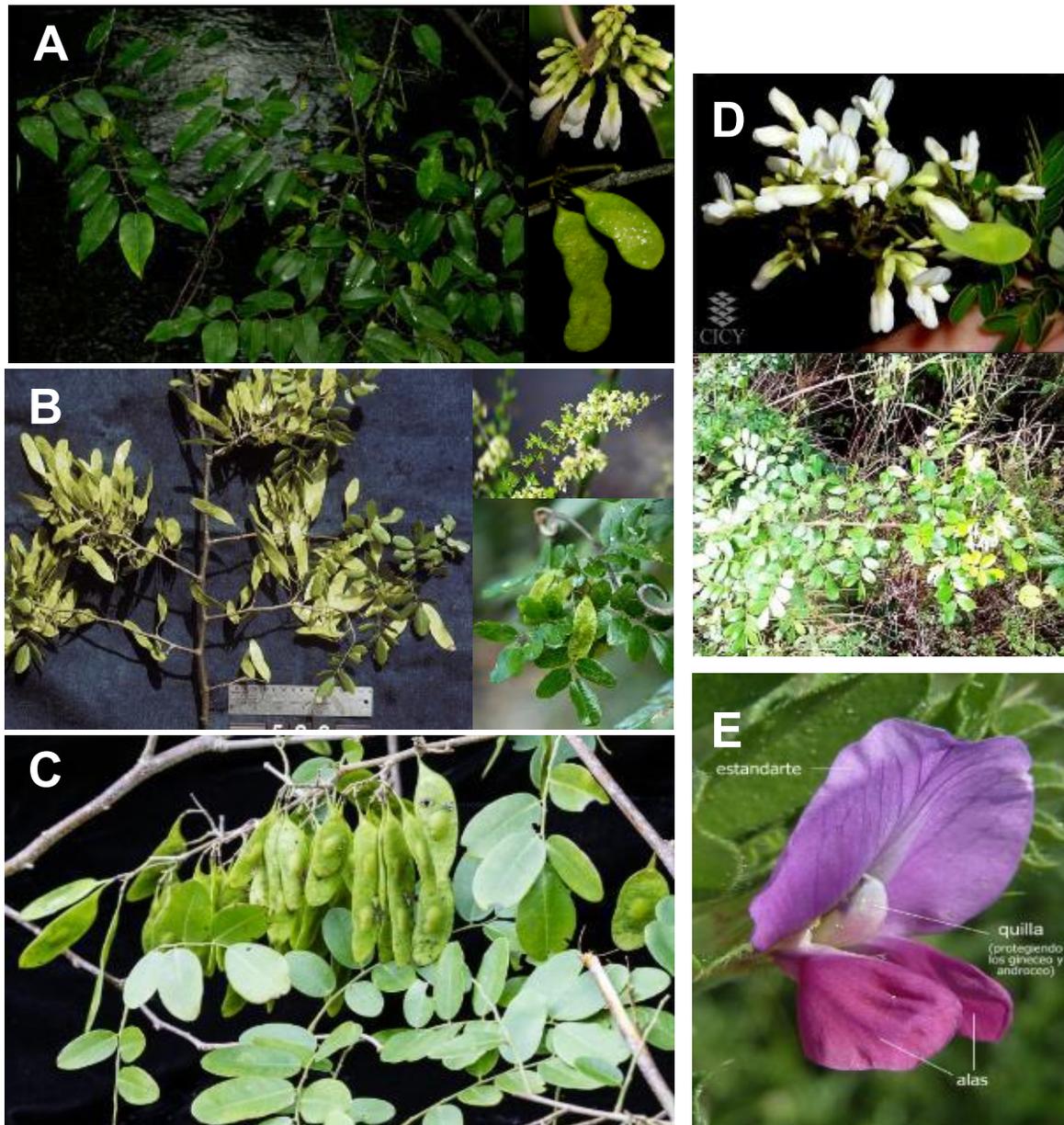
atenuado, redondeado o subauriculado en la base, ligeramente emarginado en el ápice, las alas de 0.5 cm de largo por 0.16 cm de ancho, oblongas, ápice redondeado y auriculadas en el lado vexilar; la quilla de 0.2 a 0.3 cm de largo; estambres 10, monadelfos, glabros, alternadamente cortos y largos; pistilo alrededor de 0.6 cm de largo, glabro; el ovario largo estipitado, el estilo oblicuo o recto, el estigma subcapitulado (Pittier, 1922). Frutos engrosados y algo leñosos a la altura de las semillas, sin la coloración marcada a la altura de las semillas (nudosidad), falcados u oblicuamente oblongos, normalmente truncados en el ápice, de 1.5-4.6 cm de largo por 0.9-1.1 cm de ancho (Linares y Sousa, 2007) (Fig. 1D).

### ***Dalbergia chontalensis* Standl. & L.O.Williams.**

*Dalbergia chontalensis* fue descrita por Standley y Williams en 1950, la cual fue definida como arbusto con ramas largas que presentan lenticelas, estípulas deciduas, cerca de 13 foliolos, de forma ovada, oblongos u ovalados, ápice y base redondeada; racimos con pocas flores, con pedicelos cortos o largos; fruto una legumbre glabra sostenido por un estípite.

Son árboles pequeños, arbustos o lianas. Folíolos 6-13, oblongos, elípticos u obovados, 1.3-4.2 cm de largo y 0.6-2.3 cm de ancho, ápice redondeado, retuso o emarginado, base redondeada a aguda, haz sericeo a glabrescente, envés seríceo, con tricomas lacios diminutos adpresos; estípulas no vistas. Inflorescencias cimosas a paniculadas, pequeñas, axilares o algunas veces terminales, pedicelos 0.2-0.3 cm de largo, flores 1-1.1 cm de largo (Linares y Sousa, 2007), cáliz 0.3-0.6 cm de largo, con tricomas escasos, generalmente adpresos, el lóbulo carinal linear a atenuado, los laterales y el vexilar más amplios, obtusos o subagudos y un poco

más cortos; pétalos blancos; estambres 10, monadelfos. Frutos oblongos de 3.2 a 7 cm de largo y 1.5 a 2 cm de ancho, glabros, aplanados, no leñosos, estípite 0.5 a 1 cm de largo, con una coloración conspicua a la altura de las semillas (nudosidad) (Linares y Sousa, 2007), semillas 1 o 2 (Standley y Williams, 1950) (Fig. 1C).



**Figura 1.** A) *Dalbergia brownei*, arbusto y ramas escandentes, inflorescencia y fruto (Imágenes de Reinaldo Aguilar para C.V. Starr Virtual Herbarium, 2021). B) *Dalbergia glabra*, rama escandente, inflorescencia y frutos (Imágenes de G. Shropshire para C.V. Starr Virtual Herbarium, 2021) (Enciclovida. 2021). C) *Dalbergia chontalensis*, rama escandente con frutos (Tropicos, 2021). D) *Dalbergia tabascana*, arbusto con ramas

escandentes, inflorescencia y fruto (CICY, 2020) (Imagen tomada en campo). E) Flor típica papilionada de la familia Leguminosae, indicando las principales estructuras de este tipo de flor (Herbario de la Universidad Pública de Navarra, 2021).

## Distribución y hábitat

La distribución geográfica de las especies que integran al clado *Dalbergia brownei sensu lato*, se reporta principalmente en la vertiente del Golfo y el sureste del México, llegando hasta Sudamérica. *Dalbergia brownei* se distribuye desde Estados Unidos, pasando por Centroamérica y Sudamérica. En México se le ubica en los estados de la vertiente del Golfo de México y sureste del país. *D. glabra* se distribuye en Estado Unidos, en los estados del sureste del país, llegando a cuatro países de Centroamérica. *D. tabascana* se reporta en los estados del sureste del país, alcanzando Belice y Guatemala; en tanto que *D. chontalensis* cuenta solamente con registros de distribución en gran parte de Centroamérica y no en México (ILDIS, 2018; Flora de la península de Yucatán, 2020; GBIF, 2021) (Tabla 1).

Tabla 1. Distribución geográfica de las especies del clado *Dalbergia brownei* (*Dalbergia brownei*, *D. glabra*, *D. tabascana* y *D. chontalensis*) (ILDIS, 2018; Flora de la península de Yucatán, 2020; GBIF, 2021)

<b>Especie</b>	<b>Distribución en México</b>	<b>Distribución en el resto del mundo</b>
<i>D. brownei</i> (Jacq.) Urb.	Tamaulipas Veracruz Tabasco Campeche Chiapas Quintana Roo	<b>Centroamérica</b> Belice Costa Rica Guatemala Nicaragua Panamá <b>América del Norte</b> Estados Unidos <b>América del Sur</b> Colombia Venezuela <b>El Caribe</b> Jamaica Haití

<i>D. glabra</i> (Mill.) Standl.	Veracruz	<b>Centroamérica</b>
	Guerrero	Belice
	Oaxaca	Costa Rica
	Tabasco	Guatemala
	Campeche	Honduras
	Yucatán	Nicaragua
	Chiapas	El Salvador
	Quintana Roo	Brasil
		<b>América del Norte</b>
		Estados Unidos
<i>D. tabascana</i> Pittier	Tabasco	<b>Centroamérica</b>
	Chiapas	Belice
	Campeche	Guatemala
	Yucatán	
	Quintana Roo	
<i>D. chontalensis</i> Standl. & L.O.Williams		<b>Centroamérica</b>
		Honduras
		El Salvador
		Nicaragua
		Costa Rica Guatemala

Las plantas de estas especies se localizan en diferentes tipos de vegetación (Tabla 2) y ambientes, desde matorrales costeros hasta ambientes húmedos o inundados, predominando como vegetación secundaria (Linares y Sousa, 2007; Cervantes *et al.*, 2019; Flora de la península de Yucatán, 2020; WFO, 2021).

Tabla 2. Tipos de vegetación donde se localizan las cuatro especies del clado *Dalbergia brownei* (*Dalbergia brownei*, *D. glabra*, *D. tabascana* y *D. chontalensis*) (Linares y Sousa, 2007; Cervantes *et al.*, 2019; Flora de la península de Yucatán, 2020; WFO, 2021).

<b>Especie</b>	<b>Tipo de vegetación</b>
<i>D. brownei</i> (Jacq.) Urb.	Selvas bajas inundables
	Selva mediana subcaducifolia
	Bosque tropical subcaducifolio
	Dunas costeras
	Manglar
<i>D. glabra</i> (Mill.) Standl.	Selva alta perennifolia
	Selva baja caducifolia
	Selva baja inundable
	Selva mediana subperennifolia
	Bosque de galerías Bosque tropical caducifolio

---

	Bosque tropical subcaducifolio Bosque de pino-encino
<i>D. tabascanana</i> Pittier	Pantanos Manglar Vegetación costera Selva Baja Caducifolia Selva Mediana Subperennifolia Selvas Bajas Inundables Bosque Tropical Subcaducifolio Dunas costeras
<i>D. chontalensis</i> Standl. & L.O.Williams	Bosque de galerías

---

## Justificación

Por el momento no se cuenta con un estudio detallado morfológico y filogenético para el género *Dalbergia* (Hartvig *et al.*, 2015; Yu *et al.*, 2017); en particular para aquellas especies que no son de importancia económica, como es la situación de las especies que conforman el clado *Dalbergia brownei sensu lato* (*D. brownei*, *D. glabra* y *D. tabascanana* y *D. chontalensis*), las cuales solamente han sido recientemente retomadas por Linares y Sousa (2007) y Cervantes *et al* (2019), en donde los autores proponen breves descripciones morfológicas de las especies en México y Centroamérica, así como claves de identificación. Aunado a esto, aún no se cuenta con trabajos que aborden las relaciones filogenéticas de las especies del clado *Dalbergia brownei*.

## Objetivo

- Reconstruir las relaciones filogenéticas de las especies del clado *Dalbergia brownei sensu lato* (*D. brownei*, *D. tabascanana*, *D. glabra* y *D. chontalensis*) con la finalidad de evaluar cuantas especies se identifican

## Objetivos particulares

- Realizar un análisis filogenético con base en dos regiones de plastidio (*trnL* y *trnH-psbA*), una región del núcleo (ITS)
- Someter caracteres morfológicos del foliolo, flor y fruto en un análisis multivariado de coordenadas principales (PCoA), con el objeto de seleccionar los caracteres potencialmente informativos para delimitar grupos e incluirlos en el análisis cladístico.

## Material y Métodos

### Colecta de material biológico

Con base en la información de la distribución geográfica recabada en ejemplares depositados en el Herbario Nacional de México (MEXU) de las especies *D. brownei*, *D. glabra* y *D. tabascanana*, se planeó un viaje de colecta en México en los estados de Veracruz, Campeche, Tabasco y Chiapas, en donde se colectaron 26 individuos que representan a tres de las cuatro las especies: *D. brownei* (11), *D. glabra* (11) y *D. tabascanana* (4) (Tabla 3), los cuales se colectaron para su herborización y se depositarán posteriormente en el MEXU. La especie *D. chontalensis* al distribirse solamente en Centroamérica, no fue colectada. Adicionalmente, durante la colecta se tomaron muestras de 3 a 4 foliolos que fueron preservados en bolsas plásticas con silica gel para su deshidratación, con el objeto de ser utilizados en el estudio molecular.

Tabla 3. Ejemplares colectados en campo para las cuatro especies del clado *Dalbergia brownei* (*Dalbergia brownei*, *D. glabra*, *D. tabascana* y *D. chontalensis*) (28 de junio al 07 de julio de 2019).

<b>Especie</b>	<b>No. de colectas</b>	<b>Localidad</b>	<b>Coordenadas (Latitud / Longitud)</b>
<i>D. brownei</i> (Jacq.) Urb.	3	Colonia salinas-Veracruz	18.89886 -95.94207
	5	San Andrés Tuxtla-Veracruz	18 36 0.6 -95 04 09.7
	3	Balzapote-Veracruz	18 37 07.9 -95 04 6.5
<i>D. glabra</i> (Mill.) Standl.	6	La palma-Veracruz	18 33 37.9 -95 04 19.7
	1	Zoh laguna-Capeche	18 38 12.9 -89 24 39
	1	Acayucan-Veracruz	17 57 33.8 -94 48 05.9
	1	Catazaja-Chiapas	17 45 49.8 -91 51 27.1
	1	Pico de oro-Chiapas	16.34646 -90.74231
	1	Pakalná-Chiapas	17 36 36.9 -92 01 26.3
<i>D. tabascana</i> Pittier	3	Tzalam-Campeche	18 29 22 -89 15 46
	1	Zoh laguna - Campeche	18 38 57.1 -89 24 33.4

### **Caracteres morfológicos**

Se seleccionaron 182 ejemplares del herbario (MEXU), de acuerdo con la distribución geográfica de las especies, cubriendo desde los extremos de su distribución, hasta el centro de estas. La selección correspondió a 50 ejemplares para cada una de las especies *D. brownei*, *D. glabra* y *D. tabascana*, así como 32 a *D. chontalensis* (Anexo 2). A partir de estos se recabaron 33 caracteres, los cuales

fueron cualitativos y cuantitativos (binarios, multiestado, datos continuos y datos discretos). Los caracteres correspondieron a las estructuras vegetativas (foliolo), reproductivas (flor) y fruto, de los cuales 11 fueron caracteres del foliolo, 12 de flor y 10 de fruto. A cada uno de los caracteres se les asignaron estados de carácter y una codificación, que finalmente fueron vertidos en una matriz para su posterior análisis. Los caracteres cuantitativos fueron recabados como números enteros (e.g. 1, 2, 3, etc) para el caso de No. de foliolos y No. de semillas y como números enteros con fracciones para el caso de las medidas de longitud o ancho según fue el caso (e.g. 1.3 cm) que fueron estandarizadas con una medida de tendencia central (moda o mediana).

Los foliolos analizados fueron aquellos que presentaban el mayor tamaño, al igual que el fruto, así como flores abiertas, indicando así que su desarrollo estaba completo.

Los caracteres considerados fueron seleccionados con base en descripciones previas (Linares y Sousa, 2007; Cervantes *et al.*, 2019) y de observaciones propias, con ello se realizaron cinco mediciones por estructura de cada ejemplar. Las mediciones se hicieron con un vernier y con ayuda de un microscopio óptico estereoscópico marca Nikon. Las flores fueron hidratadas con agua y diseccionadas previamente a su observación y medición.

### **Análisis multivariado de coordenadas principales (PCoA)**

Las matrices de caracteres morfológicos fueron analizadas independientemente con el objetivo de evitar problemas metodológicos computacionales por la ausencia de flor o fruto, por medio de un análisis

multivariado de coordenadas principales (PCoA) con el paquete “FD” y “ape” en el programa R a través de la interfaz R studio (Paradis *et al.*, 2008; Laliberté *et al.*, 2014; R-Core-team, 2018) (Script en el Anexo 1, Palacio *et al.*, 2020). El análisis de PCoA consiste en un método de ordenación bajo un índice de similitud que permite utilizar caracteres cualitativos y cuantitativos, con lo cual, en los gráficos resultantes, se pueden observar las asociaciones entre las unidades empleadas en función de las variables utilizadas (Palacio *et al.*, 2020).

A los datos de cada matriz se le aplicó una estandarización de los datos de media 0 y varianza 1; a partir de las matrices con los datos estandarizados, se aplicó el coeficiente de “Gower” para generar una matriz de distancias. Posteriormente, se llevó a cabo un análisis multivariado de coordenadas principales que permitió analizar en conjunto a los agrupamientos en función de los caracteres cualitativos y cuantitativos, aunado a este, se obtuvieron los eigenvalores, eigenvectores y los “loadings”.

## **Procesamiento molecular**

### **Muestreo para la generación de secuencias de DNA**

Se tomaron 24 muestras de folíolos o flores, de las cuales, seis correspondieron a las colectas de campo y 18 de ejemplares de herbario (Tabla 4). Los criterios para la selección de individuos se basaron en la distribución geográfica de cada una de las cuatro especies que componen al clado de *D. brownei sensu lato*, cubriendo desde los extremos de su distribución, hasta el centro de estas. Para el caso particular de muestras de herbario se consideró el estado de conservación del ejemplar y el número de estructuras que presentaba, mientras que para las

muestras de campo se consideró el estado de madurez de los foliolos y que no presentarán manchas, que podrían indicar patógenos o necrosis

Tabla 4. Ejemplares de campo y herbario (MEXU y XAL) de las cuatro especies del clado *Dalbergia brownei* (*Dalbergia brownei*, *D. glabra*, *D. tabascanensis* y *D. chontalensis*) seleccionados por especie para la obtención de su secuencia de DNA para el análisis molecular. \*S/D: sin dato

Especie	No. de extracciones	Procedencia	Localidad	Colector y No. de colecta
<b><i>D. brownei</i></b> (Jacq.) Urb.	4	Herbario MEXU	Belice	T.P. Ramamoorthy 3605
		Herbario MEXU	Panamá	W. G. D'Arcy 4092
		Herbario MEXU	Campeche	Ocaña Nava, Daniel 219
		Herbario MEXU	Tabasco	A Novelo R 4125
	1	Herbario XAL	Honduras	Percy H. Gentle 6236
	1	Campo	Veracruz	S/D
<b><i>D. glabra</i></b> (Mill.) Standl.	5	Herbario MEXU	Guatemala	Elias Contreras 882
		Herbario MEXU	Guerrero	C. Gallardo 507
		Herbario MEXU	Yucatán	E. Cabrera 13161
		Herbario MEXU	Oaxaca	E. Martínez S. 32332
		Herbario MEXU	Quintana Roo	Edgar Cabrera C 8379
	1	Herbario XAL	Tabasco	M. A. Guaderrama O. 6425
	4	Campo	2 Veracruz	S/D
		Campo	Chiapas	S/D
		Campo	Campeche	S/D
<b><i>D. tabascanensis</i></b> Pittier	3	Herbario MEXU	Tabasco	A Novelo R 1992
		Herbario MEXU	Yucatán	C. Chan & P. Yam 1526
		Herbario MEXU	Quintana Roo	R. Sánchez C. 1220
	1	Campo	Campeche	Ocaña Nava Daniel 144
<b><i>D. chontalensis</i></b> Standl. & L.O. Williams	4	Herbario MEXU	Guatemala	Esteban M. Martínez 23761
		Herbario MEXU	El Salvador	José L. Linares 4969
		Herbario MEXU	Honduras	Esteban M. Martínez 12766
		Herbario MEXU	Nicaragua	Pedro P. Moreno 24333

### Extracción de DNA

La extracción del DNA genómico total se obtuvo de muestras de foliolos o de flor, pesando para cada una 15 mg de tejido, inmediatamente las muestras se colocaron en ultracongelador a -70° C por un mínimo de una hora y se molieron en

un tissue lisser (marca Qiagen) a 50 oscilaciones por segundo durante dos minutos. Posteriormente se siguió el método de extracción del paquete comercial DNeasy Plant Mini Kit de acuerdo con las instrucciones del fabricante (Qiagen) y modificaciones de deVere (2012).

### Amplificación de marcadores moleculares

La amplificación se realizó por medio de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR, por sus siglas en inglés) para tres marcadores genéticos: uno nuclear (ITS) y dos de plastidio (intrón de *trnL* y el espaciador intergénico entre *trnH-psbA*). Los “primers” se indican en la Tabla 5.

Tabla 5. Regiones del ADN con su respectivos “primers” de amplificación, secuencia y autor.

Región de ADN	Primer	Dirección		Referencia
ITS	AB101	“Forward”	ACGAATTCATGGTCCGGTGAAGTGTTTC	Sun et al., 1994
	AB102	“Reverse”	ACGACTCTCGGCAAC	
<i>trnL</i> UUA	C	“Forward”	CGAAATCGGTAGACGCTACG	Taberlet et al., 1991
	D	“Reverse”	GGGGATAGAGGGACTTGAAC	
<i>trnH-psbA</i>	<i>trnH</i>	“Forward”	CGCGCATGGTGGATTCACAAATC	Sang et al., 1991
	<i>psbA</i>	“Reverse”	GTTATGCATGAACGTAATGCTC	

Para la reacción de amplificación se utilizó el paquete comercial Taq PCR Core Kit (marca Qiagen). Para la amplificación del intrón de *trnL* y el el espaciador intergénico entre *trnH-psbA*, se utilizaron los siguientes volúmenes de los reactivos más el DNA: mezcla total 12.5 µl, 9.1-9.3 µl de agua ultrapura, 1.25 µl de buffer 10x, 0.5 µl de BSA (albúmina de suero bovino al 0.4%), 0.25 µl de DNTPs (dinucleótidos),

0.2-0.7 µl de MgCl<sub>2</sub>, 0.06 µl de Taq polimerasa y 0.3-3.5 µl de DNA. En el caso de la amplificación de los ITS, se siguieron utilizando los mismos volúmenes de reactivos y DNA anteriores más la adición de 0.5 µl de DMSO (dimetilsulfóxido). Las condiciones térmicas del termociclador para la reacción se enlistan en la Tabla 6.

Tabla 6. Programas usados en el termociclador para la reacción PCR de cada región.

<b>Paso</b>	<b>ITS</b>	<b><i>trnL</i></b>	<b><i>trnH-psbA</i></b>
1	Desnaturalización Inicial 94°C - 2 min	Desnaturalización Inicial 94°C - 2 min	Desnaturalización Inicial 94°C - 2 min
2	Desnaturalización 94°C - 1 min	Desnaturalización 94°C - 30 seg	Desnaturalización 94°C - 30 seg
3	Alineamiento de “primers” 52°C - 1 min	Alineamiento de “primers” 52°C - 40 seg	Alineamiento de “primers” 52°C - 30 seg
4	Extensión 72°C - 1 min	Extensión 72°C - 40 seg	Extensión 72°C - 1 min
5	Extensión final 72°C - 7 min	Extensión final 72°C - 5 min	Extensión final 72°C - 7 min
	Número de ciclos (paso 2-4): 33	Número de ciclos (paso 2-4): 29	Número de ciclos (paso 2-4): 29

Para comprobar la amplificación exitosa de las regiones previamente mencionadas, se corrieron los ampliciones de las muestras en geles de agarosa al 1% y la solución amortiguadora TBE 1x. Las muestras que se observaron con una banda intensa en el gel, fueron seleccionadas para posteriormente aplicarles un protocolo de purificación por el método de FavorPrep™ GEL/ PCR Purification Kit (marca Favorgen Biothec Corp), que consistió en purificar el producto de PCR, por lo cual se le agregó cinco veces su volumen del buffer FADF, seguido de un lavado con 750 µl de “Wash Buffer” y finalmente 20 µl de agua ultrapura. Para corroborar la

intensidad de la banda del producto de PCR seleccionado, nuevamente los productos se corrieron en un gel de agarosa al 1% y la solución amortiguadora TBE 1X.

### **Secuenciación y ensamble de secuencias**

Las muestras seleccionadas se secuenciaron bajo el método de secuenciación de Sanger, que consistió en preparar una reacción de PCR bajo las siguientes condiciones: 3.5-4 µl de agua ultrapura, 2 µl de solución amortiguadora de secuenciación, 0.4 µl de “Bigdye”, 10 µl de primer y 3 o 3.5 µl de muestra de DNA dependiendo su calidad, para su posterior purificación por el método de CENTRI-SEP Columns (marca Thermo Scientific). Las muestras se procesaron en el laboratorio de Biología Molecular y Secuenciación del Instituto de Biología (UNAM) para obtener los electroferogramas.

Con el programa Geneious Prime 2020.1.2, cada electroferograma fue revisado y ensamblado para generar la secuencia de consenso que fue posteriormente editada.

### **Alineamiento**

Las secuencias producidas y las descargadas de GenBank con una búsqueda mediante un alineamiento local con la herramienta Blast-NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) en conjunto para cada marcador, fueron alineadas con ayuda del programa MAFFT versión 7 (Katoh *et al.*, 2019) en su servidor en línea, obteniendo así una matriz correspondiente a cada uno, las cuales fueron visualizadas y editadas manualmente con ayuda del programa Mesquite versión 2.75 (Maddison, WP. Maddison, DR. 2007) para corroborar que no existieran bases con posiciones ambiguas.

## **Análisis filogenéticos**

A cada matriz se le aplicó un análisis para la selección del modelo de evolución molecular que mejor se ajustará a los datos, esto fue con ayuda del programa JModelTest, empleando el criterio de Akaike (Posada, 2008).

La inferencia filogenética para los marcadores genéticos ITS, el intrón de *trnL* y el espaciador intergénico entre *trnH-psbA* y el análisis de evidencia total, se realizó bajo los criterios de optimalidad de Máxima Verosimilitud (MV) e Inferencia Bayesiana (IB). El análisis de Máxima Verosimilitud se realizó junto con una búsqueda de valores de apoyo de las ramas Bootstrap (bt) con 1000 réplicas en el programa RaxML (Stamatakis, 2014), mientras que el análisis bayesiano se llevó a cabo en el programa MrBayes ver. 3.2.7 (Ronquist et. al, 2012) bajo los parámetros de búsqueda de 10 millones de generaciones con un muestreo de árboles cada 1000 generaciones y un burn-in de 25%.

## **Codificación de las inserciones o deleciones en los alineamientos (“gaps”)**

Los “gaps” se codificaron, pues son reconocidos como posible fuente de información, ya que representan eventos tales como inserciones o deleciones visibles a través del alineamiento de secuencias de nucleótidos. Para su codificación se utilizó el programa SeqSate (Müller, 2005) con el método de codificación complejo propuesto por Simmons y Ochoterena (2000).

## **Análisis de evidencia total**

Con base en los resultados del análisis de PCoA, se seleccionaron caracteres morfológicos y sus estados que resultaron informativos para las especies del clado *Dalbergia brownei*, estos fueron recabados en literatura para una selección de ejemplares de las especies de dalbergias mexicanas que representaran a las

especies de los tres clados mexicanos restantes (clado *D. ecastaphyllum*, *D. granadillo* y *D. congestiflora*), así como especies de los géneros *Aeschynomene*, *Machaerium* y *Pictetia* asignados como grupos cercanamente relacionados a *Dalbergia*. La matriz con la codificación de los caracteres fue concatenada con la matriz del alineamiento de las secuencias y gaps.

## Resultados

### Datos morfológicos

En la Tabla 7 se enlistan los caracteres y los estados de carácter de las estructuras del foliolo, flor y fruto pertenecientes a los ejemplares de herbario para las cuatro especies del clado *D. brownei*, a la par se generó un glosario de referencia para su interpretación (Tabla 8) (Heining, 1899; Font Quer, 1975; Moreno, 1984; Harris y Harris, 1994; Hickey y King, 2000; Avalos *et al.*, 2012).

