



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE HIDALGO

FACULTAD DE BIOLOGÍA

DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**PROGRAMA INSTITUCIONAL DE MAESTRÍA EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

**“RELACIONES FILOGENÉTICAS EN *ARGYTHAMNIA*
(EUPHORBIACEAE) *SENSU LATO*”**

TESIS

QUE COMO REQUISITO PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

YOCUPITZIA RAMÍREZ AMEZCUA

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. SABINA IRENE LARA CABRERA

MORELIA, MICHOACÁN, MARZO DE 2011





UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE HIDALGO
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO
Programa Institucional de Maestría en Ciencias Biológicas

DR. HÉCTOR EDUARDO MARTÍNEZ FLORES
COORDINADOR GENERAL DEL PROGRAMA INSTITUCIONAL DE
MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
PRESENTE

Por este conducto nos permitimos comunicarle que después de haber revisado el manuscrito final de la Tesis Titulada: "Relaciones filogenéticas en *Argythamnia* (Euphorbiaceae) sensu lato" presentado por la BIOL. YOCUPITZIA RAMÍREZ AMÉZCUA, consideramos que reúne los requisitos suficientes para ser publicado y defendido en Examen de Grado de Maestra en Ciencias.

Sin otro particular por el momento, reiteramos a usted un cordial saludo.

ATENTAMENTE

Morelia, Michoacán, a 8 de febrero de 2011

MIEMBROS DE LA COMISIÓN REVISORA

Sabina Irene Lara Cabrera
Dra. Sabina Irene Lara Cabrera

Victor Werner Steinmann
Dr. Víctor W. Steinmann

Dra. Gabriela Domínguez Vázquez

Dr. Juan Carlos Montero Castro

Dr. Antonio Campos Mendoza

Agradecimientos

A la Doctora Sabina Lara por su apoyo, asesoría y confianza durante la Maestría, y por permitirme la realización de este proyecto. A mis Sinodales Antonio Campos, Gabriela Domínguez, Juan Carlos Montero y Victor Steinmann quienes fueron fundamentales en el desarrollo del proyecto y siempre me dieron soporte y asesoría.

A la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo y su Programa de Posgrado Interinstitucional por respaldar mis estudios; y al CONACYT por tomarme como becario por dos años. Varias Instituciones aportaron soporte para la realización de este proyecto. El Instituto de Ecología A.C. otorgó apoyo financiero importante a través del Centro Regional del Bajío y directamente desde la sede en Xalapa. La UMSNH a través del Programa Institucional de Fomento a la Investigación y el proyecto 8.16 de la Coordinación de la Investigación Científica. También la American Society of Plant Taxonomists (ASPT Graduate Student Research Grant), Flora of North America Association y una beca Elizabeth Bascom (Missouri Botanical Garden).

Los Curadores y el equipo de los herbarios CICY, COL, ENCB, F, IEB, IBUG, MEXU, MO, RSA, NY, POM, UCR y XAL amablemente permitieron el acceso a sus colecciones y la toma de muestras cuando fue necesaria.

Muy especialmente a quienes ayudaron con la colecta u obtención de material: Isabel Loza, German Carnevali, Juan Carlos Trejo, Lizandro Peraza, Carlos Leopardi, Pedro González, Eddy Martínez, Mark Porter, Victor Steinmann, Patricio Novoa y Pablo Carrillo; Jacqueline Pérez Camacho y Maikel Cañizares García además, abrieron sus hogares y corazones para mí.

Mil gracias a mis compañeras y amigas Susana Raygadas y Adriana Ramos por su ayuda y compañía, igualmente a mis compañeros de laboratorio por su amistad y la desinteresada asesoría constante que me brindaron: Brenda Bedolla, Edgar Olvera, Mayra Castro, Shayda, Liliana y Carmen.

Muy especialmente a mi familia por su amor y por estar siempre conmigo: Eloisa, Antulio, Manuel, Violeta, Victor, Victoria y Elías.

DEDICATORIA

A quienes con su empeño y amor han desarrollado el conocimiento botánico y despertado esa pasión en otros

Especialmente a mi querido Raymundo Ramírez Delgadillo

CONTENIDO

RESUMEN	1
PRESENTACIÓN	2
CAPÍTULO I. Relaciones filogenéticas de <i>Argythamnia</i> (Euphorbiaceae) <i>sensu lato</i>	3
INTRODUCCIÓN	3
MATERIALES Y MÉTODOS	11
RESULTADOS	14
Análisis basados en ITS	14
Análisis basados en <i>trnL-F</i>	17
Análisis combinado	20
DISCUSIÓN	22
Conclusiones y prospectiva	27
LITERATURA CITADA	28
CAPÍTULO II. Los caracteres morfológicos de <i>Argythamnia s.l.</i> en el contexto filogenético	44
INTRODUCCIÓN	44
METODOLOGÍA	44
RESULTADOS	45
LITERATURA CITADA	53
CAPÍTULO III. El polen de <i>Argythamnia s.l.</i>	54
INTRODUCCIÓN	54
MATERIALES Y MÉTODOS	56
RESULTADOS	57
DISCUSIÓN	60
LITERATURA CITADA	61
CONCLUSIONES GENERALES	62

CUADROS Y FIGURAS

- Cuadro 1. Caracteres morfológicos usados para distinguir grupos en *Argythamnia s.l* **¡Error! Marcador no definido.**
- Cuadro 2. Secciones de *Argythamnia* subg. *Ditaxis* propuestas por Ingram (1956) y sus caracteres diagnósticos **¡Error! Marcador no definido.**
- Cuadro 3. Secciones del género *Argythamnia* propuestas por Müller (1866) **¡Error! Marcador no definido.**
- Cuadro 4. Secciones del género *Ditaxis* propuestas por Pax y Hoffmann, 1912..... **¡Error! Marcador no definido.**
- Cuadro 5. Secciones de *Argythamnia* subg. *Ditaxis* propuestas por Ingram, 1956. **¡Error! Marcador no definido.**
- Cuadro 6. Variación de las matrices de datos analizadas . **¡Error! Marcador no definido.**
- Figura 1. Relaciones filogenéticas de *Argythamnia* sensu lato inferidas a partir de ITS y Máxima Parsimonia. **¡Error! Marcador no definido.**
- Figura 2. Árbol producto de la inferencia Bayesiana a partir de ITS. ... **¡Error! Marcador no definido.**
- Figura 3. Relaciones filogenéticas de *Argythamnia* sensu lato inferidas a partir de Máxima Parsimonia y trnL-F..... **¡Error! Marcador no definido.**
- Figura 4. Árbol producto de la inferencia Bayesiana a partir de trnL-F..... **¡Error! Marcador no definido.**
- Figura 5. Relaciones filogenéticas de *Argythamnia* sensu lato inferidas a partir del análisis combinado de ITS y trnL-F con Máxima Parsimonia. **¡Error! Marcador no definido.**
- Figura 6. Árbol producto de la inferencia Bayesiana a partir del análisis combinado de ITS y trnL-F..... **¡Error! Marcador no definido.**
- Cuadro 7. Soportes para los diferentes grupos taxonómicos incluidos. **¡Error! Marcador no definido.**
- Apéndice 1. Material de respaldo de las secuencias del análisis combinado **¡Error! Marcador no definido.**
- Apéndice 2. Material de respaldo de las secuencias de ITS **¡Error! Marcador no definido.**
- Apéndice 3. Material de respaldo de las secuencias de trnL-F..... **¡Error! Marcador no definido.**

Cuadro 8. Caracteres morfológicos, estados de carácter mapeados y número de representaciones igualmente parsimoniosas en el árbol basado en MP y el análisis combinado.....**¡Error! Marcador no definido.**

Cuadro 9. Matriz de datos morfológicos**¡Error! Marcador no definido.**

Cuadro 10. Polen de las secciones de *Argythamnia* subg. *Ditaxis* (Ingram, 1956) . **¡Error! Marcador no definido.**

Cuadro 11. Polen de los subgéneros de *Argythamnia* s.l. (Punt, 1962). **¡Error! Marcador no definido.**

RESUMEN

El género *Argythamnia* P. Browne *sensu lato* (Euphorbiaceae) incluye unas 88 especies distribuidas en las zonas tropicales y subtropicales de América. La delimitación del taxa es controversial ya que el estatus taxonómico de los subgéneros que lo integran (*Argythamnia s.s.*, *Chiropetalum* (A. Juss.) J.W. Ingram y *Ditaxis* (Vahl ex A. Juss.) Croiz.) ha sido históricamente inconsistente. El presente trabajo representa el primer intento hacia el esclarecimiento de las relaciones de estos tres grupos en un contexto filogenético y con uso de técnicas moleculares.

En el primer capítulo se presentan hipótesis de las relaciones de *Argythamnia sensu lato* basadas en dos marcadores de ADN tradicionalmente utilizados a niveles taxonómicos inferiores: la región nuclear ITS y *trnL-F* de cloroplasto. Las secuencias generadas se analizaron mediante dos metodologías: Máxima Parsimonia y Análisis Bayesiano. Los resultados obtenidos sustentan ampliamente que *Argythamnia*, *Chiropetalum* y *Ditaxis* forman un grupo natural. Su monofilia está apoyada en todos los análisis, y al interior emergen cuatro clados que pueden abordarse desde distintas categorías taxonómicas.

Además de analizar los datos nucleares y de cloroplasto, se pusieron a prueba las clasificaciones infragenéricas propuestas, verificando su naturaleza artificial. Solamente las secciones “*Serophyton*” y “*Pseudaphora*” del subgénero *Ditaxis* representan grupos naturales; sin embargo forman parte de una propuesta de clasificación no publicada formalmente. En el Capítulo II se mapeó la evidencia morfológica clásica con las reconstrucciones de Máxima Parsimonia del análisis combinado, encontrando congruencia entre ambas fuentes de información. Adicionalmente, para el Capítulo III se exploró la anatomía de polen de nueve especies, verificando la presencia de granos con tres y cuatro aberturas dentro de *Argythamnia s.l.* Se reporta por vez primera la presencia de polen tricolpado en *Argythamnia s.s.*

PRESENTACIÓN

Esta tesis aborda la problemática taxonómica en que se circunscriben los grupos incluidos en *Argythamnia sensu lato* (Euphorbiaceae). El objetivo principal del trabajo es obtener una filogenia molecular para *Argythamnia sensu lato* que permita comprobar su monofilia y determinar los patrones de evolución dentro del grupo. Dicha información se aborda en el capítulo I y representa el producto principal del proyecto, que será sometido para su publicación en Systematic Botany.

Aunque los objetivos particulares: 1) obtener evidencia molecular para sustentar la clasificación infragenérica de *Argythamnia s.l.* y 2) verificar la utilidad de los caracteres morfológicos que han sido utilizados para diferenciar conjuntos de especies (polen y morfología macroscópica) se abordan en el primer capítulo, son tratados más ampliamente en los capítulos II y III.

CAPÍTULO I. Relaciones filogenéticas de *Argythamnia* (Euphorbiaceae) *sensu lato*

INTRODUCCIÓN

Argythamnia P. Browne *sensu lato* (Euphorbiaceae) es un género que incluye unas 88 especies distribuidas en las zonas tropicales y subtropicales de América. La delimitación del taxa es controversial ya que el estatus taxonómico de los subgéneros que lo integran ha sido históricamente inconsistente y se ha debatido si *Chiropetalum* A. Juss. y *Ditaxis* Vahl ex A. Juss. deben reconocerse como géneros independientes (p.e. Radcliffe-Smith y Govaerts, 2001) o como taxones infragenéricos de *Argythamnia* (Ingram, 1980a).

El conocimiento taxonómico del género es incompleto. Aunque hay revisiones taxonómicas para las especies del subg. *Argythamnia* (Ingram, 1967), las del subg. *Chiropetalum* (Ingram, 1980b), y las de *Ditaxis* presentes en México (Ramírez-Amezcuca y Steinmann, *por publicarse*) muchas especies son poco entendidas y están pobremente representadas en las colecciones, lo que hace más difícil su estudio. Dada la complejidad taxonómica del grupo varios autores han señalado la necesidad de elaborar un trabajo que resuelva la problemática que lo circunda (Ingram, 1970; Webster, 1994c; Steinmann y Felger, 1997; McVaugh, 1995).

Argythamnia s.l. está integrado por hierbas anuales, perennes y arbustos que habitan principalmente en zonas áridas. Entre las características que lo diferencian de otras Euphorbiaceae destaca la presencia de disco glandular, la ausencia de pistilodio en las flores estaminadas y el indumento malpígeo. Este tipo de tricomas es escaso en la familia, y solamente los presentan los géneros *Pausandra* Radlk., *Pogonophora* Miers. ex Benth., *Rhodothyrsus* Esser, *Tetrorchidium* Poepp. y *Vernicia* Lour. (Radcliffe-Smith y Govaerts, 2001 y Webster, 1994). Las características morfológicas que sirven para separar estos tres grupos taxonómicos pueden apreciarse en el Cuadro 1.

Caracteres micromorfológicos como anatomía de granos de polen, hoja, tallo, y otros, han sido explorados en el grupo; estos representan una buena fuente de evidencia que aunada a la morfológica clásica y los caracteres moleculares, permiten elaborar hipótesis filogenéticas más robustas.

Aunque los estudios polínicos en *Argythamnia s. l.* no han sido extensivos, son reveladores ya que reportan tres morfos diferentes dentro del género. Además, la anatomía del polen se considera útil en la familia Euphorbiaceae para caracterizar géneros, tribus, subfamilias e incluso algunas especies (Perveen y Quaisier, 2005), por lo que constituye una importante fuente de información.

Ingram (1956) analizó varios caracteres en 51 especies de *Ditaxis* (Cuadro 2). Mientras Punt (1962) se limitó a analizar el polen de seis especies de *Ditaxis*, una de *Argythamnia s.s.* y tres de *Chiropetalum*; agrupó el polen de estos taxones en la “*Chiropetalum configuration*”; y consideró que las diferencias son suficientes para reconocer a cada grupo a nivel genérico.

Ubicación taxonómica y distribución

La familia Euphorbiaceae pertenece al orden Malpighiales y está formada por tres subfamilias: Euphorbioideae, Acalyphoideae y Crotonoideae. Antes del advenimiento de los estudios moleculares, las clasificaciones más aceptadas (Webster, 1975, 1994b, 1994c; Radcliffe-Smith y Govaerts, 2001) reconocieron cinco subfamilias; sin embargo Phyllanthoideae y Oldfieldioideae han sido determinadas como grupos independientes (Kathriarachchi *et al.*, 2005, Hoffmann *et al.*, 2006; Wurdack *et al.*, 2004; Wurdack *et al.*, 2005) y actualmente se reconocen como familias distintas: Phyllanthaceae y Picrodendraceae, respectivamente. Una historia detallada sobre la circunscripción, clasificación y afinidades de la familia puede consultarse en Webster (1987).

Cuadro 1. Caracteres morfológicos usados para distinguir grupos en *Argythamnia s.l.*

Carácter	<i>Argythamnia s.s.</i>	<i>Chiropetalum</i>	<i>Ditaxis</i>
Estambres	4-5 en un verticilo, o seis y entonces uno terminal	3-5 en un verticilo	7-12 en dos verticilos
Tricomas	malpigiáceos y/o simples, a veces ausentes	estrellados, malpigiáceos y/o simples, a veces ausentes	malpigiáceos y/o simples, a veces ausentes
Estilos	dos a tres veces bífidos	una vez bífidos	una vez bífidos
Flores masculinas	tetrámeras o pentámeras	pentámeras	pentámeras
Pétalos de las flores masculinas	irregularmente enteros o lobados	profundamente divididos (3-5-7 lobados)	enteros, erosos o laciniados, rara vez escasamente 3 lobados

Cuadro 2. Secciones de *Argythamnia* subg. *Ditaxis* propuestas por Ingram (1956) y sus caracteres diagnósticos

sección	Morfología tallo	Pétalos respecto al andróforo	Longitud inflorescencia	Hoja isolateral o dorsiventral	Esclerénquima en el haz vascular	Estípulas	Hoja	Polen	Estilos connados (1/2) o libres
<i>Compactae</i>	cojín leñoso	adnados	corta o flores solitarias en las axilas de las hojas	palizada no bien definida	presente del lado del floema	ausentes	sésil	tricolpado	connados
<i>Pseudaphora</i>	arbusto	libres	larga	dorsiventral	presente en ambos lados	presentes	peciolada	stephano-colpado	connados
<i>Ditaxis</i>	arbusto o pequeño árbol	adnados	corta	dorsiventral	presente en ambos lados	presentes	peciolada	tricolpado	connados excepto una especie
<i>Congestiflores</i>	hierba perenne o subarbusto	adnados	corta	isolateral o dorsiventral	presente del lado del floema	presentes	peciolada	tricolpado o stephano-colpado	connados excepto una especie
<i>Serophyton</i>	hierba perenne	adnados o libres	larga	dorsiventral	ausente	ausentes	sésil	tricolpado	libres
<i>Crassicaules</i>	hierba perenne	libres	larga	isolateral	ausente	ausentes	peciolada	stephano-colpado	libres
<i>Sublignae</i>	hierba perenne	libres	corta o mediana	isolateral o dorsiventral	presente en el lado del floema, ocasionalmente también del lado del xilema	presentes	sésil, subsésil o peciolada	tricolpado	libres excepto una especie
<i>Acaules</i>	hierba perenne	libres	corta o mediana	isolateral o dorsiventral	presente del lado del floema	presentes	peciolada	tricolpado	libres

Aunque desde el siglo XIX muchos trabajos han asumido una estrecha relación entre *Argythamnia*, *Chiropetalum* y *Ditaxis*, la posición sistemática de cada grupo no ha sido evaluada y este trabajo representa el primer intento hacia el esclarecimiento de las relaciones de estos tres grupos en un contexto filogenético y con uso de técnicas moleculares. Las clasificaciones de Webster (1994) y Radcliffe-Smith y Govaerts (2001) son las más recientes y aceptadas. Estas se basan en morfología y consideran que *Argythamnia*, *Chiropetalum* y *Ditaxis* integran la subtribu Ditaxinae junto con los géneros *Caperonia* y *Philyra*. La subtribu Ditaxinae pertenece a la tribu Chrozophoreae y a la subfamilia Acalyphoideae.

El género *Caperonia* agrupa unas 40 especies distribuidas de manera disyunta en América y África, mientras que *Philyra* es monotípico y está restringido a Sudamérica. *Argythamnia* en el sentido estricto, agrupa 18 especies distribuidas en Norteamérica, Centroamérica y Las Antillas; *Chiropetalum* comprende 20 especies de distribución disyunta en Norte y Sudamérica (Ingram, 1980b); y *Ditaxis* es el género más grande de la subtribu, con aproximadamente 50 especies presentes a lo largo de América y Las Antillas, pero mayormente en Sudamérica.

El estatus taxonómico de los grupos que integran *Argythamnia sensu lato* ha sido ampliamente inconsistente, aunque siempre se han considerado cercanamente emparentados. Algunos taxónomos, incluyendo al experto en el grupo, John Ingram, tratan a *Ditaxis* y *Chiropetalum* como subgéneros de *Argythamnia*; así se aprecia en las publicaciones de Croizat (1945), Ingram (1953, 1956, 1957, 1964, 1967, 1980a y 1980b), Johnston y Warnock (1962), y McVaugh (1995). Otros autores reconocen estos grupos como secciones de *Argythamnia* (Bentham, 1880; Müller, 1865, 1866), y otros los han reconocido simplemente dentro de *Argythamnia* sin distinguir categorías infragenéricas (Brandege, 1906, 1908; Gray, 1870; Greenman, 1898, 1905; Jepson, 1936; Millspaugh, 1889, 1896; y Rose, 1895). Por otro lado, destacan quienes han reconocido *Ditaxis* y o *Chiropetalum* a nivel de género: Eastwood (1929), Govaerts, Frodin y Radcliffe-Smith (2000), Heller (1898, 1912), Johnston (1923), Kiesling (2003), Martínez *et al.* (2002), O'Donnell y Lourtieig (1942), Pax y Hoffmann (1912, 1914, 1931), Punt (1962), Radcliffe-Smith y Govaerts (1997), Rose y Standley (1912), Steinmann (2002), Steinmann y Felger (1996, 1997), Webster (1994c) y Zuccarini (1832).