En la Figura 2 se ilustran los caracteres de forma del foliolo, ápice y base, en la Figura 3 se presenta la disección de una flor, en la Figura 4 se ilustran detalles de las estructuras florales y en la Figura 5 se ilustra la forma del fruto, ápice y base, todos estos resultantes de las observaciones de los ejemplares de herbario para las cuatro especies del clado *D. brownei*.

Tabla 7. Caracteres cualitativos y cuantitativos con estados de carácter y codificación.

Carácter	Estado de carácter	Codificación
Forma del foliolo	ovada	1
	lanceolada	2
	obovada	3
	elíptica	4

	oblonga	5
<b>Ápice del foliolo</b>	acuminado	1
	agudo	2
	retuso (mayor a 3 mm)	3
	leve retuso (menor a 2.9 mm)	4
	redondeado	5
<b>Forma de la base del foliolo</b>	redondeada	1
	cordada	2
	cuneada	3
<b>Pubescencia en el peciolo</b>	pubescente	1
	glabro	2
	puberulento	3
<b>Pubescencia en el haz</b>	pubescente	1
	glabro	2
	puberulento	3
<b>Pubescencia en el envés</b>	pubescente	1
	glabro	2
	puberulento	3
<b>Brillo en el haz</b>	presente	1
	ausente	2
	ligero (refleja poco)	3
<b>Brillo en el envés</b>	presente	1
	ausente	2
	poco (refleja poco)	3
<b>Tipo de inflorescencia</b>	terminal	1
	axilar	2
<b>Inflorescencia densa</b>	presente (no se distinguen los peciolos)	1
	ausente (se distinguen los peciolos)	2
<b>Cáliz</b>	pubescente	1
	glabro	2
<b>Forma del fruto</b>	oblongo	1
	oblongo/falcado	2
	ovalado	3
	ovalado/falcado	4
	lineal	5
	lineal/falcado	6
	elíptico	7
<b>Forma del ápice del fruto</b>	mucronado	1
	agudo	2
	obtusos	3
<b>Base del fruto</b>	cuneada con estípite no pronunciado (menor a 5 mm)	1
	cuneada con estípite pronunciado (mayor a 5 mm)	2

<b>Grosor del fruto</b>	grueso (mayor a 3 mm)	1
	no grueso (menor a 2.9 mm)	2
<b>Nudosidad a la altura de la semilla</b>	presente	1
	ausente	2
<b>Venación a la altura de la semilla</b>	presente	1
	ausente	2
<b>Constricciones al nivel de la semilla</b>	ausente	2
	leves (igual o menor a 5 mm)	1
	marcados (mayor a 5.1 mm)	2
<b>No. de foliolos</b>	-	
<b>Longitud del foliolo (cm)</b>	-	
<b>Ancho del foliolo (cm)</b>	-	
<b>Longitud de la flor (mm)</b>	-	
<b>Longitud de las alas (mm)</b>	-	
<b>Ancho de las alas (mm)</b>	-	
<b>Longitud del estandarte (mm)</b>	-	
<b>Ancho del estandarte de la flor (mm)</b>	-	
<b>Longitud de la quilla (mm)</b>	-	
<b>Ancho de la quilla (mm)</b>	-	
<b>Longitud de los estambres (mm)</b>	-	
<b>Longitud del pistilo (mm)</b>	-	
<b>Longitud del fruto (cm)</b>	-	
<b>Ancho del fruto (cm)</b>	-	
<b>No. de semillas</b>	-	

Los caracteres cuantitativos que presentan guiones fueron recabados como números enteros (e.g. 1, 2, 3, etc) para el caso de No. de foliolos y No. de semillas y como números enteros con fracciones para el caso de las medidas de longitud o ancho según fue el caso (e.g. 1.3 cm) que fueron estandarizadas con una medida de tendencia central (moda o mediana).

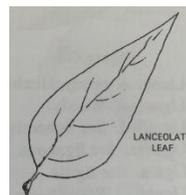
Tabla 8. Glosario de referencia para interpretar los caracteres y los estados de carácter para el foliolo, flor y fruto (Heining, 1899; Font Quer, 1975; Moreno, 1984; Harris y Harris, 1994; Hickey y King, 2000; Avalos *et al.*, 2012).

### Forma del foliolo o del fruto

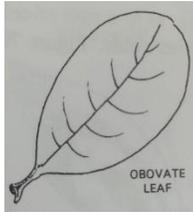
1. Ovada: Con la base más amplia que el ápice, forma que recuerda a un huevo



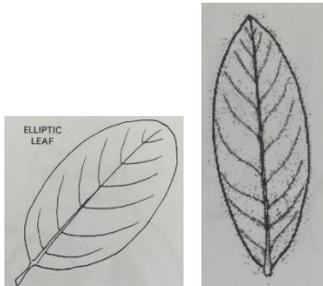
2. Lanceolada: Con la parte basal más ancha que la apical, y con una longitud mayor que la amplitud, forma que recuerda a una lanza



3. Obovada: Inverso de ovado, con el ápice más amplio que la base



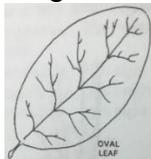
4. Elíptica: Ovalo estrecho, más ancho en el medio y más estrecho en los dos extremos iguales, que pueden ser redondeados



5. Oblonga: Más largo que ancho y lados casi paralelos



6. Ovalada: Ampliamente elíptica, lo más ancho en la mitad de la longitud



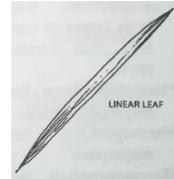
7. Oblongo/falcado: Más largo que ancho y en forma de hoz



8. Ovalado/falcado: Ampliamente elíptica, lo más ancho en la mitad de la longitud y en forma de hoz



9. Lineal: Prolongado y angosto, de márgenes más o menos paralelos



10. Lineal/falcado: Prolongado y angosto y en forma de hoz



11. Orbicular: Con contorno circular



12. Lomento: Fruto seco e indehiscente que se fragmenta transversalmente en segmentos con una sola semilla cada uno



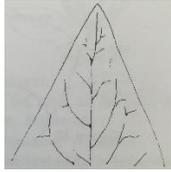
13. Reniforme: En forma de hoz pronunciado



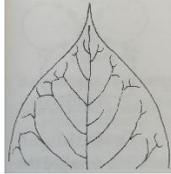
### Forma del ápice del foliolo o fruto

1. Agudo: Ápice puntiagudo con los lados más o menos rectos,

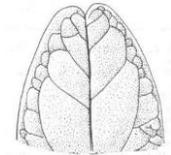
formando un ángulo menor a 90



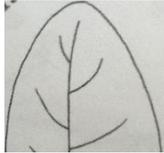
2. Acuminado: Que disminuye gradualmente hasta un punto afilado y formando lados cóncavos a lo largo de la punta



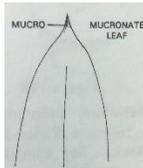
3. Retuso (depresión mayor a 3 mm): Ápice redondeado con una depresión escasa en medio de los márgenes convexos



4. Leve retuso (depresión menor a 2.9 mm)
5. Redondeado: Los márgenes y el ápice forman un arco continuo

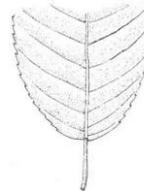


6. Mucronado: Que termina abruptamente en una proyección corta, rígida y aguda



### Forma de la base del foliolo o fruto

1. Redondeada: Los márgenes y la base forman un arco continuo



2. Cordada: Con dos lóbulos redondeados en forma de corazón invertido



3. Cuneada: Márgenes rectos o cóncavos formando un ángulo de 45-90



### Indumento

1. Pubescente: Con tricomas simples, delgados y rectos



2. Glabro: Sin ningún tipo de indumento



3. Puberulento: Con tricomas simples, muy cortos y escasos o poco pubescente

### Tipo de inflorescencia

1. Terminal: Que se ubica en la punta o en ápice



2. Axilar: Que se ubica en la zona de la axila



3. Inflorescencia densa: Inflorescencia con abundante cantidad de flores a tal grado que no se distinguen los peciolos de las flores que la componen

- 3.1 Presente: no se distinguen los peciolos



- 3.2 Ausente: se distinguen los peciolos

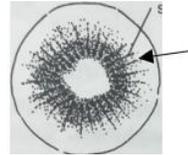


### Características del fruto

1. Nudosidad: marcada coloración a la altura de la cámara seminal

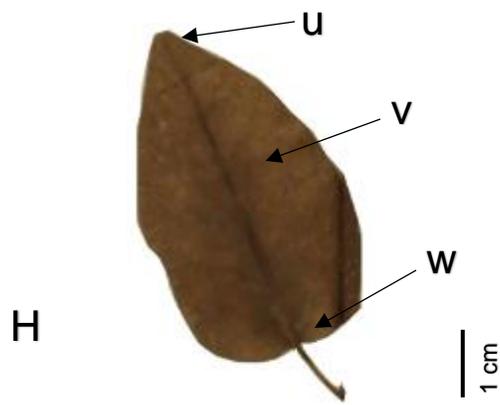
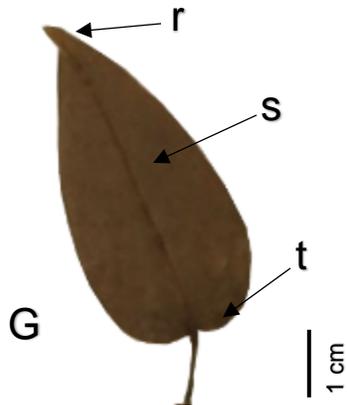
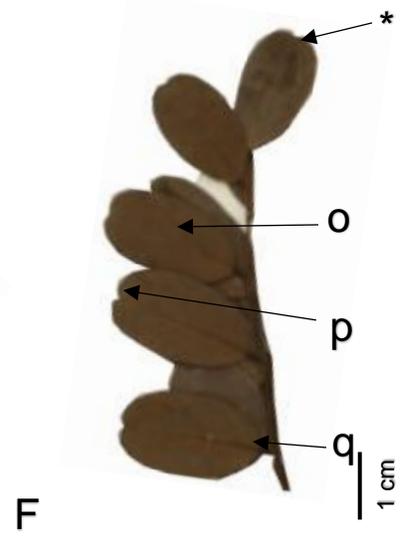
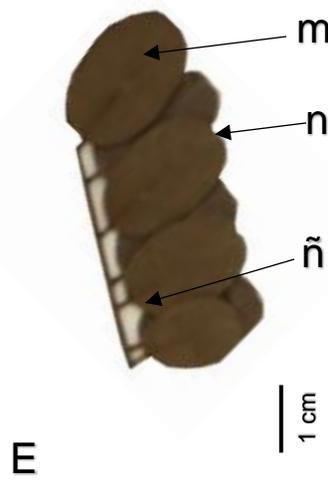
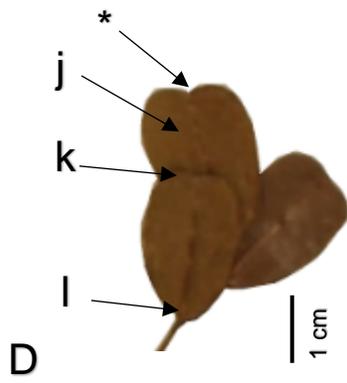
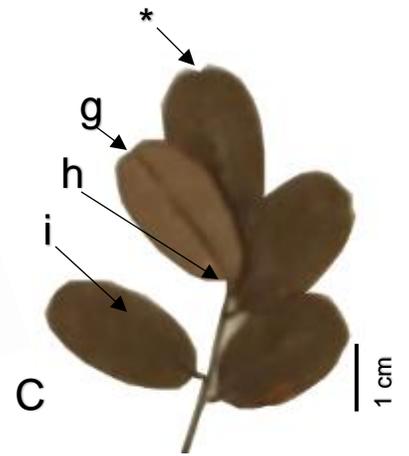
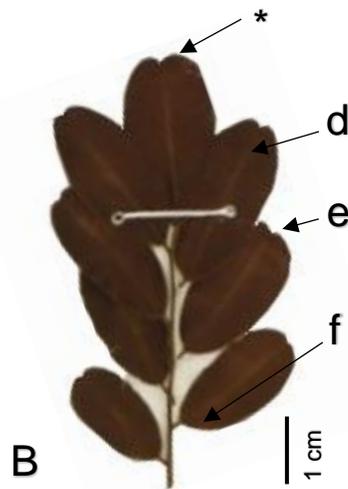
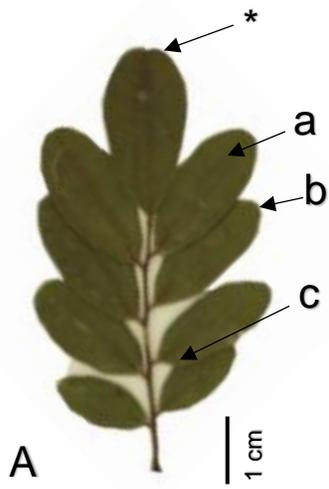


2. Venación: nervios foliares a la altura de la cámara seminal

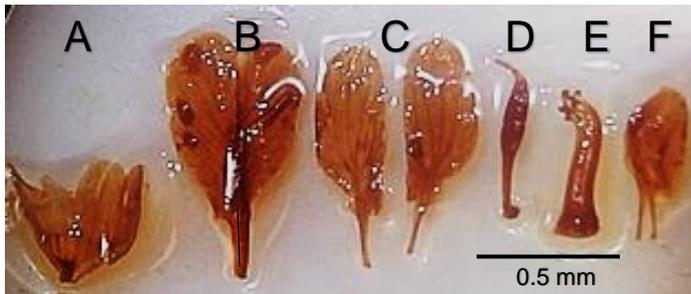


3. Constrictiones al nivel de la cámara seminal

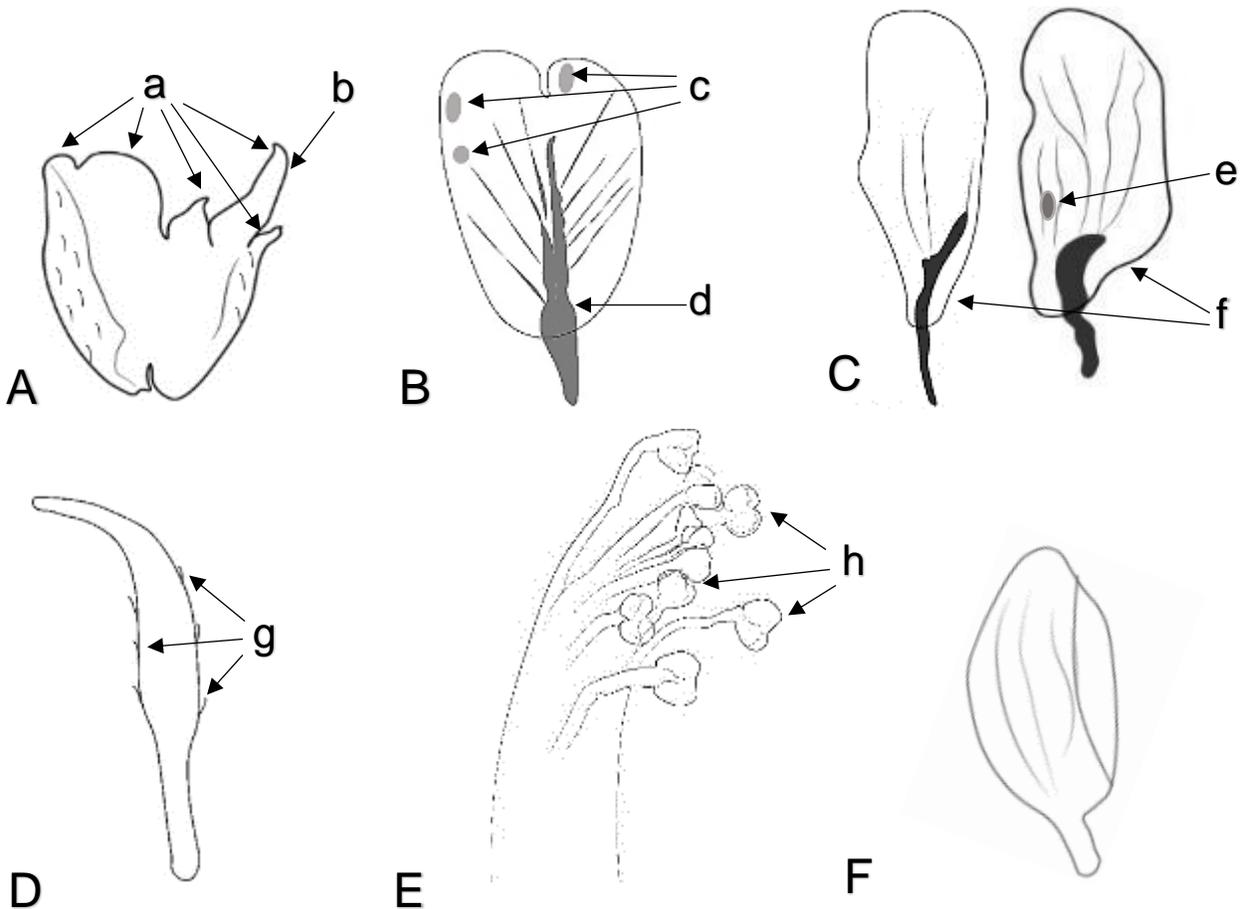




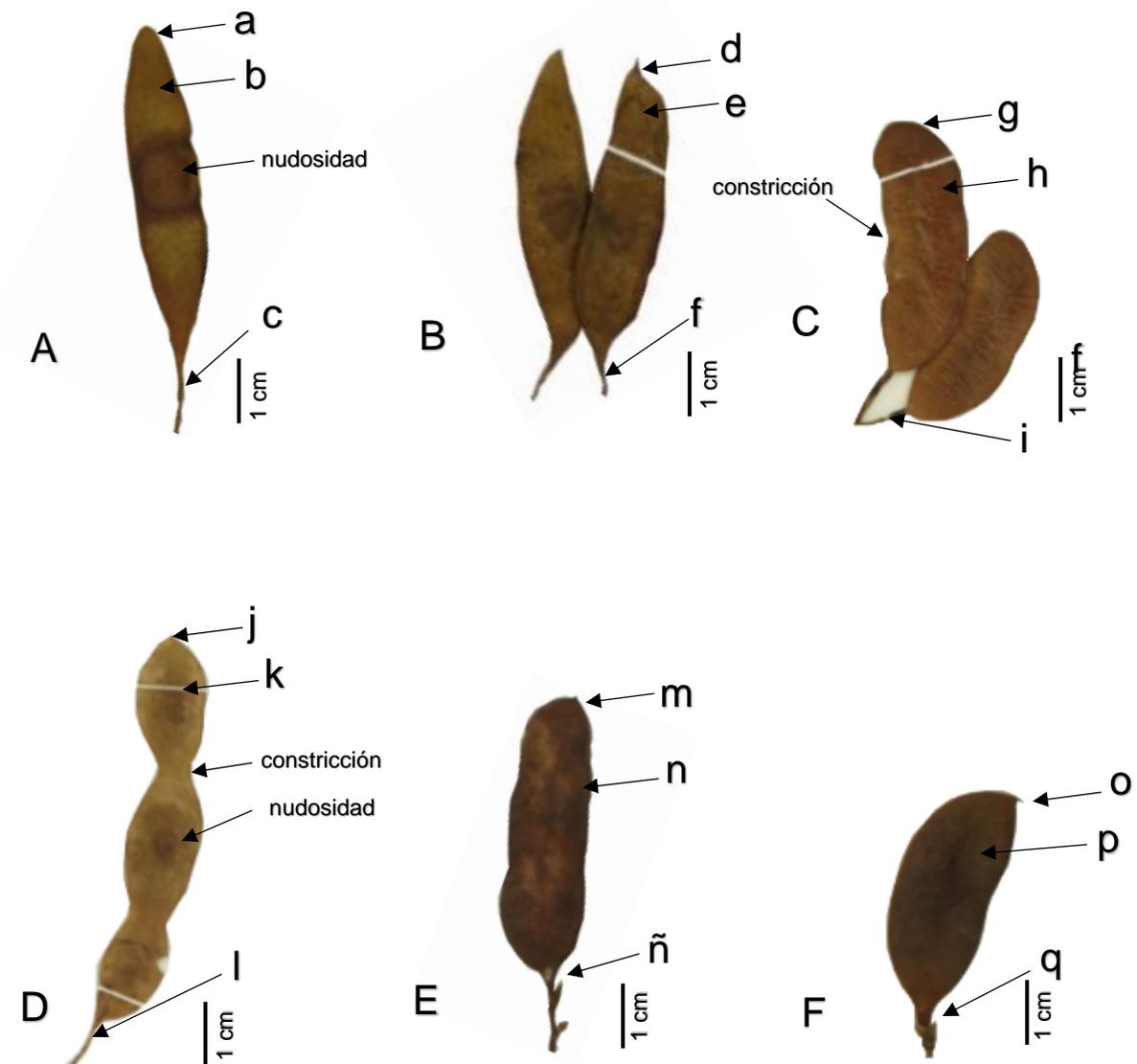
**Figura 2.** Diversidad en la forma del foliolo, ápice y base: A) *Dalbergia glabra* (MEXU No.450022), foliolo ovalado (a), ápice redondeado (b), base cuneada (c); B) *Dalbergia glabra* (MEXU No.711695), foliolo obovado (d), ápice retuso (e), base cuneada (f); C) *Dalbergia tabascana* (MEXU No.898749), foliolo ovalado (i), ápice leve retuso (g), base redondeada (h); D) *Dalbergia tabascana* (MEXU No.637489), foliolo obovado (j), ápice retuso (k), base cuneada (l); E) *Dalbergia chontalensis* (MEXU No.550068), foliolo ovalado (m), ápice redondeado (n), base redondeada (ñ); F) *Dalbergia chontalensis* (MEXU No.1007482), foliolo obovado (o), ápice retuso (p), base cuneada (q); G) *Dalbergia brownei* (MEXU No.1231317), foliolo aislado lanceolado (s), ápice acuminado (r), base subcordada (t); H) *Dalbergia brownei* (MEXU No.260289), foliolo aislado ovado (v), ápice agudo (u), base subcordada (w). \* ápice del foliolo terminal leve retuso



**Figura 3.** Flor disectada de *Dalbergia chontalensis* (MEXU No. 1056310). A) caliz, B) estandarte, C) alas, D) pistilo, E) estambres, F) quilla.



**Figura 4.** Dibujos propios a detalle de estructuras florales de *Dalbergia chontalensis* (MEXU No. 1056310): A) caliz estriguloso con cinco lobulos (a), el carinal mayor a los demás (b); B) estandarte con base carnosa generalmente hasta la mitad de este (d), a veces con presencia de vesículas (c); C) alas con base cuneada (f), a veces con presencia de vesículas (e); D) pistilo ciliado (g); E) estambres con anteras ditecas (h); F) quilla.



**Figura 5.** Diversidad de la forma del fruto, ápice y de la base: A) *Dalbergia glabra* (MEXU No.829561), fruto lineal (b), ápice agudo (a), estípite delgado y pronunciado (c); B) *Dalbergia glabra* (MEXU. No. 8770090), fruto lineal (e), ápice acuminado (d), estípite delgado y reducido (f); C) *Dalbergia tabascana* (MEXU. No. 203433), fruto falcado (h), ápice redondeado (g), estípite reducido (i); D) *Dalbergia chontalensis* (MEXU No. 1256492), fruto elíptico (k), ápice acuminado (j), estípite delgado y pronunciado (l); E) *Dalbergia brownei* (MEXU No. 868268), fruto oblongo (n), ápice redondeado (m), estípite reducido (ñ); F) *Dalbergia brownei* (MEXU No. 848204), fruto falcado (p), ápice mucronado (o), estípite reducido (q).

## **Análisis de Coordenadas Principales (PCoA)**

Con base en los datos morfológicos obtenidos (cuantitativos y cualitativos), se generaron dos matrices de datos, una para caracteres del foliolo y flor y la otra de caracteres del foliolo y del fruto, los cuales se analizaron independientemente por medio del análisis de coordenadas principales, con el objetivo de evitar problemas metodológicos computacionales por la ausencia de flor o fruto.

El análisis de PCoA se interpreta en conjunto con la disposición de las flechas rojas, que indican el carácter como vector en el gráfico resultante, así como los valores de los “loadings” que sean más cercanos a 1, los cuales indican como influye cada carácter en determinado agrupamiento.

La primera matriz de los caracteres vegetativos y de la flor (Anexo 3) se integró por 91 individuos, con caracteres cuantitativos y cualitativos, 10 caracteres del foliolo y 13 de la flor. Los resultados del análisis de PCoA mediante la evaluación de los eigenvalores, loadings y los eigenvectores, arrojaron que los eigenvalores para los dos primeros componentes representan el 47.61 % de la variación (suma del valor Relative\_eig para la fila uno y dos, marcados con un recuadro rojo, multiplicado por 100 del Anexo 4), por lo que fueron seleccionados para graficar la información contenida en la matriz.

En la Figura 6 se muestra el gráfico resultante del análisis PCoA para los caracteres vegetativos y de la flor, donde se observan tres agrupamientos: A) compuesto por representantes de la especie *D. glabra*; B) por representantes de la especie *D. brownei*; C) por representantes de la especie *D. tabascana* y *D. chontalensis*.

El grupo A que está integrado por representantes de la especie *D. glabra*, se correlacionó positivamente con la coordenada 2, dado por el carácter densidad de la inflorescencia, ya que presentó el valor más alto positivo (0.82, valor marcado con un recuadro azul del Anexo 4.1), donde estos individuos presentan inflorescencias densas.

El grupo B que está integrado por los individuos que representan a la especie *D. brownei*, que se correlacionó positiva y negativamente con la coordenada 1, dada por los caracteres longitud y ancho del foliolo, así como indumento en el envés, ya que presentaron los valores más altos positivos y negativos (0.8, 0.9, 0.7 y -0.7, -0.8, -0.65, respectivamente, valores marcados con un recuadro amarillo del Anexo 4.1 y 6.1). Los individuos de *D. brownei* presentan los foliolos más grandes con respecto a los representantes de los dos agrupamientos restantes, con un intervalo longitud del foliolo de 4 a 7 cm, así como un intervalo en el ancho del foliolo de 3 a 4 cm y con indumento puberulento a glabro.

En tanto que los individuos que representan a las especies *D. glabra*, *D. tabascana* y *D. chontalensis*, distribuidos en los grupos A y C, presentaron una correlación negativa y positiva con la coordenada 1, dado por los caracteres forma del foliolo, forma del ápice del foliolo y forma de la base del foliolo, ya que presentaron los valores más altos negativos y positivos (-0.9, -0.84, -0.87 y 0.9, 0.7, 0.8, respectivamente, valores marcados con un recuadro naranja del Anexo 4.1 y 6.1), pues presentan generalmente forma obovada, ápice cordado y base aguda. Esta combinación de caracteres los diferencia de *D. brownei*, que presenta forma del foliolo ovada, ápice agudo y base redondeada a subcordada.

El grupo C se integró por representantes de las especies *D. tabascanana* y *D. chontalensis*, que están correlacionados negativamente en la coordenada 2, dado por el carácter longitud del estandarte de la flor y longitud del pedicelo, ya que presentaron los valores más altos negativamente (-0.75 y -0.69, valores marcados con un recuadro morado del Anexo 4.1). Estos individuos se caracterizan por presentar flores de mayor tamaño, con un intervalo de longitud del estandarte de 0.7 a 0.9 mm en *D. tabascanana* y 0.9 mm a 1 cm en *D. chontalensis*, en tanto una longitud del pedicelo de 0.2 mm y 0.2 a 0.3 mm, respectivamente, que es de mayor tamaño en comparación con las especies de los otros agrupamientos. Sin embargo, diez individuos de la especie *D. brownei* se dispusieron también orientados hacia la coordenada 2, y al ser analizados sus datos en las matrices, estos comparten caracteres florales presentes en *D. tabascanana* y *D. chontalensis*. Estos caracteres son la longitud del estandarte y del pedicelo con un tamaño mayor, ya que presentan una longitud del estandarte de 0.9 mm y una longitud del pedicelo de 0.2 mm. Por el contrario el agrupamiento A, conformado por representantes de *D. glabra*, presentan un intervalo de longitud del estandarte de 0.4 a 0.6 mm y una longitud del pedicelo de 0.1 mm.



del foliolo y 10 del fruto. Los resultados del análisis de PCoA arrojaron que los eigenvalores de los dos primeros componentes representan el 43.2% de la variación (suma del valor Relative\_eig para la fila uno y dos, marcados con un recuadro rojo, multiplicado por 100 del Anexo 6).

En la Figura 7 se muestra el grafico resultante del análisis PCoA para los caracteres vegetativos y de fruto, donde se observan tres agrupamientos: A) compuesto por representantes de la especie *D. glabra* y *D. chontalensis*; B) compuesto por representantes de la especie *D. brownei*; C) compuesto por representantes de la especie *D. tabascana*.