Clasificaciones infragenéricas

Algunos autores incluyen además, una clasificación infragenérica más fina. En el trabajo de Müller (1865) ya se incluye el género *Argythamnia* dentro de la Subtribu Crozophorae y se mencionan seis secciones, mismas que se amplían y tratan a detalle en la

primera revisión taxonómica de *Argythamnia* publicada en el *Prodromus* (Müller in de Candolle, 1866). Dicha clasificación está basada en morfología floral y considera seis secciones dentro del género *Argythamnia*: *Aphora*, *Chiropetalum*, *Ditaxis*, *Euargyrothamnia*, *Philyra* y *Speranskia* (Cuadro 3). Las especies de *Chiropetalum* conocidas a esa fecha se incluyen en la sección que lleva el mismo nombre y las de *Ditaxis* dentro de las secciones *Aphora* y *Ditaxis*, mientras que *Euargyrothamnia* incluye las especies de *Argythamnia sensu stricto*. Actualmente las secciones *Speranskia* y *Philyra* se reconocen como independientes (Webster, 1994c).

En 1912 Pax y Hoffmann publicaron tratamientos para los géneros *Argythamnia s.s.*, *Chiropetalum* y *Ditaxis* en la obra de Engler *Das Pflanzenreich*. Ahí propusieron una clasificación infragenérica para *Ditaxis* que consta de cinco secciones diferenciadas por caracteres florales y vegetativos (Cuadro 4). Otro intento por clasificar las especies de *Ditaxis* está en la tesis doctoral de Ingram (1956), quien realizó un análisis macro y micromorfológico y propuso ocho secciones para lo que consideró *Argythamnia* subgénero *Ditaxis* (Cuadros 2 y 5). Cabe señalar que Ingram es el taxónomo moderno que más ha trabajado con *Argythamnia s.l.* Ha descrito varias especies y publicado revisiones para el subgénero *Argythamnia* (1967) y el subg. *Chiropetalum* (1980b), además de otros artículos relevantes sobre la circunscripción de *A. tinctoria* y *A. guatemalensis* (1964) y los límites genéricos de *Argythamnia* (1980a).

Cuadro 3. Secciones del género *Argythamnia* propuestas por Müller (1866)

Los nombres válidos de las especies incluidas en el estudio se marcan en **negritas**.

<i>Aphora</i>	<i>Chiropetalum</i>	<i>Ditaxis</i>	<i>Euargyrothamnia</i>	<i>Philyra</i>	<i>Speranskia</i>
<i>humilis</i>	<i>berteroana</i>	<i>aphoroides</i>	<i>candicans</i>	<i>brasiliensis</i>	<i>tuberculata</i>
<i>laevis</i>	<i>boliviensis</i>	<i>brevirramea</i>	<i>sericea</i>		
<i>lanceolata</i>	<i>foliosa</i>	<i>dioica</i>			
<i>mercurialina</i>	<i>mollis</i>	<i>fasciculata</i>			
<i>montevidensis</i>	<i>pavoniana</i>	<i>fendleri</i>			
<i>neomexicana</i>	<i>quinquecuspidata</i>	<i>guatemalensis</i>			
<i>pilosissima</i>	<i>ruiziana</i>	<i>heterantha</i>			
<i>serrata</i>	<i>schiedeana</i>	<i>illimanensis</i>			
	<i>sponiella</i>	<i>lancifolia</i>			
	<i>tricoeca</i>	<i>melochiaeflora</i>			
	<i>tricuspidata</i>	<i>simoniana</i>			

Cuadro 4. Secciones del género *Ditaxis* propuestas por Pax y Hoffmann, 1912

Los nombres aceptados de las especies incluidas en alguno de los análisis se destacan en **negritas**

<i>Calycanthae</i>	<i>Anacanthium</i>	<i>Serophyton</i>	<i>Aphora</i>	<i>Acaules</i>
<i>calycina</i>	<i>adenophora</i>	<i>aphoroides</i>	<i>brandegeei</i>	<i>acaulis</i>
<i>dioica</i>	<i>breviramea</i>	<i>argentea</i>	<i>californica</i>	<i>rhizantha</i>
<i>erubescens</i>	<i>desertorum</i>	<i>cyanophylla</i>	<i>catamarcensis</i>	<i>rosularis</i>
<i>heterantha</i>	<i>fendleri</i>	<i>mercurialina</i>	<i>cuneifolia</i>	<i>sellowinana</i>
<i>katharinae</i>	<i>fasciculata</i>	<i>pilosissima</i>	<i>depressa</i>	
<i>lancifolia</i>	<i>gardneri</i>	<i>pringlei</i>	<i>gracilis</i>	
<i>macrantha</i>	<i>guatemalensis</i>		<i>humilis</i>	
<i>macrobotrys</i>	<i>illimanensis</i>		<i>laevis</i>	
<i>malmeana</i>	<i>jabonszkyana</i>		<i>lanceolata</i>	
<i>rubricaulis</i>	<i>malpighiacea</i>		<i>montevidensis</i>	
<i>simoniana</i>	<i>manzanilloana</i>		<i>neomexicana</i>	
	<i>palmeri</i>		<i>salina</i>	
	<i>purpurascens</i>		<i>serrata</i>	
	<i>sericophylla</i>			
	<i>tinctoria</i>			

Cuadro 5. Secciones de *Argythamnia* subg. *Ditaxis* propuestas por Ingram, 1956

Los nombres aceptados de las especies incluidas en alguno de los análisis se destacan en **negritas**

“Compactae”	“Pseudaphora”	“Ditaxis”	“Congestiflores”	“Serophyton”	“Crassicaules”	“Sublignae”	“Acaules”
<i>malpighiipila</i>	<i>heterantha</i> <i>pringlei</i>	<i>acutangulata</i> <i>breviramea</i> <i>calycina</i> <i>desertorum</i> <i>dioica</i> <i>erubescens</i> <i>fasciculata</i> <i>gardneri</i> <i>illimanensis</i> <i>katharicane</i> <i>macrantha</i> <i>macrobotrys</i> <i>malpighiacea</i> <i>polygama</i> <i>purpurascens</i> <i>simoniana</i>	<i>adenophora</i> <i>argothamnoides</i> <i>blodgettii</i> <i>claryana</i> <i>gentryi</i> <i>guatemalensis</i> <i>haitiensis</i> <i>jablonszkyana</i> <i>lanceolata</i> <i>manzanilloana</i>	<i>aphoroides</i> <i>cyanophylla</i> <i>mercurialina</i> <i>simulans</i>	<i>brandegeei</i>	<i>argyrea</i> <i>arlyniana</i> <i>californica</i> <i>catamarcensis</i> <i>cuneifolia</i> <i>depressa</i> <i>dressleriana</i> <i>gracilis</i> <i>humilis</i> <i>micrandra</i> <i>montevidensis</i> <i>salina</i> <i>serrata</i>	<i>acaulis</i> <i>rizhantha</i> <i>rosularis</i> <i>sellowiana</i>

A lo largo de los años se han publicado un considerable número de especies de *Argythamnia*, *Ditaxis* y *Chiropetalum* que no han sido incluidas en las clasificaciones infragenéricas. Sin embargo, lo más destacable es la propuesta de Spegazzini (1902) de un género nuevo: *Aonikena* Speg., del cual solamente se conoce la entonces descrita *A. patagonica*; se distingue por ser una hierba anual densamente ramificada desde la base, glabra, con las flores pistiladas apétalas con un disco de tres (a cinco) glándulas filiformes, flores estaminadas con cinco (o cuatro) estambres dispuestos en un andróforo y semillas densamente papilosas.

Aparentemente *Aonikena patagonica* está cercanamente emparentada con *Argythamnia s.l.* Aunque Pax y Hoffm. (1912) incluyeron un tratamiento para este género y señalaron su afinidad con *Chiropetalum*, fueron O'Donnell y Lourtieig (1942) los primeros en incluir *Aonikena patagonica* como parte de *Chiropetalum*. En su tratamiento *Chrozopora Argentinae* hicieron la combinación correspondiente y aclararon algunos aspectos morfológicos importantes. Aunque propusieron dos secciones dentro el género, *Chiropetalum patagonicum* integra su propia sección: *Aonikena*, mientras que las especies de *Chiropetalum sensu stricto* constituyen la sección *Euchiropetalum*.

Por otra parte la revisión de *Argythamnia* subg. *Chiropetalum* (Ingram, 1980b) menciona en la sección de especies excluidas o dudosas el nombre *Aonikena patagonica* como válido y refiere la combinación en *Chiropetalum*, pero no contiene comentarios respecto a tal decisión. Por el contrario, el *World Checklist* de Govaerts et al., (2000) reconoce *Chiropetalum patagonicum* como válido. Se sabe poco de esta especie endémica de la Patagonia Argentina que probablemente está cercanamente relacionada con *Chiropetalum* y *Argythamnia s.l.* Desafortunadamente ha sido muy poco colectada y no pudo ser incluida en el presente estudio, pero debe ser tomada como prioritaria en futuros estudios.

Origen

La única hipótesis sobre el origen de *Argythamnia* (Ingram, 1967) postula que el género surgió en la región sudamericana de Los Andes, y del linaje basal de *Ditaxis* derivaron *Argythamnia* y *Chiropetalum*, grupos que alcanzaron la distribución actual mediante radiación adaptativa. Ingram consideró que las especies de hábito arbustivo son “menos derivadas” y ocurren en Los Andes; sin embargo, las especies arbustivas no son exclusivas a dicha zona. En realidad el origen de *Argythamnia* no es claro y constituye un problema que necesita estudio, especialmente con el uso de técnicas moleculares y en un contexto filogenético.

Estudios moleculares previos

Aunque no hay estudios moleculares para *Argythamnia s.l.*, algunos miembros del género han sido tomados en cuenta para filogenias moleculares de Euphorbiaceae. Wurdack et al. (2005) secuenciaron dos genes para conocer las relaciones de la familia Euphorbiaceae *sensu stricto*. En el análisis de *trnL-F* incluyeron *Ditaxis argoathamniodes* y *D. simoniana*, que resultan hermanas, y estas a su vez con *Chiropetalum tricocum* y *C. schiedeatum*; para los análisis de *rbcL* y combinado, incluyeron solamente *D. argoathamniodes* y *C. tricocum*, que en ambos casos resultan hermanas. De acuerdo a su filogenia, *Ditaxis* y *Chiropetalum* pertenecen al clado “core acalyphoid subclade A6”, mismo que contiene los taxa de la subtribu Ditaxinae además de miembros de Acalyphoideae.

Posteriormente, algunas secuencias de la tribu Chrozophorae generadas por Wurdack et al. (2005) fueron empleadas como grupo externo en las filogenias de *Enriquebeltrania* Rzed. y *Adelia* L. de De-Nova et al. (2006 y 2007, respectivamente). Las especies de *Ditaxis* y *Chiropetalum* incluidas resultan cercanas a otros miembros de la tribu Adeliae. Por otra parte, en el trabajo de Tokuoka (2007) se secuenciaron los genes *rbcL*, *atpB*, *matK* y 18S rDNA. De acuerdo a sus resultados *Ditaxis montevidensis* es hermana a un clado que contiene a *Philyra brasiliensis* y otros miembros de Acalyphoideae.

MATERIALES Y MÉTODOS

Muestreo de taxones

Los análisis realizados incluyen un total de 44 especies del grupo interno, mismas que representan su amplio rango de distribución y diversidad morfológica. Las especies tipo de *Argythamnia* (*A. candicans* Sw.), *Chiropetalum* (*C. tricuspdatum* (Lam.) A. Juss.) y *Ditaxis* (*D. fasciculata* Vahl ex A. Juss.) se incluyen en el análisis de *trnL-F*, mientras los análisis de ITS y combinado solamente incluyen la de *Argythamnia*.

La selección del grupo externo se basa en estudios filogenéticos previos (Wurdack et al., 2005; Tokuoka 2006; De-Nova et al., 2006 y 2007) y está conformado por miembros de la subfamilia Acalyphoideae. Todos los análisis incluyen dos especies de *Adelia* y a la única especie del género *Philyra*, además el análisis de *trnL-F* incluye también *Caperonia palustris*.

Los datos de especies y ejemplares muestreados para los análisis se presentan en los Apéndices 1, 2 y 3.

La matriz de ITS incluye 34 unidades taxonómicas operacionales (OTUs). El grupo externo está formado por dos especies de *Adelia* y una de *Philyra*. El grupo interno se compone como sigue: 33.3% del total de especies de *Argythamnia s.s.* (seis especies, una de ellas está representada por dos muestras), seis especies de *Chiropetalum* (30%) y 20% de las especies de *Ditaxis* (10 especies, una de las que está representada por dos variedades y otras dos por dos muestras). Las regiones de origen de las especies son: para *Argythamnia s.s.* tres Norteamericanas y tres de Las Antillas; las dos especies Norteamericanas de *Chiropetalum* y otras cuatro Sudamericanas; y para *Ditaxis* siete especies y dos variedades son Norteamericanas, dos Sudamericanas y una de Las Antillas y Norteamérica.

La matriz de *trnL-F* comprende un grupo interno de diez especies de *Argythamnia s.s.* (55.5% del total de spp. del grupo), ocho especies de *Chiropetalum* (40%) y 58% de las especies de *Ditaxis* (29 especies, una de las cuales está representada por dos variedades); además de una especie sin identidad definida. Para *Argythamnia s.s.* hay cuatro especies Norteamericanas, una de Centroamérica y cinco de Las Antillas, además de la especie Sudamericana que no ha sido ubicada en ningún subgénero (“*A. sp. Uruguay*”). *Chiropetalum* está representado por las dos especies Norteamericanas y seis Sudamericanas, mientras que para *Ditaxis* hay doce especies Norteamericanas (una representada por dos variedades), doce Sudamericanas, tres de Las Antillas (solamente una es exclusivamente Antillana) y dos de Norte y Centroamérica.

La matriz de datos combinada incluye 26 OTUs y se compone por: cinco especies de *Argythamnia s.s.* (27.7% del total de spp. del grupo), seis especies de *Chiropetalum* (30%) y 20% de las especies de *Ditaxis* (10 especies, una de las cuales está representada por dos variedades). Para *Argythamnia s.s.* hay dos especies Norteamericanas y tres de Las Antillas; las dos especies Norteamericanas de *Chiropetalum* y otras cuatro Sudamericanas; y para *Ditaxis* siete especies y dos variedades exclusivamente Norteamericanas, una especie de Norteamérica y Las Antillas, una de Norte y Centroamérica, y una Sudamericana.

Datos moleculares

El ADN se obtuvo principalmente de ejemplares herborizados, aunque también de material fresco y preservado en sílica gel. La mayor parte de las extracciones se realizaron con el método de CTAB (Rogers y Bendich, 1985; Doyle y Doyle 1987), pero también se utilizó el DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen, California, U.S.A.). Las reconstrucciones filogenéticas se basan en dos marcadores moleculares: el espaciador de transcripción interna (ITS), una región nuclear, y la región de cloroplasto *trnL-F*. Se condujeron

reacciones PCR para obtener los fragmentos amplificados. Para ITS se usaron los oligonucleótidos 4 (5'TCCTCCGCTTATTGATATGC) y 5 (GGAAGGAGAAGTCGTAACAAGG), y en casos en que el ADN estaba muy degradado se emplearon los oligos intermedios 3 (GCA TCG ATG AAG AAC GCA GC) y 4 y 2 (GCTGCGTTCTTCATCGATGC) y 5, de acuerdo con White et al. (1990). De igual forma, para *trnL-F* se usaron los oligos *c* (CGAAATCGGTAGACGCTACG) y *f* (ATTTGAACTGGTGACACGAG) o *c* y *d* (GGGGATAGAGGGACTTGAAC) y *e* (GGT TCA AGT CCC TCT ATC CC) y *f* de acuerdo a Taberlet et al. (1991). El material amplificado se sometió a una limpieza con el QIAquick PCR Purification Kit (Qiagen, California, U.S.A.) o con PEG (precipitation of PCR products with polyethylene glycol). Posteriormente fue secuenciado en ambos sentidos por MACROGEN INC. (Korea).

Alineamiento

Las secuencias fueron editadas y ensambladas usando el programa Sequencer 4.8 (Gene Codes, Ann Arbor, Michigan). Los alineamientos se realizaron en el programa BioEdit v.7.0.5.3 (Hall, 1999), que opera mediante Clustal W (Thompson et al., 1994), mismos que se revisaron y mejoraron manualmente, a fin de confirmar y establecer las hipótesis de homología primaria.

Análisis filogenéticos

Se llevaron a cabo análisis con métodos de parsimonia en el programa PAUP* v.4.0b10 (Swofford, 2002) y de probabilidad con Mr. Bayes v.3.1 (Ronquist y Huelsenbeck, 2003). Las matrices de datos fueron analizadas por separado y combinadas, para esto último se condujo la prueba de Farris (incongruence length difference ILD) en el programa WinClada (Nixon, 2002).

En los análisis de parsimonia se emplearon búsquedas heurísticas con 1,000 réplicas, adición de secuencias al azar, reordenamiento de ramas con 10 réplicas y 100 árboles retenidos en cada paso durante la adición paso a paso e intercambio de ramas mediante tree-bisection-reconnection (TBR). Los caracteres se consideraron desordenados y de igual peso. Al alcanzar el máximo de árboles inicial (100) se autoincrementó en 100 y la opción Multrees activada. Para determinar el soporte de los nodos se llevaron a cabo dos análisis de remuestreo de datos: Bootstrap (Felsenstein, 1985) y Jackknife. En ambos casos, la búsqueda heurística contempló 1,000 réplicas con un porcentaje de delección del 50%.

Durante el análisis Bayesiano la cadena de Markov Montecarlo corrió 10 000 000 generaciones muestreando cada 10 000 árboles para lo que ningún parámetro especial fue

especificado. El 30% de los primeros árboles encontrados fue excluido al calcular las probabilidades posteriores (PP).

RESULTADOS

Variación de las secuencias

Las dos regiones utilizadas resultaron suficientemente variables para construir inferencias de las relaciones filogenéticas. El cuadro 6 presenta las características de las matrices de datos analizadas.

Cuadro 6. Variación de las matrices de datos analizadas

	ITS	<i>trnL-F</i>	COMBINADO
Número de terminales	34	55	26
Número de caracteres	646	1026	1672
Número de caracteres parsimoniosamente informativos (%)	280 (43.3%)	76 (7.4%)	340 (20.3%)
Número de pasos	921	230	973
Índice de consistencia	0.595	0.934	0.668
Índice de retención	0.79	0.966	0.803

Análisis basados en ITS

Máxima Parsimonia (MP)

El consenso estricto del análisis de ITS con MP (Figura 1) rescata al grupo interno como monofilético con 100% de soporte, al igual que a la subtribu *Ditaxinae*, representada por el grupo interno más *Philyra brasiliensis*. Las especies de *Chiropetalum* aparecen en un clado soportado en 86%, al igual que *Argythamnia sensu stricto* (Bootstrap 81%, Jackknife 80%). Por el contrario, *Ditaxis* resulta parafilético; un clado contiene la mayoría de las especies incluidas en el estudio y está soportado en un 100%, mientras que otras cinco especies resultan en una politomía junto con el clado que contienen a *Argythamnia s.s.* De esta forma, *Argythamnia s.s.* y *Ditaxis* se recuperan en un clado con altos valores de soporte (Bootstrap 95% y Jackknife 93%).

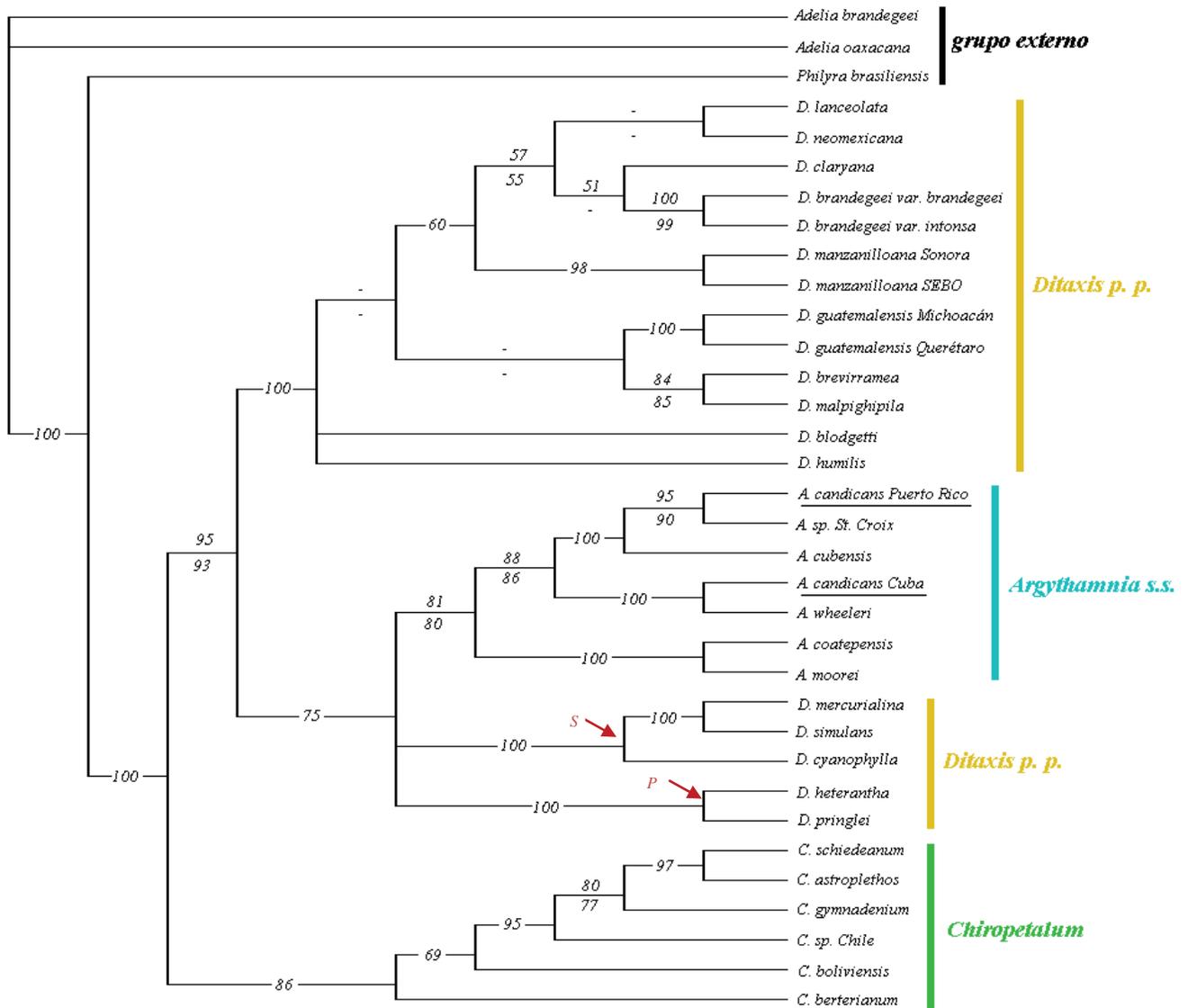


Figura 1. Relaciones filogenéticas de *Argythamnia sensu lato* inferidas a partir de ITS y Máxima Parsimonia. Consenso estricto de tres árboles de 921 pasos mostrando los valores Bootstrap sobre las ramas y Jackknife debajo de las mismas. Cuando el valor de ambos análisis coincide se presenta interrumpiendo la rama y la ausencia de soporte está representada por el símbolo “-“. Las flechas rojas señalan las secciones “*Serophyton*” y “*Pseudaphora*” de Ingram (1956), mientras las especies tipo se encuentran subrayadas.

Análisis Bayesiano (AB)

La topología resultante del AB muestra resolución profunda y carece de politomías (Figura 2). Los representantes de la tribu Ditaxinae se agrupan en un clado con probabilidad posterior de 100% al igual que el grupo interno. El otro grupo monofilético

está integrado por las especies *Ditaxis*, el único clado recuperado que representa un subgénero de *Argythamnia s.l.*

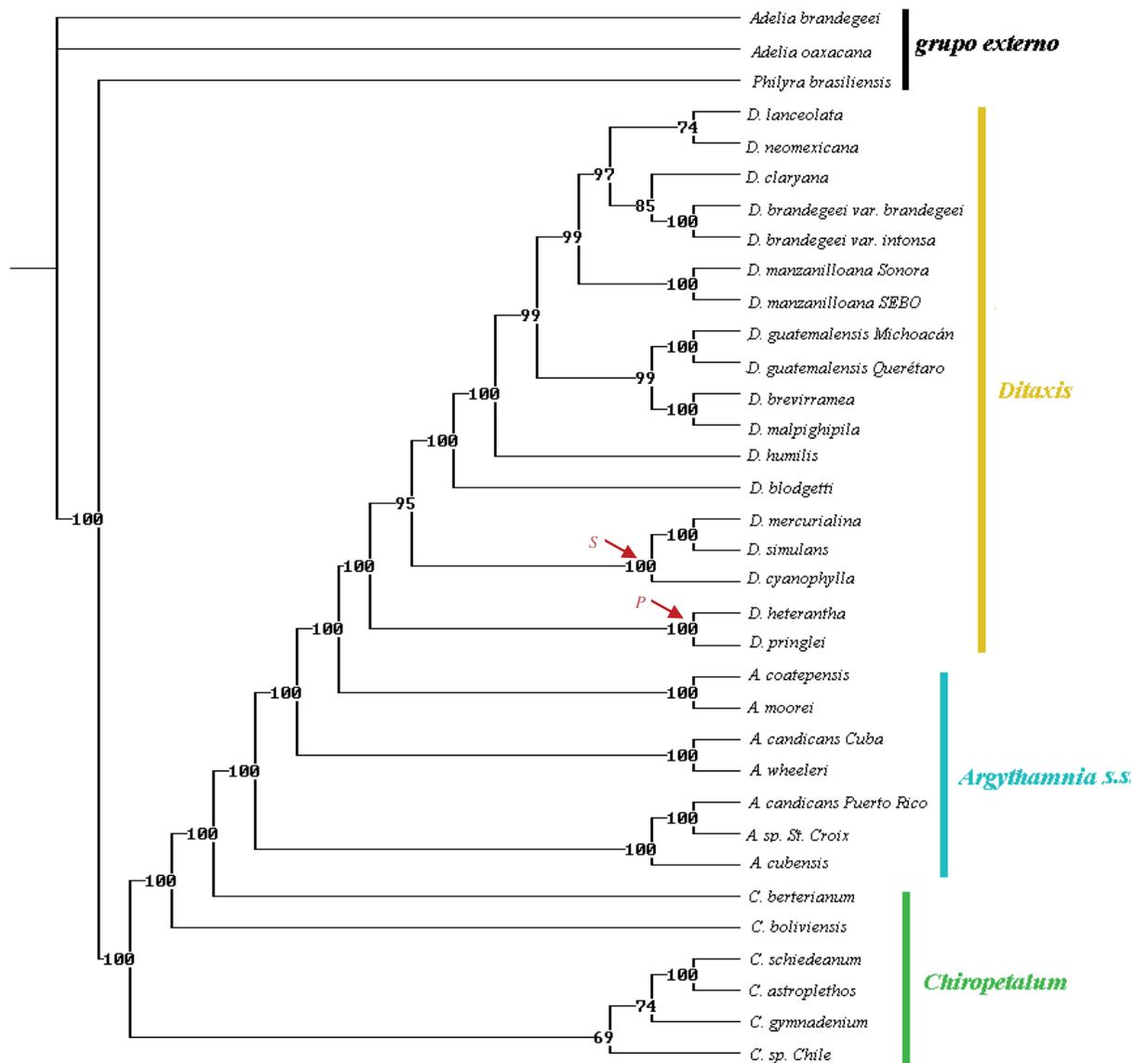


Figura 2. Árbol producto de la inferencia Bayesiana a partir de ITS. Se muestra la probabilidad posterior de las ramas. Las flechas rojas señalan las secciones “*Serophyton*” y “*Pseudaphora*” de Ingram (1956).

Análisis basados en *trnL-F*

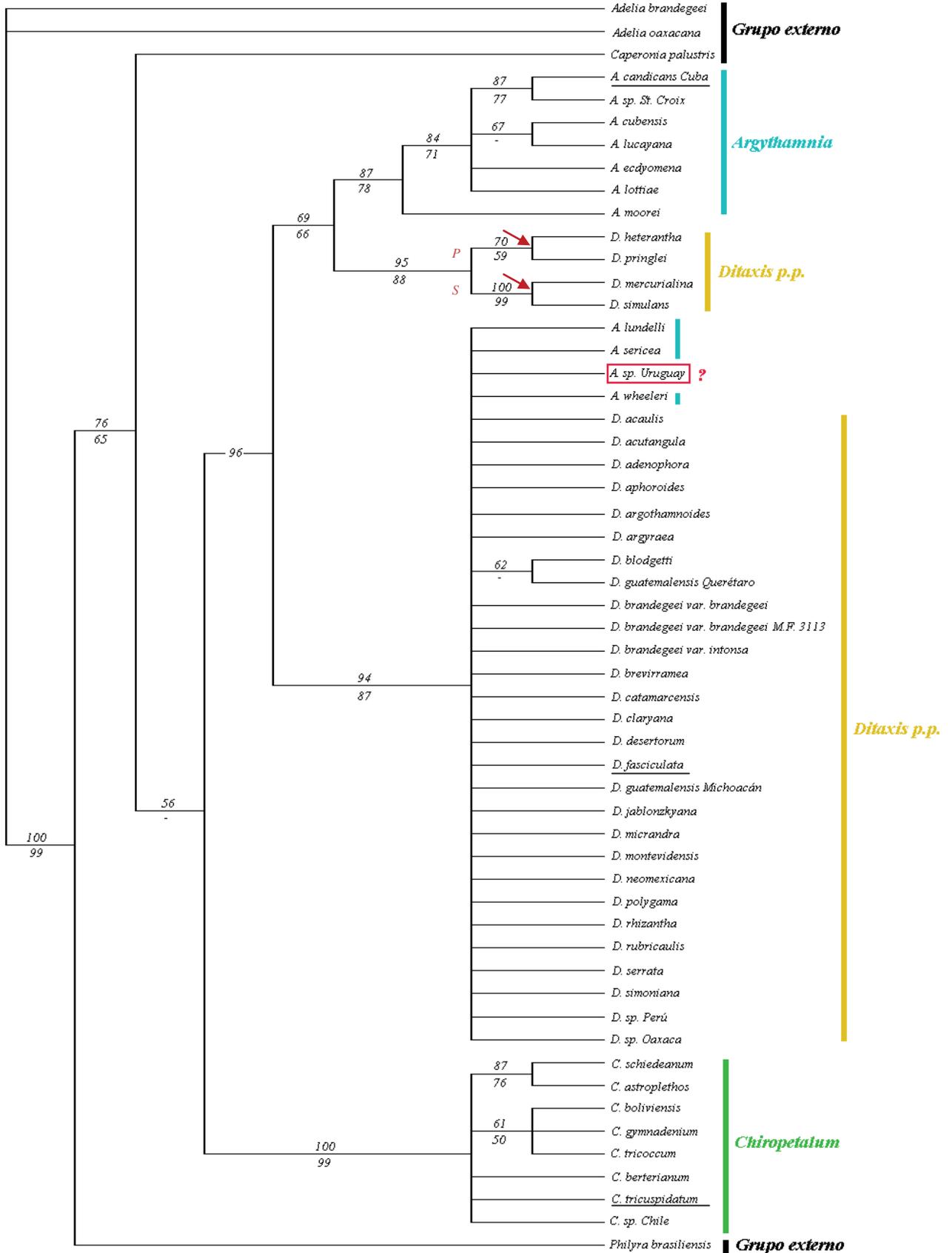
Máxima Parsimonia

El consenso estricto del análisis de *trnL-F* con MP (Figura 3) rescata la subtribu Ditaxinae como monofilética (100% Bootstrap y 99% Jackknife). El grupo interno resulta monofilético, pero carece de soporte Jackknife y solamente 56% Bootstrap. Además presenta poca resolución a nivel específico, puesto que la politomía que domina el árbol contiene más de la mitad de las especies. Sin embargo, hay dos clados principales en los que se ubica el grupo interno, y ambos presentan buenos valores de soporte. Por un lado las especies de *Chiropetalum* con 100% y 99% de Bootstrap y Jackknife, respectivamente, y por otro las especies de *Argythamnia s.s.* y *Ditaxis* con 96% para ambos remuestreos. El clado *Argythamnia-Ditaxis* contiene dos grupos principales: un peine amplio y otro relativamente bien resuelto. Este último a su vez se compone por dos grupos, uno con la mayoría de las especies de *Argythamnia s.s.* y una especie Uruguaya que no coincide con ningún subgénero, y otro de cuatro *Ditaxis* de Norteamérica de las secciones “*Serophyton*” y “*Pseudaphora*” (Ingram, 1956).

Análisis Bayesiano

La reconstrucción generada mediante inferencia Bayesiana a partir de *trnL-F* (Figura 4) es muy cercana a la obtenida con Parsimonia. Sin embargo tiene mayor resolución ya que contiene dos agrupaciones más: *A. sp. Uruguay* + *D. rhizantha* y *C. tricuspdatum* + *C. sp. Chile*. En general los valores de PP son altos y para el clado que contiene al grupo interno hay 96% de probabilidad posterior.

Figura 3. Relaciones filogenéticas de *Argythamnia sensu lato* inferidas a partir de Máxima Parsimonia y *trnL-F*. Consenso estricto de 66400 árboles de 230 pasos mostrando los valores Bootstrap sobre las ramas y Jackknife debajo de las mismas. Cuando el valor de ambos análisis coincide se presenta interrumpiendo la rama y la ausencia de soporte está representada por el símbolo “-“. Con rojo se señalan las secciones “*Serophyton*” y “*Pseudaphora*” de Ingram (1956) y se indica una especie no determinada a nivel infragenérico; las especies tipo se encuentran subrayadas.



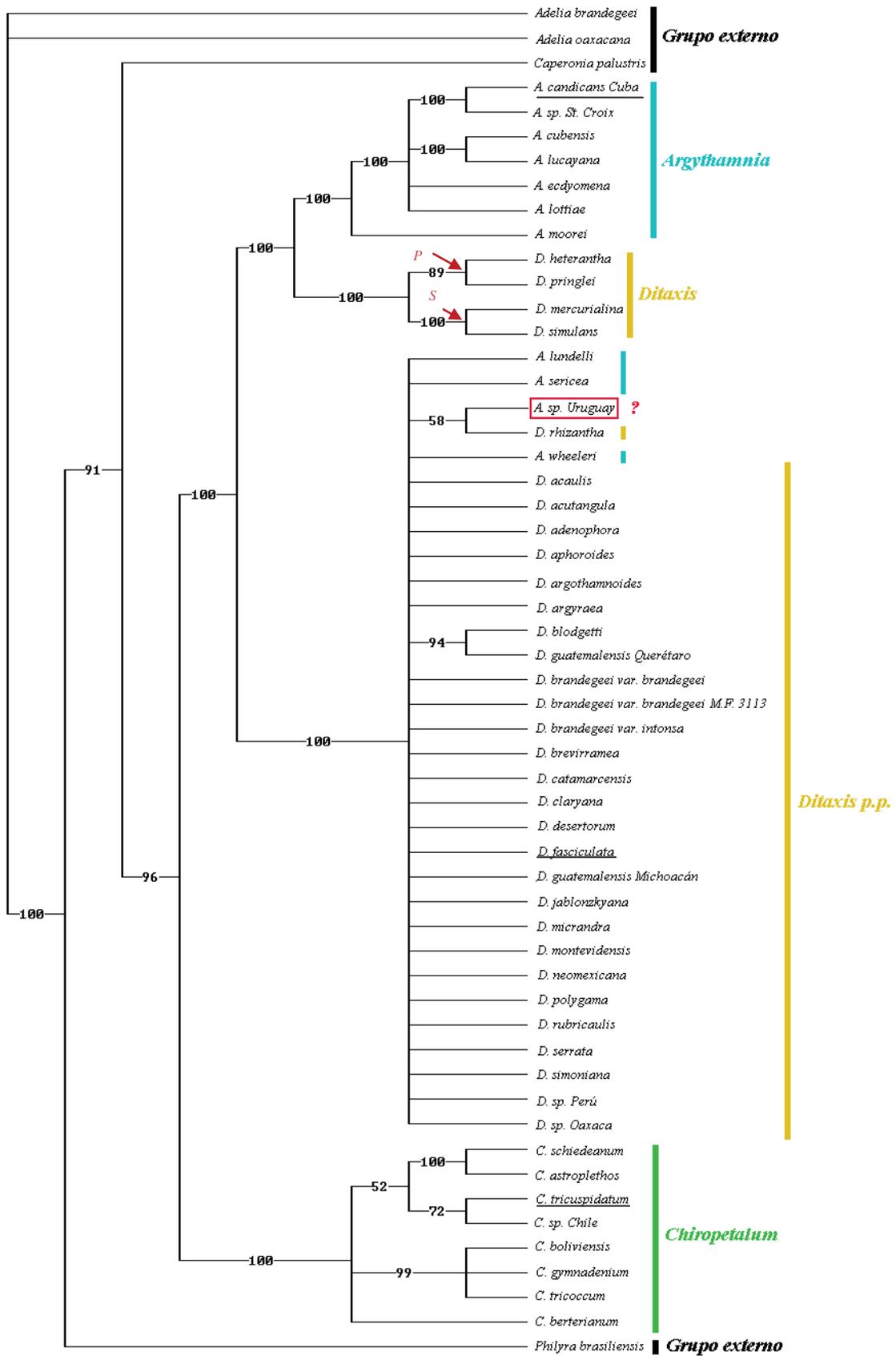


Figura 4. Árbol producto de la inferencia Bayesiana a partir de *trnL-F*. Se muestra la probabilidad posterior de las ramas. Con rojo se señalan las secciones “*Serophyton*” y “*Pseudaphora*” de Ingram (1956) y se indica una especie no determinada a nivel infragenérico; las especies tipo se encuentran subrayadas.

Análisis combinado

Prueba de Farris

La matriz de datos de cloroplasto fue unida con la de núcleo a pesar de que la prueba de Farris o ILD (ejecutada con 1000 réplicas) las encontrara significativamente incongruentes ($P = 0.001$). Aunque ILD es una de las pruebas estadísticas más utilizadas para medir la incongruencia de caracteres en datos filogenéticos (Huelsenbeck et al., 1996; Cunningham, 1997a, 1997b; Dolphin et al., 2000; Barker y Lutzoni, 2002; Hipp et al., 2004; entre otros), se ha cuestionado si es apropiado usarla para probar combinabilidad de particiones de datos (Yorder et al., 2001) y como sugieren Hipp et al. (2004) su uso no pretende resolver problemas de precisión filogenética.

Máxima Parsimonia

El árbol producto del análisis de MP a partir de la matriz combinada (Figura 5) presenta buena resolución a todos los niveles. Tanto la subtribu *Ditaxinae* como el grupo interno aparecen como monofiléticos con 100% de apoyo.