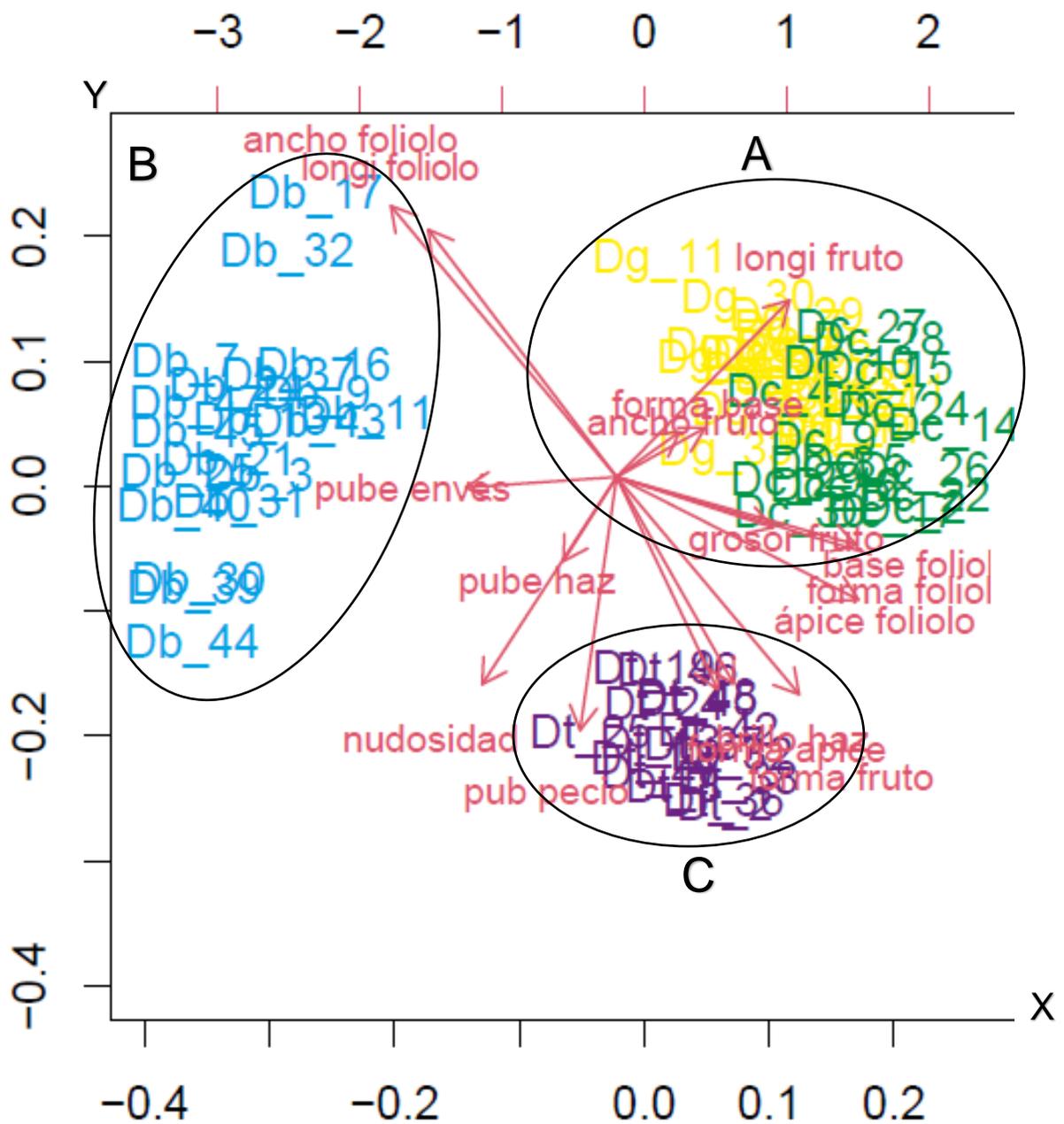
El grupo A que está integrado por representantes de las especies *D. glabra* y *D. chontalensis*, se correlacionó positivamente con la coordenada 1, dada por el carácter longitud del fruto, ya que presenta uno de los valores más altos positivos (0.65, valor marcado con un recuadro verde claro del Anexo 6.1). Estos individuos comparten los frutos de mayor longitud, ambos con un intervalo de longitud de 6 a 10 cm, carácter que no es compartido con los representantes de *D. tabascana* y *D. brownei*, pues estos presentan un intervalo de la longitud del fruto de 2 a 3 cm.

La formación del grupo B conformado por representantes de la especie *D. brownei* dado por los caracteres del foliolo, fue congruente con el grupo B del análisis anterior.

El grupo C se integró por representantes de la especie *D. tabascana* que se correlacionó negativamente con la coordenada 2, dada por el carácter nudosidad a la altura de la cámara seminal (igual a coloración oscura al nivel de la cámara seminal) y forma del ápice del fruto, ya que presentaron los valores más altos

negativamente (-0.63 y -0.7, valores marcados con un recuadro verde oscuro del Anexo 6.1). Los individuos de este grupo se caracterizan por no presentar una coloración oscura al nivel de la semilla y una forma redondeada en el ápice del fruto.

Finalmente, los miembros de los agrupamientos A y C que son los representantes de *D. glabra*, *D. chontalensis* y *D. tabascanana*, se encuentran correlacionados positivamente con la coordenada 1, dada por el carácter grosor del fruto, ya que presenta uno de los valores más alto positivo (0.9, valor marcado con un recuadro rojo del Anexo 6.1), pues estos presentan un grosor menor a 2.9 mm, que a diferencia de *D. brownei*, sus frutos presentar un grosor igual o mayor a 3 mm.



**Figura 7.** Grafica del resultado del análisis de PCoA para la matriz de caracteres vegetativos y de fruto. Las flechas rojas indican el carácter como vector. La coordenada uno está representada por el eje de las X y la coordenada dos está representada por el eje de las Y. En los óvalos se muestran los agrupamientos que están integrados por: **A)** representantes de la especie *Dalbergia glabra* (amarillo) y *Dalbergia chontalensis* (verde); **B)** representantes de la especie *Dalbergia brownei* (azul); **C)** representantes de la especie *Dalbergia tabascana* (morado).

Las cuatro especies comparten la hoja compuesta, variando en el número de foliolos. En cuanto al carácter forma del foliolo, es compartido por *D. glabra* y *D. tabascana* y *D. chontalensis*, generalmente de forma obovada, aunque también presentan forma ovalada u oblonga. La forma del ápice en el foliolo terminal generalmente es retuso, mientras que en los demás foliolos es retuso a obtuso y la forma de la base es cuneada a redondeada; en tanto para *D. brownei*, la forma del foliolo es generalmente ovada a lanceolada, con forma del ápice agudo a acuminado y forma de la base redondeada a subcordada.

Respecto a los caracteres florales, las cuatro especies comparten el cáliz campanulado con cinco lóbulos, el carinal más largo que los demás; pétalos blancos-amarillentos; estandarte obovado con ápice cordado y base cuneada; alas con forma obovada a ovalada; quilla obovada a ovalada, auriculada en la parte adaxial; estambres diez, monadelfos o diadelfos; pistilo estipitado; ovario y estilo ligeramente arqueado. Las especies presentan un poco más de variación en la morfología del fruto (Figura 5). *D. glabra* presenta fruto con forma lineal, no engrosado, casi papiráceo, sin constricciones al nivel de la cámara seminal, ápice acuminado a agudo y marcada nudosidad a la altura de la semilla. *D. tabascana* presenta fruto con forma ovalada a falcada, no engrosado o muy poco, con leves constricciones al nivel de la cámara seminal, el ápice presenta una forma redondeada y sin nudosidad a la altura de la semilla. *D. chontalensis* presenta fruto elíptico, no engrosado, con marcadas constricciones al nivel de la cámara seminal, el ápice agudo a acuminado, con marcada nudosidad a la altura de la cámara seminal. *D. brownei* presenta un fruto ovalado a oblongo, a veces falcado, engrosado al madurar, leves constricciones al nivel de la cámara seminal, el ápice

presenta una forma redondeada o mucronada y sin nudosidad a la altura de la cámara seminal.

En la Tabla 9 se muestran de manera concreta los caracteres y sus estados de carácter que fueron distintivos para cada especie.

Tabla 9. Caracteres y estados de carácter que distinguen a cada una de las cuatro especies del clado *D. brownei*

<b><i>Dalbergia brownei</i></b>	<b><i>Dalbergia glabra</i></b>	<b><i>Dalbergia tabascana</i></b>	<b><i>Dalbergia chontalensis</i></b>
<b>Foliolo</b>	<b>Foliolo</b>	<b>Foliolo</b>	<b>Foliolo</b>
longitud y ancho del foliolo más amplio	forma del foliolo obovada, aunque también presentan forma ovalada u oblonga	Forma del foliolo obovada, aunque también presentan forma ovalada u oblonga	forma del foliolo obovada, aunque también presentan forma ovalada u oblonga
forma del foliolo es generalmente ovada a lanceolada	ápice del foliolo terminal es generalmente retuso, mientras que en los demás foliolos es retuso a obtuso	ápice del foliolo terminal generalmente retuso, mientras que en los demás foliolos es retuso a obtuso	ápice del foliolo terminal generalmente retuso, mientras que en los demás foliolos es retuso a obtuso
forma del ápice agudo a acuminado	forma de la base es cuneada a redondeada	forma de la base cuneada a redondeada	base es cuneada a redondeada
forma de la base redondeada a subcordada	indumento en el envés puberulento a glabro	indumento en el envés pubescente	indumento en el envés pubescente
<b>Flor</b>	<b>Flor</b>	<b>Flor</b>	<b>Flor</b>
longitud de la flor más grande	indumento en el envés pubescente	longitud de la flor más grande	longitud de la flor más grande
longitud del pedicelo más grande	<b>Flor</b>	longitud del pedicelo más grande	longitud del pedicelo más grande
<b>Fruto</b>	longitud de la flor más pequeña	<b>Fruto</b>	<b>Fruto</b>
forma ovalada a oblonga, a veces falcado	inflorescencia densa	forma ovalada a falcada	fruto de mayor longitud
engrosado al madurar	<b>Fruto</b>	no engrosado o muy poco	forma elíptica
leves constricciones al nivel de la cámara seminal	fruto de mayor longitud	con leves constricciones al nivel de la cámara seminal	no engrosado
	forma lineal		con marcadas constricciones al nivel de la cámara seminal
	no engrosado, casi papiráceo		

el ápice presenta una forma redondeada o mucronada	sin constricciones al nivel de la cámara seminal	ápice redondeado	ápice agudo a acuminado
sin nudosidad a la altura de la semilla	ápice acuminado a agudo	sin nudosidad a la altura de la cámara semilla	con marcada nudosidad a la altura de la cámara seminal
	marcada nudosidad a la altura de la cámara seminal		

## Análisis filogenéticos

### Selección del modelo de evolución molecular

El modelo de evolución molecular que mejor se ajustó a los datos de las matrices para los marcadores del intrón *trnL*, el intrón entre *trnH-psbA* y el marcador ITS, fue el modelo evolutivo “general time reversible” (GTR), más la distribución gamma (G) y sitios invariantes (I).

Para el análisis de evidencia total, el modelo evolutivo seleccionado fue GTR + G para la partición de los nucleótidos, y el modelo evolutivo MK se aplicó a la partición de los gaps y los datos morfológicos codificados.

### Marcadores de plastidio

#### Intrón del gen *trnL* - UUA

Para los análisis filogenéticos del marcador genético del intrón *trnL*, se obtuvieron 14 secuencias para el conjunto de las cuatro especies pertenecientes al clado *D. brownei*, diez provenientes de los ejemplares de herbario, así como cuatro de las recolectas de campo, además se utilizaron 24 secuencias del trabajo de Sotuyo (en preparación): nueve secuencias pertenecientes a las cuatro especies

del clado *D. brownei*, 13 secuencias que corresponden a especies de los tres clados restantes de dalbergias que se reconocen para México en el trabajo mencionado anteriormente, que es el clado *D. congestiflora*, clado *D. granadillo* y clado *D. ecastaphyllum*, y dos secuencias que corresponden a *Aeschynomene* spp. y *Pictetia* spp. que son reconocidos como grupos cercanamente relacionados a *Dalbergia* con base en estudios previos. La matriz resultante de las secuencias alineadas consistió en 39 terminales con 592 caracteres.

Los resultados del análisis de Inferencia Bayesiana (IB) y Máxima Verosimilitud (MV) (Figuras 8 y 9) recuperaron a *Dalbergia* como grupo monofilético con un fuerte apoyo 0.99 pp (probabilidad posterior)/ 91 bt (bootstrap). Al interior del clado de *Dalbergia* para ambos análisis, se recuperaron los cuatro clados reconocidos para México (clados A, B, C, D). El clado *D. ecastaphyllum* (*D. ecastaphyllum* y *D. monetaria*) con un apoyo fuerte de 0.95 pp en IB (A) y moderado de 79 bt en MV (C); el clado *D. granadillo* (*D. cuscatlanica*, *D. granadillo*, *D. retusa*) con fuerte apoyo de 0.99 pp en IB (C) y moderado de 84 bt en MV (B); el clado *D. congestiflora* (*D. agudeloj*, *D. paloescrito*, *D. stevensonii*) con un fuerte apoyo de 0.99 pp en IB (B) y 96 bt en MV (A) y finalmente el clado D o clado *D. brownei* (*D. chontalensis*, *D. brownei*, *D. glabra*, *D. tabascana*) con un apoyo moderado de 0.83 pp en IB y un bajo apoyo de 55 bt en MV.

Los cuatro clados recuperados en las topologías resultantes de ambos análisis no son totalmente similares. En IB (Figura 8) se observó una tricotomía formada por *Aeschynomene compacta*, *Pictetia sulcata* y el clado *Dalbergia* spp. Dentro de *Dalbergia* se observó una tricotomía con fuerte apoyo (0.99 pp) formada por el clado *D. ecastaphyllum* (A) que tuvo un fuerte apoyo (0.95 pp), el clado *D.*

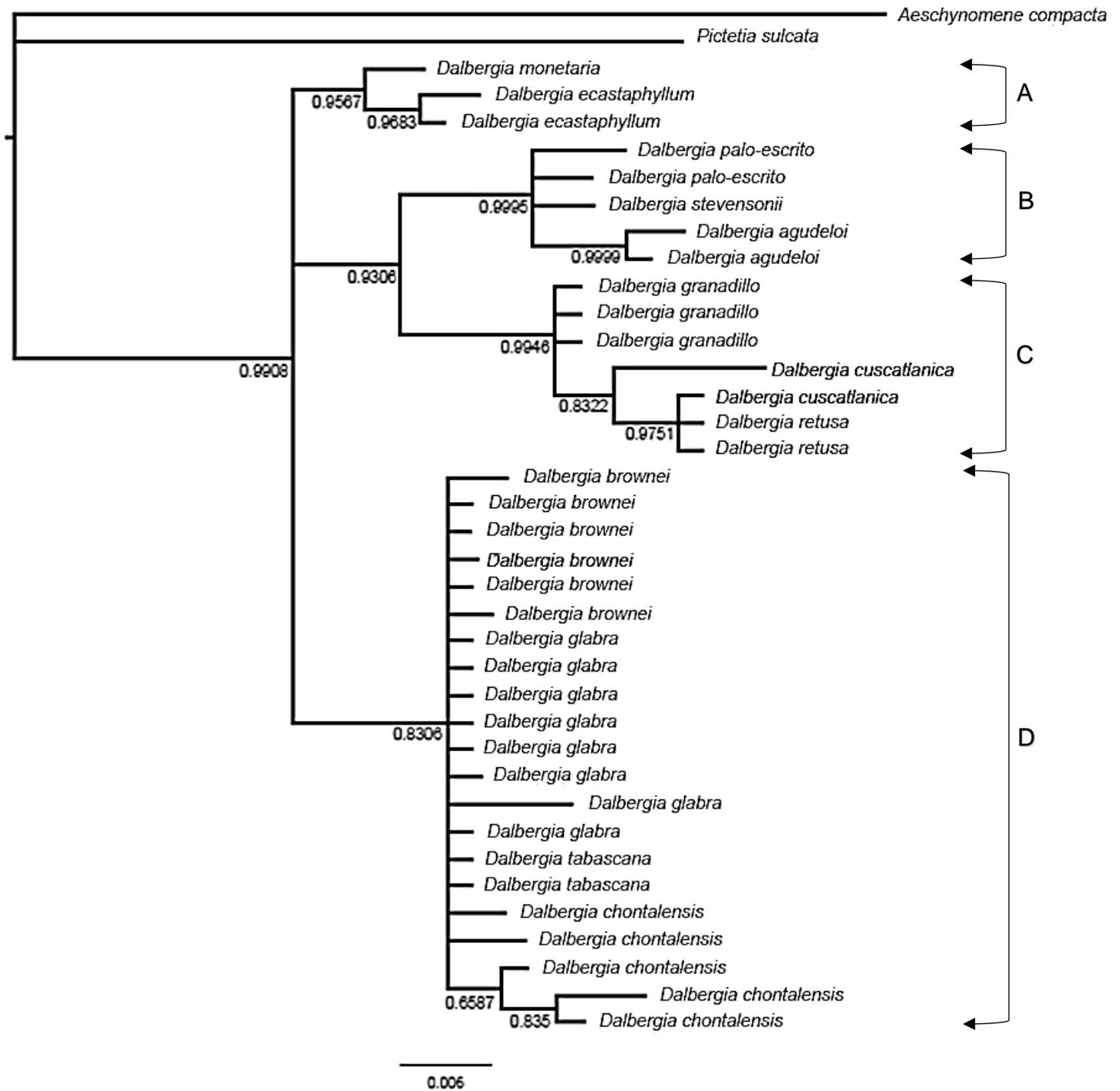
*congestiflora*-*D. granadillo* (B-C) con un fuerte apoyo (0.93 pp) y el clado *D. brownei* (D) con un apoyo moderado (0.83 pp), en tanto en MV se observó una dicotomía con un apoyo fuerte (91 bt) formada por el clado *D. congestiflora*-*D. granadillo* (A-B) con un apoyo moderado (71 bt) y el clado *D. ecastaphyllum*-*D. brownei* (C-D) con un apoyo bajo (33 bt).

Respecto al clado *D. brownei sensu lato* (D) en ambos análisis permaneció como grupo monofilético con un valor medio-bajo de apoyo de 0.83 pp/55 bt. Mientras que en el análisis de IB se observó una politomía entre los individuos que representan a las especies *D. brownei*, *D. glabra*, *D. tabascanana* y *D. chontalensis*, excepto tres individuos de *D. chontalensis* que se encuentran formando un subclado con un valor bajo de 0.65 pp.

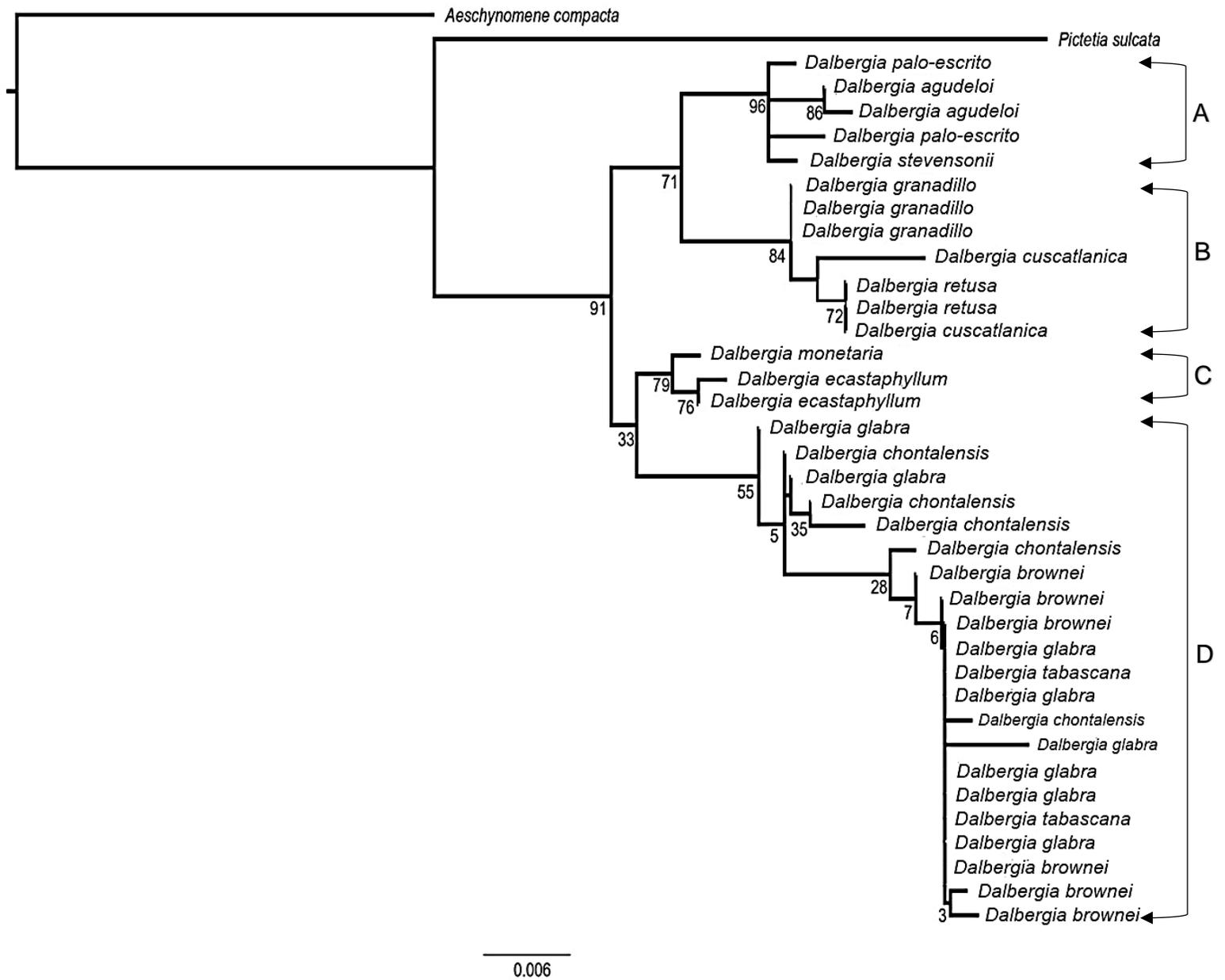
En cuanto al análisis de MV (Figura 9), se observó como grupo externo a *Aeschynomene compacta* y como grupo hermano del clado *Dalbergia* spp. a *Pictetia sulcata*. Con respecto al clado *D. brownei* (D), un representante de *D. glabra* se observó como hermano del clado conformado por el resto de los taxa incluidos con un apoyo de 55 bt. A continuación de forma gradual y con un apoyo bajo de 5 bt, se observó una tricotomía formada por un individuo de *D. chontalensis*, un subclado conformado por representantes de *D. chontalensis* y *D. glabra*, el cual formó a la vez un clado interno conformado por dos representantes de *D. chontalensis* con un apoyo bajo de 35 bt, y el subclado compuesto por representantes de *D. brownei*, *D. glabra*, *D. tabascanana* y *D. chontalensis* con un valor de apoyo bajo de 28 bt. En este subclado se observó a un representante de *D. chontalensis* como hermano al subclado conformado por el resto de los taxa incluidos, donde se observó a la vez a un representante de *D. brownei* como hermano del subclado conformado por el

resto de los taxa incluidos con un apoyo muy bajo de 7 bt, en este subclado nuevamente se observó a un representante de *D. brownei* como hermano al subclado compuesto por una politomía entre 11 terminales que representan a las especies *D. brownei*, *D. glabra*, *D. tabascanana* y *D. chontalensis* con un apoyo muy bajo de 6 bt, en el cual se formó a la vez un subclado formado por dos representantes de *D. brownei* con un valor muy bajo de apoyo de 3 bt.

Los árboles filogenéticos producidos bajo Inferencia Bayesiana como de Máxima Verosimilitud se muestran en las Figuras 8 y 9, respectivamente.



**Figura 8.** Árbol filogenético obtenido bajo el criterio de Inferencia Bayesiana con base en el intrón del gen *trnL*. Los valores de la probabilidad posterior se muestran bajo las ramas. **A)** clado *Dalbergia ecastaphyllum*; **B)** clado *Dalbergia congestiflora*; **C)** clado *Dalbergia granadillo*; **D)** clado *Dalbergia brownei*. Los cuatro clados de dalbergias recuperados representan a los agrupamientos obtenidos por Cabrera & Sotuyo (2017).



**Figura 9.** Árbol filogenético obtenido bajo el criterio de Máxima Verosimilitud con base en el intrón del gen *trnL*. Se presenta el valor de los Bootstrap bajo las ramas. **A)** clado *Dalbergia congestiflora*; **B)** clado *Dalbergia granadillo*; **C)** clado *Dalbergia ecastaphyllum*; **D)** clado *Dalbergia brownei*. Los cuatro clados de dalbergias recuperados representan a los agrupamientos obtenidos por Cabrera & Sotuyo (2017).

## El espaciador intergénico entre *trnH-psbA*

Para el análisis correspondiente al espaciador intergénico entre *trnH-psbA*, se obtuvieron 12 secuencias pertenecientes a las especies del clado *D. brownei*, ocho provenientes de los ejemplares de herbario, así como cuatro de las recolectas de campo, aunado a esto, se incluyeron 21 secuencias de *Dalbergia* spp. de otras regiones del mundo, así como una secuencia que corresponde a *Aeschynomene* sp. como grupo cercanamente relacionado a *Dalbergia*, obtenidas de GenBank. En el Anexo 7 se indican las especies incluidas en el análisis con sus respectivos códigos de acceso a GenBank. La matriz resultante de las secuencias alineadas consistió en 36 terminales y 255 caracteres.

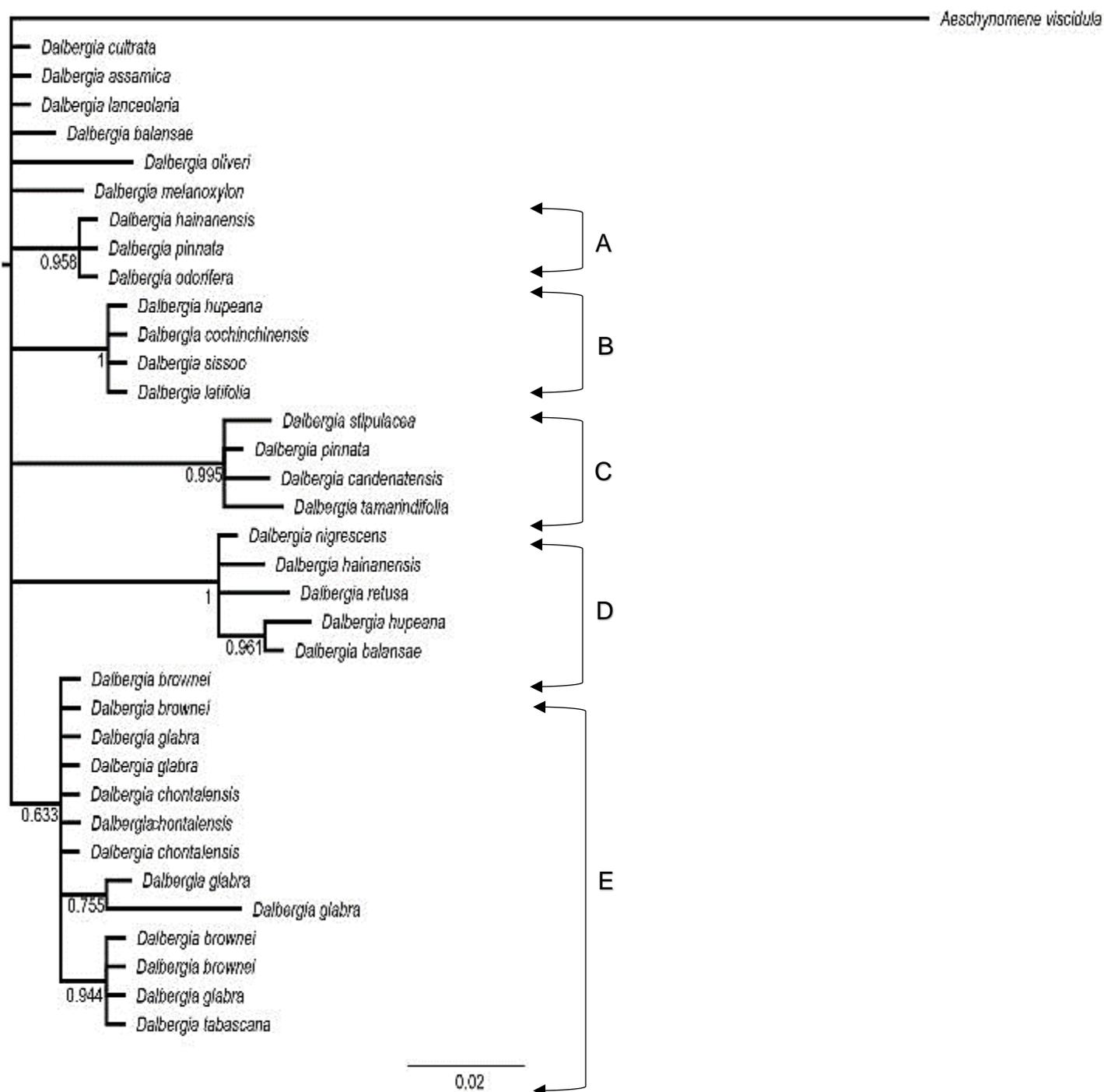
Los resultados de ambos análisis filogenéticos realizados con el espaciador intergénico entre *trnH-psbA* (Figura 10 y 11) recobraron cinco clados (A, B, C, D, E), el clado integrado por los taxa *D. hainanensis-D. pinnata-D. odorifera*, con fuerte apoyo 0.95 pp/92 bt (A en IB y MV), el clado conformado por los taxa *D. hupeana-D. cochinchinensi-D. sisso-D. latifolia* con un apoyo alto 1 pp/97 bt (B en IB y MV), el clado conformado por los taxa *D. stipulacea-D. pinnata-D. candenatensis-D. tamarindifolia* con un fuerte apoyo 0.99 pp/93 bt (C en IB, D en MV), el clado conformado por los taxa *D. retusa-D. nigrescens-D. hainanensis-D. hupeana-D. balansae*, con los máximos valores de apoyo de 1 pp/100 bt (D en IB, C en MV) y el clado compuesto por los taxa *D. brownei-D. tabascana-D. glabra-D. chontalensis*, con valores bajos de apoyo 0.63 pp/54 bt (E en IB y MV).

Bajo el análisis de IB (Figura 10) se observó una politomía compuesta *Aeschynomene viscidula* y las dalbergias representadas por seis terminales y cinco clados (A, B, C, D, E), los cuales a su vez presentan politomías. Respecto al clado

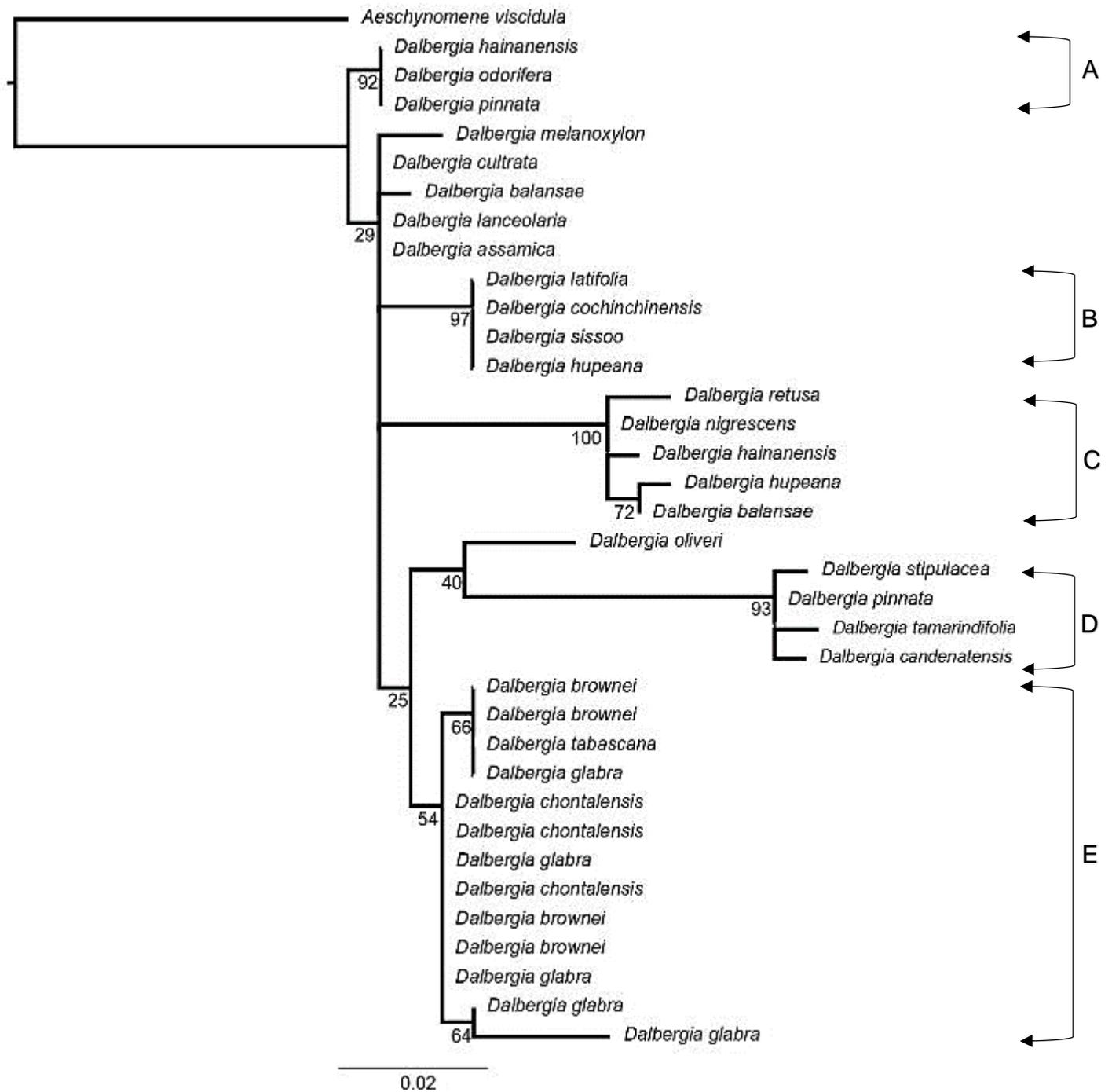
*D. brownei* (E), se observa como grupo monofilético con un apoyo bajo de 0.63 pp, el cual presentó una politomía compuesta por siete terminales de los representantes de *D. brownei*, *D. glabra*, *D. chontalensis* y dos subclados, el primer subclado compuesto por dos representantes de *D. glabra* con un apoyo medio (0.75 pp) y el segundo presentó una politomía integrada por representantes de *D. brownei*, *D. glabra* y *D. tabascana* con un fuerte apoyo (0.94 pp).

Con respecto análisis de MV (Figura 11), se observó a *Aeschynomene viscidula* como grupo externo a *Dalbergia*. El clado A compuesto por los taxa *D. hainanensis*- *D. odorifera*-*D. pinnata* con un apoyo alto de 92 bt, quedó como hermano del clado que presentó con un bajo apoyo de 29 bt y se conformó por una politomía entre cinco terminales (*D. melanoxylon*, *D. cultrata*, *D. balansae*, *D. lanceolaria*, *D. assamica*) y tres clados (B, C, D-E), los cuales a su vez también presentan politomías. Mientras que el clado *D. brownei* (E) se recupera como grupo monofilético con un apoyo bajo de 54 bt, el cual a su interior se observó con una politomía integrada por siete terminales de los representantes de *D. chontalensis*, *D. glabra* y *D. brownei* y dos subclados, el primero con un apoyo bajo de 66 bt igualmente constituido por una politomía con representantes de *D. brownei*, *D. tabascana* y *D. glabra* y el segundo con un apoyo bajo de 64 bt compuesto por dos representantes de *D. glabra*.

Los árboles filogenéticos producidos bajo de Inferencia Bayesiana como de Máxima Verosimilitud se muestran en las Figuras 10 y 11, respectivamente.



**Figura 10.** Árbol filogenético obtenido bajo el criterio de Inferencia Bayesiana con base en el espaciador intergénico entre *trnH-psbA*. Los valores de la probabilidad posterior se muestran bajo las ramas. **A, B, C, D)** cladros con representantes de *Dalbergia spp* que se distribuyen en otras partes del mundo obtenidas en GenBank, **E)** clado *Dalbergia brownei*.



**Figura 11.** Árbol filogenético obtenido bajo el criterio de Máxima Verosimilitud con base en el espaciador intergénico entre *trnH-psbA*. Se presenta el valor de los Bootstrap bajo las ramas. **A, B, C, D)** clados con representantes de *Dalbergia spp* que se distribuyen en otras partes del mundo obtenidas en GenBank, **E)** clado *Dalbergia brownei*.

## Marcador nuclear

### Espaciadores internos transcritos (ITS)

Para el análisis filogenético se obtuvieron seis secuencias para el marcador genético ITS en conjunto para las cuatro especies pertenecientes al clado *D. brownei*, tres provenientes de ejemplares de herbario, así como tres de las recolectas de campo. Además, se utilizaron 39 secuencias del trabajo de Sotuyo (en preparación): 13 secuencias pertenecientes a las cuatro especies del clado *D. brownei*, 20 secuencias que corresponden a especies de los tres clados restantes de dalbergias que se reconocen para México en el trabajo mencionado anteriormente, que es el clado *D. congestiflora*, clado *D. granadillo* y clado *D. ecastaphyllum* y seis secuencias que corresponden a *Aeschynomene* spp., *Pictetia* spp. y *Machaerium* spp. La matriz resultante de las secuencias alineadas consistió en 49 terminales con 749 caracteres.

Las hipótesis generadas con ambos criterios filogenéticos para el marcador ITS (Figura 12 y 13) recuperaron como grupos externos a *Aeschynomene* spp. y *Pictetia* spp. En tanto el clado de *Machaerium* spp. (1 pp/100 bt) se recuperó como grupo hermano de a *Dalbergia* con fuerte apoyo (0.99 pp/96 bt). Se observó a *Dalbergia* como grupo monofilético con un alto apoyo (1 pp/99 bt). Al interior del clado de *Dalbergia* para ambos análisis, se recuperaron los cuatro clados reconocidos para México (clados A, B, C, D, Figuras 12 y 13), el clado A o clado *D. ecastaphyllum* (*D. ecastaphyllum*); el clado B o clado *D. granadillo* (*D. cuscatlanica*, *D. granadillo*, *D. retusa*); el clado C o clado *D. congestiflora* (*D. agudeloi*, *D. paloescrito*, *D. stevensonii*, *D. rhachiflexa*, *D. congestiflora*, *D. tucurensis*, *D.*

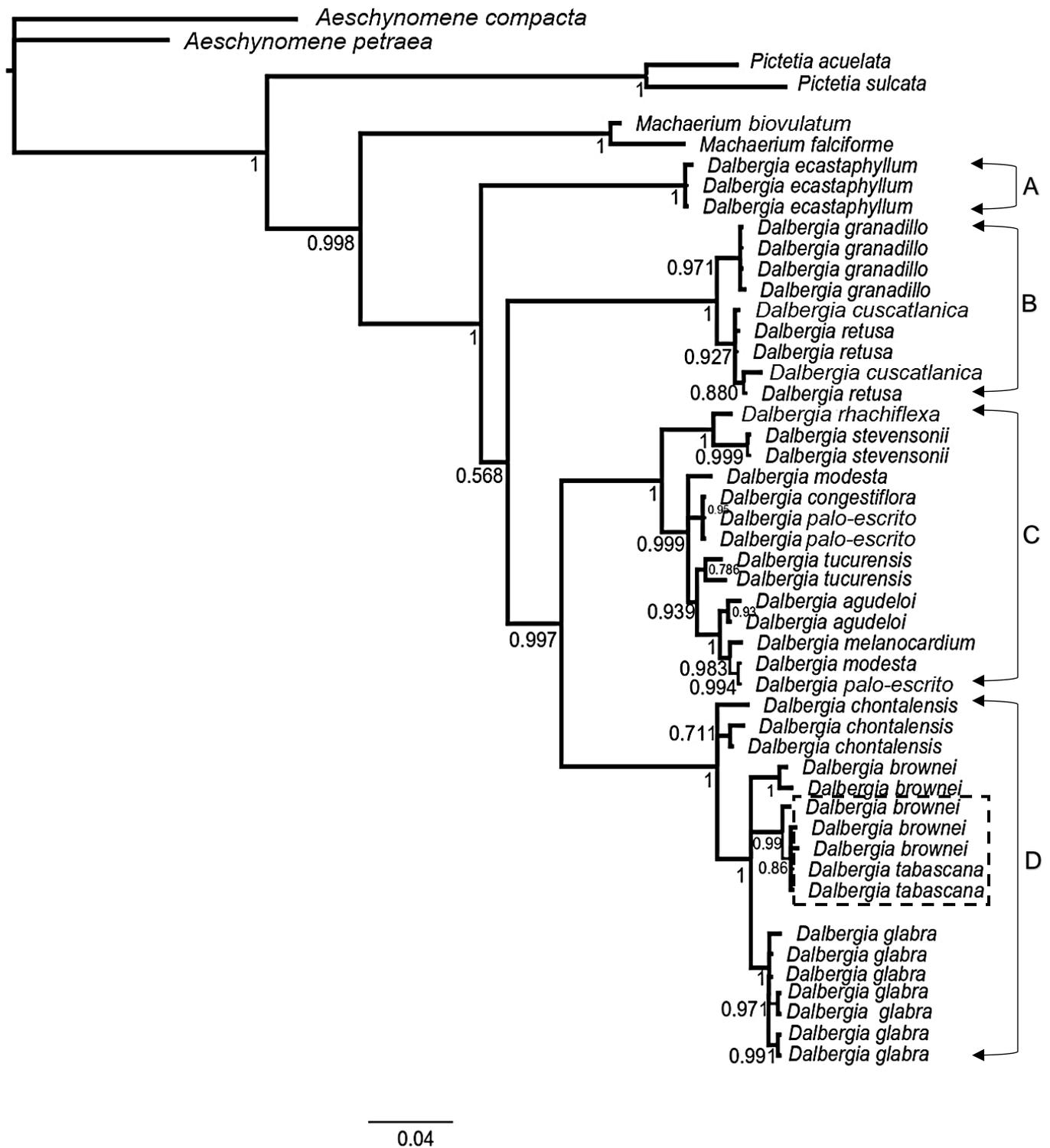
*melanocardium*, *D. modesta*) y finalmente el clado D o clado *D. brownei* (*D. chontalensis*, *D. brownei*, *D. glabra*, *D. tabascanana*), todos estos con los máximos valores de apoyo (1 pp/100 bt) y con una mayor resolución entre las relaciones de los clados con respecto a la información de los marcadores de plastidios (intrón de *trnL*, y el espaciador intergénico entre *trnH-psbA*, mientras que las relaciones internas de estos aún no se mostraron completamente resueltas.

En los resultados de ambos análisis se observó al clado *D. ecastaphyllum* (A) como hermano del clado integrado por los tres clados restantes (B-*D. granadillo*, C-*D. congestiflora* y D-*D. brownei*) con un valor alto de apoyo (1 pp/99 bt), gradualmente se observó una segunda divergencia donde el clado *D. granadillo* (B) quedó como hermano del clado integrado por los clados *D. congestiflora* (C) y *D. brownei* (B) con un valor bajo de apoyo (0.56 pp/52 bt) y finalmente se observó una tercera divergencia donde con el clado *D. congestiflora* (C) quedó como hermano al clado *D. brownei* (B) con un valor alto de apoyo (0.99 pp/89 bt).

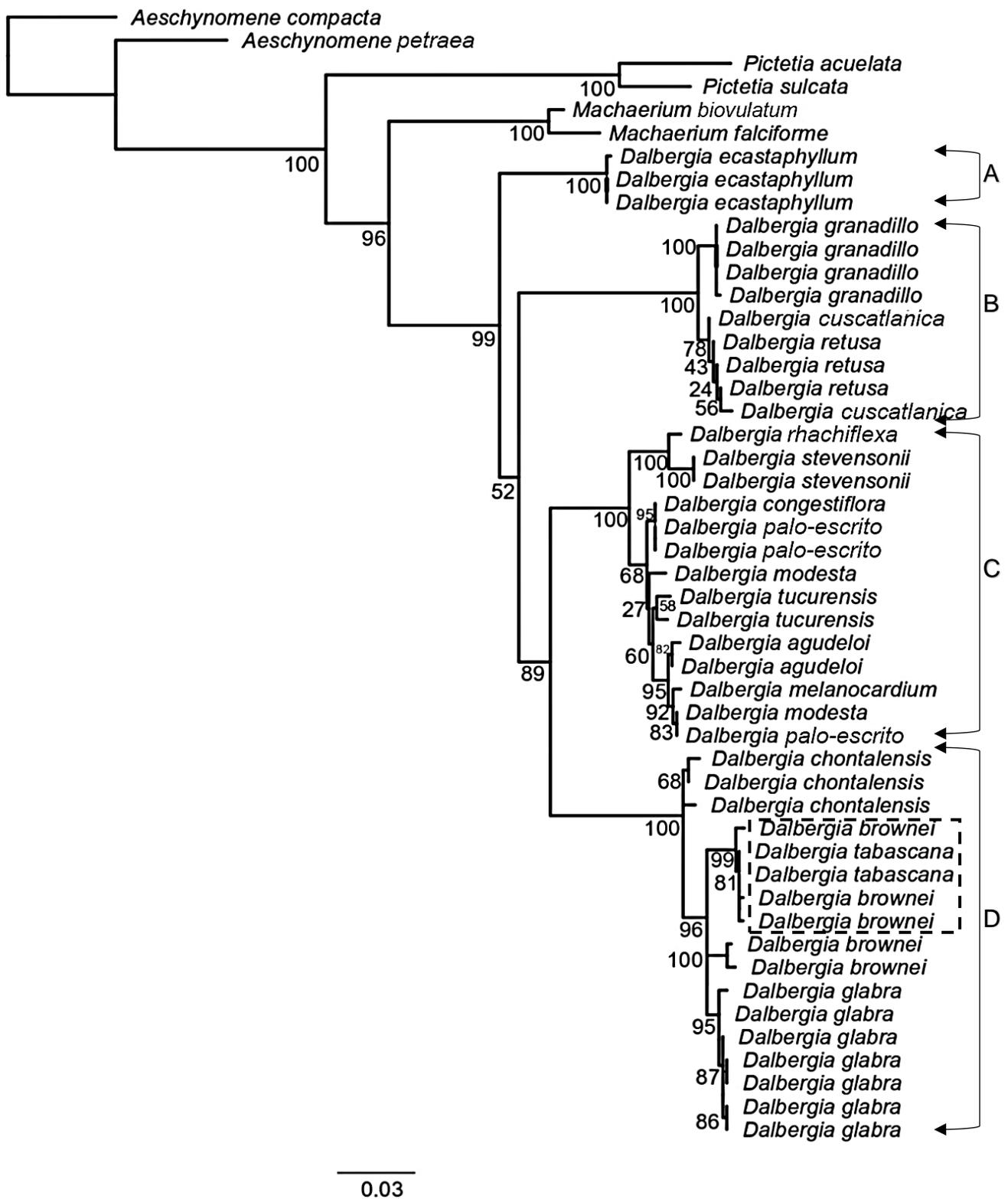
Respecto al clado *D. brownei sensu lato* (D) en ambos análisis se recuperó como grupo monofilético con un apoyo máximo de 1 pp/100 bt. En cuanto a sus relaciones internas para ambos análisis, se observa una tricotomía formada por un representante de la especie *D. chontalensis*, un subclado conformado por dos representantes la especie *D. chontalensis* con un apoyo medio-bajo (0.71 pp/68 bt) y el clado conformado por representantes de las especies *D. brownei*, *D. glabra*, *D. tabascanana*, este último con un apoyo alto (1 pp/96 bt). Este clado se conformó por una tricotomía formada por el subclado integrado por dos representantes de la especie *D. brownei*, con un apoyo alto (1 pp/100 bt), un subclado integrado por los representantes de *D. brownei* y *D. tabascanana* con un apoyo alto (0.99 pp/99 bt),

donde a su vez un representante de *D. brownei* quedó como hermano al subclado que tuvo un apoyo alto de 0.86 pp/81 bt conformado por una politomía entre representantes de *D. brownei* y *D. tabascanana* (cuadro con línea punteada de las Figuras 12 y 13), por lo que la especie *D. brownei* se recuperó como un grupo no monofilético, y finalmente el subclado integrado por los representantes de *D. glabra* que formaron un grupo monofilético con un apoyo alto (1 pp/ 95 bt). Al interior de este último clado bajo el análisis de IB se observó una politomía entre tres terminales y dos subclados, ambos con valores altos de apoyo de 0.9 pp, mientras que en el análisis de MV se recuperó una tricotomía entre dos terminales y un clado en el cual a su interior presenta dos subclados con fuerte apoyo (87, 86 bt).

Los árboles filogenéticos producidos bajo Inferencia Bayesiana como de Máxima Verosimilitud se muestran en las Figuras 12 y 13, respectivamente.



**Figura 12.** Árbol filogenético obtenido bajo el criterio de Inferencia Bayesiana con base en secuencias del marcador ITS. Los valores de la probabilidad posterior se muestran bajo las ramas, el cuadro en línea punteada señala los individuos que representan a la especie *Dalbergia brownei* y *Dalbergia tabascana*. **A)** clado *Dalbergia ecastaphyllum*; **B)** clado *Dalbergia granadillo*; **C)** clado *Dalbergia congestiflora*; **D)** clado *Dalbergia brownei*. Los cuatro clados de dalbergias recuperados representan a los agrupamientos obtenidos por Cabrera & Sotuyo (2017).



**Figura 13.** Árbol filogenético obtenido bajo el criterio de Máxima Verosimilitud con base en el marcador ITS. Se presenta el valor de los Bootstrap bajo las ramas, el cuadro en línea punteada señala los individuos que representan a la especie *Dalbergia browni* y *Dalbergia tabascani*. **A)** clado *Dalbergia ecastaphyllum*; **B)** clado *Dalbergia granadillo*; **C)** clado *Dalbergia congestiflora*; **D)** clado *Dalbergia browni*. Los cuatro clados de dalbergias recuperados representan a los agrupamientos obtenidos por Cabrera & Sotuyo (2017).

## Análisis de Evidencia total

Al ser los árboles filogenéticos basados en el marcador ITS los que presentaron la mayor resolución entre los grupos externos y las relaciones internas de *Dalbergia*, con respecto a los árboles filogenéticos producidos con los marcadores de plastidios (intrón de *trnL*, intrón entre los genes *trnH-psbA*), se seleccionó este marcador genético para los análisis filogenéticos de evidencia total. Para ello, la matriz de los ITS fue editada manualmente en el programa Mesquite, donde los dos extremos de las secuencias en el alineamiento fueron cortados por la presencia de datos faltantes que podrían representar errores durante el proceso de secuenciación. A partir de este alineamiento final, se codificaron los gaps, pues son reconocidos como posible fuente de información, ya que representan eventos tales como inserciones o deleciones visibles a través del alineamiento de secuencias de nucleótidos. La codificación producida por el programa SeqSate arrojó una matriz con 24 gaps codificados, la cual fue concatenada al alineamiento de las secuencias, obteniendo una matriz final de 49 terminales y 570 caracteres.

Con base en los resultados obtenidos en el análisis PCoA para los datos morfológicos de los ejemplares de las especies *D. brownei*, *D. chontalensis*, *D. glabra* y *D. tabascaná*, se seleccionaron aquellos caracteres que mostraron ser informativos para delimitar grupos. Los caracteres elegidos fueron recabados tanto para ejemplares de las especies de dalbergias distribuidas en México que representaron a los tres clados mexicanos restantes (clado *D. ecastaphyllum*, *D. granadillo* y *D. congestiflora*), como especies de los géneros *Aeschynomene*, *Machaerium* y *Pictetia*. La selección se realizó con base en el primer árbol filogenético obtenido con el marcador ITS, eligiendo especies representativas para

cada clado observado (Anexo 8). Con estos datos se generó una matriz de ocho caracteres, sus estados de carácter y su codificación (Tabla 10) (ver Tabla 8 donde se muestra una guía de referencia del carácter de la forma del foliolo y fruto).

Tabla 10. Caracteres, estados de carácter y su codificación de las especies de dalbergias distribuidas en México (clado *D. ecastaphyllum*, *D. granadillo* y *D. congestiflora*) y de los géneros *Aeschynomene*, *Machaerium* y *Pictetia*

<b>Carácter</b>	<b>Estado</b>	<b>Codificación</b>
<b>Hábito</b>	árbol	0
	arbusto con ramas escandentes	1
	arbusto-liana	2
<b>Forma del foliolo</b>	ovada	0
	lanceolada	1
	obovada	2
	elíptica	3
	oblonga	4
	ovado/lanceolado	5
<b>Forma del ápice</b>	agudo	0
	retuso	1
	leve cordado	2
	redondeado	3
	mucronado	4
	acuminado	5
<b>Forma del futo</b>	oblongo	0
	ovalado	1
	ovalado/falcado	2
	lineal	3
	elíptico	4
	orbicular	5
	lomento	6
	falciforme	7
	oblongo/falcado	8
	lineal/hoz	9
<b>Constricciones del fruto a nivel de la cámara seminal</b>	ausente	0
	leves (menor a 4.9 mm)	1
	conspicuas (mayor a 5 mm)	2
<b>Longitud del foliolo (cm)</b>	chico de 0.4-0.9	0
	mediano de 1- 3	1
	grande de 4-6	2

	muy grande, de 7-10	3
<b>Ancho de foliolo (cm)</b>	chico de 0.1-0.9	0
	mediano de 1- 3	1
	grande de 4-6	2
<b>Longitud de la flor (mm)</b>	chica de 0.3-0.6	0
	mediana de 0.7- 0.9	1
	grande de 1- 2	2

La matriz de caracteres morfológicos codificados fue concatenada con la matriz del alineamiento de las secuencias del marcador genético ITS y “gaps”, resultando así una matriz final con 49 terminales y 578 caracteres.

Los árboles producidos mediante IB y MV (Figura 14 y 15) para el análisis de evidencia total recuperaron como grupos externos a *Aeschynomene spp.* y *Pictetia spp.*, en tanto el clado de *Machaerium spp.* (1 pp/100 bt) se observó como grupo hermano (0.97 pp/82 bt), mientras que *Dalbergia* se recupera como grupo monofilético con un alto apoyo (0.9 pp/89 bt).

Al interior del clado de *Dalbergia* para los resultados de ambos análisis, se recuperaron los cuatros clados reconocidos para México (clados A, B, C, D) el clado *D. granadillo* (*D. cuscatlanica*, *D. granadillo*, *D. retusa*) clado A en el análisis de IB y clado B en el análisis de MV, clado *D. ecastaphyllum* (*D. ecastaphyllum*) clado B en IB y clado A en MV, clado *D. congestiflora* (*D. agudeloj*, *D. palo-escrito*, *D. stevensonii*, *D. rhachiflexa*, *D. congestiflora*, *D. tucurensis*, *D. melanocardium*, *D. modesta*) clado C en ambos análisis y finalmente el clado D o clado *D. brownei* (*D. chontalensis*, *D. brownei*, *D. glabra*, *D. tabascanana*) en ambos análisis, todos estos con los máximos valores de apoyo (1 pp/100 bt) con una mayor resolución de las relaciones de los clados con respecto a la información de los marcadores de plastidios (intrón de *trnL*, espaciador intergénico entre *trnH-psbA*), mientras que las relaciones internas de estos aún no se mostraron completamente resueltas.