Chiropetalum y *Argythamnia-Ditaxis* son los dos clados principales en los que se ubica el grupo interno, y ambos presentan 100% de soporte Bootstrap y Jackknife. *Argythamnia s.s.* y *Chiropetalum* se respaldan como grupos naturales y solamente *Ditaxis* resulta parafilético, con cuatro especies norteamericanas más cercanas a *Argythamnia s.s.*

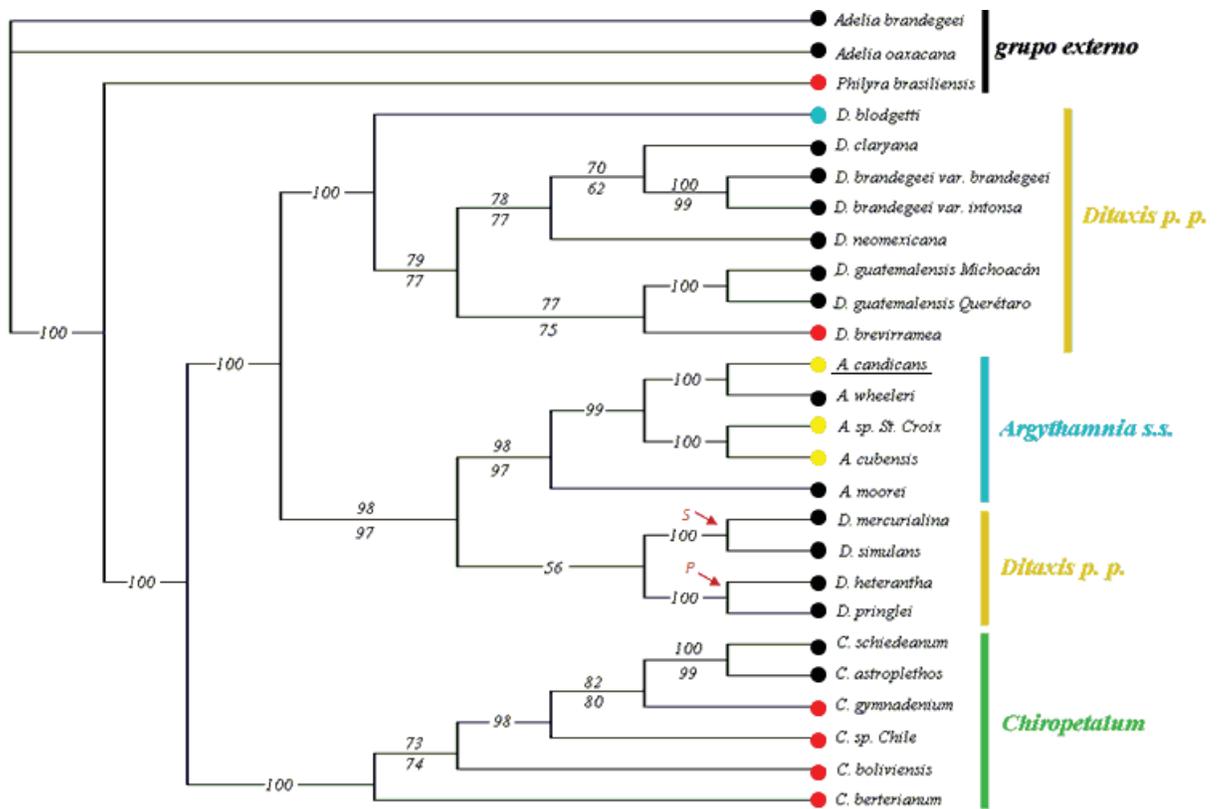


Figura 5. Relaciones filogenéticas de *Argythamnia sensu lato* inferidas a partir del análisis combinado de ITS y *trnL-F* con Máxima Parsimonia. Único árbol encontrado mostrando los valores Bootstrap sobre las ramas y Jackknife debajo de las mismas. Cuando el valor de ambos análisis coincide se presenta interrumpiendo la rama y la ausencia de soporte está representada por el símbolo “-“. Las flechas rojas señalan las secciones “*Serophyton*” y “*Pseudaphora*” de Ingram (1956), mientras las especies tipo se encuentran subrayadas. Los puntos de colores indican las regiones de origen de las especies: Sudamérica (rojo), Norteamérica (negro), Las Antillas (amarillo) y ampliamente distribuida (azul).

Análisis Bayesiano

La inferencia Bayesiana basada en ITS y *trnL-F* (Figura 6) recupera la misma topología que MP. Los valores de probabilidad posterior son mayores a 95% en todas las ramas y los clados a destacar son: el grupo interno, *Argythamnia s.s.* y *Chiropetalum*. *Ditaxis* resulta parafilético por presentar cuatro especies norteamericanas más cercanamente relacionadas con *Argythamnia s.s.*

Las inferencias filogenéticas obtenidas a partir de la matriz de ITS + *trnL-F* se consideran las más confiables por que reúnen la evidencia de dos genomas. Además cuentan con resolución a nivel profundo y son las más confiables puesto que MP y AB producen un arreglo idéntico y las ramas presentan soportes y probabilidades altas. En estos resultados emergen cuatro grupos monofiléticos que pueden abordarse desde distintas categorías taxonómicas. Por ejemplo, reconocer un género *Argythamnia* ampliamente inclusivo como lo han considerado Ingram, (1953, 1956, 1957, 1964, 1967, 1980a y 1980b) y McVaugh (1995) entre otros, de manera que incluya *Chiropetalum* y *Ditaxis*; o crear un nuevo concepto de *Argythamnia s.l.* que incluya solamente a *Ditaxis*, mientras *Chiropetalum* sea reconocido como género independiente. Para reconocer *Chiropetalum* y *Ditaxis* a nivel genérico sería necesario asignar el mismo estatus al clado que incluye *Ditaxis heterantha*, *D. simulans* y sus parientes, es decir a las secciones “*Pseudaphora*” y “*Serophyton*” de Ingram (1956). Pero considerando que las diferencias morfológicas entre los integrantes de este clado no son sustanciales respecto a las del resto de los *Ditaxis*, sería poco práctico proponer un género distinto para reconocerlas.

Cuadro 7. Soportes para los diferentes grupos taxonómicos incluidos. Bootstrap/Jackknife para Máxima Parsimonia (MP) y probabilidad posterior en el Análisis Bayesiano (AB).

CLADOS MONOFILÉTICOS RECUPERADOS EN LOS ANÁLISIS								
	<i>Argythamnia s.l.</i>		<i>Argythamnia s.s.</i>		<i>Chiropetalum</i>		<i>Ditaxis</i>	
	MP	AB	MP	AB	MP	AB	MP	AB
ITS	100/100	100	81	...	86/86	100
<i>trnL-F</i>	56/-	96	100/99	100
COMBINADO	100/100	100	98/97	100	100/100	100

Incongruencias basadas en secuencias nucleares

Las reconstrucciones obtenidas a partir de ITS con parsimonia y probabilidad son fuertemente incongruentes. De hecho, el resultado del análisis Bayesiano es el que introduce inconsistencias cuando lo comparamos con los demás cladogramas generados. No obstante lo contradictorio de las relaciones inferidas, el soporte (Bootstrap /Jackknife y probabilidad posterior) es alto en ambos árboles, lo que genera más controversia. Sin embargo, se ha demostrado que pueden reconstruirse hipótesis filogenéticas distintas a partir de un mismo conjunto de datos. De ahí la relevancia de incluir evidencias de diferentes orígenes al inferir la historia evolutiva de un grupo. En este caso, la información proveniente de cloroplasto resulta contundente para aclarar las incoherencias. Considerando que el análisis de *trnL-F* incluye muchas más terminales que el de ITS (55 vs 34); a pesar

de ser menos variable, aporta suficiente información y estabilidad ya que las topologías resultantes de MP y AB son esencialmente iguales. Además, cuando combinamos los datos de ITS y *trnL-F* obtenemos una historia congruente con la de MP de ITS y la inferida con *trnL-F* en ambos análisis. Esta es la hipótesis mejor respaldada, por tanto es la que rescatamos para realizar la mayoría de las conclusiones.

La reconstrucción del AB basada en ITS es la única que sustenta las especies de *Ditaxis* en un grupo monofilético y a las de *Chiropetalum* en uno parafilético. En su topología las especies de *Chiropetalum* forman el primer linaje divergente, seguido por *Argythamnia s.s.*, mientras finalmente se anida un clado que incluye los representantes de *Ditaxis*. Como se mencionó anteriormente, este cladograma presenta probabilidades posteriores de 95% en la mayoría de los clados y es fuertemente discordante con las demás inferencias elaboradas. Sin embargo estos resultados probablemente se deban a que la exploración de la cadena de Markov Montecarlo haya quedado restringida a una isla de alta probabilidad.

En cuanto a las demás filogenias logradas podemos decir que contienen tres clados principales constituidos por las especies de: 1) *Chiropetalum*, 2) *Argythamnia s.s.* + sec. “*Pseudaphora*” y sec. “*Serophyton*” de *Ditaxis* y 3) “*Ditaxis núcleo*”. Considero preferible tomar con mesura estos resultados hasta no tener más evidencia que pruebe la monofilia de *Ditaxis* y la parafilia de *Chiropetalum*. Por lo pronto he decidido mantener en mente estos resultados pero seguir la tendencia más frecuentemente recuperada, donde *Ditaxis* es un grupo parafilético y *Chiropetalum* es natural.

Aunque existen variaciones entre las diferentes reconstrucciones, hay cierta consistencia en cuanto al arreglo recuperado para *Argythamnia s.s.* Este linaje aparece más estrechamente relacionado con *Ditaxis* que con *Chiropetalum*, y resulta monofilético o polifilético con algunas especies embebidas en un clado junto con especies de *Ditaxis*. La topología más interesante en cuanto a este grupo es la de *trnL-F*, y tanto MP como AB recuperan un arreglo similar. En estos casos *Argythamnia s.s.* forma parte de dos linajes: uno más relacionado con los *Ditaxis* de las secciones “*Pseudaphora*” y “*Serophyton*” y otro en la politomía donde *A. lundelli*, *A. seríceea* y *A. wheeleri* se relacionan con especies de *Ditaxis* y una especie de Uruguay que presenta un arreglo de caracteres morfológicos propios de ambos grupos. Las inferencias de MP y AB a partir de *trnL-F* presentan dos variaciones en el arreglo de las especies pero con PP baja. Una de ellas implica que “*Argythamnia sp. Uruguay*” es hermana de *D. rhizantha*, una especie nativa del mismo país descrita por Pax y Hoffm. (1912) dentro de la sección *Acaules*. Un muestreo más amplio y mejor resuelto a nivel específico podría dar indicios de si el taxa de Uruguay representa un ancestro de los linajes *Argythamnia s.s* y *Ditaxis*, una especie intermedia a ambos grupos o un taxa derivado que los unifica.

Los linajes y sus nombres

Las especies tipo de cada grupo taxonómico juegan un papel trascendental en la clasificación. Incluir estos taxa en los análisis permite nombrar con certeza los diferentes clados y dada la complejidad taxonómica que envuelve al grupo de estudio es imprescindible aclarar firmemente este aspecto. Aunque no todas las inferencias elaboradas en este trabajo incluyen las especies tipo de los tres linajes principales que nos conciernen, sí podemos decir con certeza qué nombre corresponde a cada clado debido a que se incluyen en al menos una de las reconstrucciones. Todas las especies tipo están presentes en el análisis de *trnL-F* (*Argythamnia candicans*, *Chiropetalum tricuspdatum* y *Ditaxis fasciculata*), mientras los demás cladogramas incluyen solamente *A. candicans*.

De acuerdo al Principio de Prioridad que establece el Código de Nomenclatura Botánica (McNeill et al. 2005) *Argythamnia* P. Browne (1756) es el nombre que tiene primacía y por tanto es correcto usarlo para denominar al grupo de estudio, es decir, al linaje que incluye *Argythamnia sensu stricto*, *Chiropetalum* A. Juss. (1832) y *Ditaxis* Vahl ex A. Juss., (1824). Sin embargo, según las reconstrucciones de los análisis combinados (y respetando el principio de prioridad) también *Chiropetalum* puede ser reconocido como género, dado que se recupera como monofilético. El único grupo que no se sustenta como independiente es *Ditaxis*, por lo que las especies que lo representan deberían nombrarse bajo *Argythamnia*. De otro modo habría que proponer un nuevo nombre para un género que incluya a *Ditaxis cyanophylla*, *D. heterantha*, *D. mercurialina*, *D. pringlei* y *D. simulans*, mientras el clado núcleo que contiene las especies de *Ditaxis* conserva dicho nombre.

Las clasificaciones infragenéricas de *Ditaxis*

Argythamnia s.s. no cuenta con clasificaciones infragenéricas y la propuesta por O'Donell y Lourtieig (1942) para *Chiropetalum* es muy simple (ver la sección de Clasificaciones infragenéricas); dado que en este estudio no se incluye *Aonikena* queda fuera de alcance realizar conclusiones al respecto. En cambio las tres clasificaciones infragenéricas que hay para *Ditaxis* llegan al nivel sección. Todas ellas se perfilan como artificiales según los árboles obtenidos. Sin embargo de las siete secciones basadas en caracteres morfológicos clásicos y de estudios anatómicos finos (Ingram, 1956), dos se rescatan en los presentes análisis (ver flechas rojas en los cladogramas). “*Pseudaphora*” es una sección está representada por dos integrantes: *D. heterantha* y *D. pringlei*, estas aparecen consistentemente como especies hermanas en todas las reconstrucciones. *Ditaxis cyanophylla*, *D. mercurialina* y *D. simulans* son los integrantes de “*Serophyton*” incluidos en los análisis, mismos que resultan en un clado que a su vez se relaciona con “*Pseudaphora*”. Las especies de estos dos grupos resultan a su vez más cercanas a los miembros de *Argythamnia s.s.* y son las especies que convierten en parafilético a *Ditaxis* en la mayoría de los cladogramas. Estas especies también representan las secciones *Aphora* y

Ditaxis de Müller (1866), y *Calycanthae* y *Serophyton* de Pax y Hoffm. (1912), mismas que se rescatan como grupos no naturales (parafiléticos).

Solamente la reconstrucción de *trnL-F* incluye representantes de las siete secciones de Ingram, donde las especies de “*Acaules*”, “*Compactae*”, “*Crassicaules*”, “*Ditaxis*” y “*Sublignae*” forman una politomía junto con algunas especies de *Argythamnia s.s.* Por otro lado, en los análisis de ITS las especies ubicadas en las secciones “*Compactae*”, “*Ditaxis*”, “*Crassicaules*” y “*Sublignae*” se encuentran en el clado que contiene la mayoría de las especies de *Ditaxis*; al igual que sucede con los miembros de “*Congestiflores*”, “*Crassicaules*” y “*Ditaxis*” presentes en el análisis combinado.

De acuerdo con la evidencia aquí recopilada las secciones propuestas por Müller (1866) y Pax y Hoffm. (1912) representan grupos parafiléticos y de la propuesta de Ingram, (1956) solamente “*Pseudaphora*” y “*Serophyton*” representan grupos naturales cercanamente relacionados entre sí. Sin embargo aquí es importante destacar tres aspectos: 1) que la propuesta de Müller representa el primer intento por clasificar *Argythamnia s.l.* e incluye muy pocas especies descritas hasta entonces, por lo que su sistema resulta comprensiblemente artificial; 2) que las secciones de Ingram no fueron propuestas formalmente y habría que usarlas con precaución; y 3) que otras secciones podrían ser avaladas mediante un muestreo más amplio.

Consideraciones biogeográficas

La hipótesis de Ingram (1967) de que *Argythamnia s.s.* apareció en México y posteriormente radió a Las Antillas es respaldada por los datos moleculares. Aunque las especies Antillanas de *Argythamnia s.s.* no se separan de las continentales, el taxa completo se recupera mayormente junto con un clado norteamericano de *Ditaxis*. Desafortunadamente la reconstrucción que más terminales incluye carece de resolución a nivel profundo e impide hacer inferencias biogeográficas más detalladas.

Al ser la *Argythamnia sp.* de Uruguay una especie intermedia entre *Argythamnia s.s.* y *Ditaxis*, se condujo un análisis de MP excluyéndola. Los resultados de esta prueba no se presentan pues son esencialmente iguales a los de matriz completa; *Argythamnia s.s.* se recupera como parafilético y se concluye que la presencia de dicho taxa no obscurece señal alguna del marcador.

En cuanto a las especies de *Ditaxis*, encontramos un grupo de México y Estados Unidos sólidamente emparentado con *Argythamnia s.s.* Aunque estas especies se caracterizan por tener inflorescencias largas, no hay suficientes cualidades morfológicas que permitan su distinción. Por otro lado, resulta lógico que las especies de Norteamérica (excepto *D. humilis*) estén más cercanas entre sí que con las Sudamericanas y Antillanas.

A pesar de la peculiar distribución disyunta entre las montañas de México y de los Andes, *Chiropetalum* resulta robustamente soportado como monofilético en la mayoría de las reconstrucciones elaboradas. Este grupo se caracteriza por tener flores masculinas con pétalos fuertemente lobados y de tres a cinco estambres; además la presencia de tricomas estrellados en la mayoría de sus miembros es la autopomorfia más divergente dentro de *Argythamnia s.l.* Este conjunto de especies es primordialmente sudamericano y las dos especies mexicanas parecen ser resultado de un evento de dispersión a gran distancia, ya que se recuperan consistentemente como hermanas con valores relativamente altos de soporte y PP.

Conclusiones y prospectiva

Muchos recursos y metodologías nos permiten construir hipótesis filogenéticas. Las evidencias aquí reunidas respaldan que las especies de *Argythamnia*, *Chiropetalum* y *Ditaxis* forman un grupo natural. Aunque contamos con una primera historia evolutiva sustentada, hay más que trabajar en pro de una clasificación más precisa y detallada al interior del grupo. Sin duda la inclusión de nuevas evidencias será de gran ayuda, y campos como la morfología microscópica y el conteo de cromosomas son fuentes de evidencia potencialmente importante para el grupo.

En términos concretos, es deseable la inclusión de más especies, principalmente de aquellas raras y de ubicación incierta como *Aonikena patagonica* o de las que presentan caracteres intermedios (como la especie proveniente de Uruguay). Además, completar la matriz de datos combinada mediante la obtención de los fragmentos de ITS y *trnL-F* faltantes en este muestreo, podría ser definitivo para eliminar las dudas que hasta ahora continúan permeando.

LITERATURA CITADA

- Barker**, F.K. & F.M. Lutzoni. 2002. The utility of the incongruence length difference test. *Syst. Biol.* 51: 625-637.
- Bentham**, G. 1880. *Argythamnia*. *Gen. Pl.* 3: 303.
- Brandege**, T.S. 1906. *Argythamnia californica*. *Zoe* 5: 230.
- Brandege**, T.S. 1908. *Argythamnia*. *Zoe* 5: 242-243.
- Browne**, P. 1756. *Argythamnia*. *Civ. Nat. Hist. Jamaica*: 338.
- Cunningham**, C.W. 1997a. Is congruence between data partitions a reliable predictor of phylogenetic accuracy? Empirically testing an iterative procedure for choosing among phylogenetic methods. *Syst. Biol.* 464: 464-478.
- Cunningham**, C.W. 1997b. Can three incongruence test predict when data should be combined? *Mol. Biol. Evol.* 14: 733-740.
- Croizat**, L. 1945. *Argythamnia*. In *Euphorbiaceae from the Americas*. *J. Arnold Arbor* 26: 191.
- De-Nova**, J.A., V. Sosa & K.J. Wurdack. 2006. Phylogenetic Relationships and the Description of a New Species of *Enriquebeltrania* (Euphorbiaceae s.s.): An Enigmatic Genus Endemic to Mexico. *Systematic Botany* 31(3): 533-546.
- De-Nova** J.A. y V. Sosa, 2007. Phylogeny and generic delimitation in *Adelia* (Euphorbiaceae) inferred from molecular and morphological data. *Taxon* 56: 1027-1036.
- Dolphin**, K., R. Belshaw, D.L.C. Orme & D.L.J. Quicke. 2000. Noise and incongruence: interpreting results of the incongruence length difference test. *Mol. Phylogenet. Evol.* 17: 401-406.
- Doyle**, J.J. and J.L. Doyle. 1987. A rapid DNA isolation procedure from small quantities of fresh leaf tissues. *Phytochemistry Bulletin* 19: 11-15.
- Eastwood**, A. 1929. *Ditaxis serrata* var. *magdalenae*. *Proc. Calif. Acad. Sci. ser. IV*, 18: 479.
- Felsenstein**, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39(4): 783-791.
- Govaerts**, R., D.G. Frodin y A. Radcliffe-Smith. 2000. World checklist and bibliography of Euphorbiaceae (and Pandaceae), IV Vols. The Royal Botanical Gardens, Kew, London. 1621 p.
- Gray**, A. 1870. *Argythamnia adenophora*. *Proc. Amer. Acad. Arts* 8: 294.
- Greenman**, J.M. 1898. *Argythamnia*. *Proc. Amer. Acad. Arts* 33: 478.
- Greenman**, J.M. 1905. *Argythamnia*. Spermatophytes from Mexico. *Proc. Amer. Acad. Arts* 41: 238.
- Hall**, T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucl. Acids. Symp. Ser.* 41: 95-98.
- Heller**, A.A. 1898. *Ditaxis*. *Cat. N. Amer. Pl.* 5.
- Heller**, A.A. 1912. New combinations IX. *Muhlenbergia* 8: 60.