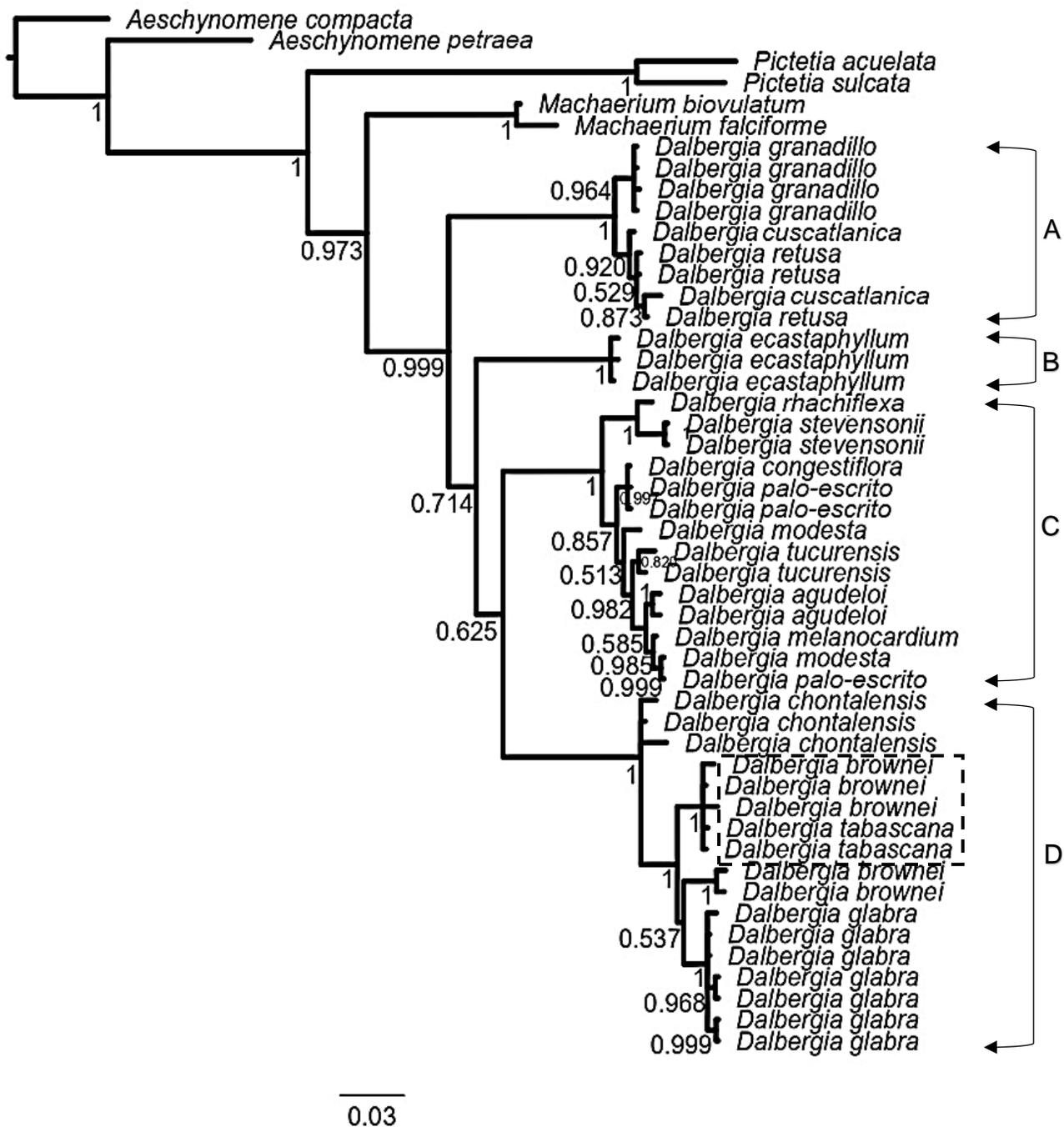
Para los resultados del análisis de IB (Figura 14), se observó al clado *D. granadillo* (A) como hermano del clado en el que están anidados los clados *D. ecastaphyllum* (B), *D. congestiflora* (C) y *D. brownei* (D) con un valor alto de apoyo (0.99 pp), gradualmente se observó una segunda divergencia donde el clado *D. ecastaphyllum* (B) resultó hermano al clado que incluye a los clados *D. congestiflora* (C) y *D. brownei* (D) con un valor medio de apoyo (0.71 pp), y finalmente se observó una tercera divergencia donde con el clado *D. congestiflora* (C) se recuperó como hermano al clado *D. brownei* (D) con un valor bajo de apoyo (0.62 pp). En tanto para el análisis de MV, se observó al clado *D. ecastaphyllum* (A) como hermano del clado en el cual se encuentran los clados *D. granadillo* (B), *D. congestiflora* (C) y *D. brownei* (D) con un valor alto de apoyo (89 bt), consecutivamente se observó una segunda divergencia donde el clado *D. granadillo* (B) quedó como hermano del clado integrado por los clados *D. congestiflora* (C) y *D. brownei* (D) con un valor bajo de apoyo (40 bt), y finalmente se observó una tercera divergencia donde el clado *D. congestiflora* (C) se recuperó como hermano al clado *D. brownei* (D) con un valor bajo de apoyo (49 bt).

Respecto al clado *D. brownei sensu lato* (D) en ambos análisis permaneció como grupo monofilético con los valores máximos de apoyo (1 pp/100 bt). En cuanto a sus relaciones internas en los resultados del análisis de IB (Figura 16), se observó una politomía formada por tres representantes de la especie *D. chontalensis* y el clado conformado por representantes de las especies *D. brownei*, *D. glabra*, *D. tabascanana*, este con un alto apoyo (1 pp). En este último clado se observó una primera divergencia entre el subclado conformado por una politomía entre los representantes de *D. brownei* y *D. tabascanana* con un apoyo alto 1 de pp (cuadro con

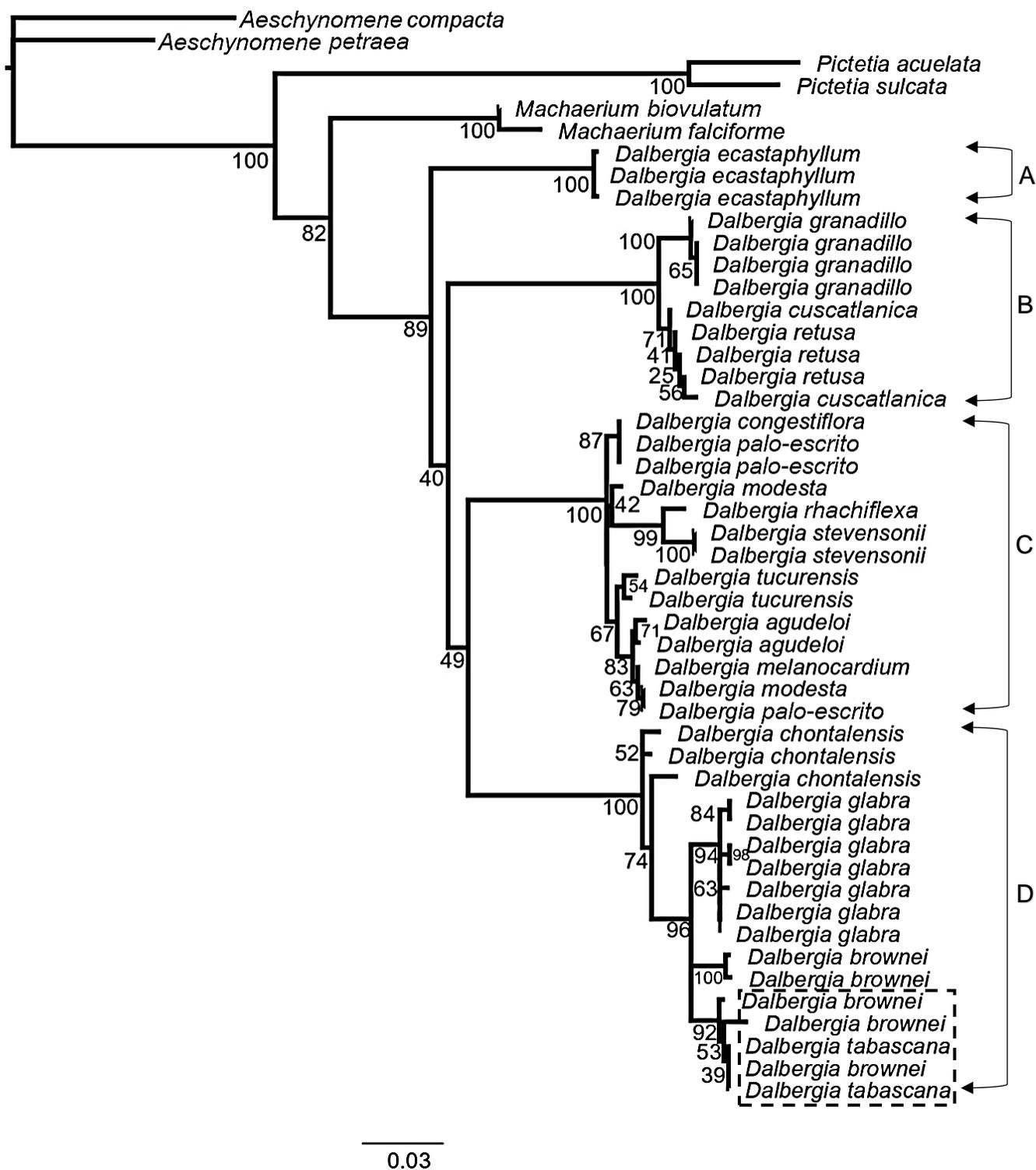
línea punteada, Figura 16), el cual quedó como hermano al subclado conformado por representantes de *D. brownei* y *D. glabra*, en el cual se observó a su vez un subclado integrado por dos representantes de *D. brownei* como hermano al subclado integrado por representantes de *D. glabra* con un valor de apoyo bajo (0.53 pp) y ambos clados con el valor máximo de apoyo (1 pp), mientras que el clado *D. glabra* se recuperó con una politomía integrada por tres terminales y dos subclados, ambos con valores altos de apoyo de 0.9 pp.

En cuanto a sus relaciones internas en los resultados para el análisis de MV (Figura 15), se observa una divergencia formada por dos clados, el primero formado por dos representantes de la especie *D. chontalensis* (52 bt) y el segundo clado que presentó un apoyo alto (74 bt) y se integró por representantes la especie *D. chontalensis*, *D. brownei*, *D. glabra* y *D. tabascana*, en el cual un representante de *D. chontalensis* quedó como hermano del subclado que presentó un apoyo alto de 96 bt y se conformó por una tricotomía entre el subclado integrado por representantes de *D. glabra*, los cuales formaron un grupo monofilético con un apoyo alto de 94 bt, en el que se observó a su vez una politomía entre tres terminales y dos subclados, ambos con un valor alto de apoyo 84/98 bt, el segundo subclado de la tricotomía se compuso por dos representantes de la especie *D. brownei* con un valor máximo de apoyo de 100 bt, y finalmente el tercer subclado se integró por representantes de *D. brownei* y *D. tabascana* con un apoyo alto 92 bt, en el que a su vez un representantes de *D. brownei* quedó como hermano a un subclado conformado por representantes de *D. brownei* y *D. tabascana*, el cual presentó un apoyo bajo de 53 bt, y en el que gradualmente se observó una divergencia donde un representante de *D. brownei* que quedó como hermano a un

subclado integrado por una tricotomía entre representantes de *D. brownei* y *D. tabascanana*, el cual presentó un apoyo bajo de 39 bt (cuadro con línea punteada de la Figura 15). Los árboles de consenso estricto tanto de Inferencia Bayesiana como de Máxima Verosimilitud se muestran en las Figuras 14 y 15, respectivamente.



**Figura 14.** Árbol filogenético obtenido bajo Inferencia Bayesiana con base en secuencias del marcador ITS, “gaps” y caracteres morfológicos codificados. Los valores de la probabilidad posterior se muestran bajo las ramas, el cuadro en línea punteada señala los individuos que representan a la especie *Dalbergia brownei* y *Dalbergia tabascana*. **A)** clado *Dalbergia granadillo*; **B)** clado *Dalbergia ecastaphyllum*; **C)** clado *Dalbergia congestiflora*; **D)** clado *Dalbergia brownei*. Los cuatro clados de dalbergias recuperados representan a los agrupamientos obtenidos por Cabrera & Sotuyo (2017).



**Figura 15.** Árbol filogenético obtenido bajo Máxima Verosimilitud con base en secuencias del marcador ITS, “gaps” y caracteres morfológicos codificados. Se presenta el valor de los Bootstrap bajo las ramas, el cuadro en línea punteada señala los individuos que representan a la especie *Dalbergia brownei* y *Dalbergia tabascana*. **A)** clado *Dalbergia ecastaphyllum*; **B)** clado *Dalbergia granadillo*; **C)** clado *Dalbergia congestiflora*; **D)** clado *Dalbergia brownei*. Los cuatro clados de dalbergias recuperados representan a los agrupamientos obtenidos por Cabrera & Sotuyo (2017).

## Discusión

Los trabajos realizados por Cabrera y Sotuyo (2017) y Sotuyo (en preparación) son precursores para el análisis de las relaciones filogenéticas de especies pertenecientes al género *Dalbergia* que se distribuyen en México. En dicho trabajo las autoras observaron la presencia de cuatro eventos de cladogénesis en las dalbergias mexicanas, siendo estos el clado *D. ecastaphyllum*, conformado por especies con hábito de arbustos o lianas, el clado *D. granadillo* y el clado *D. congestiflora* compuesto por especies con hábito arbóreo y el clado *D. brownei*, conformado por especies con hábito arbustivo con ramas escandentes.

El clado *D. brownei sensu lato*, conformado por *D. brownei*, *D. glabra*, *D. tabascanana* y *D. chontalensis*, que presentan hábito de arbusto (Cervantes, 2016), hasta ahora no habían sido incluidas en otros análisis para resolver sus relaciones filogenéticas, por lo que en este estudio se logró abordar las relaciones entre dichas especies con base a tres marcadores moleculares uno nuclear (ITS) y dos de plastidio (intrón de *trnL* y el espaciador intergénico entre *trnH-psbA*).

Los marcadores moleculares empleados en este trabajo, así como los empleados en el trabajo de Cabrera y Sotuyo (2017), son reconocidos como aquellos que independientes o en combinación, tienen una gran capacidad de discriminación a nivel de especie, con una tasa igual o mayor al 90% (Hartvig, 2015; Hassold *et al.*, 2016; Yu *et al.*, 2017). Sin embargo, los resultados mostraron que las relaciones aún no están completamente resueltas, siendo el análisis con el marcador ITS el que por sí solo, refleja una mejor resolución de las relaciones entre las especies. Por otro lado, el análisis de evidencia total con los datos de los “gaps” codificados y los caracteres morfológicos, no aportaron información adicional que

permitiera mayor resolución, observado por la presencia de politomías, debido posiblemente al sesgo que hay por el mayor número de caracteres moleculares del marcador ITS empleados, a comparación de los caracteres morfológicos y los “gap”.

En cuanto a los caracteres morfológicos empleados en el análisis de PCoA, muestran que las especies presentan caracteres uniformes en las estructuras que conforman la flor, mientras que presentan mayor variación en los caracteres del foliolo y fruto. Notando que los caracteres longitud y ancho del foliolo; forma del foliolo, ápice y base; indumento en el envés del foliolo; la longitud de la flor; longitud del pedicelo de la flor; la densidad de la inflorescencia; forma del fruto, ápice y base; longitud del fruto; grosor del fruto, constricciones y nudosidad en el fruto, resultaron ser informativos y útiles para mostrar diferenciar entre las cuatro especies. Corroborando lo anterior para unos caracteres, tal como lo presentan las claves de identificación para especies del género *Dalbergia* de México y Centroamérica de los trabajos de Linares & Sousa (2007) y Cervantes *et al.* (2019).

Se pudo observar que con la incorporación de más caracteres morfológicos y su análisis, cada una de las especies perteneciente al clado *D. brownei sensu lato*, puede definirse por un conjunto de caracteres, únicos para cada una o compartidos. Así mismo, se observó como un mismo carácter puede ser variable dentro de la misma especie, particularmente aquellos referentes a la forma del foliolo, forma de la base y del ápice del foliolo para *D. glabra*, *D. tabascana* y *D. chontalensis*, o el caso contrario, donde se presenta casi nula variación en las estructuras florares, lo que dificulta aún más la clara delimitación de las especies.

Los árboles filogenéticos recuperados con el marcador ITS bajo el criterio de IB y MV (Figuras 12 y 13) así como los árboles generados con la evidencia total (Figuras 14 y 15), mostraron que en el clado *D. brownei sensu lato*, los representantes de *D. chontalensis* no formaron un grupo monofilético, encontrándose en la base del clado, mientras que en el análisis morfológico muestran caracteres que los agrupan ya sea con *D. tabascanana* y *D. brownei*, dado por los caracteres compartidos de la flor (longitud del estandarte de la flor y longitud del pedicelo) o con *D. glabra*, dado por los caracteres compartido del fruto (longitud del fruto y grosor del fruto), dificultando así su delimitación. Por lo tanto, si con análisis filogenéticos posteriores estos representantes de *D. chontalensis* llegaran a formar un grupo, podría indicar que la especie posiblemente fuese el grupo hermano del clado conformado por representantes de las especies restantes, indicio dado por las similitudes morfológicas.

Con respecto a *D. brownei* que se recuperaron como un grupo no monofilético, ya que se observó a taxones de esta especie en clados diferentes. Uno de ellos se constituyó con taxones de *D. brownei* y *D. tabascanana*, el cual, si es visto a la luz de los caracteres morfológicos, los representantes de *D. brownei* se pueden diferenciar claramente de las otras tres especies con base en caracteres únicos de los foliolos (longitud, ancho y forma del foliolo lanceolada a ovada, así como la forma del ápice acuminado a agudo y la base del foliolo cordada). Sin embargo, en el análisis de PCoA, algunos de los representantes de *D. brownei* se agrupan con los representantes de *D. tabascanana*, lo que indica caracteres compartidos, que en este caso fueron de la flor (longitud de la flor y longitud del pedicelo) y fruto (fruto grueso y sin coloración oscura al nivel de la cámara seminal),

por lo que, tanto la información de la inferencia filogenética como del análisis morfológico, proporcionan una hipótesis de una posible relación entre las dos especies.

En tanto que, en el análisis filogenético, a pesar de presentar politomías, los representantes de *D. brownei* y *D. tabascana* se recuperan en un clado, donde dos de los tres representantes de *D. brownei* fueron colectados en Centroamérica (Guatemala y Belice), mientras que el representante restante de *D. brownei*, así como los de *D. tabascana* fueron colectados en Tabasco, por lo que su relación posiblemente esté dada por hibridación por encontrarse muy próximas en su distribución geográfica.

Ahora bien, la separación de los representantes de *D. brownei* en dos clados puede estar apoyada por la presencia de barreras geográficas. Como se mencionó, en el clado *D. brownei-D. tabascana*, dos representantes de *D. brownei* fueron colectados en Guatemala y Belice, y uno en Tabasco; en tanto que los dos representantes de *D. brownei* que formaron el otro clado, fueron colectados en Veracruz. Los representantes de *D. brownei* colectados en Centroamérica fueron morfológicamente distintos, pues presentan diferencias particularmente en la forma del foliolo, ápice y base del foliolo, ya que tienen forma del foliolo ovalada, ápice obtuso y base redondeada, que a diferencia de los dos representantes de *D. brownei* de Veracruz y el representante de *D. brownei* de Tabasco, presentaron los caracteres comunes observados en el análisis morfológico, como forma del foliolo lanceolada a ovada, ápice agudo y base subcordada, de manera que esta distancia geográfica pudiera estar implicada en que los individuos de Veracruz y Centroamérica estén diferenciándose por la ausencia de flujo genético.

Por lo que un análisis morfológico con más información, contemplando también un muestreo de ejemplares de herbario a lo largo de un gradiente más amplio, junto con otras fuentes de información que se mencionan más adelante en este escrito, sería necesario para esclarecer la situación taxonómica de estas dos especies.

Hasta ahora, *D. brownei* es reconocido como un nombre válido (ILDIS, 2021; Trópicos, 2021; WFO, 2021). No obstante, *D. tabascana* presenta una situación particular, pues actualmente es considerado por algunos como sinónimo de *D. glabra* (ILDIS, 2020; Trópicos, 2021; WFO, 2021). Standley y Steyermark en 1946, asignaron el nombre de *D. tabascana* como sinónimo de *D. glabra* con un signo de interrogación. Más tarde Pittier en 1922 hace notar que el tipo de *D. tabascana* estaba determinado como *D. campechiana* por Bentham en 1860, nombre asignado a ejemplares de herbario que actualmente se reconocen como *D. glabra*, solo que, con algunos caracteres morfológicos variables, por lo que desde ese entonces ya se podía suponer una confusión entre la descripción para *D. glabra* y *D. tabascana*.

Pese a ello, en el trabajo de Novelo & Ramos (2005), *D. tabascana* es reconocida y enlistada en la flora acuática de Tabasco, mientras que en el trabajo de Cervantes *et al.* (2019), defienden el argumento de los trabajos de Pittier (1922) y Novelo & Ramos (2005), donde se considera que efectivamente hay caracteres únicos que permiten diferenciar entre las dos especies, caracteres que igualmente fueron puestos a prueba en el presente trabajo y fueron consistentes con lo mencionado por los autores. Dichos caracteres son la longitud de la flor, donde es mayor en *D. tabascana*; una alta densidad de las inflorescencias en *D. glabra*; así como diferencias en la forma y longitud del fruto, donde *D. tabascana* presenta una

forma ovalada a oblongo/falcado y ápice redondeado con una longitud de 2.4-3.6 cm y *D. glabra* presenta una forma lineal con ápice agudo a acuminado con una longitud del fruto de 4.8-8.6 cm.

Sumado a esta problemática, en el análisis PCoA con base en caracteres del fruto, los representantes de *D. glabra* y *D. chontalensis* quedan agrupados por los caracteres longitud del fruto y la nudosidad a la altura de la cámara seminal. El nombre *D. glabra* es reconocido como válido (ILDIS, 2020; Trópicos, 2021; WFO, 2021), no obstante, el nombre *D. chontalensis* es válido en ILDIS, 2020 y WFO, 2021, pero se reconoce como una variedad por Rudd (1995), denominada *D. glabra* variedad *chontalensis* (Trópicos, 2021), donde incluso en la primera descripción hecha para *D. chontalensis* (Standley & Williams, 1950) los autores señalan que es afín a *D. glabra*, habiendo un único carácter que es el ancho de los frutos los que permite mostrar una diferencia entre ellas, el cual es apoyado en este trabajo, ya que *D. chontalensis* generalmente presenta frutos más anchos (1.2-1.8 cm), así como las pronunciadas constricciones al nivel de la cámara seminal

Con esto, se observó que son pocos los caracteres morfológicos que permiten distinciones entre las especies del clado *D. brownei* y aunque en general son diferencias estables, también presentan algún grado de modificación. A pesar de ello, con estos pocos caracteres se pueden definir grados de diferenciación. Un primer nivel de diferenciación sería empleando los caracteres del foliolo, como forma general del foliolo, del ápice y base, así como su longitud y ancho, que permite distinguir a *D. brownei* del resto de las tres especies. Un segundo nivel de diferenciación sería empleando el carácter longitud de la flor, inflorescencia densa, forma y longitud del fruto, así como la ausencia de constricciones al nivel de la

cámara seminal, que permite diferenciar a *D. glabra* de *D. chontalensis* y *D. tabascanana*. Y un tercer nivel de diferenciación sería empleando la forma y longitud del fruto, constricciones al nivel de la cámara seminal y nudosidad, que permite diferenciar a *D. chontalensis* de *D. tabascanana*.

Debido a estas observaciones, tanto morfológicas como moleculares, pueden proponerse diversos aspectos que estén mostrando estos patrones, desde una alta plasticidad fenotípica dentro de la misma especie, ya que estas se encuentran en ambientes variados y con una extensa distribución geográfica que no se limita al territorio mexicano. Así también se han reconocido fenómenos particulares como posibles causantes de discordancia filogenéticas. Unos de ellos es la hibridación interespecífica que es reconocido en plantas como un mecanismo de variación genética (Mallet, 2005; Soltis y Soltis 2009; Yakimowski y Rieseberg, 2014; Yu *et al.*, 2013), que a su vez genera consecuencias evolutivas, ya que proporciona un puente para el paso de alelos entre especies diferentes. Dado lo anterior, se pueden tener dos tipos de repercusiones que interviene en la clara distinción entre especies: la primera a un nivel molecular, ya que el intercambio de material genético se interpone en la clara resolución filogenética (Xu *et al.*, 2017), y la segunda, es el complejo reconocimiento de los híbridos a nivel morfológico, ya que si bien una forma útil para reconocer híbridos, son las diferencias morfológicas dadas por el genotipo, estas diferencias pueden ser por efectos de mutaciones o polimorfismos ancestrales y no propiamente de hibridación (Mallet, 2005). Así también, es importante reconocer que la perturbación en el medio es un facilitador para la hibridación, ya que esto debilita las barreras que pudiera haber en el nicho, favoreciendo de esta manera el contacto entre especies diferentes. De igual

manera, la diversidad en el hábitat incrementa el establecimiento de los híbridos, ya que estos al presentar una mayor diversidad genética, pueden estar favorecidos para su establecimiento en nuevos hábitats (Mallet, 2005; Xu *et al.*, 2017), lo cual pudiera ser el caso de las especies del clado *D. brownei* debido a su amplia distribución y hábitats variados en los que se encuentran.

Otro aspecto que se ha reportado como posible causante de la incongruencia de la información molecular, son los eventos de “incomplete lineage sorting” (ILS, por sus siglas en inglés) o sorteo incompleto de linajes, ya que polimorfismos ancestrales se conservan durante los eventos de especiación, manteniéndose así en especies recientes, originando así filogenias discordantes, como es la formación de grupos polifiléticos (Degnan y Rosenberg, 2009; Solís-Lemus & Ané, 2016). Se considera que este evento puede ser más frecuente en especies que presentaron una rápida especiación, dado posiblemente por adaptaciones a cambios climáticos extremos, irregularidades geográficas, etc, que pueden promover una rápida diversificación (Blanco-Pastor *et al.*, 2012; Maddison W.P., 1997).

Dado lo anterior, se propone lo siguiente:

1. Explorar caracteres morfológicos adicionales a los utilizados en este estudio, por ejemplo, caracteres encontrados que no pudieron ser abordados a profundidad, tales como la presencia de vesículas en las estructuras florales como el estandarte o las alas, las cuales fueron encontradas solo para algunos representantes de las cuatro especies de clado *D. brownei sensu lato*. Un análisis con esta información podría mostrar si la variación sigue un patrón que sea de carácter informativo, o bien, esto esté dado como consecuencia de la

naturaleza del material, pues al ser muestras tomadas de ejemplares de herbario, la integridad de las estructuras pudiera verse afectada. Adicionalmente, se recomienda considerar los caracteres: abundancia variable de tricomas en el ovario y en el cáliz, la longitud y forma de los lóbulos en el cáliz y la presencia o no de estipulas, ya que fueron presentados en el trabajo de Linares & Sousa (2007) y parecen mostrar variación informativa entre las especies de los otros tres clados de dalbergias mexicanas y posiblemente en el clado *D. brownei sensu lato*.

2. Como se mencionó previamente, las especies del clado *D. brownei sensu lato*, presentan una amplia distribución en México y también en Centro- y Norteamérica y se desarrollan en ambientes variados, siendo esta la posible razón de que los caracteres puedan presentar una alta variación dentro de la misma especie y por lo tanto, que haya caracteres que muestren ambigüedad al ser reportados en la literatura, es decir, que un carácter puede estar reportado para una especie por determinada fuente de información, mientras que en otras no lo reportan o mencionan un carácter diferente. Los caracteres que muestran estas ambigüedades son: forma del foliolo, forma del ápice y base del foliolo, el tipo de inflorescencia, lenticelas en las ramas, estambres monadelfos o diadelfos, pétalos unguiculados que han sido reportados en algunas fuentes en *D. tabascana* y *D. Browne*; *D. glabra* y *D. chontalensis* reportadas con hábito arbóreo, cuando otras fuentes solo lo reportan con hábito de arbusto o liana (Khiem, 2017; Linares & Quintero, 2019; Flora de la península de Yucatán, 2020; ILDIS, 2021). Con lo que al tratar a más detalle todos estos caracteres, se pueda

evaluar si la variación observada está dada por la plasticidad fenotípica originada por una amplia distribución y el hábitat de las especies.

3. Otros aspectos que parecen tener resultados prometedores, pero son poco explorados en el género y especies, es el estudio de la anatomía foliar, donde se ha encontrado características únicas en la especie *D. ecastaphyllum* en cuanto a su estructura de la epidermis (Farooqui *et al.*, 1989), así como en el mesófilo y el sistema vascular (Neves *et al.*, 2016), en el cual, los autores definen que son caracteres de utilidad en el apoyo de su taxonomía. Así también, se sugiere considerar aspectos que no han sido abordados en las especies del clado *D. brownei*, como es la palinología o su ecología, de esta última, por ejemplo, sus sistemas de reproducción, como son la variación en la floración, sus métodos de polinización y su grado de compatibilidad, ya que de esto depende el grado de recombinación genética, pues se ha visto que estos pueden variar, por ejemplo, en un estudio de la especie *Dalbergia sissoo*, se observó que la floración se ve influenciada por la temperatura, las cuales florecen primero a temperatura altas, mientras que la autopolinización es dominante, tanto en esta especie, pero igualmente ha sido observado en *D. latifolia* (Yulita *et al.*, 2020), aunque también las flores son compatibles para que se dé la polinización cruzada, pero en menor medida (Sharma *et al.*, 2009).