- Hipp**, A.L., J.C. Hall & K.J. Sytsma. 2004. Congruence versus phylogenetic accuracy: revisiting the incongruence length difference test. *Syst. Biol.* 53(1): 81-89.
- Hoffmann**, P., H. Kathriarachchi y K. J. Wurdack. 2006. A phylogenetic classification of Phyllanthaceae (Malpighiales; Euphorbiaceae *sensu lato*). *Kew Bull.* 61: 37-53.
- Huelsenbeck**, J.P., J.J. Bull and C.W. Cunningham. 1996. Combining data in phylogenetic analysis. *Trends Ecol. Evol.* 11: 152-158.
- Ingram**, J.W. 1953. New species and new combinations in the genus *Argythamnia*. *Bull. Torrey Bot. Club* 80(5): 420-423
- Ingram**, J.W. 1956. A sectional revision of *Argythamnia* subgenus *Ditaxis* (Euphorbiaceae). P.H. Dissertation. University of California, California, U.S.
- Ingram**, J.W. 1964. *Argythamnia guatemalensis* and *A. tinctoria* (Euphorbiaceae). *Brittonia* 16(30): 271-274.
- Ingram**, J.W. 1967. A revisional study of *Argythamnia* subgenus *Argythamnia* (Euphorbiaceae). *Gentes Herbarum* 10: 8-16.
- Ingram**, J.W. 1970. *Argythamnia*, pp. 939-942. In Correll, D. S. y M. C. Johnston. 1970. Manual of the vascular plants of Texas. Texas Research Foundation. Renner. 1881 p.
- Ingram**, J.W. 1980a. The generic limits of *Argythamnia* (Euphorbiaceae) defined. *Gentes Herbarum* 11(7): 427-436.
- Ingram**, J.W. 1980b. A revision of *Argythamnia* subgenus *Chiropetalum* (Euphorbiaceae). *Gentes Herbarum* 11(7): 437-468.
- Jepson**, W. L. 1936. *Argythamnia claryana*. *Fl. Calif.* 2: 419-420.
- Johnston**, I. M. 1923. *Ditaxis*. In *Spermatophytes of North America*. *Contr. Gray Herb.* 68: 86-87.
- Johnston**, M.C. & B.H. Warnock. 1962. The four kinds of *Argythamnia* (Euphorbiaceae) in far western Texas. *The Southwestern Naturalist* 7(2): 154-162.
- Jussieu**, A.de. 1824. *Euphorb. Gen.*: 110. Didot, Paris.
- Jussieu** A.de. 1832. *Ann. Sc. Nat. (Paris)* 25: 20-21.
- Kathriarachchi**, H., Hoffmann, P., Samuel, R., Wurdack, K.J. & Chase, M.W. 2005. Molecular phylogenetics of Phyllanthaceae inferred from 5 genes (plastid atpB, matK, 3' ndhF, rbcL) and nuclear PHYC. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 36: 112-134.
- Kiesling**, R. 2003. *Ditaxis*, pp. 74-76. *Flora de San Juan, República de Argentina*, vol. II, 256 p.
- Martínez**, G.M., J. Jiménez R., R. Cruz D., E. Juárez A., R. García, A. Cervantes y R. Mejía H. 2002. Los géneros de la familia Euphorbiaceae en México. *An. Inst. Biol. UNAM* 73(2): 155-282.
- McVaugh** R. 1995. *Euphorbiacearum sertum novo-Galiciarum revisarum*. *Contr. Univ. Michigan Herb.* 20: 173-215.
- McNeill**, J., F.R. Barrie, H.M. Burdet, V. Demoulin, D.L. Hawksworth, K. Marhold, D.H. Nicolson, J. Prado, P.C. Silva, J.E. Skog, J.H. Wiersema and N.J. Turland. 2005. International code of botanical nomenclature (Vienna Code) adopted by the seventeenth International Botanical Congress, Vienna, Austria.

- Millspaugh**, C.F. 1889. *Argythamnia*. Proc. Calif. Acad. Sci. II. 2: 220-222.
- Millspaugh**, C.F. 1896. Contribution II to the coastal and plain flora of Yucatan. Publ. Field Columbian Mus., Bot. Ser. 1(3): 278-339.
- Müller**, A. 1865. Euphorbiaceae, *Argythamnia*. Linnaea 34: 144-151.
- Müller**, A. 1866. *Argythamnia*. In de Candolle, Prodrum 15(2): 189-1261, 1269-1286.
- Nixon, K. C. 2002. WinClada ver. 1.00.08 Published by the author, Ithaca, NY.
- O'Donell** & Lourtieig, 1942. Chrozophorae Argentinae. Lilloa VIII: 37-81.
- Pax**, F. y K. Hoffmann. 1912. Euphorbiaceae-Acalypheae-Chrozophorinae. In Engler, A. (ed.). Das Pflanzenreich IV. 147. VI [Heft 57]: 1-142.
- Perveen**, A. & M. Quaiser. 2005. Pollen Flora of Pakistan-XLVII. Euphorbiaceae. Pak. J. Bot., 37(4): 785-796.
- Punt** W. 1962. Pollen morphology of the Euphorbiaceae with special reference to taxonomy. *Wentia* 7: 1-116.
- Ramírez-Amezcu** Y. y V. W. Steinmann, *por publicarse*. Revisión taxonómica del género *Ditaxis* en México. Tesis de Licenciatura, Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco, México. 120 pp.
- Radcliffe-Smith**, A. y R. Govaerts. 1997. New names and new combinations in the Euphorbiaceae-Acalyphoideae. Kew Bull. 52(2): 477-481.
- Radcliffe-Smith**, A. y R. Govaerts. 2001. Genera Euphorbiacearum. The Board of Trustees, Royal Botanic Garden, Kew. 455 p.
- Rogers**, S. O. & A. J. Bendich. 1985. Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues. *Plant Molecular Biology* 5: 69-76.
- Ronquist**, F. and J.P. Huelsenbeck. 2003. Mr. Bayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19:1572-1574.
- Rose**, J. N. 1895. *Argythamnia manzanilloana*. Contr. U. S. Natl. Herb. 1: 357.
- Rose**, J. N. y P. Standley. 1912. *Ditaxis*. Plants from the Pinacate region. Contr. U. S. Natl. Herb. 16: 12-13.
- Spegazzini**. 1902. *Aonikena*. Anales del museo nacional de Buenos Aires. VII. Ser. 2 Vo. IV: 162-163.
- Steinmann**, V.W. y R. S. Felger. 1996. New combinations for *Euphorbia* and *Ditaxis* (Euphorbiaceae) in northwestern Mexico and southwestern United States. *Madroño* 42(4): 455-457.
- Steinmann**, V.W. & R.S. Felger. 1997. The Euphorbiaceae of Sonora, Mexico. *Aliso* 16(1): 25-28.
- Steinmann**, V.W. 2002. Diversidad y endemismo de la familia Euphorbiaceae en México. *Act. Bot. Mex.* 61: 61-93.
- Swofford**, D.L. 2002. PAUP*. Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods), version 4.0b.10. Sunderland, Massachusetts: Sinauer.
- Taberlet**, P., L. Gielli, G. Pautou and J. Bouvet. 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology* 17: 1105-1109.

- Thompson**, J.D., D.G. Higgins & T.J. Gibson. 1994. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research* 22(22): 4673-4680
- Tokuoka** T. and H. Tobe. 2006. Phylogenetic analyses of Malpighiales using plastid and nuclear DNA sequences with particular reference to the embryology of Euphorbiaceae sensu strict. *J. Plant Res.* 129:599–616.
- Tokuoka** T. 2007. Molecular phylogenetic analysis of Euphorbiaceae sensu stricto based on plastid and nuclear DNA sequences and ovule and seed character evolution. *J. Plant Res.* 120:511–522.
- Webster**, G.L. 1975. Conspectus of a new classification of the Euphorbiaceae. *Taxon* 24: 593-601.
- Webster**, G.L. 1987. The saga of the spurges: a review of classification and relationships in the Euphorbiales. *Bot. J. Linn. Soc.* 94: 3-46.
- Webster**, G.L. 1994a. Introduction to the symposium systematics of the Euphorbiaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 81(1): 1-2.
- Webster**, G.L. 1994b. Classification of the Euphorbiaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 81(1): 3-32.
- Webster**, G.L. 1994c. Synopsis of the genera and suprageneric taxa of Euphorbiaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 81(1): 33-144.
- Wurdack**, K.J., P. Hoffmann, R. Samuel, A. de Bruijn, M. Van Der Bank y M.W. Chase. 2004. Molecular phylogenetic analysis of Phyllanthaceae (Phyllanthoideae *pro parte*, Euphorbiaceae *sensu lato*) using plastid *RBCL* DNA sequences. *Amer. J. Bot.* 91(11): 1882-1900.
- Wurdack**, K.J., P. Hoffmann y M.W. Chase. 2005. Molecular phylogenetic analysis of uniovulate Euphorbiaceae (Euphorbiaceae *sensu stricto*) using plastid *RBCL* and *TRNL-F* DNA sequences. *Amer. J. Bot.* 92(8): 1397-1420.
- Yorder**, A.D., J.A. Irwin & B.A. Payseur. 2001. Failure of the ILD to determine data combinability for slow loris phylogeny. *Syst. Biol.* 50: 408-424.
- Zuccarini**, J. 1832. *Ditaxis heterantha*. *Abh. Math-Phys Cl. Königl. Bayer Akad. Wiss.* 1: 290. 1832.

Apéndice 1. Material de respaldo de las secuencias del análisis combinado

Género	Especie	Localidad	Colector y número	Herbario	Fecha de colecta
<i>Adelia</i>	<i>brandegeei</i>	México. Baja California Sur. Municipio de Los Cabos, cerro al sur de Cabo San Lucas al que se llega por la calle Cabo Baja; 22°53'00" N, 109°56'00" W.	Y. Ramírez-Amezcuca, V.W. Steinmann y Y. Yang, 1510	IEB	16 Oct. 2008
<i>Adelia</i>	<i>oaxacana</i>	México. Michoacán. Municipio de	11-jul-09	IEB	
<i>Argythammia</i>	<i>candicans</i>	Cuba. Provincia de Holguín, alrededores de Gibara	Y. Ramírez-Amezcuca et al., 1941	IEB	21 Sept. 2010
<i>Argythammia</i>	<i>cubensis</i>	Cuba. Provincia de Santiago de Cuba, El Morro, aproximadamente a la mitad del sendero que va de la playa La Estrella a el castillo del Morro.	Y. Ramírez-Amezcuca, J.A. Pérez-Camacho y M. Cañizares, 1943	IEB	22 Sept. 2010
<i>Argythammia</i>	<i>moorei</i>	México. Chiapas, La Trinitaria, 8 km S of La Trinitaria along mexican Hwy 190.	D.E. Breedlove, 69797	CAS	7 Sept. 1988
<i>Argythammia</i>	<i>sp.</i>	St. Croix Island	V.W. Steinmann s.n.	IEB	
<i>Argythammia</i>	<i>wheeleri</i>	J.C. Trejo	559	XAL	
<i>Chiropetalum</i>	<i>astroplethos</i>	México. Coahuila. Ramos Arizpe. Sierra San José de los Nuncios.	Hinton et al., 21091	IEB	19 Jul. 1991
<i>Chiropetalum</i>	<i>berterianum</i>	Chile. Region Met, Santiago; road to Farellones from Las Condes, ca 6 km belw Farellones; N33°20.82', W 70°21.22'.	L.R. Landrum et al., 10059	NY	28 Oct. 2001
<i>Chiropetalum</i>	<i>boliviense</i>	Bolivia. Depto Santa Cruz. Prov. Florida, Parque Nacional Amboró, 8 km (by air) NE of Mairana, along trails on and near ridgetop, 5.5 km N of Campamento "La Yunga" park station; 18°03.5'S, 63°55'W.	M. Nee et al., 52061	NY	30 Mar. 2002

<i>Chiroptetatum gymnadenium</i>	Brasil. Bahia. Municipio de Jussari. Rod. Jussari/Palmira. Estrada ca 7.5 km percorrendo mais 1.7 km até a sede da Faz. Teimoso. Serra do Teimoso. RPPN Serra do Teimoso; 39°35'W, 15°10'S.	J.G. Jardim et al., 1498	MO	4 Fev. 1998
<i>Chiroptetatum schiedeanum</i>	México. Morelos. Municipio de Cuernavaca, alrededores de La Cueva, barranca La Tilapeña; 18°57'36''N, 99°17'30''W.	Y. Ramírez-Amezcuca et al., 1038	IEB	23 Jun. 2007
<i>Chiroptetatum sp. Chile</i>	P. Novoa		IEB	
<i>Ditaxis blodgettii</i>	D.S. Correll, H.B. Correll y J. Popenoe	48121	NY	
<i>Ditaxis brandegeei</i> var. <i>brandegeei</i>	México. Baja California Sur. Municipio de Loreto, 1 km al sureste de la desciaación a San Sebastián, sobre MEX 1; 26°31'44''N, 111°45'55''W.	Y. Ramírez-Amezcuca, V.W. Steinmann y Y. Yang, 1528	IEB	19 Oct. 2008
<i>Ditaxis brandegeei</i> var. <i>intonsa</i>	México. Baja California Sur. Municipio de Loreto, 1 km al sureste de la desciaación a San Sebastián, sobre MEX 1; 26°31'44''N, 111°45'55''W.	Y. Ramírez-Amezcuca, V.W. Steinmann y Y. Yang, 1529	IEB	19 Oct. 2008
<i>Ditaxis breviramea</i>	Bolivia. Depto Santa Cruz. Prov. Florida, South of bridge with oleoducto, just W of the main, wide valley of Mirana, 1.2 km W of Todos Santos; 18°08'30''S, 64°00'W.	M. Nee y E. Chávez, 48919	NY	10 Apr. 1998
<i>Ditaxis claryana</i>	S.J. De Groot y N. Fraga	3384	F	
<i>Ditaxis guatemalensis</i>	México. Querétaro. Municipio de Jalpan, 20 km by road NNW of Jalpan along the road to Arroyo Seco; 21°21'45''N, 99°33'45''W.	V.W. Steinmann et al., 713	IEB	15 Sept. 1995
<i>Ditaxis guatemalensis</i>	nosotros	11-jul-09	IEB	

<i>Ditaxis</i>	<i>heterantha</i>	México. Michoacán. Municipio de Jiquilpan, Los Remedios; 19°58'34" N, 102°40'39" W.	Y. Ramírez-Amezcuca et al., 638	IEB	3 Jun. 2006
<i>Ditaxis</i>	<i>mercurialina</i>	USA. Kansas, Chase Co., 0.5 mi S, 3.0 mi W of 240th rd and Hwy 177 in Cottonwood Falls. N side of Chase Co State Fishing Laje. T19S R08E SEC30 (long) SW1/4; 38°22'02" N, 96°35'30" W.	C.A. Morse, 6830	NY	
<i>Ditaxis</i>	<i>neomexicana</i>	México. Sonora. Arroyo El Mentidero at the crossing of the El Chimal road, 11.5 km (by air) south of Álamos, 26°54'55" N, 108°55'05" W.	T. Van Devender y Reina, 2007-09	IEB	
<i>Ditaxis</i>	<i>pringlei</i>	México. Jalisco. Mpio. Tuxcueca, cara noreste del Cerro de García, subiendo por El Sauz; 20°10'12" N, 103°22'31" W.	R. Ramírez-Amezcuca, A.G. Rocha-Loredo y A. Machuca N., 656	IEB	
<i>Ditaxis</i>	<i>simulans</i>	México. Coahuila. Mpio. Villa Acuña. Serranías del Burro, Rancho El Bonito, in canyon La Pantera, 29°00'30" N, 102°07'30" W.	D.H. Riskind, 2370	MEXU	
<i>Philyra</i>	<i>brasiliensis</i>	Brazil. Bahia. Jequié. Serra do Castanhao, 14.5 km S of Jequié on BR 116 to road (at Churrascaria Corujao), then 7.2 km W. (GenBank DQ997800, authors de Nova, J.A. and Sosa, V.)	Thomas et al. 12565	NY	

Apéndice 2. Material de respaldo de las secuencias de ITS

Género	Especie	Localidad	Colector y número	Herbario	Fecha de colecta
<i>Adelia</i>	<i>brandegeei</i>	México. Baja California Sur. Municipio de Los Cabos, cerro al sur de Cabo San Lucas al que se llega por la calle Cabo Baja; 22°53'00" N, 109°56'00" W.	Y. Ramirez-Amezcuca, V.W. Steinmann y Y. Yang, 1510	IEB	16 Oct. 2008
<i>Adelia</i>	<i>oaxacana</i>	nosotros		IEB	11 Jul. 2009
<i>Argythammia</i>	<i>candicans</i>	Cuba. Provincia de Holguín, alrededores de Gibara	Y. Ramirez-Amezcuca et al., 1941	IEB	21 Sept. 2010
<i>Argythammia</i>	<i>candicans</i>	Puerto Rico. Isabela, Rt 113, c 1/4 km from jct Rt 2	F. Axelrod et al., 2554	NY	25 Jun. 1991
<i>Argythammia</i>	<i>coatepensis</i>	VICTOR			
<i>Argythammia</i>	<i>cubensis</i>	Cuba. Provincia de Santiago de Cuba, El Morro, aproximadamente a la mitad del sendero que va de la playa La Estrella a el castillo del Morro.	Y. Ramirez-Amezcuca, J.A. Pérez-Camacho y M. Cañizares, 1943	IEB	22 Sept. 2010
<i>Argythammia</i>	<i>moorei</i>	México. Chiapas, La Trinitaria, 8 km S of La Trinitaria along mexican Hwy 190.	D.E. Breedlove, 69797	CAS	7 Sept. 1988
<i>Argythammia</i>	<i>sp.</i>	St. Croix Island	V.W. Steinmann s.n.	IEB	
<i>Argythammia</i>	<i>wheeleri</i>	J.C. Trejo	559	XAL	
<i>Chiropetalum</i>	<i>astroplethos</i>	Hinton et al.	21091	IEB	
<i>Chiropetalum</i>	<i>berterianum</i>	Chile. Region Met, Santiago; road to Farellones from Las Condes, ca 6 km below Farellones; N33°20.82', W 70°21.22'.	L.R. Landrum et al., 10059	NY	28 Oct. 2001
<i>Chiropetalum</i>	<i>boliviense</i>	Bolivia. Depto Santa Cruz. Prov. Florida, Parque Nacional Amboró, 8 km (by air) NE of Mairana, along trails on and near ridgetop, 5.5 km N of Campamento "La Yunga" park station; 18°03.5'S, 63°55'W.	M. Nee et al., 52061	NY	30 Mar. 2002

<i>Chiropetalum</i>	<i>gymnadenium</i>	Brasil. Bahia. Municipio de Jussari. Rod. Jussari/Palmira. Estrada ca 7.5 km percorrendo mais 1.7 km até a sede da Faz. Teimoso. Serra do Teimoso. RPPN Serra do Teimoso; 39°35'W, 15°10'S.	J.G. Jardim et al., 1498	MO	4 Fev. 1998
<i>Chiropetalum</i>	<i>schiedeanum</i>	México. Morelos. Municipio de Cuernavaca, alrededores de La Cueva, barranca La Tilapeña; 18°57'36''N, 99°17'30''W.	Y. Ramirez-Amezcuca et al., 1038	IEB	23 Jun. 2007
<i>Chiropetalum</i>	<i>sp. Chile</i>	P. Novoa		IEB	
<i>Ditaxis</i>	<i>blodgettii</i>	D.S. Correll, H.B. Correll y J. Popenoe	48121	NY	
<i>Ditaxis</i>	<i>brandegeei</i> var. <i>brandegeei</i>	México. Baja California Sur. Municipio de Loreto, 1 km al sureste de la desciación a San Sebastián, sobre MEX 1; 26°31'44''N, 111°45'55''W.	Y. Ramirez-Amezcuca, V.W. Steinmann y Y. Yang, 1528	IEB	19 Oct. 2008
<i>Ditaxis</i>	<i>brandegeei</i> var. <i>intonsa</i>	México. Baja California Sur. Municipio de Loreto, 1 km al sureste de la desciación a San Sebastián, sobre MEX 1; 26°31'44''N, 111°45'55''W.	Y. Ramirez-Amezcuca, V.W. Steinmann y Y. Yang, 1529	IEB	19 Oct. 2008
<i>Ditaxis</i>	<i>breviramea</i>	Bolivia. Depto Santa Cruz. Prov. Florida, South of bridge with oleoducto, just W of the main, wide valley of Mirana, 1.2 km W of Todos Santos ; 18°08'30''S, 64°00'W.	M. Nee y E. Chávez, 48919	NY	10 Apr. 1998
<i>Ditaxis</i>	<i>claryana</i>	S.J. De Groot y N. Fraga	3384	F	
<i>Ditaxis</i>	<i>cyanophylla</i>	USA. Arizona. Yavapai County, George Wood Canyon, SW end of Juniper Mesa, N 38 69 100, E 3 21 750; T 18N R/W NE 1/4 NE 1/4 section 13.	M.A. Becker, 9165	RSA	18 May 1992
<i>Ditaxis</i>	<i>guatemalensis</i>	México. Querétaro. Municipio de Jalpan, 20 km by road NNW of Jalpan along the road to Arroyo Seco; 21°21'45''N, 99°33'45''W.	V.W. Steinmann et al., 713	IEB	15 Sept. 1995
<i>Ditaxis</i>	<i>guatemalensis</i>	nosotros	11-jul-09	IEB	