4. Respecto a las técnicas moleculares, se recomienda que sean abordadas ahora bajo dos aspectos: A) Abordar la problemática desde la genética de poblaciones y B) Explorar nuevos marcadores, ya que

recientemente Song et al. (2019) y Qin et al. (2020) presentan la comparación de genomas del cloroplasto dentro de especies del género *Dalbergia* y reportaron regiones codificantes de genes y regiones intergénicas que proporcionan una alta variabilidad genética, definiéndolas como nuevas regiones potencialmente útiles para la discriminación de especies, pues a pesar de que diversos estudios demuestran que los marcadores de plastidio como *matK*, *rbcL*, intrón de *trnL*, el espaciador intergénico entre *trnH-psbA* y los ITS en el núcleo, hasta ahora habían sido considerados fundamentales para la filogenia e identificación de especies de ciertos grupos de plantas, así como dentro del género *Dalbergia*, estos presentan un menor poder discriminatorio (Ribeiro et al., 2011; Yu et al., 2017; He et al., 2019).

## Conclusión

Se reconoce la necesidad de que el trabajo debe ser ampliado, ya que aún no se ha encontrado una clara resolución entre las relaciones filogenéticas de los taxa del clado *D. brownei*, siendo los representantes de *D. glabra*, el único grupo monofilético. Por lo anterior se considera la posibilidad de que se trate de una alta variación en las especies como respuesta a los diversos hábitats en los que se encuentran, su amplia distribución o la presencia de barreras geográficas, así como también la posible acción de la hibridación o eventos de sorteo incompleto de linajes, medidas que posiblemente estén obstaculizando la diferenciación entre los taxa.

A pesar de ello, el presente trabajo permitió abordar de forma más amplia las relaciones filogenéticas entre las especies que conforman al clado *D. brownei sensu lato*, bajo una perspectiva molecular con la implementación de tres marcadores genéticos, así como también bajo una perspectiva morfológica, que permitió reconocer una serie de caracteres para cada una de las especies, algunos únicos y otros más compartidos, al retomar caracteres brevemente descritos en otros trabajos y la inclusión de nuevos, que en suma brindaron un conocimiento más amplio sobre este clado.

De tal manera, se propone abordar las problemáticas sin resolver por completo desde puntos concretos, como es un análisis con más información de los caracteres morfológicos (*i.e.* anatómicos), así como explorar nuevas fuentes de información que incluyan genética de poblaciones, con lo cual se esperaría un mayor aporte de información para la delimitación de los taxones.

## Referencias bibliográficas

- Aguilar R.B. (17 de marzo del 2021). *The flowering of the Osa Peninsula-Costa Rica # 5. C. V. Starr Virtual Herbarium NYBG*. <http://sweetgum.nybg.org/osa>.
- Allen E.K., Allen O.N. (1961). The scope of nodulation in the Leguminosae. *Recent advances in botany*, 1: 585-588.
- Al-Snafi A.E. (2017). Chemical constituents and pharmacological effects of ***Dalbergia sissoo*** A review. *IOSR Journal of Pharmacy*, 7: 59-71.
- Angiosperm Phylogeny Website. *Fabales*. Recuperado el 01 de abril de 2021 de <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>
- Avalos S.V., Gordillo M.M., Durán R.C., Ramírez J.J., & Pérez E.T.R. (2012). *Glosario ilustrado de embriofitas*. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias.
- Bentham A. (1860). *The Journal of the Linnean Society*. 4: Suppl. 37.
- Bhagwat R.M., Dholakia B.B., Kadoo N.Y., Balasundaran M., Gupta V.S. (2015). Two new potential barcodes to discriminate ***Dalbergia*** species. *PloS one*, 10: e0142965.
- Blanco-Pastor J. L., Vargas P., & Pfeil B.E. (2012). Coalescent simulations reveal hybridization and incomplete lineage sorting in Mediterranean *Linaria*. *PLoS One*, 7(6)
- Borges L., Bruneau A., Cardoso D., Crisp M., Delgado S.A., Doyle J.J., Wink, M *et al.* (2013). Towards a new classification system for legumes: Progress report from the 6th International Legume Conference. *South African Journal of Botany*, 89: 3-9.
- Brandegge T.S. (1919). *University of California publications in botany*. 6: 501.
- Cabrera L. I. y Sotuyo J. S. 2017. Assessing DNA barcode as a diagnostic tool for timber species of ***Dalbergia*** (Leguminosae) in Mexico. 7<sup>th</sup> International Barcode of Life Conference, South Africa, 20-24 de noviembre 2017. Resumen *Genome* 60: 881-1019, <https://doi.org/10.1139/gen-2017-0178>.
- Castañeda R., Gutiérrez H., Carrillo É., Sotelo A. (2017). Leguminosas (Fabaceae) silvestres de uso medicinal del distrito de Lircay, provincia de Angaraes

- (Huancavelica, Perú). *Boletín latinoamericano y del Caribe de plantas medicinales y aromáticas*, 16: 136-149.
- Cervantes A., Linares J., Quintero E. (2019). An updated checklist of the Mexican species of *Dalbergia* (Leguminosae) to aid in its conservation efforts. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90: e902528.
- Cervantes M. A. (2016). La conservación del granadillo en México: una carrera contra el tiempo. CONABIO. *Biodiversitas*, 128: 6-11.
- Das A., Devi M.T., Babu S., Ansari M., Layek J., Bhowmick S.N., Gulab S.Y., Singh R. (2018). Cereal-legume cropping system in Indian Himalayan region for food and environmental sustainability. En *Legumes for Soil Health and Sustainable Management*. Springer, Singapore. pp. 33-76.
- de Carvalho A.E.M. (1997). A synopsis of the genus *Dalbergia* (Fabaceae: Dalbergieae) in Brazil. *Brittonia*, 49: 87-109.
- Degnan J.H., & Rosenberg N.A. (2009). Gene tree discordance, phylogenetic inference and the multispecies coalescent. *Trends in ecology & evolution*, 24(6), 332-340
- de Vere N., Rich T.C, Ford C.R., Trinder S.A., Long C., et al. (2012). DNA barcoding the native flowering plants and conifers of Wales. *PLoS One* 7: e37945.
- Dong W., Liu J., Yu J., Wang L., Zhou S. (2012). Highly variable chloroplast markers for evaluating plant phylogeny at low taxonomic levels and for DNA barcoding. *PloS one*, 7: e35071.
- Doyle J.J., Chappill J. A., Bailey C.D., Kajita T. (2000). Towards a comprehensive phylogeny of legumes: evidence from *rbcL* sequences and non-molecular data. *Advances in legume systematics*, 9: 1-20.
- Duno de Stefano R., Cetzal-Ix W. (2016). Fabaceae (Leguminosae) en la Península de Yucatán, México. *Desde el Herbario CICY*, 8: 111-116.
- Dwyer J., Hermann F. (1965). Flora of Panama. Part V, Fascicle 4. Family 83. Leguminosae. Subfamily Papilionoideae (in part). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 52: 1-54.
- eFloras. Missouri Botanical Garden (02 de febrero del 2021).. *Fabaceae*. [http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora\\_id=601&taxon\\_id=10335](http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=601&taxon_id=10335).
- Farooqui P., Venkatasubramanian N., Nallasamy V.K. (1989). Use of cuticular studies in distinguishing species of *Dalbergia*. *Proceedings: Plant Sciences*, 99: 7-14.

- Flora de la península de Yucatán. Herbario CICY, Unidad de recursos naturales, Centro de investigación científica de Yucatán, A. C. (03 de diciembre del 2020). *Flora de la Península de Yucatán*. [https://www.cicy.mx/sitios/flora%20digital/indice\\_busqueda.php](https://www.cicy.mx/sitios/flora%20digital/indice_busqueda.php)
- Font Quer P. (1975). Diccionario de botánica. Editorial Labor. México. 1244 pp.
- Gasson P. (2011). How precise can wood identification be? Wood anatomy's role in support of the legal timber trade, especially CITES. *IAWA Journal*, 32: 137-154.
- Global Biodiversity Information Facility. (13 de enero del 2021). *Free and open accessto biodiversity data*. <https://www.gbif.org>
- González M.B.R., González J.G. (2013). Beneficial Plant-Microbial Interactions: Ecology and Applications. 1st ed. New York, NY: CRC Press. pp:1-164.
- Groves M., Rutherford C. (2015). CITES and Timber: a Guide to CITES-listed Tree Species, *Kew Publishing, Royal Botanic Garden, Kew*. London, UK, pp.14-16.
- Hammel B., Grayum M., Herrera C.N. 2004. Manual de plantas de Costa Rica. Vol. I. Zamora (eds). *Introducción. Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard*, 97, 1-300.
- Hassold S., Lowry P.P., Bauert M.R., Razafintsalama A., Ramamonjisoa L., Widmer A. (2016). DNA barcoding of Malagasy rosewoods: towards a molecular identification of CITES-listed Dalbergia species. *PLoS one*, 11: e0157881.
- Harris J.G., & Harris M.W. (1994). *Plant identification terminology: an illustrated glossary*. Utah: Spring Lake Publishing.
- Hartvig I., Czako M., Kjær E.D; Nielsen L.R; Theilade I. (2015). The use of DNA barcoding in identification and conservation of rosewood (*Dalbergia* spp.). *PLoS One*, 10: e0138231.
- He T., Jiao L., Yu M., Guo J., Jiang X., Yin Y. (2019). DNA barcoding authentication for the wood of eight endangered *Dalbergia* timber species using machine learning approaches. *Holzforschung*, 73: 277-285.
- Heining R.L. (1899). Glossary of the botanic terms used in describing flowering plants. Dehra dun, India.
- Herbario de la Universidad Pública de Navarra. (22 de marzo del 2021). *Familia leguminosae (Fabaceae) (Dicotiledóneas)*. Virtual Herbarium

- Hickey M., King C. (2000). The Cambridge illustrated glossary of botanical terms. University Press. *Cambridge*. pp.208.
- Hughes C.E., Legume Phylogeny Working Group. (2017). A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *Taxon*, 66: 44-77.
- ILDIS, International Legume Database and Information Service (17 de junio 2018). *Leguminosae*. <https://ildis.org/LegumeWeb>
- ILDIS (2003) Manual de Plantas de Costa Rica. III. Monocotiledóneas (Orchidaceae-Zingiberaceae), Vol 93. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis
- Jenkins A., Bridgland N., Hembery R., Malessa U., Hewitt J., Hin Keong C. (2012). Background paper 1. Precious woods: exploitation of the finest timber. In *TRAFFIC. Chatman House Workshop. Tackling the Trade in Illegal Precious Woods*. pp. 23-24.
- Katoh K., Rozewicki J., Yamada K.D. (2019). MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. *Briefings in bioinformatics*, 20: Maddison 1160-1166.
- Kheim A. (Julio del 2017). *Biología y silvicultura de las especies de Dalbergia en América Central*. <https://www.sica.int/busqueda/Centro%20de%20Documentaci%C3%B3n.aspx?IDItem=112074&IdCat=35&IdEnt=47&Idm=1&IdmStyle=1>
- Kress W.J., Wurdack K.J., Zimmer E.A., Weigt L.A., Janzen D.H. (2005). Use of DNA barcodes to identify flowering plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102: 8369-8374.
- Kumar N., Hazra K.K., Nath C.P., Praharaj C.S., Singh U. (2018). Grain legumes for resource conservation and agricultural sustainability in South Asia. En *Legumes for soil health and sustainable management*. Springer, Singapore. pp. 77-107.
- Kuntze Otto. (1891). *Rev. Gen. Pl.* 1:159.
- Laliberté E., Legendre P., Shipley B., & Laliberté M.E. (2014). Package 'FD'. *Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology*.
- Lavin M., Pennington R.T., Klitgaard B.B., Sprent J.I., de Lima H.C., Gasson P.E. (2001). The dalbergioid legumes (Fabaceae): delimitation of a pantropical monophyletic clade. *American Journal of Botany*, 88: 503-533.

- Lewis G.P, Schrire B., Mackinder B. Lock M. (eds.). (2005). Legumes of the world. Royal Botanic Gardens, Kew. pp. 577.
- Lewis P.O. (2001). A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. *Systematic biology*, 50: 913-925.
- Linares J., Sousa M. (2007). Nuevas especies de ***Dalbergia*** (Leguminosae: Papilionoideae: Dalbergieae) en México y Centroamérica. *Ceiba*, 48, pp. 61-82.
- Linneo C.V. (1781). *Supplementum plantarum*. 52–53, 316–317. 1781
- LPWG. (2013). Towards a new classification system for legumes: Progress report from the 6th International Legume Conference. *South African Journal of Botany*, 89: 3-9.
- Maddison W., Maddison D. (2007). Mesquite 2. *A Modular System for Evolutionary Analysis*. Available online at: <http://www.mesquiteproject.org>.
- Maddison W.P. (1997). Gene trees in species trees. *Systematic biology*, 46(3), 523-536.
- Mallet J. (2005). Hybridization as an invasion of the genome. *Trends in ecology & evolution*, 20, 229-237.
- Mata D.I., Moreno-Casasola P., Madero-Vega C. (2012). Litterfall of tropical forested wetlands of Veracruz in the coastal floodplains of the Gulf of Mexico. *Aquatic Botany*, 98:1-11.
- Mata D.I., Moreno-Casasola P., Madero-Vega C., Castillo-Campos G., Warner B.G. (2011). Floristic composition and soil characteristics of tropical freshwater forested wetlands of Veracruz on the coastal plain of the Gulf of Mexico. *Forest ecology and management*, 262: 1514-1531.
- Miller P. (1768). The Gardeners Dictionary. 8st ed. V. 3. Pp. 526  
Tropicos-Missouri Botanical Garden. (22 de marzo del 2021).  
<http://www.tropicos.org>
- Moreno N.P. (1984). Glosario botánico ilustrado. Instituto Nacional Investigaciones sobre recursos bióticos. Compañía editorial Continental, S.A de C.V. México. pp. 295.
- Müller K. (2005). SeqState. *Applied bioinformatics*, 4(1), 65-69.

- Neves M.V.M., Araújo N.D., Oliviera E.D. J., Agra M.D.F. (2016). Leaf and stem anatomy and histochemistry of *Dalbergia ecastaphyllum*. *Pharmacogn. J*, 8: 557-564.
- Nicolai J. (1756). *Enumeratio Systematica Plantarum, quas in insulis Caribaeis* 27: 13-18.
- Novelo A., Ramos L. (2005). Vegetación acuática. *Biodiversidad del estado de Tabasco*, 11-144.
- Palacio F. X., Apodaca M. J., & Crisci J. V. (2020). *Análisis multivariado para datos biológicos: teoría y su aplicación utilizando el lenguaje R*. Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Fundación de Historia Natural Félix de Azara.
- Paradis E., Strimmer K., Claude J., Jobb G., Opgen-Rhein R., Dutheil J., ... & Lemon, J. (2008). The ape package. *Analyses of phylogenetics and evolution*. Person C.H. (1807). *Synopsis Plantarum Seu Enchiridium Botanicum*. 2 Vols. International Documentation Centre.
- Peterson P.M., Romaschenko K., Johnson G. (2010). A classification of the Chloridoideae (Poaceae) based on multi-gene phylogenetic trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 55: 580-598.
- Pittier H. (1922). On the species of *Dalbergia* of Mexico and Central America. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 12: 54-64.
- Posada D. (2008). JModelTest: phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution*. 25: 1253-1256.
- Qin M., Zhu C.J., Yang J.B., Vatanparast M., Schley R., Lai Q., et al. (2020). Comparative analysis of complete plastid genome reveals powerful barcode regions for identifying wood of *Dalbergia odorifera* and *Dalbergia tonkinensis* (Leguminosae). *Journal of Systematics and Evolution*. doi: 10.1111 / jse.12598.
- R core Team (2018) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Ribeiro R.A., Lemos-Filho J.P., Ramos A.C. S., Lovato M.B. (2011). Phylogeography of the endangered rosewood *Dalbergia nigra* (Fabaceae): insights into the evolutionary history and conservation of the Brazilian Atlantic Forest. *Heredity*, 106: 46-57.

- Ricked M., Hernández H.M., Sousa M., Ochoterena H. (2013). Tree and tree-like species of Mexico: Asteraceae, Leguminosae, and Rubiaceae. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84: 439-470.
- Robert E., Woodson Jr., Robert W. (1980). Flora of Panama. *Schery Annals of the Missouri Botanical Garden*, 67:31.
- Ronquist F., Teslenko M., Van Der Mark P., Ayres D.L., Darling A., Höhna S., Larget B., Liu L., Suchard M.A & Huelsenbeck, J.P. (2012). MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic biology*, 61, 539-542.
- Rudd V.E. (1995). *New Combinations and a New Variety in Mesoamerican Dalbergia (Fabaceae: Papilionoideae)*. *Novon*, 5: 368.
- Rundel P.W. (1989). Ecological success in relation to plant form and function in the woody legumes. *Advances in legume biology*, Monographs En Systematic Botany from the Missouri Botanical Gardens, 29: 377-398.
- Sang T., Crawford D.J., Stuessy T.F. (1991). Chloroplast DNA phylogeny, reticulate evolution and biogeography of *Paeonia* (Paeoniaceae). *American Journal of Botany*, 84: 1120-1136.
- Schinz H. (1898). Bulletin de l'Herbier Boissier, 6: 731.
- Sepúlveda-Lozada A., Geissen V., Ochoa-Gaona S., Jarquin-Sanchez A., de la Cruz S.H., Capetillo E., Zamora-Cornelio L.F. (2009). Influence of three types of riparian vegetation on fluvial erosion control in Pantanos de Centla, Mexico. *Revista de biología tropical*, 57: 1153-1163.
- Sharma R., Chauhan S.K., Khajuria H.N. (2009). Reproductive Biology and Variability Studies in *Dalbergia sissoo* (Roxb.). *Journal of The Tree Sciences*, 28: 0970-7662
- Simons M.P., Ochoterena, H. (2000). Gaps as characteres in secuence-based phylogenetic analyses. *Systematic Biology*, 49: 369-381.
- Solís-Lemus C., & Ané C. (2016). Inferring phylogenetic networks with maximum pseudolikelihood under incomplete lineage sorting. *PLoS genetics*, 12(3), e1005896.
- Soltis P.S. & Soltis D.E. (2009). The Role of Hybridization in Plant Speciation. *Annu. Rev. Plant Biol.* 60, 561–588.

- Song Y., Zhang Y., Xu J., Li W., Li M. (2019). Characterization of the complete chloroplast genome sequence of *Dalbergia* species and its phylogenetic implications. *Scientific reports*, 9: 1-10.
- Sousa S.M., Ricker M., Hernández H.M. (2003). An index for the tree species of the family Leguminosae in Mexico. *Harvard Papers in Botany*, 7: 381-398.
- Stamatakis A. (2014). RAxMV version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics*, 30: 1312-1313.
- Standley P.C., Steyermark J.A. (1946). Flora of Guatemala. Flora of IV. *Fieldiana: Botánica*, 24:4.
- Standley P.C. (1930). Flora of Nicaragua. Publications of the Field Museum of Natural History, *Botanical Series*, 8:15.
- Standley P.C., Williams L.O. (1950). Plantas nuevas Hondureñas y Nicaraguenses. *Ceiba*, 1: 81.
- Sun Y., D.Z. Skinner, Liang G.H., Hulbert S.H. (1994). Phylogenetic analysis of Sorghum and related taxa using internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA. *Theoretical and applied Genetics*, 89: 26-32.
- Taubert P. (1894) Caesalpinioideae. Die natürlichen Pflanzenfamilien (ed. by A. Engler and K. Prantl), pp. 125–184. Wihhelm Engelmann, Leipzig.
- Taberlet P., Gielly L., Pautou G., Bouvet J. (1991). Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplastDNA. *Plant Molecular Biology*, 175: 1105-1109.
- Urbano I. (1905). Symbolae Antillanae seu Fundamenta Florae Indiae Occidentalis 4: 295.
- Vasudeva N., Vats M., Sharma S., Sardana S. (2009). Chemistry and biological activities of the genus *Dalbergia*-A review. *Pharmacognosy Reviews*, 3: 307.
- Vatanparast M., Klitgård B., Adema F., Pennington R., Yahara T., Kajita T. (2013). First molecular phylogeny of the pantropical genus *Dalbergia*: implications for infrageneric circumscription and biogeography. *South African Journal of Botany*, 89: 143–149.
- WFO, World Flora Online. Recuperado el 16 de marzo del 2021 de <http://www.worldfloraonline.org/>
- Wojciechowski M.F., Lavin M., Sanderson M.J. (2004). A phylogeny of legumes (Leguminosae) based on analysis of the plastid *matK* gene resolves many

- well-supported subclades within the family. *American journal of botany*, 91:1846-1862.
- Wojciechowski M.F. (2013). Towards a new classification of Leguminosae: Naming clades using non-Linnaean phylogenetic nomenclature. *South African Journal of Botany*, 89, 85-93.
- Wojciechowski Martin F., Johanna Mahn., Bruce Jones. (2006). *Tree of Life web project. Fabaceae, legumbres*. <http://tolweb.org/Fabaceae/21093/2006.06.14>
- Xu B., Zeng X.M., Gao X.F., Jin D.P., & Zhang L.B. (2017). ITS non-concerted evolution and rampant hybridization in the legume genus *Lespedeza* (Fabaceae). *Scientific Reports*, 7: 1-15.
- Yakimowski S.B., & Rieseberg L.H. (2014). The role of homoploid hybridization in evolution: a century of studies synthesizing genetics and ecology. *American Journal of Botany*, 101, 1247-1258
- Yu M., Jiao L., Guo J., Wiedenhoef A.C., He T., Jiang X., Yin Y. (2017). DNA barcoding of vouchered xylarium wood specimens of nine endangered ***Dalbergia*** species. *Planta*, 246:1165-1176.
- Yu M., Liu K., Zhou L., Zhao L., Liu S. (2016). Testing three proposed DNA barcodes for the wood identification of ***Dalbergia odorifera*** T. Chen and ***Dalbergia tonkinensis*** Prain. *Holzforschung*, 70: 127-136.
- Yu Y., Barnett R.M & Nakhleh L. (2013). Parsimonious inference of hybridization in the presence of incomplete lineage sorting. *Systematic biology*, 62: 738-751.
- Yulita K.S., Atikah T. D., & Wardani W. (2020). Unraveling genetic variations of *Dalbergia latifolia* (Fabaceae) from Yogyakarta and Lombok Island, Indonesia. *Biodiversitas Journal of Biological Diversity*, 21(2).

## ANEXOS

**Anexo 1.** “Script” empleado como ejemplo a la matriz de datos de caracteres vegetativos y de fruto, mediante el uso de las paqueterías “FD” y “ape”

```
### cargar paqueteria  
  
library(FD)  
  
library(ape)  
  
### cargar matriz  
  
dalb<-read.csv("frutocsv.csv")  
  
### asignar nombre  
  
rownames(dalb)<-dalb$X  
  
### eliminar columna de nombre  
  
dalb$X<-NULL  
  
### estandarizar la matriz  
  
zdalb<-scale(dalb)  
  
### indice de asociación  
  
DQ<-gowdis(dalb)  
  
DQ<-lingoes(DQ)  
  
pcoaQ<-pcoa(DQ)  
  
biplot(x = pcoaQ, Y =log(dalb), plot.axes = c(1, 2))  
  
### obtener eigenvalues  
  
eigenvaluesQ<-pcoaQ$values  
  
write.csv(eigenvaluesQ, file = "eigenvalQF.csv")  
  
### obtener eigenvectors
```

```

vectoresQ<-pcoaQ$vector
write.csv(vectoresQ, file = "eigensvecQF.csv")

### obtener loadings

loadingsQ <- cor(zdalb, pcoaQ$vector, method = "pearson", use="complete.obs")

write.csv(loadingsQ, file = "loadingsQF.csv")

###transponer la matriz para modo R

tdalb<-t(zdalb)

DR<-gowdis(tdalb)

DR<-lingoes(DR)

pcoaR<-pcoa(DR)

biplot(x = pcoaR, Y =tdalb, plot.axes = c(1, 2))

### obtener eigenvalue

eigenvaluesR<-pcoaR$values

write.csv(eigenvaluesR, file = "eigensvalRF.csv")

### obtener eigenvectors

vectoresR<-pcoaR$vector

write.csv(vectoresR, file = "eigensvecRF.csv")

### obtener loadings

loadingsR <- cor(tdalb, pcoaR$vector, method = "pearson", use="complete.obs")

write.csv(loadingsR, file = "loadingsRF.csv")

```

**Anexos 2.** Ejemplares muestreados para el análisis morfológico de herbario MEXU, No. de ejemplar de herbario y estado \*S/D: sin dato

Especie	Col. Y No. de Col.	Estado	Especie	Col. Y No. de Col.	Estado	Especie	Col. Y No. de Col.	Estado	Especie	Col. Y No. de Col.	Estado
<i>D. brownei</i>	JUAN. I. CALZADA • 308	Veracruz	<i>D. glabra</i>	P. Tenorio L. y R. Torres C. • 5143	Oaxaca	<i>D. tabascana</i>	E. Cabrera y H. de Cabrera • 7079	Campeche	<i>D. chontalensis</i>	José L. Linares y Simón Oramas • 6149	Honduras
<i>D. brownei</i>	Álvaro Campos Villanueva, Rosemond Coates • 7674	Veracruz	<i>D. glabra</i>	E. Cabrera y R. Torres • 7241	Oaxaca	<i>D. tabascana</i>	Edgar Cabrera C., H. de Cabrera • 11880	Campeche	<i>D. chontalensis</i>	José L. Linares • 4314	Honduras
<i>D. brownei</i>	R. HERNANDEZ M. • 1671	Veracruz	<i>D. glabra</i>	Misael Elorsa C. • 5960	Oaxaca	<i>D. tabascana</i>	C. Chan & J. S. Flores • 443	Campeche	<i>D. chontalensis</i>	José L. Linares, David A. Angulo y Gloria M. Linares • 5844	Honduras
<i>D. brownei</i>	F. MENENDEZ L. • 167	Veracruz	<i>D. glabra</i>	C.H. Ramos con E. Martínez Salas • 722	Oaxaca	<i>D. tabascana</i>	G. Carnevali, J. L. Tapia & F. May-Pat • 5771	Campeche	<i>D. chontalensis</i>	Pedro P. Moreno • 24333	Nicaragua
<i>D. brownei</i>	F. Ventura A. • 12627	Veracruz	<i>D. glabra</i>	Mario Sousa, O. Téllez y A. S. Magallanes • 5561	Oaxaca	<i>D. tabascana</i>	P. Zamora C. & J. A. Hernández T. • 4367	Campeche	<i>D. chontalensis</i>	José L. Linares Con Carlos A. Martínez • 4574	El salvador
<i>D. brownei</i>	Jorge Calónico Soto y Praxedis Sinaca Colin • 28571	Veracruz	<i>D. glabra</i>	Arturo Sánchez Martínez con Arturo Nava • 729	Oaxaca	<i>D. tabascana</i>	R. Duran y M. EK' • 1309	Campeche	<i>D. chontalensis</i>	José L. Linares y George E. Pilz • 6722	Honduras
<i>D. brownei</i>	Jorge Calónico Soto; Braulio Gómez Ch 27534	Veracruz	<i>D. glabra</i>	MACQUEEN DJ With: Contreras JL, Lewis G & Nileswar A • 424	Guerrero	<i>D. tabascana</i>	C. Chan & E. Ucan • 849	Campeche	<i>D. chontalensis</i>	José L. Linares • 5111	El salvador
<i>D. brownei</i>	NEVLING Y GOMEZ-POMPA • 822	Veracruz	<i>D. glabra</i>	Jorge Calónico Soto • 8819	Guerrero	<i>D. tabascana</i>	E. Matuda • 3865	Campeche	<i>D. chontalensis</i>	José L. Linares • 5598	El salvador
<i>D. brownei</i>	F. Ventura A. • 14100	Veracruz	<i>D. glabra</i>	Luis Cortes y Rafael Torres Colin • 417	Oaxaca	<i>D. tabascana</i>	P. Yam • 207	Quintana Roo	<i>D. chontalensis</i>	José L. Linares Con Carlos A. Martínez • 4739	El salvador
<i>D. brownei</i>	J. DORANTES • 00535	Veracruz	<i>D. glabra</i>	José C. Soto Núñez, Simón Román G. y	Guerrero	<i>D. tabascana</i>	R. Grether • 487	Campeche	<i>D. chontalensis</i>	Ulises Chavarría • 1765	Costa Rica