<i>Ditaxis</i>	<i>heterantha</i>	México. Michoacán. Municipio de Jiquilpan, Los Remedios; 19°58'34''N, 102°40'39''W.	Y. Ramírez-Amezcuca et al., 638	IEB	3 Jun. 2006
<i>Ditaxis</i>	<i>humilis</i>	USA. Texas, Kerr County, Kerrville-Schreiner State Park, outside of Kerrville on Guadalupe River	T.R. Van Devender 96-295	RSA	07 July 1996
<i>Ditaxis</i>	<i>lanceolata</i>	México. Baja California Sur. Municipio de La Paz, sobre MEX 19, 5 km al sur de Todos Santos, lomas a unos 800 m al oeste de la carretera; 23°24'13''N, 110°12'15''W.	Y. Ramírez-Amezcuca, V.W. Steinmann y Y. Yang, 1506	IEB	16 Oct. 2008
<i>Ditaxis</i>	<i>malpighipila</i>	Argentina. Río Negro. Depto. General Roca, 57 km al N de Barda del Medio por Ruta Nac. 151; 38°12'S, 67°58'W.	R.H. Fortunato, R. Gómez C. y A. Martínez,, 5720	NY	7 Dic. 1997
<i>Ditaxis</i>	<i>manzanilloana</i>	México. Sonora. Arroyo Gochico, 11 km (by air) W of San Bernardo, and 1.5 km W of Gochico Viejo, 27°23'45''N, 100°43'30''W	V.W. Steinmann, 604	RSA	15 Mar. 1995
<i>Ditaxis</i>	<i>manzanilloana</i>	México. Oaxaca. Distr. Pochutla, Mpio. Santa María Huatulco, orilla de la carretera costera, 15°46'39.9''N, 96°11'00.7''W.	A. Sánchez M., Nava y Velasco, 824	SERO	
<i>Ditaxis</i>	<i>mercurialina</i>	USA. Kansas, chase Co., 0.5 mi S, 3.0 mi W jct of 240 th rd and Hwy 177 in Cottonwood Falls. N side of Chase Co State Fishing Laje. T19S R08E SEC30 (long) SW1/4; 38°22'02''N, 96°35'30''W.	C.A. Morse, 6830	NY	
<i>Ditaxis</i>	<i>neomexicana</i>	México. Sonora. Arroyo El Mentidero at the crossing of the El Chinal road, 11.5 km (by air) south of Álamos, 26°54'55''N, 108°55'05''W.	T. Van Devender y Reina, 2007-09	IEB	
<i>Ditaxis</i>	<i>pringlei</i>	México. Jalisco. Mpio. Tuxcueca, cara noreste del Cerro de García, subiendo por El Sauz; 20°10'12''N, 103°22'31''W.	R. Ramírez-Amezcuca, A.G. Rocha-Loredo y A. Machuca N., 656	IEB	

<i>Ditaxis</i>	<i>simulans</i>	México. Coahuila. Mpio. Villa Acuña. Serranías del Burro, Rancho El Bonito, in canyon La Pantera, 29°00'30''N, 102°07'30''W.	D.H. Riskind, 2370	MEXU	
<i>Philyra</i>	<i>brasiliensis</i>	Brazil. Bahia. Jequié. Serra do Castanhao, 14.5 km S of Jequié on BR 116 to road (at Churrascaria Corujao), then 7.2 km W. (GenBank DQ997800, authors de Nova, J.A. and Sosa, V.)	Thomas et al. 12565	NY	

Apéndice 3. Material de respaldo de las secuencias de *trnL-F*

Género	Especie	Localidad	Colector y número	Herbario	Fecha de colecta
<i>Adelia</i>	<i>brandegeei</i>	México. Baja California Sur. Municipio de Los Cabos, cerro al sur de Cabo San Lucas al que se llega por la calle Cabo Baja; 22°53'00''N, 109°56'00''W.	Y. Ramírez-Amezcuca, V.W. Steinmann y Y. Yang, 1510	IEB	16 Oct. 2008
<i>Adelia</i>	<i>oaxacana</i>	nosotros	11-jul-09	IEB	
<i>Argythamnia</i>	<i>candicans</i>	Cuba. Provincia de Holguín, alrededores de Gibara	Y. Ramírez-Amezcuca et al., 1941	IEB	21 Sept. 2010
<i>Argythamnia</i>	<i>cubensis</i>	Cuba. Provincia de Santiago de Cuba, El Morro, aproximadamente a la mitad del sendero que va de la playa La Estrella a el castillo del Morro.	Y. Ramírez-Amezcuca, J.A. Pérez-Camacho y M. Cañizares, 1943	IEB	22 Sept. 2010
<i>Argythamnia</i>	<i>ecdyomena</i>	Guatemala. Petén. Nordwestliche Umgebung des Lago Petén Itzá: Wald am Abhang zum Arroyo Secco NE-E bei der Lokalität "La Providencia" (= "La Trinidad"), das ist ca. 3 km NNE-NE San José; 17°01'17"N, 089°52'50"W.	Wallnöfer y Tet-Tescun, 5940	MO	17 Aug. 1993

<i>Argythamnia</i>	<i>lottiae</i>	México. Guerrero. Municipio de La Unión, aprox. 1.2 km en línea recta al este noreste de La Majahua, sobre la vereda que va a la cueva; 17°48'31''N, 101°44'07''W.	Y. Ramírez-Amezcuca y V.W. Steinmann, 1890	IEB	18 Abr. 2010
<i>Argythamnia</i>	<i>lucayana</i>	Bahama Islands. Great Exuma, base of ledges along road, top of high hill to the northwest of Moss Town.	D.S. Correll, 50829	NY	18 Jul. 1979
<i>Argythamnia</i>	<i>lundelli</i>		E. Cabrera, 13051	XAL	
<i>Argythamnia</i>	<i>moorei</i>	México. Chiapas, La Trinitaria, 8 km S of La Trinitaria along mexican Hwy 190.	D.E. Breedlove, 69797	CAS	7 Sept. 1988
<i>Argythamnia</i>	<i>sericea</i>	Bahama Islands. Crooked Island. Long Cay (formerly Fortune Island), in whitelands along road between Long Cay Village and boat landing.	D.S. Correll y G.R. Proctor, 48837	NY	7 Jun. 1977
<i>Argythamnia</i>	<i>sp.</i>	St. Croix Island	V.W. Steinmann s.n.	IEB	
<i>Argythamnia</i>	<i>sp.</i>	Nueva Asuncion: 112 km al norte de Mariscal Estigarribia por la línea 6.	J. Fernández Casas y J. Moleró, FC4424.	NY	9 Oct. 1980
<i>Argythamnia</i>	<i>wheeleri</i>	J.C. Trejo	559	XAL	
<i>Chiropetalum</i>	<i>astroplethos</i>	Hinton et al.	21091	IEB	
<i>Chiropetalum</i>	<i>berterianum</i>	Chile. Region Met, Santiago; road to Farellones from Las Condes, ca 6 km below Farellones; N33°20.82', W 70°21.22'.	L.R. Landrum et al., 10059	NY	28 Oct. 2001
<i>Chiropetalum</i>	<i>boliviense</i>	Bolivia. Depto Santa Cruz. Prov. Florida, Parque Nacional Amboró, 8 km (by air) NE of Mairana, along trails on and near ridgetop, 5.5 km N of Campamento "La Yunga" park station; 18°03.5'S, 63°55'W.	M. Nee et al., 52061	NY	30 Mar. 2002
<i>Chiropetalum</i>	<i>canescens</i>	Chile. Región de Antofagasta (II). Cerro Perales, NE de Tajtal; 25° 26' lat S, 70° 35' long W.	S. Teillier, 608	NY	30 Oct. 1987

<i>Chiropetalum gymnadenum</i>	Brasil. Bahia. Município de Jussari. Rod. Jussari/Palmira. Estrada ca 7.5 km percorrendo mais 1.7 km até a sede da Faz. Teimoso. Serra do Teimoso. RPPN Serra do Teimoso; 39°35'W, 15°10'S.	J.G. Jardim et al., 1498	MO	4 Feb. 1998
<i>Chiropetalum ruizianum</i>	Paraguay. Paraguari; 25°54'S, 57°09'W.	Zardini et al., 12788	MO	11 Jun. 1989
<i>Chiropetalum schiedeanum</i>	México. Morelos. Município de Cuernavaca, alrededores de La Cueva, barranca La Tilapeña; 18°57'36"N, 99°17'30"W.	Y. Ramírez-Amezcuca et al., 1038	IEB	23 Jun. 2007
<i>Chiropetalum sp. Chile</i>	P. Novoa		IEB	
<i>Chiropetalum tricoccum</i>	Paraguay. Paraguari. Costa II Cerro Palacios.	Ortiz y Zardini, 672	MO	21 Oct. 1987
<i>Chiropetalum tricuspidatum</i>		E.J. Tepe y P.B. Pelsler, 2036	F	
<i>Ditaxis acaulis</i>	Argentina. "near the estancia"	L.T. Myndel P., 3807	NY	21 Mar. 1956
<i>Ditaxis acutangula</i>		Mendoza et al., 9	COL	
<i>Ditaxis adenophora</i>	P. Fryxell	3078	MICH	
<i>Ditaxis aphorooides</i>	USA. Texas. Bexar Co., Maverick Ranch; 29°42'20"98'41'53"W.	W.R. Carr, 18104	IEB	16 Apr. 1999
<i>Ditaxis argyraea</i>	Parks	24234	F	
<i>Ditaxis blodgettii</i>	D.S. Correll, H.B. Correll y J. Popenoe	48121	NY	
<i>Ditaxis brandegeei</i> var. <i>brandegeei</i>	México. Baja California Sur. Municipio de Loreto, 1 km al sureste de la desciación a San Sebastián, sobre MEX 1; 26°31'44"N, 111°45'55"W.	Y. Ramírez-Amezcuca, V.W. Steinmann y Y. Yang, 1528	IEB	19 Oct. 2008
<i>Ditaxis brandegeei</i> var. <i>brandegeei</i>	Fishbein	3113	IEB	
<i>Ditaxis brandegeei</i> var. <i>intonsa</i>	México. Baja California Sur. Municipio de Loreto, 1 km al sureste de la desciación a San Sebastián, sobre MEX 1; 26°31'44"N, 111°45'55"W.	Y. Ramírez-Amezcuca, V.W. Steinmann y Y. Yang, 1529	IEB	19 Oct. 2008

<i>Ditaxis</i>	<i>breviramea</i>	Bolivia. Depto Santa Cruz. Prov. Florida, South of bridge with oleoducto, just W of the main, wide valley of Mirana, 1.2 km W of Todos Santos ; 18°08'30" S, 64°00'W.	M. Nee y E. Chávez, 48919	NY	10 Apr. 1998
<i>Ditaxis</i>	<i>catamarcensis</i>	T. Meyer	2225	F	
<i>Ditaxis</i>	<i>claryana</i>	S.J. De Groot y N. Fraga	3384	F	
<i>Ditaxis</i>	<i>desertorum</i>	Brazil. Bahia. Itajú do Colônia: 7.5 km southeast of Itajú do Colônia on road to Palmira; 15°09'13.1" S, 39°39'27.6" W.	W.W. Thomas, J. Jardim y F. Juchum, 12361	NY	19 Mar. 2001
<i>Ditaxis</i>	<i>fasciculata</i>	USA. Virgin Islands. St. John. Bordeaux to Lameshur trail.	P. Acevedo R. y A. Siaca, 3866	NY	9 Jan. 1991
<i>Ditaxis</i>	<i>guatemalensis</i>	México. Querétaro. Municipio de Jalpan, 20 km by road NNW of Jalpan along the road to Arroyo Seco; 21°21'45" N, 99°33'45" W.	V.W. Steinmann et al., 713	IEB	15 Sept. 1995
<i>Ditaxis</i>	<i>guatemalensis</i>	nosotros	11-jul-09	IEB	
<i>Ditaxis</i>	<i>heterantha</i>	México. Michoacán. Municipio de Jiquilpan, Los Remedios; 19°58'34" N, 102°40'39" W.	Y. Ramírez-Amezcuca et al., 638	IEB	3 Jun. 2006
<i>Ditaxis</i>	<i>jablonskyana</i>	Hunziker	22428	F	
<i>Ditaxis</i>	<i>mercurialina</i>	USA. Kansas, chase Co., 0.5 mi S, 3.0 mi W jct of 240 th rd and Hwy 177 in Cottonwood Falls. N side of Chase Co State Fishing Laje. T19S R08E SEC30 (long) SW1/4; 38°22'02" N, 96°35'30" W.	C.A. Morse, 6830	NY	
<i>Ditaxis</i>	<i>micrandra</i>	nosotros	Marqués		
<i>Ditaxis</i>	<i>montevicensis</i>	Bolivia. Dpto. Chuquisaca. Prov. Oropeza, carretera Sucre-La Palma; 18°59'41" S, 65°10.240' W.	Wood y Carretero, 19309	LPB	3 Mar. 2003

<i>Ditaxis</i>	<i>neomexicana</i>	México. Sonora. Arroyo El Menticadero at the crossing of the El Chinal road, 11.5 km (by air) south of Álamos, 26°54'55" N, 108°55'05" W.	T. Van Devender y Reina, 2007-09	IEB	
<i>Ditaxis</i>	<i>polygama</i>	Martinique. West Indies. Creve-Coeur	R.A Howard, 18661	NY	6 Mar. 1978
<i>Ditaxis</i>	<i>pringlei</i>	México. Jalisco. Mpio. Tuxcueca, cara noreste del Cerro de García, subiendo por El Sauz; 20°10'12" N, 103°22'31" W.	R. Ramirez-Amezcuca, A.G. Rocha-Loredo y A. Machuca N., 656	IEB	
<i>Ditaxis</i>	<i>rhizantha</i>	Jorgensen	4352	F	
<i>Ditaxis</i>	<i>rubricaulis</i>	Venezuela. Edo. Sucre. Isla Caraca	L. Croizat, s.n.	NY	15-20 Jul. 1970
<i>Ditaxis</i>	<i>serrata</i>	nosotros en Corn Springs febrero 2010			
<i>Ditaxis</i>	<i>simoniana</i>	Datos no disponibles en NY virtual herbarium; ejemplar no visto por mí. (GenBank AY794742.1, authors Wurdack, K.J., Hoffmann P. y Chase M.W.)	Pirani et al., 3729	NY	
<i>Ditaxis</i>	<i>simulans</i>	México. Coahuila. Mpio. Villa Acuña. Serranías del Burro, Rancho El Bonito, in canyon La Pantera, 29°00'30" N, 102°07'30" W.	D.H. Riskind, 2370	MEXU	
<i>Ditaxis</i>	<i>sp.</i>	Perú. Cajamarca, Jaén; 05.42S, 078.48W. 25 Mar. 2001	H. van der Werff, R. Vasquez y B. Gray, 16411	MOL	
<i>Ditaxis</i>	<i>sp. oaxaca</i>	México. Oaxaca: Distrito Tehuantepec, Mpio. San Pedro Huamelula, desviación a Guadalupe Victoria, 14.3 km por la brecha, 15°59'25" N, 95°52'13" W.	S. Salas et al., 3496	MEXU	
<i>Philyra</i>	<i>brasiliensis</i>	Brazil. São Paulo. Jundiá. Reserva Florestal Ara. (GenBank AY794740.1, authors Wurdack, K.J., Hoffmann, P. and Chase, M.W.)	G.L. Webster, 25536	NY	9 Oct. 1986

<i>Caperonia</i>	<i>palustris</i>	Ejemplar no encontrado en la consulta virtual al US herbarium (GenBank AY794745.1, authors Wurdack, k.J., Hoffmann P. y Chase M.W.)	Wurdack, D073	US	no disponible
------------------	------------------	---	---------------	----	---------------

CAPÍTULO II. Los caracteres morfológicos de *Argythamnia s.l.* en el contexto filogenético

INTRODUCCIÓN

La clasificación tiende a cambiar paulatinamente con el paso del tiempo por las diversas evidencias acumuladas. La mayoría de las propuestas de la taxonomía tradicional se basan en caracteres morfológicos y químicos compartidos o únicos en las diferentes categorías y muchas de ellas permanecen vigentes. Sin embargo, en los últimos años y principalmente debido al advenimiento de técnicas moleculares, se han suscitado cambios notables. Aunque muchas categorías que agrupan organismos carecen de atributos directamente perceptibles, este siempre será un referente deseado. Es por ello que en el presente apartado, se relacionan los caracteres morfológicos usados tradicionalmente para diferenciar grupos dentro de *Argythamnia sensu lato* con las reconstrucciones basadas en caracteres moleculares presentadas en el capítulo I. De esta manera, se pretende verificar su utilidad.

METODOLOGÍA

Se obtuvo el material bibliográfico necesario por medio de una búsqueda exhaustiva en publicaciones especializadas, Floras y listados florísticos. Con especial énfasis en conseguir los protólogos para todas las especies del género. Además se analizaron detalladamente especímenes de herbario para determinar la identidad de los taxones y con base en las observaciones realizadas y las descripciones publicadas, construir la matriz de caracteres. Se visitaron los siguientes herbarios: CICY, COL, ENCB, F, IEB, IBUG, MEXU, MO, RSA, NY, POM, UCR y XAL.

Con base en la información recopilada se elaboró una matriz de datos con los diez principales caracteres morfológicos que distinguen *Argythamnia s.s.*, *Chiropetalum* y *Ditaxis*, y se ligó a las reconstrucciones obtenidas con Máxima Parsimonia y la evidencia combinada de los fragmentos ITS y *trnL-F*. Para ello, se utilizó el programa Mesquite (Maddison et al., 2001) y se realizó un análisis de parsimonia para ver las diferentes formas de mapear un carácter en un árbol.

RESULTADOS

Los caracteres morfológicos seleccionados y sus estados de carácter se muestran en el Cuadro 8, mientras la matriz de datos codificada está en el Cuadro 9. Dado que el programa Mesquite no permite dos estados de carácter para un mismo individuo, se asignó el número consecutivo correspondiente a cada carácter para codificar los estados polimórficos (dicho número se indica entre paréntesis en el Cuadro 9).

Los caracteres mapeados muestran relación con los clados encontrados por la búsqueda de Máxima Parsimonia, misma que arrojó un solo árbol más parsimonioso. Cada carácter puede ser mapeado de diversas formas (todas ellas igualmente parsimoniosas), es por ello que el análisis en Mesquite arroja una gran cantidad de opciones (Cuadro 8), de entre las cuales se eligió una para presentar enseguida.

Según los resultados obtenidos, los caracteres de las flores estaminadas son los más congruentes con la información molecular. Estos son los caracteres 5 (número de estambres), 8 (Pétalos de las flores estaminadas), 9 (número de partes en las flores estaminadas) y 10 (arreglo de los estambres). Otros atributos que parecen ser constantes son 6 (tricomas estrellados) y 7 (número de estilos). El único carácter que no se muestra en las figuras es el 4 (presencia-ausencia de estaminodios plumosos o pubescentes). El mapeo obtenido ofrece poca información y pareciera ser un atributo sin relevancia. Se sospecha que se trata de un carácter variable y dado que ha sido poco reportado en la literatura, puede estar parcialmente codificado en la matriz de datos.

Adicionalmente se presentan dos cladogramas de áreas (Figura 14), uno basado en el análisis combinado y otro en los tres árboles encontrados a partir de ITS (ambos con Máxima Parsimonia). Los resultados muestran cada árbol con cuatro alternativas de mapeo igualmente parsimoniosas.