				Antonio Vidal C. • 11841							
<i>D. brownei</i>	A. NOVELO • 365	Veracruz	<i>D. glabra</i>	E. Martínez Salas y R. Torres • 2608	Guerrero	<i>D. tabascana</i>	S.Zamudio R. • 115	Tabasco	<i>D. chontalensis</i>	José L. Linares con Carlos A. Martínez • 5026	El salvador
<i>D. brownei</i>	Refugio Cedillo Trigos • 2919	Veracruz	<i>D. glabra</i>	Jorge Calónico Soto • 8819	Guerrero	<i>D. tabascana</i>	J. Rodríguez H. • 4	Tabasco	<i>D. chontalensis</i>	José L. Linares con Carlos A. Martínez • 5120	El salvador
<i>D. brownei</i>	Refugio Cedillos Trigos • (2785)	Veracruz	<i>D. glabra</i>	E. Martínez S. y O. Téllez • 161	Guerrero	<i>D. tabascana</i>	A. Novelo et al. • 15	Tabasco	<i>D. chontalensis</i>	R.Villacorta, Arániva & Gonzalez • 1094	El salvador
<i>D. brownei</i>	C. H. Ramos & E. Martínez • CH-852	Veracruz	<i>D. glabra</i>	F. Ventura A. • 9082 • 1973	Veracruz	<i>D. tabascana</i>	A. Guadarrama • 563	Tabasco	<i>D. chontalensis</i>	Antonio Molina R. • 221	Honduras
<i>D. brownei</i>	C. H. Ramos & E. Martínez • CH-908	Veracruz	<i>D. glabra</i>	S/D	Veracruz	<i>D. tabascana</i>	C. Cowan + R. Niño • 3393	Tabasco	<i>D. chontalensis</i>	José L. Linares con Carlos A. Martínez • 4739	El salvador
<i>D. brownei</i>	ROBERT MERRILL KING • 1090	Veracruz	<i>D. glabra</i>	MARIO SOUSA • 4669	Veracruz	<i>D. tabascana</i>	M. A. Guadarrama O., G. V. Ruíz L; N. Muñiz Ch. • 6463	Tabasco	<i>D. chontalensis</i>	Esteban M. Martínez S. y O. Téllez • 12746	Honduras
<i>D. brownei</i>	Alvaro Campos V. Calixto León G. • 5435	Veracruz	<i>D. glabra</i>	F. Ventura A. • 8198	Veracruz	<i>D. tabascana</i>	Edgar Cabrera con H. de Cabrera • 9052	Yucatán	<i>D. chontalensis</i>	José L. Linares y Carlos A. Martínez • 3102	El salvador
<i>D. brownei</i>	Ursulo Galván 407	Veracruz	<i>D. glabra</i>	om Wendt, A. Villalobos C., e I. Navarrete • 4059	Veracruz	<i>D. tabascana</i>	Edgar Cabrera C. con H. de Cabrera • 3226	Quintana Roo	<i>D. chontalensis</i>	José L. Linares y Simón Oramas • 6149	Honduras
<i>D. brownei</i>	Alvaro Campos V. Calizto León G. • 5414	Veracruz	<i>D. glabra</i>	Refugio Cedillo Trigos • 3844	Veracruz	<i>D. tabascana</i>	R. Durán, A. Dorantes y L. Simá • 3483	Yucatán	<i>D. chontalensis</i>	R. Villacorta, Arániva & Gonzalez • 1094	El salvador
<i>D. brownei</i>	F. Ventura A. • 13877	Veracruz	<i>D. glabra</i>	S/D	Veracruz	<i>D. tabascana</i>	E. Cabrera con H. de Cabrera • 5369	Quintana Roo	<i>D. chontalensis</i>	José L. Linares y Carlos A. Martínez • 2609	El salvador
<i>D. brownei</i>	Gonzalo Juárez García con Francisco Ramírez Leyva • 2620	Veracruz	<i>D. glabra</i>	Claudia Gallardo Hernández; F. Lorea; G. Avila • 507	Guerrero	<i>D. tabascana</i>	José A. Aguilar Zepeda y Soledad Diez Martínez y Day • 320	Yucatán	<i>D. chontalensis</i>	José L. Linares y Carlos A. Martínez • 2433	El salvador

<b>D. brownei</b>	Clara H. Ramos A. con E. Martínez • 2470	Veracruz	<b>D. glabra</b>	R. Sánchez C. • 1073	Quintana Roo	<b>D. tabascana</b>	S/D	Yucatán	<b>D. chontalensis</b>	M.A. Guadarrama O. N. Muñiz Ch. y S. Arriaga W. • 6378	Nicaragua
<b>D. brownei</b>	R. Fernández N. 1532	Oaxaca	<b>D. glabra</b>	Ing. Enrique Reyes • 297	Yucatán	<b>D. tabascana</b>	E. Cabrera y H. de Cabrera • 4786	Campeche	<b>D. chontalensis</b>	HUGHES CE • 1455	Guatemala
<b>D. brownei</b>	A. Mora-Olivo • 7297	Tamaulipas	<b>D. glabra</b>	E. Cabrera, H. de Cabrera • 13161	Yucatán	<b>D. tabascana</b>	Novelo R., A y Ramos V., L. • 3319	Tabasco	<b>D. chontalensis</b>	José L. Linares 5522	Honduras
<b>D. brownei</b>	Gonzalo Juárez García con Fransico Marini Zúñiga • 1712	Veracruz	<b>D. glabra</b>	Demetrio Álvarez • 2286	Campeche	<b>D. tabascana</b>	F. MENENDEZ L. • 490	Campeche	<b>D. chontalensis</b>	José L. Linares y Carlos A. Martínez • 5176 bis	El salvador
<b>D. brownei</b>	J. DORANTES • 535	Veracruz	<b>D. glabra</b>	G. Carnevali, F. May, M. Gómez & J. C. Chab • 4872	Quintana Roo	<b>D. tabascana</b>	Esteban Martínez Con: C. H. Ramos y D. Álvarez • 37635	Quintana Roo	<b>D. chontalensis</b>	José L. Linares • 5522	Honduras
<b>D. brownei</b>	F. Ventura A. • 8185	Veracruz	<b>D. glabra</b>	E. Martínez S. con D. Alvarez, S. Ramirez, E. Lira, E. Madrid • 28767	Campeche	<b>D. tabascana</b>	P. Ramírez • 326	Chiapas	<b>D. chontalensis</b>	David Neill • 2362	Nicaragua
<b>D. brownei</b>	F. PONCE C. • 00281	Veracruz	<b>D. glabra</b>	Demetrio Álvarez • 2292	Campeche	<b>D. tabascana</b>	O. Castillo • O. C.651	Tabasco	<b>D. chontalensis</b>	José L. Linares • 6381	Honduras
<b>D. brownei</b>	JUAN I. CALZADA • 300	Veracruz	<b>D. glabra</b>	Gabriel Aguilar Con: C. Chancayun • 7748	Chiapas	<b>D. tabascana</b>	T.P. Ramamoorthy, P. Basurto y W. Hahn • 2531	Chiapas	<b>D. chontalensis</b>	José L. Linares • 13332	El salvador
<b>D. brownei</b>	M. SOUSA • 3110	Veracruz	<b>D. glabra</b>	Demetrio Álvarez • 286	Campeche	<b>D. tabascana</b>	S. Zamudio R. • 121	Tabasco	<b>D. chontalensis</b>	J. Morales 3408	Guatemala
<b>D. brownei</b>	F. Ventura A. • 12892	Veracruz	<b>D. glabra</b>	Ing. Enrique Reyes de los Santos. • 454	Yucatán	<b>D. tabascana</b>	H. Quero; H. Flores y R. Grether • 2803	Quintana Roo	<b>D. chontalensis</b>	R. Villacorta • 1081	El salvador
<b>D. brownei</b>	A. M. De la Cruz L.; A. D. Anacleto R.; F. A. Izquierdo P. 1099	Campeche	<b>D. glabra</b>	Gabriel Aguilar • 7676	Chiapas	<b>D. tabascana</b>	R. Grether, H. Quero, H. Flores • 1319	Quintana Roo	<b>D. chontalensis</b>	José L. Linares y Carlos A. Martínez • 5176	El salvador

<b>D. brownei</b>	Claudia Gallardo, A. Rincón, A. Hanan y L. Lozada • 2236	Quintana Roo	<b>D. glabra</b>	E. Cabrera Con H. de Cabrera • 6620	Quintana Roo	<b>D. tabascana</b>	Demetrio Álvarez Con: A. Ramírez, C. H. Ramos y E. Martínez • 9406	Quintana Roo
<b>D. brownei</b>	Gpe. Ramos E. • 445	Tabasco	<b>D. glabra</b>	Demetrio Álvarez Con: G. Aguilar M. • 4802	Chiapas	<b>D. tabascana</b>	Esteban Martínez Con: C. H. Ramos y D. Álvarez • 37979	Campeche
<b>D. brownei</b>	Alejandro Novelo R. y Leandro Ramos V. • 2410	Tabasco	<b>D. glabra</b>	E. Martínez S. Con: G. Aguilar, F. Aguilar, J. Aguilar, F. Chiang y C.H. Ramos • 35817	Chiapas	<b>D. tabascana</b>	Demetrio Álvarez Con: A. Álvarez, C. H. Ramos, E. Martínez S. y F. Sosa M. • 8914	Campeche
<b>D. brownei</b>	Gpe. Ramos E. • 455	Tabasco	<b>D. glabra</b>	E. Cabrera y H. de Cabrera • 11325	Yucatán	<b>D. tabascana</b>		Tabasco
<b>D. brownei</b>	M. A. Guadarrama O., G. V. Ruíz L., N. Muñiz Ch. • 6415	Tabasco	<b>D. glabra</b>	G. Aguilar M. Con: C. Chancayun, A. Chambor, J. P. Abascal, C.H. Ramos y E. Martínez S. • 2130	Chiapas	<b>D. tabascana</b>	H.Quero con R.Grether, H.Flores • 2813	Quintana Roo
<b>D. brownei</b>	P. Moreno C. y S. Castillo • 537	Campeche	<b>D. glabra</b>	E. Martínez S. Con D. Alvarez, P. Alvaro M. • 27280	Campeche	<b>D. tabascana</b>	R. Durán e I. Olmsted • 515	Quintana Roo
<b>D. brownei</b>	Ocaña-Nava, Daniel • 210	Campeche	<b>D. glabra</b>	A. Reyes García • 512	Chiapas	<b>D. tabascana</b>	Novelo R., A y Ramos V., L. • 2817	Tabasco
<b>D. brownei</b>	Novelo R., A. y Ramos V., L. • 2840	Tabasco	<b>D. glabra</b>	Angelita López Cruz • 716	Chiapas	<b>D. tabascana</b>	Demetrio Álvarez Con: A. Ramírez y E. Sosa • 10244	Campeche
<b>D. brownei</b>	M. A. Magaña • 1506	Tabasco	<b>D. glabra</b>	Estela, Madrid N. Con E. Lira, E. Gamboa, E. Olguera • 786	Campeche	<b>D. tabascana</b>	H. Quero-R. Grether • 963	Campeche

<b>D. brownei</b>	F. Ventura A. • 20086	Tabasco	<b>D. glabra</b>	E. Martínez S. Con D. Álvarez, P. Alvaro M. • 37378	Campeche	<b>D. tabascana</b>	Demetrio Álvarez Con: C. H. Ramos, E. Martínez S. y J. P. Abascal • 19 41	Campeche
<b>D. brownei</b>	S. Zamudio • 299	Tabasco	<b>D. glabra</b>	S/D	Quintana Roo	<b>D. tabascana</b>	Demetrio Álvarez • 15 30	Campeche
<b>D. brownei</b>	L. Ramos V.; L. E. Muñiz D.; A. Haas E.; F. Moreno; Y. A. Alpuche 2833	Tabasco	<b>D. glabra</b>	E. Cabrera y R. Durán • 4634	Quintana Roo	<b>D. tabascana</b>	Demetrio Álvarez Con: C.H. Ramos, E. Martínez S. y J.P. Abascal • 2003	Campeche
<b>D. brownei</b>	S. Zamudio • 924	Tabasco	<b>D. glabra</b>	Edgar Cabrera C., H. de Cabrera • 115 89	Yucatan	<b>D. tabascana</b>	E. Martínez S. Con D. Alvarez, S. Ramírez • 2 8582	Campeche
<b>D. brownei</b>	Ocaña-Nava, Daniel • 180	Campeche	<b>D. glabra</b>	M. Sousa, E. Cabrera, G. Davidse & A. Chater • 1235 3	Quintana Roo	<b>D. tabascana</b>	R. Grethe • 448	Quintana Roo
<b>D. brownei</b>	Alonso Meléndez Ton y María Concepción Mtz. de López • 9629	Quintana Roo	<b>D. glabra</b>	O. Tellez y E. Cabrera • 200 8	Quintana Roo	<b>D. tabascana</b>	E. Martínez S. Con D. Alvarez, S. Ramírez, E. Lira, E. Madrid • 288 19	Campeche
<b>D. brownei</b>	E. Cabrera Con H. de Cabrera • 1358 3	Quintana Roo	<b>D. glabra</b>	E. Ucan • 288	Yucatan	<b>D. tabascana</b>	Jaime E. Rivera Hdez. • 306 8	Campeche
<b>D. brownei</b>	E. Martínez S. • 17852	Chiapas	<b>D. glabra</b>	E. Cabrera y H. de Cabrera • 112 74	Yucatan	<b>D. tabascana</b>	M. A. Guadarrama O., G. V. Ruíz L; N. Muñiz Ch. • 6425	Tabasco
<b>D. brownei</b>	E. Cabrera C. y H. De Cabrerzaa • 13 611	Quintana Roo	<b>D. glabra</b>	E. Cabrera C. y H. de Cabrera • 237 5	Campeche	<b>D. tabascana</b>	Demetrio Álvarez Con: A. Castañeda, A. Ramírez, C. H. Ramos y E.	Quintana Roo



**Anexos 3.** Matriz de caracteres vegetativos y de flor para las cuatro especies del grupo de *Dalbergia brownei sensu lato* Cabrera y Sotuyo 2017

Especie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
<i>Dalbergia glabra</i> 1	9	2.44	1.3	0.14	0.8	0.6	0.2	0.6	0.3	0.5	0.1	0.5	0.5	3	3	4	1	1	1	1	2	2	1
<i>Dalbergia glabra</i> 2	9	2.82	1.4	0.1	0.7	0.75	0.3	0.7	0.5	0.5	0.2	0.5	0.5	3	3	4	1	1	1	2	2	2	1
<i>Dalbergia glabra</i> 3	9	2.43	1.3	0.14	0.7	0.6	0.2	0.6	0.3	0.5	0.2	0.4	0.5	3	3	4	1	1	1	2	2	2	1
<i>Dalbergia glabra</i> 4	10	1.65	1.4	0.16	0.8	0.6	0.2	0.7	0.4	0.4	0.2	0.5	0.5	3	3	4	1	1	1	2	2	2	1
<i>Dalbergia glabra</i> 5	0	2.5	1.6	0.1	0.7	0.6	0.2	0.6	0.3	0.5	0.2	0.5	0.4	3	3	4	1	1	1	2	2	1	1
<i>Dalbergia glabra</i> 6	0	2.6	1.6	0.1	0.7	0.6	0.2	0.6	0.3	0.5	0.2	0.5	0.5	3	3	4	1	1	1	1	2	2	1
<i>Dalbergia glabra</i> 7	8	2.96	1.6	0.1	0.7	0.6	0.2	0.7	0.3	0.5	0.2	0.5	0.5	3	3	1	1	1	1	1	2	2	1
<i>Dalbergia glabra</i> 8	0	2.8	1.5	0.14	0.8	0.6	0.2	0.7	0.4	0.5	0.2	0.5	0.5	3	3	4	1	1	1	2	2	2	1
<i>Dalbergia glabra</i> 9	9	2.3	1.4	0.1	0.7	0.6	0.2	0.7	0.4	0.5	0.2	0.5	0.5	3	3	4	1	1	1	1	2	2	1
<i>Dalbergia glabra</i> 10	8	2.38	1.2	0.16	0.6	0	0	0.6	0.4	0	0	0.4	0.5	3	4	4	1	1	1	2	2	2	1
<i>Dalbergia glabra</i> 11	10	2.88	1.7	0.1	0.7	0.55	0.2	0.6	0.3	0.4	0.2	0.5	0.5	3	3	4	1	1	1	1	2	2	1
<i>Dalbergia glabra</i> 12	7	2.98	1.9	0.16	0.8	0.7	0.2	0.8	0.3	0.6	0.2	0.6	0.6	3	2	4	1	1	1	1	2	2	1
<i>Dalbergia glabra</i> 13	9	2.3	1.4	0.12	0.7	0.6	0.2	0.7	0.4	0.5	0.2	0.5	0.5	3	3	4	1	2	1	2	2	2	1
<i>Dalbergia glabra</i> 14	9	2.25	1.3	0.12	0.52	0.7	0.2	0.6	0.3	0.6	0.2	0.5	0.5	3	3	4	1	1	1	2	2	2	1
<i>Dalbergia glabra</i> 15	9	2.52	1.3	0.16	0.8	0.6	0.3	0.7	0.4	0.5	0.2	0.5	0.6	3	4	4	1	1	1	2	2	2	1
<i>Dalbergia glabra</i> 16	7	2.34	1.1	0.12	0.7	0.6	0.2	0.6	0.4	0.4	0.2	0.5	0.4	3	2	4	1	1	1	2	2	2	1
<i>Dalbergia glabra</i> 17	9	2.64	1.4	0.12	0.7	0.6	0.2	0.6	0.4	0.5	0.2	0.5	0.5	3	2	4	1	1	1	2	2	2	1
<i>Dalbergia glabra</i> 18	9	2.93	1.6	0.13	0.5	0.6	0.2	0.6	0.3	0.5	0.1	0.4	0.5	3	4	4	1	1	1	1	2	2	1
<i>Dalbergia glabra</i> 19	9	2.27	1.2	0.1	0.8	0.6	0.2	0.6	0.4	0.5	0.2	0.4	0.5	3	2	4	1	1	1	2	2	2	1
<i>Dalbergia glabra</i> 20	9	1.84	1.1	0.1	0.7	0.55	0.2	0.6	0.3	0.4	0.2	0.5	0.5	3	2	4	1	1	1	2	2	2	1
<i>Dalbergia glabra</i> 21	9	3.12	1.3	0.12	0.8	0.6	0.2	0.6	0.4	0.5	0.1	0.5	0.6	3	4	4	1	1	1	2	2	2	1
<i>Dalbergia glabra</i> 22	9	2.3	1.1	0.12	0.7	0.5	0.2	0.6	0.3	0.5	0.2	0.5	0.5	3	4	4	1	1	1	1	3	2	1
<i>Dalbergia glabra</i> 23	10	2.96	1.6	0.14	0.7	0.5	0.2	0.6	0.4	0.5	0.2	0.5	0.5	3	4	4	1	1	1	1	2	1	1
<i>Dalbergia glabra</i> 24	0	3.16	1.8	0.22	0.9	0.7	0.2	0.7	0.4	0.5	0.2	0.4	0.5	3	4	4	1	1	1	1	2	2	1
<i>Dalbergia glabra</i> 25	8	2.68	1.4	0.16	0.7	0.6	0.2	0.6	0.4	0.5	0.1	0.5	0.5	3	2	4	1	1	1	1	2	2	1
<i>Dalbergia glabra</i> 26	8	2.26	1.1	0.2	0.7	0.6	0.2	0.6	0.4	0.5	0.1	0.5	0.5	3	4	4	1	1	1	1	2	2	1
<i>Dalbergia glabra</i> 27	9	2.38	1.2	0.16	0.6	0.6	0.2	0.6	0.3	0.5	0.2	0.5	0.5	3	4	4	1	1	1	2	2	2	1
<i>Dalbergia glabra</i> 28	9	2.74	1.6	0.12	0.6	0.6	0.2	0.5	0.3	0.5	0.1	0.4	0.4	3	2	4	1	1	1	2	2	2	1
<i>Dalbergia tabascanana</i> 1	6	1.72	0.9	0.22	0.8	0.6	0.2	0.7	0.3	0.5	0.2	0.5	0.6	3	3	4	3	2	3	2	2	1	1
<i>Dalbergia tabascanana</i> 2	0	1.5	0.8	0.14	0.7	0.6	0.2	0.6	0.3	0	0	0.5	0.5	3	3	4	1	2	1	2	3	2	1
<i>Dalbergia tabascanana</i> 3	8	2.24	1.3	0.26	0.8	0.7	0.2	0.8	0.4	0.5	0.1	0.5	0.5	3	3	4	2	2	3	2	2	1	1
<i>Dalbergia tabascanana</i> 4	10	1.74	0.9	0.26	1	0.8	0.3	0.9	0.5	0.5	0.2	0.6	0.5	3	3	4	3	2	1	2	2	1	3
<i>Dalbergia tabascanana</i> 5	7	1.86	1.2	0.2	1.1	0.85	0.3	1	0.5	0.6	0.2	0.6	0.6	3	2	4	3	2	1	2	3	1	3
<i>Dalbergia tabascanana</i> 6	0	1.75	0.7	0.2	1	0.8	0.3	0.8	0.5	0.5	0.2	0.5	0.6	3	3	4	3	2	1	2	1	1	3
<i>Dalbergia tabascanana</i> 7	5	1.92	0.9	0.16	0.9	0.7	0.3	0.7	0.4	0.5	0.2	0.5	0.5	3	4	4	1	2	1	2	1	1	3
<i>Dalbergia tabascanana</i> 8	0	1.43	0.7	0.28	1	0.7	0.2	0.8	0.3	0.6	0.2	0.7	0.6	3	3	4	1	2	1	2	3	1	3
<i>Dalbergia tabascanana</i> 9	5	1.94	0.8	0.22	1	0.8	0.2	0.8	0.3	0.6	0.2	0.7	0.2	3	3	4	3	2	1	2	2	1	3
<i>Dalbergia tabascanana</i> 10	0	1.78	1.2	0.2	0.9	0.8	0.3	0.8	0.5	0.6	0.2	0.6	0.6	3	2	4	1	2	1	3	2	1	3
<i>Dalbergia tabascanana</i> 11	7	2.2	1	0.22	1	0.55	0.3	0.9	0.5	0.5	0.2	0.5	0.5	3	4	4	3	2	1	2	2	1	3
<i>Dalbergia tabascanana</i> 12	8	1.44	0.8	0.28	1	0.8	0.3	0.8	0.4	0.5	0.2	0.5	0.5	3	3	4	2	2	1	2	2	1	3
<i>Dalbergia tabascanana</i> 13	9	1.54	0.9	0.16	1	0.8	0.3	0.9	0.4	0.6	0.2	0.6	0.7	3	3	4	1	2	1	3	2	1	3
<i>Dalbergia tabascanana</i> 14	0	1.62	0.7	0.2	1	0.75	0.2	0.8	0.5	0.5	0.2	0.5	0.5	3	3	4	1	2	1	3	2	1	3
<i>Dalbergia tabascanana</i> 15	0	2	1.3	0.14	0.8	0.75	0.3	0.8	0.4	0.5	0.2	0.5	0.5	3	3	4	3	2	1	2	3	1	3

<i>Dalbergia tabascanana</i> 16	8	1.66	1	0.22	0.9	0.7	0.2	0.8	0.4	0.6	0.2	0.6	0.6	3	3	4	1	2	1	2	3	1	1
<i>Dalbergia tabascanana</i> 17	7	1.62	0.8	0.22	1	0.8	0.3	0.9	0.5	0.6	0.2	0.6	0.6	3	3	4	1	2	1	2	2	1	3
<i>Dalbergia tabascanana</i> 18	6	1.3	0.8	0.16	0.8	0.65	0.3	0.7	0.5	0.5	0.2	0.5	0.5	3	3	4	1	2	1	3	3	1	3
<i>Dalbergia tabascanana</i> 19	9	1.44	0.9	0.28	1	0.8	0.2	0.9	0.4	0.6	0.2	0.6	0.6	3	3	4	1	2	1	3	3	1	3
<i>Dalbergia tabascanana</i> 20	7	1.72	0.8	0.28	1.1	0.9	0.3	0.9	0.4	0.6	0.2	0.6	0.6	3	3	4	2	2	1	2	2	1	3
<i>Dalbergia tabascanana</i> 21	0	1.62	1	0.26	0.9	0.7	0.2	0.8	0.5	0.5	0.2	0.6	0.6	3	3	4	1	2	1	2	2	1	3
<i>Dalbergia chontalensis</i> 1	11	2.22	1.2	0.24	1	0.8	0.3	0.9	0.6	0.6	0.2	0.6	0.8	3	4	1	1	3	1	2	2	1	1
<i>Dalbergia chontalensis</i> 2	9	2.56	1.3	0.38	1.2	1	0.3	0.9	0.6	0.6	0.2	0.6	0.7	3	4	1	1	3	1	2	2	1	1
<i>Dalbergia chontalensis</i> 3	15	1.53	0.8	0.34	1.1	0.85	0.2	0.9	0.6	0.6	0.2	0.7	0.6	3	2	4	1	2	1	2	2	1	1
<i>Dalbergia chontalensis</i> 4	8	3.46	1.8	0.26	1	0.9	0.3	0.9	0.5	0.5	0.2	0.5	0.6	3	4	4	1	3	1	2	2	1	1
<i>Dalbergia chontalensis</i> 5	9	1.95	1.2	0.3	1.1	0.95	0.3	0.8	0.6	0.6	0.2	0.6	0.7	3	4	4	1	3	1	2	2	1	1
<i>Dalbergia chontalensis</i> 6	15	1.34	0.7	0.28	1.1	0.95	0.3	0.9	0.5	0.6	0.3	0.7	0.7	3	2	4	1	3	1	2	2	1	1
<i>Dalbergia chontalensis</i> 7	12	1.86	0.8	0.24	1.1	0.9	0.3	0.9	0.5	0.5	0.2	0.5	0.6	3	2	4	1	2	1	2	3	1	1
<i>Dalbergia chontalensis</i> 8	11	1.94	0.8	0.2	1.2	1	0.3	1.1	0.6	0.7	0.3	0.6	0.7	3	4	4	1	3	1	2	2	1	1
<i>Dalbergia chontalensis</i> 9	11	2.26	1.3	0.22	1.3	1	0.3	1	0.7	0.7	0.3	0.8	0.8	3	2	4	1	2	1	2	2	2	1
<i>Dalbergia chontalensis</i> 10	0	1.38	1	0.14	1.2	0.8	0.3	0.9	0.7	0.7	0.3	0.6	0.7	3	2	4	1	2	1	2	2	1	1
<i>Dalbergia chontalensis</i> 11	0	2.17	1.1	0.28	0.98	0.9	0.3	0.9	0.5	0.5	0.2	0.5	0.6	3	3	4	1	2	1	2	2	1	1
<i>Dalbergia chontalensis</i> 12	0	2.27	1.1	0.17	1.1	0.9	0.3	0.9	0.6	0.4	0.2	0.6	0.7	3	2	4	1	2	1	2	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 1	0	5.4	3.6	0.2	0.8	0.75	0.3	0.7	0.4	0.5	0.2	0.6	0.5	1	1	1	1	2	2	1	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 2	0	8.5	4.7	0.2	0.6	0.6	0.2	0.7	0.5	0.5	0.2	0.6	0.6	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 3	0	4.43	2.8	0.16	0.9	0.5	0.2	0.8	0.4	0.5	0.2	0.5	0.6	1	1	1	1	2	2	1	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 4	0	7.62	4.3	0.12	0.9	0.7	0.2	0.8	0.5	0.6	0.2	0.6	0.6	1	1	1	1	2	2	1	2	1	1