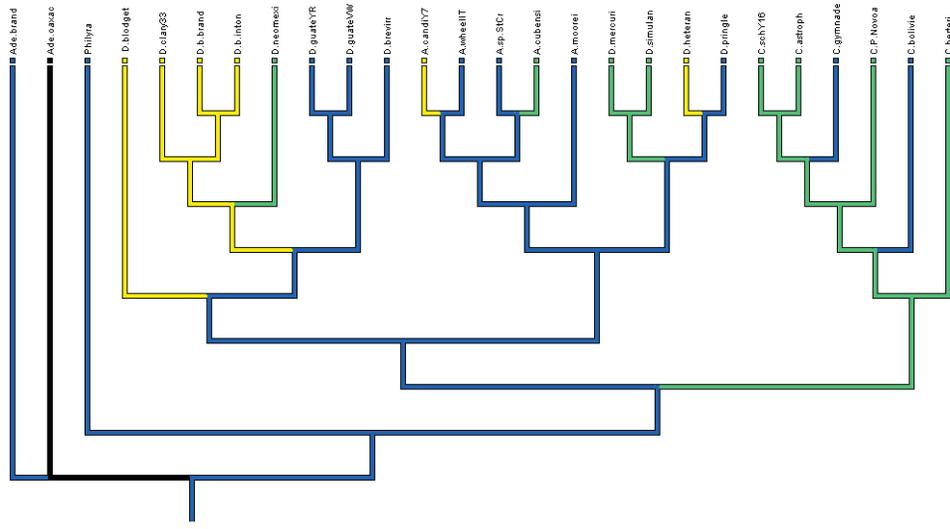
Cuadro 8. Caracteres morfológicos, estados de carácter mapeados y número de representaciones igualmente parsimoniosas en el árbol basado en MP y el análisis combinado.

CARÁCTER	ESTADOS DE CARÁCTER			MPRs
	arbusto o subarbusto 1	hierba perenne 2	anual 3	
1 Hábito	arborescente 1	hierba perenne 2	anual 3	12
2 Sexualidad	monoica 1	dioica 2		2
3 Pétalos en las flores pistiladas	presente 1	ausente (o sumamente reducidos) 2		2
4 Estaminodios plumosos -pubescentes-	presentes 1	ausentes 2		1
5 Número de estambres	de tres a seis 1	de siete a doce 2	doce o más 3	7
6 Tricomas estrellados	ausentes 1	presentes 2		2
7 Estilos	dos veces bifidos 1	bifidos 2	sin dividir (tres ramas) 3	8
8 Pétalos de las flores estaminadas	enteros a laciniados 1	profundamente 3, 5, 7 divididos 2		2
9 Partes en las flores estaminadas	tetrámeras 1	pentámeras 2		8
10 Arreglo de los estambres	un verticilo 1	dos verticilos 2	libres 3	7

Cuadro 9. Matriz de datos morfológicos

TAXA / CARÁCTER		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Adelia</i>	<i>brandegeei</i>	1	2	2	2	3	1	2	NA	2	3
<i>Adelia</i>	<i>oaxacana</i>	0, 1 (4)	2	2	2	1, 2	1	3	NA	2	1
<i>Philyra</i>	<i>brasiliensis</i>	1		2	1	2	1	1	1	2	2
<i>Ditaxis</i>	<i>blodgettii</i>	1, 2 (3)	1	1	1	2	1	2	1	2	2
<i>Ditaxis</i>	<i>claryana</i>	1, 2 (3)	1	1	2	2	1	2	1	2	2
<i>Ditaxis</i>	<i>guatemalensis</i>	1	1	1	2	2	1	2	1	2	2
<i>Ditaxis</i>	<i>guatemalensis</i>	1	1	1	2	2	1	2	1	2	2
<i>Ditaxis</i>	<i>breviramea</i>	1	1	1	1	2	1	2	1	2	2
<i>Chiroptetulum</i>	<i>schiedeanum</i>	2	1	1, 2 (3)	2	1	2	2	2	2	1
<i>Argythamnia</i>	<i>candicans</i>	0, 1, 2 (3)	1	2	2	1	1	1	1	1	1
<i>Chiroptetulum</i>	<i>astroplethos</i>	2	1	?	2	1	2	2	2	2	1
<i>Chiroptetulum</i>	<i>boliviense</i>	1	1	2	2	1	2	2	2	2	1
<i>Chiroptetulum</i>	<i>gymnadenium</i>	1	1	2	2	1	1	2	2	2	1
<i>Chiroptetulum</i>	<i>sp. Chile</i>	2	1	?	2	1	?	2	?	2	1
<i>Chiroptetulum</i>	<i>berterianum</i>	2	1	1, 2 (3)	2	1	1	2	2	2	1
<i>Argythamnia</i>	<i>wheeleri</i>	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1
<i>Argythamnia</i>	<i>moorei</i>	1	2	1	?	?	1	1	?	?	?
<i>Argythamnia</i>	<i>sp. St. Croix</i>	1	1	?	2	1	1	1	1	?	1
<i>Argythamnia</i>	<i>cubensis</i>	2	1	2	2	1	1	1	1	1, 2 (3)	1
<i>Ditaxis</i>	<i>brandegeei</i> var. <i>brandegeei</i>	1, 2 (3)	1	1	2	2	1	2	1	2	2
<i>Ditaxis</i>	<i>brandegeei</i> var. <i>intonasa</i>	1, 2 (3)	1	1	2	2	1	2	1	2	2
<i>Ditaxis</i>	<i>neomexicana</i>	2	1	1	2	2	1	2	1	2	2
<i>Ditaxis</i>	<i>mercurialina</i>	2	1, 2 (3)	2	2	2	1	2	1	2	2
<i>Ditaxis</i>	<i>heterantha</i>	0, 1 (3)	1	2	2	2	1	2	1	2	2
<i>Ditaxis</i>	<i>simulans</i>	2	1	1	2	2	1	2	1	2	2
<i>Ditaxis</i>	<i>pringlei</i>	1	1	2	2	2	1	2	1	2	2

Figura 7. Hábito



Arbustos y subarbustos



Hierbas perennes



Polimórfico



Figura 8. Tipo de tricomas

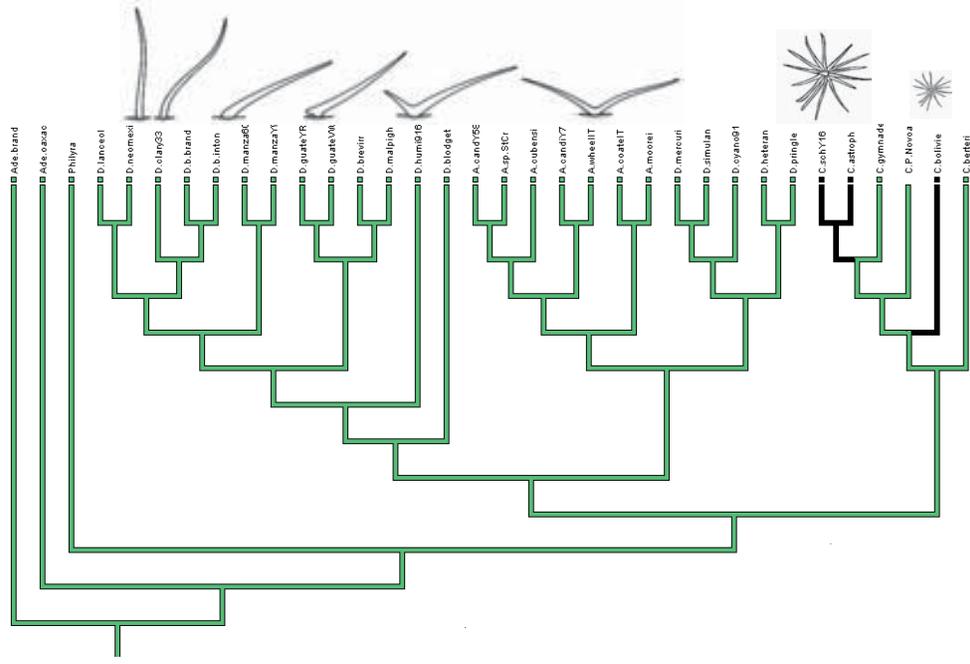


Figura 9. Sexualidad

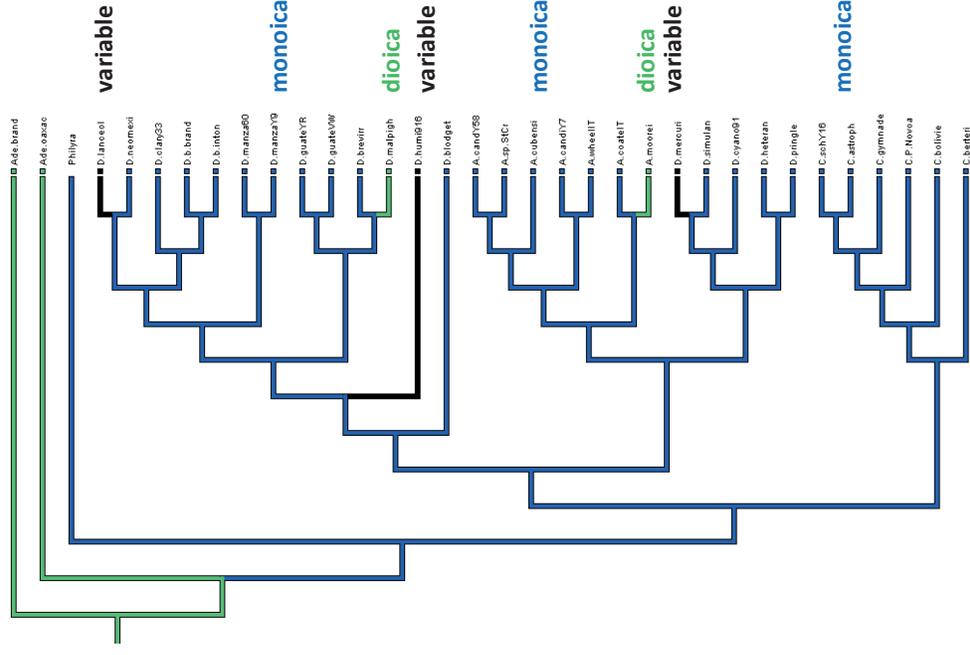


Figura 10. Número y arreglo de estambres; lóbulos de los pétalos

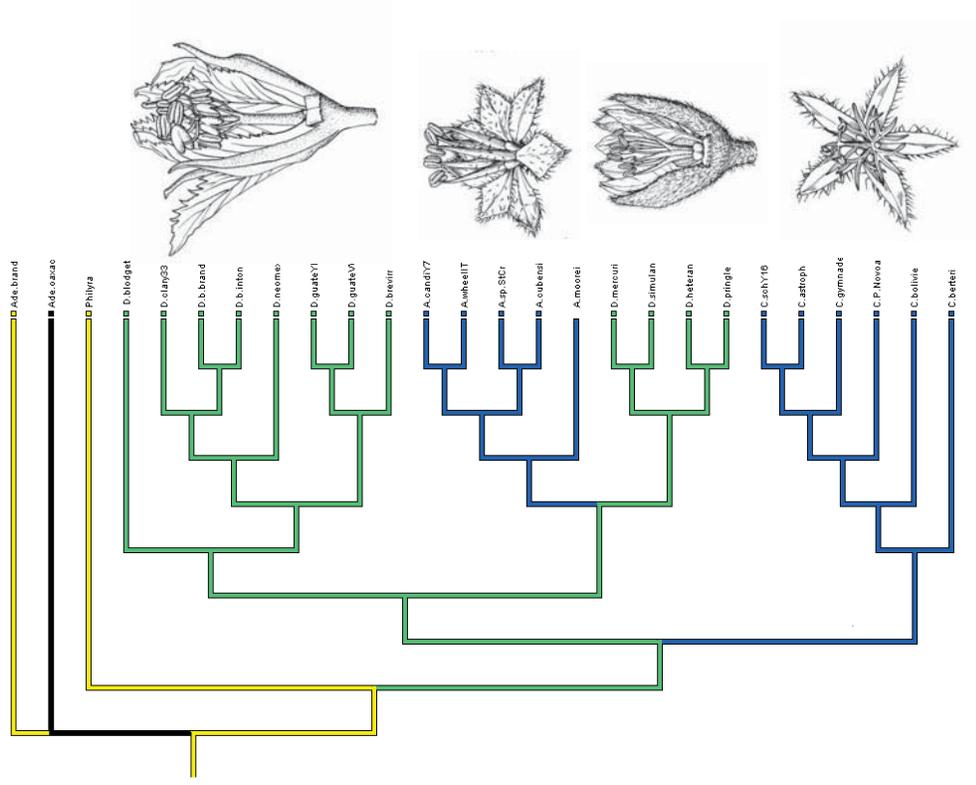


Figura 11. Número de sépalos y pétalos

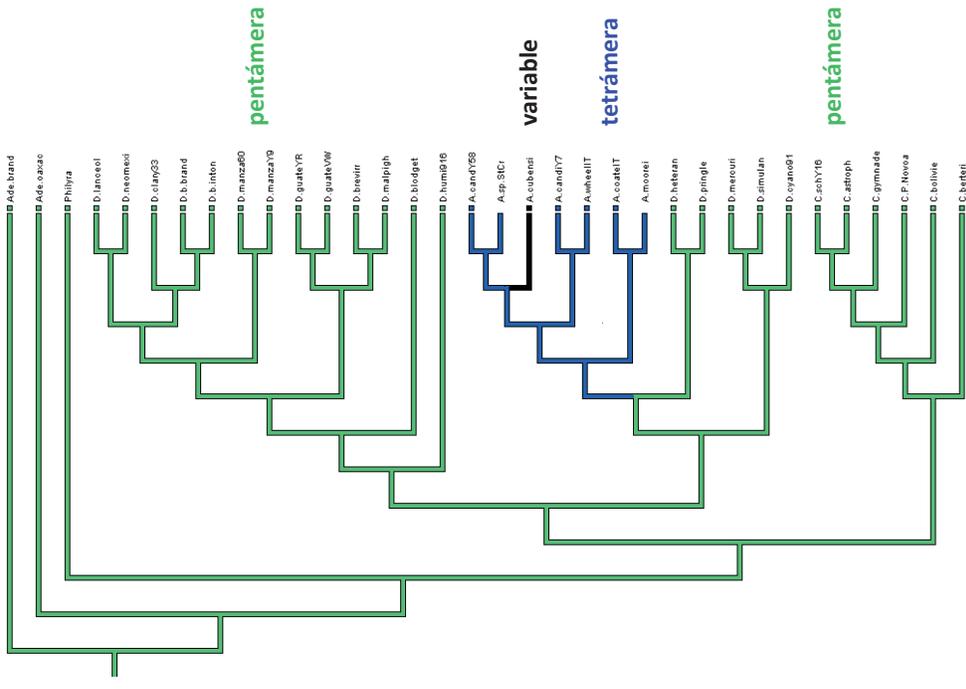
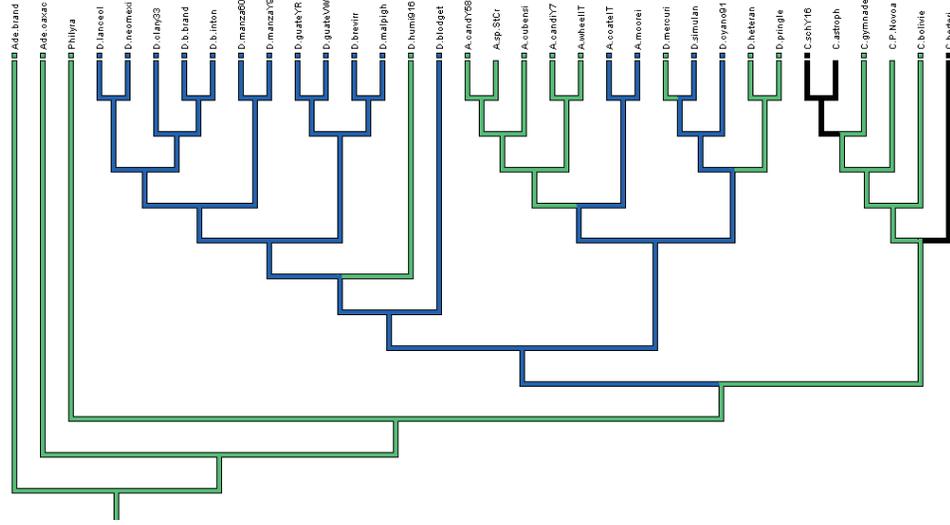


Figura 12. Pétalos femeninos



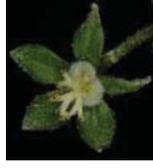
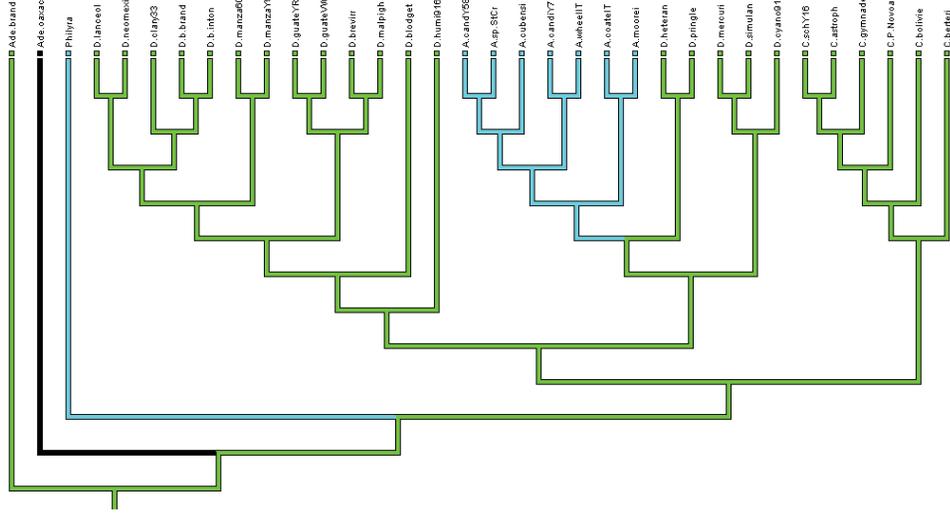
presentes



ausentes

variable

Figura 13. Estilos

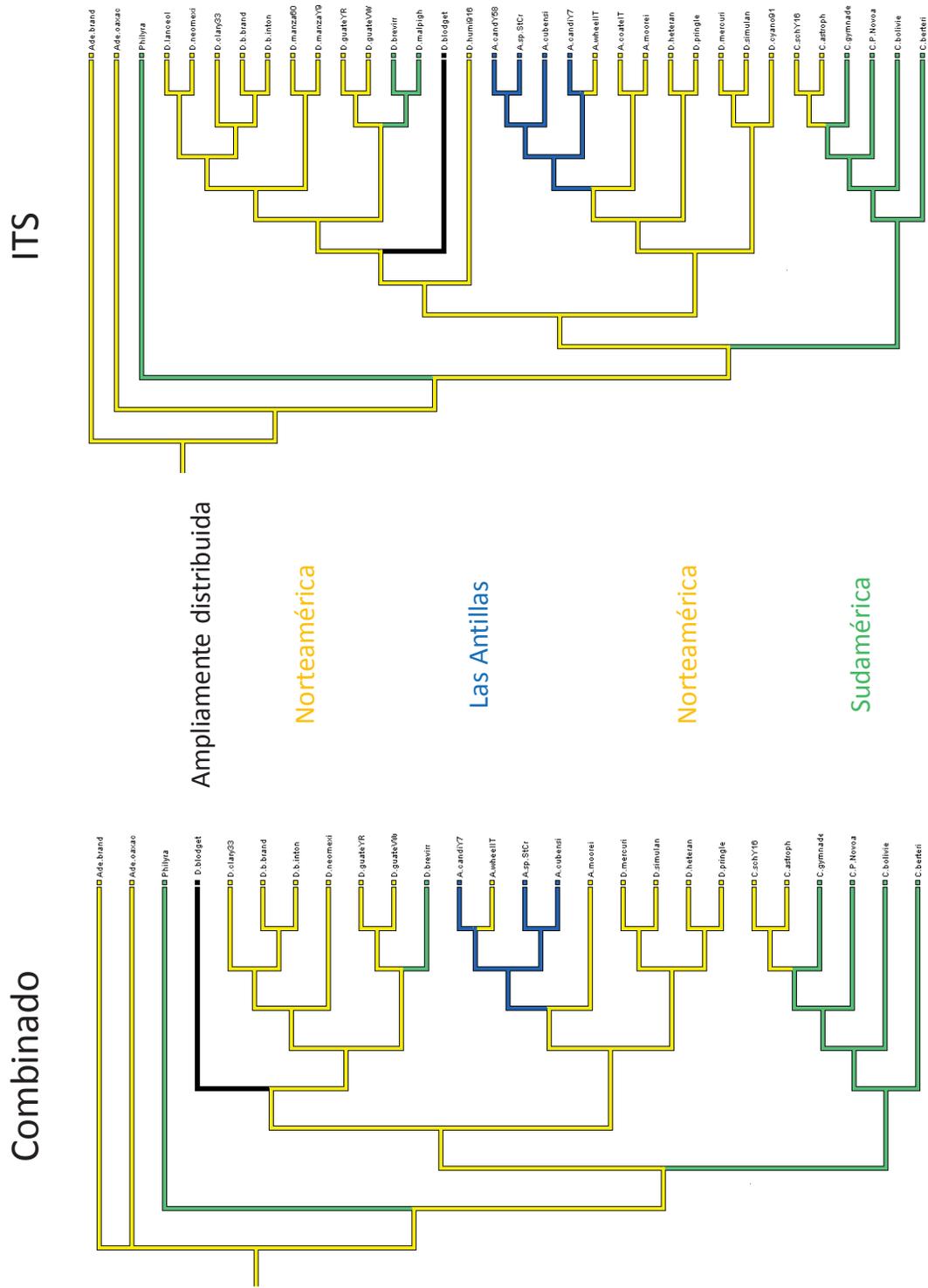


dos veces bifidos



una vez bifidos

Figura 14. Distribución



LITERATURA CITADA

Maddison, W. P. and D.R. Maddison. 2001. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.74. <http://mesquiteproject.org>

CAPÍTULO III. El polen de *Argythamnia s.l.*

INTRODUCCIÓN

El estudio de polen ha tenido particular influencia en el desarrollo de las últimas clasificaciones de la familia Euphorbiaceae (p.e. Webster, 1975, 1994). Aunque en las especies del género *Argythamnia* P. Browne *sensu lato* no ha habido exploración intesa, los reportes de tres morfos diferentes dentro del género son reveladores.