<i>Dalbergia brownei</i> 5	0	6.6	3.7	0.1	6.33	0.7	0.2	0.8	0.5	0.6	0.2	0.6	0.6	1	1	1	2	2	2	1	1	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 6	0	4.07	3	0.14	0.9	0.7	0.3	0.7	0.5	0.5	0.2	0.6	0.7	1	1	2	1	2	2	1	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 7	0	5.24	2.8	0.2	0.8	0.75	0.3	0.7	0.4	0.5	0.2	0.6	0.5	1	1	1	1	2	2	1	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 8	0	5.7	3.7	0.2	0.9	0.8	0.3	0.8	0.5	0.7	0.2	0.7	0.7	1	1	1	2	1	2	1	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 9	0	4.36	3	0.2	0.9	0.65	0.3	0.8	0.5	0.5	0.2	0.6	0.6	1	1	2	2	2	2	2	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 10	0	5.3	3	0.1	0.9	0.8	0.3	0.7	0.4	0.6	0.2	0.6	0.6	1	1	1	1	2	2	1	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 11	0	5.27	2.5	0.1	0.8	0.6	0.3	0.7	0.4	0.5	0.2	0.6	0.5	2	1	2	1	2	2	1	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 12	0	7.33	4.1	0.12	0.8	0.8	0.3	0.8	0.4	0.6	0.2	0.6	0.6	1	1	1	1	2	2	1	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 13	0	5.7	3.2	0.18	0.9	0.75	0.2	0.8	0.4	0.5	0.2	0.6	0.6	1	1	1	1	2	2	1	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 14	0	5.27	3.1	0.2	0.9	0.8	0.3	0.8	0.5	0.6	0.2	0.7	0.6	1	1	2	1	2	2	1	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 15	0	4.92	3.4	0.2	0.8	0.7	0.3	0.7	0.4	0.5	0.2	0.6	0.5	1	1	2	1	2	2	1	3	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 16	0	5.08	2.4	0.28	0.8	0.7	0.3	0.8	0.4	0.5	0.2	0.6	0.6	2	1	1	2	2	2	2	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 17	0	7.78	4	0.26	0.8	0.75	0.2	0.8	0.4	0.5	0.2	0.5	0.5	2	1	1	1	2	3	1	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 18	0	5.87	3.5	0.28	0.9	0.85	0.3	0.9	0.5	0.6	0.2	0.7	0.6	1	1	1	3	2	2	1	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 19	0	5.13	2.9	0.2	0.9	0	0	0.8	0.4	0	0	0.7	0.8	1	1	2	3	2	2	1	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 20	0	4.73	2.3	0.18	0.9	0.8	0.3	0.8	0.5	0.6	0.2	0.7	0.6	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 21	0	5.65	3.6	0.12	1	0.8	0.3	0.8	0.4	0.6	0.2	0.6	0.6	1	1	2	1	2	1	1	2	2	1
<i>Dalbergia brownei</i> 22	0	4.07	2.5	0.1	0.9	0.7	0.3	0.8	0.5	0.5	0.2	0.5	0.5	1	1	2	1	2	1	1	3	2	1
<i>Dalbergia brownei</i> 23	0	5.28	3.3	0.22	0.8	0.7	0.3	0.7	0.4	0.5	0.2	0.6	0.6	1	1	1	1	2	2	1	2	2	1
<i>Dalbergia brownei</i> 24	0	6.5	3.9	0.22	0.9	0.65	0.3	0.7	0.5	0.6	0.2	0.5	0.6	1	1	2	1	2	1	1	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 25	0	5.67	4	0.1	0.8	0.7	0.3	0.8	0.4	0.5	0.2	0.5	0.8	1	1	2	1	2	3	1	2	2	1
<i>Dalbergia brownei</i> 26	0	5.63	2.9	0.1	0.8	0.7	0.2	0.7	0.4	0.5	0.2	0.5	0.5	1	1	1	3	2	2	1	2	1	1

<i>Dalbergia brownei</i> 27	0	7.37	4.7	0.16	1.1	0.85	0.3	0.9	0.5	0.7	0.2	0.7	0.7	1	1	2	1	2	3	1	2	2	1
<i>Dalbergia brownei</i> 28	0	4.98	3.3	0.16	1	0.85	0.3	0.8	0.5	0.6	0.2	0.7	0.7	1	1	2	3	3	2	1	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 29	0	4.3	2.2	0.1	0.8	0.6	0.2	0.7	0.4	0.5	0.2	0.6	0.6	1	1	4	1	3	1	1	2	2	1
<i>Dalbergia brownei</i> 30	0	3.4	2	0.1	0.9	0.7	0.2	0.8	0.4	0.5	0.2	0.6	0.5	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1

**Anexos 4.** Matriz de los eigenvalores y su porcentaje de variación total expresada (Relative\_eig) del análisis PCoA de los caracteres vegetativos y de flor, considerando los dos primeros eigenvalores por su valor más alto

	Eigenvalues	Relative_eig	Broken_stick	Cumul_eig	Cumul_br_stick
1	0.49868123	0.31281403	0.17358851	0.31281403	0.17358851
2	0.26031403	0.16329045	0.12596946	0.47610448	0.29955797
3	0.12882066	0.08080695	0.10215994	0.55691143	0.40171791
4	0.08470486	0.05313388	0.08628692	0.61004531	0.48800483
5	0.06186751	0.03880841	0.07438216	0.64885372	0.56238699
6	0.05543079	0.03477076	0.06485835	0.68362448	0.62724534
7	0.05316859	0.03335173	0.05692184	0.71697621	0.68416719
8	0.05202148	0.03263217	0.05011912	0.74960838	0.73428631
9	0.04683017	0.02937575	0.04416674	0.77898412	0.77845305
10	0.04182863	0.02623837	0.03887574	0.80522249	0.81732879
11	0.03836937	0.02406844	0.03411383	0.82929093	0.85144262
12	0.03495995	0.02192977	0.02978483	0.8512207	0.88122744
13	0.0333229	0.02090287	0.02581657	0.87212357	0.90704402
14	0.03212345	0.02015048	0.02215357	0.89227405	0.92919759
15	0.028374	0.01779852	0.01875221	0.91007257	0.94794979
16	0.02769937	0.01737533	0.01557761	0.9274479	0.9635274
17	0.02551652	0.01600607	0.01260141	0.94345397	0.97612881
18	0.02504262	0.0157088	0.00980029	0.95916277	0.98592911
19	0.02359601	0.01480137	0.00715479	0.97396414	0.9930839
20	0.02273089	0.01425869	0.00464853	0.98822283	0.99773243
21	0.01877491	0.01177717	0.00226757	1	1

**Anexos 4.1.** Valor de correlación entre las unidades de estudio con los primeros dos componentes dado por los loadings del análisis PCoA de los caracteres vegetativos y de flor, considerando los valores cercanos a 1

	Coordenada 1	Coordenada 2
No. foliolos	-0.70990325	-0.02876935
Longi. foliolo	0.88409678	0.24088829
Ancho foliolo	0.90082404	0.24572874
Longi. pedicelo	-0.04375983	-0.69552534
Longi. flor	0.23526748	-0.21744739
Longi. alas	0.09083881	-0.58712426
Ancho alas	0.16362105	-0.53474604
Longi. estandar	0.20065574	-0.75919335
Ancho estandar	0.19473332	-0.56503546

Longi. quilla	0.1534321	-0.38092766
Ancho quilla	0.10431934	-0.3676625
Longi. estambre	0.47926688	-0.49523913
Longi. pistilo	0.3510067	-0.32523098
Forma foliolo	-0.9480646	-0.13936562
Ápice foliolo	-0.84463691	-0.07699462
Base foliolo	-0.87984948	-0.07304509
Pube pecio	0.16250071	-0.45360952
Pube haz	0.29666821	-0.66266344
Pube envés	0.70453227	0.02231836
Brillo haz	-0.61961391	-0.47930846
Tipo inflo	-0.14472565	-0.05998896
Inflo densa	-0.3388568	0.82135903
Pub cáliz	-0.31754154	-0.61268763

**Anexos 5.** Matriz de caracteres vegetativos y de fruto para las cuatro especies del grupo de *Dalbergia brownei sensu lato* Cabrera y Sotuyo 2017

Especie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Dalbergia tabascanana</i> 1	6	1.8	0.87	3.65	1.28	0	3	3	4	3	2	1	2	1	3	1	2	2	3	1
<i>Dalbergia tabascanana</i> 2	0	2.1	1	3.8	1.07	4	3	3	4	3	2	1	2	7	3	1	2	2	3	1
<i>Dalbergia tabascanana</i> 3	8	1.2	0.5	2.97	1.3	2	3	3	4	3	2	3	2	4	2	1	2	2	3	1
<i>Dalbergia tabascanana</i> 4	0	1.7	0.82	2.47	0.87	2	3	3	4	2	2	1	2	7	3	1	2	2	3	1
<i>Dalbergia tabascanana</i> 5	8	1.4	0.86	3.28	1.15	2	3	2	4	1	2	1	2	2	3	1	2	2	3	1
<i>Dalbergia tabascanana</i> 6	0	2.2	1.04	3.36	1.28	2	3	3	4	3	2	1	2	7	3	1	2	2	1	1
<i>Dalbergia tabascanana</i> 7	0	0.8	0.48	2.9	1.13	1	3	3	1	3	2	1	2	7	3	1	2	2	1	1
<i>Dalbergia tabascanana</i> 8	7	1.3	0.7	3.23	1	0	3	3	4	1	2	1	3	7	3	1	2	2	3	1
<i>Dalbergia tabascanana</i> 9	9	1.6	0.82	3.15	1.28	2	3	3	4	3	2	1	2	7	3	1	2	2	3	1
<i>Dalbergia tabascanana</i> 10	7	1.3	0.68	2.53	1.1	2	3	3	4	2	2	1	3	7	3	1	2	2	1	1
<i>Dalbergia tabascanana</i> 11	6	1.3	0.52	2.48	0.84	3	3	4	4	1	2	1	3	7	3	1	2	2	3	1
<i>Dalbergia tabascanana</i> 12	7	1.5	0.78	2.78	1.28	1	3	3	4	2	2	1	3	7	3	1	2	2	1	1
<i>Dalbergia tabascanana</i> 13	7	1.6	0.92	2.63	1.2	2	3	3	4	2	2	1	2	7	3	1	2	2	1	1
<i>Dalbergia tabascanana</i> 14	0	1.5	0.84	2.45	1.18	2	3	3	4	1	2	1	3	7	3	1	2	2	1	1
<i>Dalbergia tabascanana</i> 15	7	1.7	1.03	2.7	1.16	2	3	3	4	2	2	3	3	7	3	1	2	2	1	1
<i>Dalbergia tabascanana</i> 16	7	1.7	0.86	2.87	1.13	1	3	3	4	2	2	1	2	7	3	1	2	2	1	1
<i>Dalbergia glabra</i> 1	0	2.3	1.14	5.1	1	2	3	2	4	1	2	1	2	5	2	1	2	1	1	3
<i>Dalbergia glabra</i> 2	7	2.7	1.26	4.87	1.17	1	3	3	4	1	1	1	2	5	2	1	2	1	1	3
<i>Dalbergia glabra</i> 3	9	2.9	1.72	5.63	1.33	1	3	3	4	1	1	1	1	1	2	1	2	1	1	3
<i>Dalbergia glabra</i> 4	9	3.3	1.56	5.03	1.23	1	3	3	4	1	1	1	2	5	2	1	2	1	1	3
<i>Dalbergia glabra</i> 5	9	3.3	1.54	5.2	1.38	1	3	4	4	1	2	1	1	5	2	1	2	1	1	3

<i>Dalbergia glabra</i> 6	11	2.6	1.28	5.78	1.14	2	3	3	4	1	1	1	2	5	2	1	2	1	1	3
<i>Dalbergia glabra</i> 7	7	2.7	1.24	5.28	1.2	1	3	3	4	1	1	1	2	5	2	1	2	1	1	3
<i>Dalbergia glabra</i> 8	9	3	1.36	5.92	1.02	1	3	4	4	1	1	1	2	5	2	1	2	1	1	3
<i>Dalbergia glabra</i> 9	9	2.1	1.23	6.04	1.3	1	3	3	4	1	1	1	1	6	2	1	2	1	1	3
<i>Dalbergia glabra</i> 10	0	3.1	1.44	8.68	1.38	2	3	3	4	1	2	1	1	6	2	1	2	1	1	3
<i>Dalbergia glabra</i> 11	9	3.3	1.7	6.03	1.43	1	3	3	4	1	1	1	2	5	2	1	2	1	1	3
<i>Dalbergia glabra</i> 12	0	2.4	1.33	5.54	1.2	1	3	2	4	1	2	1	1	5	2	1	2	1	1	3
<i>Dalbergia glabra</i> 13	0	3.2	1.44	6.05	1.53	1	3	4	4	1	1	1	1	5	2	1	2	1	1	3
<i>Dalbergia glabra</i> 14	9	2.9	1.76	5.85	1.4	1	3	2	4	1	2	1	1	5	2	1	2	1	1	3
<i>Dalbergia glabra</i> 15	8	2.7	1.52	4.68	1.32	1	3	2	4	1	1	1	1	5	2	1	2	1	1	3
<i>Dalbergia glabra</i> 16	9	2.8	1.46	5.94	1.32	1	3	2	4	1	1	1	2	5	2	1	2	1	1	3
<i>Dalbergia glabra</i> 17	10	2.5	1.28	6.14	1.3	1	3	2	4	1	1	1	1	5	2	1	2	1	1	3
<i>Dalbergia glabra</i> 18	0	3.2	2.04	5.88	1.68	2	3	3	1	1	2	1	1	1	2	1	2	1	1	3
<i>Dalbergia glabra</i> 19	0	3.6	2.1	8.18	1.28	2	3	3	4	1	2	1	1	5	2	1	2	1	1	3
<i>Dalbergia glabra</i> 20	0	3.3	1.6	6.22	1.44	1	3	2	4	1	1	1	1	5	2	1	2	1	1	3
<i>Dalbergia glabra</i> 21	9	2.4	1.46	8	1.15	2	3	2	4	1	1	1	1	5	2	1	2	2	1	3
<i>Dalbergia chontalensis</i> 1	7	3.4	1.76	6.34	1.66	2	3	4	4	3	2	1	2	7	2	2	2	1	1	2
<i>Dalbergia chontalensis</i> 2	8	3.7	1.86	4.22	1.72	1	3	2	4	3	3	1	1	3	2	2	2	1	0	0
<i>Dalbergia chontalensis</i> 3	0	2.2	0.96	8.14	1.46	3	3	2	4	2	2	1	2	7	2	2	2	1	1	2
<i>Dalbergia chontalensis</i> 4	0	2.4	1.1	7.82	1.54	2	3	2	4	3	2	1	2	7	2	2	2	1	1	2
<i>Dalbergia chontalensis</i> 5	0	1.9	1.16	8.68	1.64	3	3	2	4	1	2	1	2	7	2	2	2	1	1	2
<i>Dalbergia chontalensis</i> 6	0	2.4	1.14	7.18	1.05	3	3	2	4	2	2	1	2	7	2	2	2	1	1	2

<i>Dalbergia chontalensis</i> 7	0	2	1.18	8	1.83	2	3	2	4	2	2	2	2	7	2	2	2	1	1	2
<i>Dalbergia chontalensis</i> 8	0	2.1	1.17	4	1.28	1	3	4	4	1	1	1	2	1	2	2	2	1	1	2
<i>Dalbergia chontalensis</i> 9	11	1.9	1.54	5.27	1.2	1	3	4	4	1	2	1	2	1	2	2	2	1	1	2
<i>Dalbergia chontalensis</i> 10	0	2.3	1.2	7.13	1.43	2	3	2	4	3	2	1	2	7	2	2	2	1	1	2
<i>Dalbergia chontalensis</i> 11	9.5	2.3	1.26	5.93	1.7	1	3	4	4	1	3	1	2	7	2	2	2	1	1	2
<i>Dalbergia chontalensis</i> 12	0	2.4	1.3	10.6	1.8	3	3	2	4	2	2	2	2	7	2	2	2	1	1	2
<i>Dalbergia chontalensis</i> 13	12	2.7	1.24	7.73	1.23	2	3	2	4	3	2	1	2	7	2	2	2	1	1	2
<i>Dalbergia chontalensis</i> 14	9	3.4	1.58	5.33	1.63	1	3	4	4	3	2	1	2	7	2	2	2	1	1	2
<i>Dalbergia chontalensis</i> 15	0	2	1.07	6.2	1.43	2	3	4	4	1	2	1	2	7	2	2	2	1	1	2
<i>Dalbergia chontalensis</i> 16	8.5	2	1.03	4.2	1.37	1	3	4	4	1	2	1	2	7	2	2	2	1	1	2
<i>Dalbergia chontalensis</i> 17	0	2.4	1.53	6.63	1.7	2	4	1	4	1	1	1	2	7	2	2	2	1	1	2
<i>Dalbergia chontalensis</i> 18	0	5	2.25	8.2	1.9	2	3	4	4	1	3	1	2	7	2	2	2	1	1	2
<i>Dalbergia chontalensis</i> 19	0	2.5	1.07	3.53	1.45	1	3	3	4	3	2	1	2	3	2	2	2	1	1	2
<i>Dalbergia chontalensis</i> 20	0	3.1	1.18	5.83	1.2	2	3	3	4	3	2	3	2	7	2	2	2	1	1	2
<i>Dalbergia brownei</i> 1	0	5.3	2.38	3.3	1.08	2	1	1	1	1	2	2	1	2	3	1	1	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 2	0	7.2	4.27	3.44	0.84	3	1	1	2	1	2	2	1	1	1	1	1	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 3	0	3.9	2.46	1.88	0.9	1	1	1	2	1	2	1	1	4	1	1	1	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 4	0	5.3	2.42	2.1	1.02	1	2	1	2	1	2	1	1	3	1	1	1	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 5	0	6	3.57	3.04	1.02	1	1	1	2	1	2	2	2	2	1	1	1	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 6	0	6.1	3.76	3.3	1.02	2	1	1	2	1	2	2	1	2	3	1	1	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 7	0	4.9	2.27	2.84	1.02	1	1	1	1	1	2	2	1	2	1	1	1	1	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 8	0	4.3	2.9	3.66	1.02	3	1	1	1	2	2	2	1	2	1	1	1	2	1	1

<i>Dalbergia brownei</i> 9	0	4.1	2.7	2.95	1.08	2	1	1	1	1	2	2	1	2	1	1	1	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 10	0	6.3	3.52	2.28	1.08	1	1	1	1	3	2	2	1	3	1	1	1	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 11	0	7	3.97	2.54	1.28	2	1	1	1	3	2	2	1	3	3	1	1	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 12	0	6.9	4.03	1.88	0.93	1	1	1	2	2	2	2	2	4	1	1	1	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 13	0	4.7	3	2.48	0.98	2	1	1	2	1	2	3	1	3	1	1	1	1	2	1
<i>Dalbergia brownei</i> 14	0	5.3	3.43	2.62	1.18	1	1	1	2	1	2	1	1	3	1	1	1	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 15	0	6.1	4.3	2.7	1.17	1	1	1	2	3	2	3	1	3	3	1	1	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 16	0	6.5	3.9	3.34	1.18	2	1	1	2	3	2	3	1	1	1	1	1	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 17	0	4.6	3.1	2.48	0.96	2	1	1	1	1	2	2	1	3	1	1	2	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 18	0	6.8	3.95	3.3	1.03	2	1	1	1	3	2	3	1	3	3	1	1	2	2	1
<i>Dalbergia brownei</i> 19	0	6.2	4.22	2.38	1.25	1	1	1	2	2	2	2	1	3	1	1	1	2	1	1
<i>Dalbergia brownei</i> 20	0	5.5	3.73	3.05	1.05	2	1	1	1	3	3	2	1	3	1	1	1	2	1	1

**Anexos 6.** Matriz de los eigenvalores y su porcentaje de variación total expresada (Relative\_eig) del análisis PCoA de los caracteres vegetativos y de fruto, considerando los dos primeros eigenvalores por su valor más alto

	Eigenvalues	Relative_eig	Broken_stick	Cumul_eig	Cumul_br_stick
1	0.51016957	0.29348543	0.19417267	0.29348543	0.19417267
2	0.24105683	0.13867285	0.13861712	0.43215827	0.33278979
3	0.16166183	0.09299926	0.11083934	0.52515753	0.44362912
4	0.12231752	0.07036564	0.09232082	0.59552317	0.53594994
5	0.09302604	0.05351512	0.07843193	0.64903829	0.61438187
6	0.09081578	0.05224362	0.06732082	0.70128192	0.68170269
7	0.07302965	0.04201179	0.05806156	0.74329371	0.73976425
8	0.05859135	0.03370586	0.05012505	0.77699957	0.7898893
9	0.05410829	0.03112689	0.04318061	0.80812647	0.83306991
10	0.05179587	0.02979663	0.03700777	0.83792309	0.87007768
11	0.04597673	0.02644905	0.03145221	0.86437214	0.90152989
12	0.03984749	0.02292308	0.02640171	0.88729522	0.9279316
13	0.03837325	0.02207499	0.02177208	0.90937022	0.94970368
14	0.03747238	0.02155675	0.01749857	0.93092697	0.96720225
15	0.03502843	0.02015082	0.01353032	0.95107779	0.98073257
16	0.03452236	0.01985969	0.00982662	0.97093747	0.99055919
17	0.02731076	0.01571107	0.00635439	0.98664855	0.99691358
18	0.023209	0.01335145	0.00308642	1	1

**Anexos 6.1.** Valor de correlación entre las unidades de estudio con los primeros dos componentes dado por los loadings del análisis PCoA de los caracteres vegetativos y de fruto, considerando los valores cercanos a 1

	Coordenada 1	Coordenada 2
No. foliolos	0.51346959	-0.1564233
Longi. foliolo	-0.79049104	0.3717373
Ancho foliolo	-0.83723365	0.33577635
Longi. fruto	0.65406748	0.41658412
Ancho fruto	0.57928347	0.26415596
No. semillas	-0.06490496	-0.14972355
Forma foliolo	0.94484466	-0.16458742
Ápice foliolo	0.77445724	-0.22774231
Base foliolo	0.88985153	-0.15836459
Pube pecio	-0.13409735	-0.53409302
Pube haz	-0.27032035	-0.24122628
Pube envés	-0.65013131	-0.05879063
Brillo haz	0.49885289	-0.60108796

Forma fruto	0.63152355	-0.44317578
Forma ápice	0.33554128	-0.70487951
Forma base	0.51464603	0.16994809
Grosor fruto	0.92814566	-0.17858261
Nudosidad	-0.69000252	-0.63324424
Venación	-0.01516054	-0.60680946
Constriccion	0.61093867	0.52771207

**Anexos 7.** Secuencias obtenidas de GenBank utilizadas para el análisis con el marcador *trnH-psbA* y su código de acceso a GenBank

<b>Especie</b>	<b>ID</b>
<i>Aeschynomene viscidula</i>	MH621763
<i>Dalbergia hainanensis</i>	MF926268
<i>D. odorifera</i>	MN251244
<i>D. pinnata</i>	GU396737
<i>D. melanoxyton</i>	KM276283
<i>D. cultrata</i>	KR534083
<i>D. balansae</i>	MN251249
<i>D. lanceolaria</i>	KM276253
<i>D. assamica</i>	FR854143
<i>D. latifolia</i>	JX856873
<i>D. cochinchinensis</i>	MN251247
<i>D. sissoo</i>	MN251242
<i>D. hupeana</i>	MN251245
<i>D. retusa</i>	KU663045
<i>D. nigrescens</i>	FR854158
<i>D. hainanensis</i>	MN251246
<i>D. hupeana</i>	KY484384
<i>D. balansae</i>	KP095347
<i>D. oliveri</i>	MN251243
<i>D. stipulacea</i>	HG005072
<i>D. pinnata</i>	HG005032
<i>D. tamarindifolia</i>	KM276364
<i>D. candenatensis</i>	KM276226

**Anexos 8.** Especies seleccionadas para los caracteres morfológicos de los grupos externos y de los clados de dalbergias mexicanas *D. ecastaphyllum*, *D. granadillo* y *D. congestiflora*, con su fuente de información consultada

Clados	Especies seleccionadas	Fuente consultada
<b>Grupos externos</b>	<i>Aeschynomene compacta</i>	WFO, 2021; Dirección General de Repositorios Universitarios, Universidad Nacional Autónoma de México. <i>Portal de Datos Abiertos UNAM, Colecciones Universitarias</i> . (05 de marzo del 2020). <a href="https://datosabiertos.unam.mx/">https://datosabiertos.unam.mx/</a>
	<i>Pictetia acuelata</i>	Dirección General de Repositorios Universitarios, Universidad Nacional Autónoma de México. <i>Portal de Datos Abiertos UNAM, Colecciones Universitarias</i> . (05 de marzo del 2020). <a href="https://datosabiertos.unam.mx/">https://datosabiertos.unam.mx/</a>
	<i>Machaerium falciforme</i>	WFO, 2021; Dirección General de Repositorios Universitarios, Universidad Nacional Autónoma de México. <i>Portal de Datos Abiertos UNAM, Colecciones Universitarias</i> . (05 de marzo del 2020). <a href="https://datosabiertos.unam.mx/">https://datosabiertos.unam.mx/</a>
<b><i>D. ecastaphyllum</i></b>	<i>D. ecastaphyllum</i>	WFO, 2021; Dirección General de Repositorios Universitarios, Universidad Nacional Autónoma de México. <i>Portal de Datos Abiertos UNAM, Colecciones Universitarias</i> . (05 de marzo del 2020). <a href="https://datosabiertos.unam.mx/">https://datosabiertos.unam.mx/</a>
<b><i>D. granadillo</i></b>	<i>D. granadillo</i>	Kheim, 2017; Linares y Sousa, 2007; Taller para la evaluación del riesgo de extinción de las especies maderables del género Dalbergia en el marco de la NOM-059-SEMARNAT-2010”, junio de 2015, CONABIO. <a href="http://conabioweb.conabio.gob.mx/webservice/dalbergias/Dalbergia_granadillo.pdf">http://conabioweb.conabio.gob.mx/webservice/dalbergias/Dalbergia_granadillo.pdf</a>
	<i>D. retusa</i>	Kheim, 2017; Linares y Sousa, 2007
	<i>D. rhachyflexa</i>	Linares y Sousa, 2007; Taller para la evaluación del riesgo de extinción de las especies maderables del género Dalbergia en el marco de la NOM-059-SEMARNAT-2010”, junio de 2015, CONABIO.

---

<b><i>D. congestiflora</i></b>	<a href="http://conabioweb.conabio.gob.mx/webservice/dalbergias/Dalbergia_rhachiflexa.pdf">http://conabioweb.conabio.gob.mx/webservice/dalbergias/Dalbergia_rhachiflexa.pdf</a>
<i>D. stevensonii</i>	Kheim, 2017; Linares y Sousa, 2007; Taller para la evaluación del riesgo de extinción de las especies maderables del género Dalbergia en el marco de la NOM-059-SEMARNAT-2010", junio de 2015, CONABIO. <a href="http://conabioweb.conabio.gob.mx/webservice/dalbergias/Dalbergia_stevensonii.pdf">http://conabioweb.conabio.gob.mx/webservice/dalbergias/Dalbergia_stevensonii.pdf</a>
<i>D. congestiflora</i>	Linares y Sousa, 2007; Taller para la evaluación del riesgo de extinción de las especies maderables del género Dalbergia en el marco de la NOM-059-SEMARNAT-2010", junio de 2015, CONABIO. <a href="http://conabioweb.conabio.gob.mx/webservice/dalbergias/Dalbergia_congestiflora.pdf">http://conabioweb.conabio.gob.mx/webservice/dalbergias/Dalbergia_congestiflora.pdf</a>
<i>D. palo-escrito</i>	Linares y Sousa, 2007; Taller para la evaluación del riesgo de extinción de las especies maderables del género Dalbergia en el marco de la NOM-059-SEMARNAT-2010", junio de 2015, CONABIO. <a href="http://conabioweb.conabio.gob.mx/webservice/dalbergias/Dalbergia_palo-escrito.pdf">http://conabioweb.conabio.gob.mx/webservice/dalbergias/Dalbergia_palo-escrito.pdf</a>
<i>D. modesta</i>	Linares y Sousa, 2007; Taller para la evaluación del riesgo de extinción de las especies maderables del género Dalbergia en el marco de la NOM-059-SEMARNAT-2010", junio de 2015, CONABIO. <a href="http://conabioweb.conabio.gob.mx/webservice/dalbergias/Dalbergia_modesta.pdf">http://conabioweb.conabio.gob.mx/webservice/dalbergias/Dalbergia_modesta.pdf</a>
<i>D. tucurensis</i>	Linares y Sousa, 2007; Taller para la evaluación del riesgo de extinción de las especies maderables del género Dalbergia en el marco de la NOM-059-SEMARNAT-2010", junio de 2015, CONABIO. <a href="http://conabioweb.conabio.gob.mx/webservice/dalbergias/Dalbergia_tucurensis.pdf">http://conabioweb.conabio.gob.mx/webservice/dalbergias/Dalbergia_tucurensis.pdf</a>
<i>D. agudeloii</i>	Linares y Sousa, 2007; WFO, 2021; Dirección General de Repositorios Universitarios, Universidad Nacional Autónoma de México. <i>Portal de Datos Abiertos UNAM, Colecciones Universitarias</i> . (05 de marzo del 2020). <a href="https://datosabiertos.unam.mx/">https://datosabiertos.unam.mx/</a>
<i>D. melanocardium</i>	Linares y Sousa, 2007; Taller para la evaluación del riesgo de extinción de las especies maderables del género Dalbergia en el marco de la NOM-059-SEMARNAT-2010", junio de 2015, CONABIO. <a href="http://conabioweb.conabio.gob.mx/webservice/dalbergias/Dalbergia_melanocardium.pdf">http://conabioweb.conabio.gob.mx/webservice/dalbergias/Dalbergia_melanocardium.pdf</a>

---