Parece ser que Erdtman (1952) fue el primero en estudiar el polen de la familia, mientras Ingram (1956) destaca por analizar 51 especies de *Ditaxis*, reportando polen stephanocolpado y tricolpado (Cuadro 10). Punt (1962) realizó un extenso estudio sobre la morfología de polen de Euphorbiaceae con el afán de ubicar relaciones entre grupos taxonómicos dentro de la familia y sus resultados son valiosos hasta la fecha. En su trabajo incluyó seis especies de *Ditaxis*, una de *Argythamnia* y tres de *Chiropetalum*. Agrupó el polen de estos taxones en la “*Chiropetalum* configuration” y consideró que las diferencias polínicas son suficientes para reconocer a cada grupo a nivel genérico (Cuadro 11).

Avanzar en el conocimiento del polen que presentan los integrantes de *Argythamnia sensu lato*, verificar la consistencia de los caracteres polínicos y corroborar si representan a los grupos dentro del género es un aspecto importante a trabajar. Sobre todo dada la incertidumbre de a la identidad taxonómica del material que Punt, Ingram y Nowicke et al. estudiaron; además solo una pequeña parte de las 88 especies del grupo han sido analizadas.

Varios equipos de investigación se han dado a la tarea de revisar detalladamente el polen de diferentes grupos de Euphorbiaceae. En particular el equipo de Nowicke trabaja con la subfamilia Acalyphoideae, la más grande de Euphorbiaceae (20 tribus y 115 géneros *sensu* Webster, 1994) y sus resultados se han dado a conocer mediante una serie de artículos complementarios (Nowicke et al., 1998, 1999; Nowicke y Takahashi, 2002). Las subfamilias Crotonoideae y Oldfieldioideae fueron trabajadas por Simpson y Levin (1994). De igual manera, se han realizado esfuerzos por conocer la palinología en Euphorbioideae y Phyllantoideae, y aunque en estos grupos parece no haber un estudio global en proceso, se sigue avanzando en el conocimiento del polen de las Euphorbiaceae en general.

Se sabe que el polen de las subfamilias Crotonoideae y Oldfieldioideae es distintivo pero generalmente uniforme (Simpson y Levin, 1994), sin embargo, el de los géneros de Acalyphoideae es marcadamente diverso en morfología y estructura de la exina (Takahashi et al., 1995; Femaindez-Gonzalez y Lobreau-Callen, 1996). De los 11 géneros pertenecientes a la tribu Chrozophoreae, subfamilia Acalyphoideae, cinco pertenecen a la subtribu Ditaxinae: *Caperonia*, *Philyra*, *Ditaxis*, *Argythamnia*, y *Chiropetalum*. Según recientes estudios, el polen de *Chiropetalum* es claramente distinto al de los otros cuatro

géneros, lo que tiene implicaciones sistemáticas. En cambio, el polen de *Caperonia*, *Philyra*, *Ditaxis* y *Argythamnia* tiene exina robusta, columela prominente y gruesa y tectum casi completo. *Ditaxis* y *Argythamnia* también comparten las aperturas simples, tecta suprareticulada o una derivación de tectum de grosor irregular. Estas características no están en *Caperonia* ni en *Philyra*.

Los estudios de polen de Nowicke et al. (1999) sugieren que la subtribu Ditaxinae no es monofilética, y el elemento más distante de los demás es *Chiropetalum*. Aunque *Chiropetalum* es considerado muy cercano a *Argythamnia*, la morfología del polen sugiere lo opuesto. Tiene polen con el tectum finamente reticulado e incompleto, al contrario del de *Argythamnia* y *Ditaxis*, (suprareticulado y completo o casi completo), columela reducida o muy pequeña, versus columela prominente y elongada en *Argythamnia*. Además las aberturas son muy distintas, en *Chiropetalum* es 3 colpado y consistentemente operculado, mientras que en *Argythamnia* y *Ditaxis* es 3 ó 4colpado y nunca operculado. Estos autores argumentan que los estudios del polen no sustentan la relación cercana entre *Chiropetalum*, *Argythamnia* y *Ditaxis*. Sin duda se requiere un mejor entendimiento de la taxonomía del grupo y sus características macro y micromorfológicas.

Cuadro 10. Polen de las secciones de *Argythamnia* subg. *Ditaxis* (Ingram, 1956)

sección	polen
<i>Compactae</i>	tricolpado
<i>Pseudaphora</i>	stephano-colpado
<i>Ditaxis</i>	tricolpado
<i>Congestiflores</i>	tricolpado o stephano-colpado
<i>Serophyton</i>	tricolpado
<i>Crassicaules</i>	stephano-colpado
<i>Sublignae</i>	tricolpado
<i>Acaules</i>	tricolpado

Cuadro 11. Polen de los subgéneros de *Argythamnia* s.l. (Punt, 1962)

Polen	<i>Ditaxis</i>	<i>Argythamnia</i>	<i>Chiropetalum</i>
forma	oblato a suboblato	oblato a esferoidal	esferoidal a esferoidal prolato
número de colpos	tres, un lóbulo más pequeño que los otros	cuatro, lóbulos de igual tamaño	tres, lóbulos de igual tamaño
membrana del colpo	sin rupturas	sin rupturas	sin rupturas
longitud del colpo	largo y no muy estrecho	largo y no muy estrecho	estrecho
opérculo	ausente	ausente	presente
téctum	presente, psilado, no reticulado	presente, psilado, no reticulado	presente o ausente, con reticulación fina

MATERIALES Y MÉTODOS

Se tomaron muestras de flores estaminadas de ejemplares depositados en los herbarios IEB y NY. Se procuró tomar botones para evitar el riesgo de contaminación con polen externo, sin embargo no siempre fue posible, y en algunas ocasiones se usaron las anteras de flores abiertas, prefiriendo las que no habían sufrido antesis. Las especies incluidas fueron seleccionadas de acuerdo a 1) disponibilidad de material, 2) desconocimiento del polen, y 3) representatividad dentro del género y subgénero a que pertenecen.

Las flores fueron remojadas con detergente y glicerina para hacer disecciones bajo el estereoscopio y separar las anteras. En el caso de las especies con flores muy pequeñas y material escaso se incluyó el androceo completo o incluso la flor. Una vez obtenidas las muestras se procesaron en laboratorio, de acuerdo al protocolo de acetólisis propuesto de Erdtman (1952, 1966).

Obtenidas las suspensiones con polen, se procedió a dividir las muestras en dos tubos. A uno se le agregó glicerina y fue usado para elaborar laminillas, el otro se conserva en refrigeración para posteriores observaciones en el microscopio electrónico. Las laminillas se observaron en un microscopio óptico (10 X) y se tomaron mediciones (40 X) de hasta 20 granos de polen (aunque tal cantidad de granos no estuvo disponible en todas las laminillas); posteriormente se hicieron observaciones del tectum con aceite de inmersión (100 X); y las fotografías se tomaron en un microscopio de contraste de luz con diferentes objetivos (principalmente 40 y 100 X).

RESULTADOS

A continuación se presentan descripciones del polen de las especies estudiadas, además de actualizaciones a las descripciones del polen de *Argythamnia s.s.*, y *Ditaxis* según las observaciones realizadas, y se reproduce la descripción de *Chiropetalum* (Nowicke et al., 1999). Los datos de los ejemplares de respaldo de las muestras acetolizadas y el herbario donde se encuentran depositadas se presentan entre paréntesis.

Argythamnia P. Browne

Polen suboblato a subprolato en vista ecuatorial; P _ E D (26.0–50.7) _ (23.2–41.6) mm; (3) 4-colpado colpos de 19.4–40.3 mm long, margo ausente opérculo ausente; tectum casi completo (suprareticulado) o rara vez pareciendo punctato. Exina en sección delgada de ca. 1.7–2.6 mm de grosor; aperturas de la endexina variables, a veces muy delgadas (reducidas o pérdidas con la acetólisis?); endexina no apertural delgada pero consistente, finamente granular. La capa interna (foot layer) irregular pero bien desarrollada; columela prominente; forma y tamaño variable, la parte más larga del tectum al menos como la parte más gruesa, tectum casi continuo de grosor irregular y superficie psilada.

Argythamnia lottiae J.W. Ingram (Y. Ramírez-Amezcuca et al. 807, IEB)

Polen esferoidal a prolato esferoidal en vista ecuatorial, de 32.5 a 45 μ de largo; en vista polar de 32.5 a 37.5 μ de diámetro; 3-colpado, colpos de igual tamaño 12.5 μ de largo; opérculo ausente; tectum microreticulado.

Argythamnia sericea Griseb. (D.S. Correll & G.R. Proctor 48837, NY)

Polen suboblato a subprolato en vista ecuatorial, de 27.5 a 45 μ de largo y de 20 a 37.5 μ de ancho; en vista polar de 35 a 40 μ de diámetro; 3-colpado colpos de 7.5 a 12.5 μ de largo; opérculo ausente; tectum microreticulado.

Chiropetalum A. Juss.

Polen prolato esferoidal en vista ecuatorial P _ E D (24.7–31.2) _ (19.4–32.5) mm; 3-colpado, colpos de 13.0–20.8 mm long, margo ausente, opérculo fusiforme presente; finamente reticulado. En sección delgada, la exina es mesocolpada, ca. 1.4–1.8 mm de grosor; la apertura de la endexina delgada, la endexina no apertural muy delgada, irregular, la capa interna (foot layer) es delgada e irregular, a veces es difícil distinguir su separación con la endexina. La columela corta a diminuta, tectum discontinuo, muri triangular en sección transversal.

Chiropetalum berterianum Schltld. (R. L. Landrum 10059, NY)

Polen prolato esferoidal en vista ecuatorial, de 20 a 25 μ de diámetro en vista polar; 3-colpado, colpos de igual tamaño, opérculo fusiforme presente; tectum microreticulado.

Ditaxis Vahl ex A. Juss.

Polen oblato a suboblato, rara vez subprolato en vista ecuatorial. P _ E D (17.5–44.2) _ (27.2–67.6) mm; 3 ó (4)-colpado, colpos de 13.0–38.8 mm long, los márgenes a veces irregulares o difusos, colpos no equidistantes y un mesosolpio más pequeño que los demás, tectum casi completo, punctato a suprareticulado, superficie psilada. En la sección más delgada, la exina de ca. 1.8–3.1 mm de grosor; la endexina apertural mayormente delgada o pobremente desarrollada (reducida o perdida en la acetólisis?), la endexina no apertural granular, muy delgada, la capa interna (foot layer) bien desarrollada pero irregular, columela prominente, tectum grueso con diámetro variable, casi continuo.

Ditaxis brandegeei (Millsp.) Rose y Standl. (Mediciones realizadas en la variedad típica (M. Fishbein, IEB) y la var. *intonsa* (Rebman 9610, IEB)).

Polen peroblato a suboblato en vista ecuatorial, de 45 - 70 μ de largo y de 17.5 –42.5 μ de ancho; en vista polar de 35 a 37.5 μ de diámetro; 4-colpado, colpos de 12.5 a 15 μ de largo; opérculo ausente; tectum microreticulado.

Ditaxis claryana (Jeps.) G. L. Webster (L. R. Landrum 9687, NY)

Polen oblato esferoidal a suboblato en vista ecuatorial, de 40.5 a 42.5 μ de largo y de 30 a 32.5 μ de ancho; en vista polar de 30 a 42.5 μ de diámetro; 3-colpado, colpos de tamaño desigual; opérculo ausente; tectum microreticulado.

Ditaxis guatemalensis (Müll. Arg.) Pax y K. Hoffm. (Y. Ramírez-Amezcuca et al. 345, IEB)

Polen peroblato a suboblato en vista ecuatorial, de 47.5 a 70 μ de largo y de 25 a 45 μ de ancho; en vista polar de 35 a 37.5 μ de diámetro; 4-colpado, colpos de 12.5 a 15 μ de largo; opérculo ausente; tectum microreticulado.

Ditaxis lanceolata (Benth.) Pax y K. Hoffm. (Y. Ramírez-Amezcuca et al. 1506, IEB)

Polen oblato a suboblato en vista ecuatorial, de 30.5 a 42 μ de largo(?); en vista polar de 22.5 - 35 μ de diámetro; 3-colpado, colpos de tamaño desigual; opérculo ausente; tectum microreticulado.

Ditaxis polygama (Jacq.) Wheeler (R.A. Howard 18661, NY)

Polen oblato a suboblato en vista ecuatorial, de 42.5 a 50 μ de largo y de 35 – 50 μ de ancho; en vista polar de 35 a 45 μ de diámetro; 3-colpado, colpos de tamaño desigual; opérculo ausente; tectum microreticulado.

Ditaxis pringlei (Greenm.) Pax y K. Hoffm. (Y. Ramírez-Amezcuca et al. 656, IEB)

Polen peroblato a suboblato en vista ecuatorial, de 40 a 50 μ de largo y de 27.5 a 42.5 μ de ancho; en vista polar de 45 - 62.5 μ de diámetro; 4-colpado, colpos de 10 a 12.5 μ de largo; opérculo ausente; tectum microreticulado.



Ditaxis pringlei



Chiropetalum berterianum



Ditaxis claryana



Argythamnia lottiae



Ditaxis guatemalensis



Argythamnia sericea

Figura 16. Fotografías del polen de algunas especies estudiadas mostrando número de aberturas y proporción de los colpos.

DISCUSIÓN

Aunque los datos obtenidos se restringen solamente a nueve especies, se consideran relevantes porque corroboran tres tipos polínicos dentro de *Argythamnia s.l.* Además se reporta por vez primera la presencia de polen tricolpado en *Argythamnia s.s.* El polen con tres y cuatro aberturas en *Ditaxis* y *Argythamnia s.s.* puede tomarse como evidencia de la cercana relación que hay entre estos dos grupos. Debemos tomar en cuenta que pocas especies han sido estudiadas, y debido a la incertidumbre de la identidad de las especies reportadas en la literatura, no puede asegurarse la presencia de polen con cuatro colpos en *Argythamnia s.s.* (como se ha reportado), ya que las dos especies analizadas de este grupo presentaron polen tricolpado. En el caso de *Ditaxis* corroboramos la ocurrencia de polen con tres y cuatro aberturas como lo menciona la literatura.

El polen de *Chiropetalum* es distinto al de *Argythamnia s.s.* y *Ditaxis*, aunque algunos caracteres resultaron difíciles de observar, tiene tres aberturas y un poro, y el tamaño de los granos es considerablemente menor que en los otros dos grupos. En cuanto a la estructura del tectum, se argumenta que es distinta en *Chiropetalum*, y para Nowicke et al. (1999) es un indicio de que este grupo no es hermano de *Argythamnia s.l.* y *Ditaxis*. Este carácter no fue suficientemente estudiado en este trabajo, sin embargo representa un aspecto importante a explorar.

Es deseable seguir avanzando en el conocimiento palinológico de estos grupos taxonómicos, ya que resulta muy interesante y puede aportar mucho para la correcta circunscripción de los taxa.

LITERATURA CITADA

- Erdtman**, G. 1952. Pollen Morphology and Plant Taxonomy, Angiosperms. Almqvist y Wiksell, Stockholm.
- Erdtman**, G., 1966. Pollen Morphology and Plant Taxonomy. Almqvist and Wiksells, Uppsala.
- Ingram**, J. W. 1956. A sectional revision of *Argythamnia* subgenus *Ditaxis* (Euphorbiaceae). P.H. Dissertation. University of California, California, U.S.
- Nowicke**, J.W., Takahashi, M., Webster, G.L., 1998. Pollen morphology, exine structure and systematics of Acalyphoideae (Euphorbiaceae). Part 1. Rev. Palaeobot. Palynol. 102, 115–152.
- Nowicke**, J.W., Takahashi, M., Webster, G.L., 1999. Pollen morphology, exine structure and systematics of Acalyphoideae (Euphorbiaceae) Part 2. Rev. Palaeobot. Palynol. 105 (1–2), 1–62.
- Nowicke**, J.W., Takahashi, M., 2002. Pollen morphology, exine structure and systematics of Acalyphoideae (Euphorbiaceae), Part 4. Rev. Palaeobot. Palynol. 121 (3–4), 231–336.
- Punt**, W., 1962. Pollen morphology of the Euphorbiaceae with special reference to taxonomy. Wentia 7, 1–116.
- Simpson**, M.G., Levin, G.A., 1994. Pollen ultrastructure of biovulate Euphorbiaceae. Int. J. Plant Sci. 155 (3), 313-341.
- Takahashi**, M., Nowicke, J.W., Webster, G.L., 1995. A note on remarkable exines in Acalyphoideae (Euphorbiaceae). Grana 34, 282-290.
- Webster**, G. L. 1975. Conspectus of a new classification of the Euphorbiaceae. Taxon 24: 593-601.
- Webster**, G. L. 1994. Classification of the Euphorbiaceae. Ann. Missouri Bot. Gard. 81(1): 3-32.

CONCLUSIONES GENERALES

El linaje formado por *Argythamnia*, *Chiropetalum* y *Ditaxis* representa un grupo natural y aunque esto se ha sugerido históricamente, no había ningún trabajo que pusiera a prueba dichas relaciones. Las evidencias moleculares utilizadas (ITS y *trnL-F*) se integran adecuadamente y son suficientemente variables, lo que resulta en hipótesis filogenéticas con buena resolución y soporte. Los resultados obtenidos en este estudio respaldan la monofilia de *Argythamnia sensu lato*. Además del análisis de datos moleculares, se pusieron a prueba algunos caracteres morfológicos tradicionalmente usados para distinguir a estos grupos, probando su utilidad y complementariedad. De acuerdo a los análisis de Máxima Parsimonia y Probabilidad generados para esta tesis, el clado que forman los tres grupos es robusto y consistente.

En la mayoría de los cladogramas encontramos cuatro grupos monofiléticos al interior de *Argythamnia sensu lato*, donde *Chiropetalum* es el primer linaje en divergir; en la mayoría de las reconstrucciones se recupera como independiente, por lo que su reconocimiento a nivel genérico está apoyado. Las especies de *Argythamnia s.s.* se ubican en un solo grupo o anidadas en el clado que incluye también especies de *Ditaxis*, mientras *Ditaxis* se arregla como polifilético en todas menos una reconstrucción. Aunque sus especies tienden a formar dos grupos, su relación con *Argythamnia s.s.* no está completamente resuelta.

Adicionalmente se puso a prueba la utilidad de los atributos morfológicos empleados tradicionalmente para diferenciar estos grupos. El mapeo de caracteres en el árbol de MP a partir de datos moleculares (ITS + *trnL-F*) muestra concordancia entre los caracteres evaluados y algunos clados recuperados, por lo que se confirma su validez. Además, la evidencia polínica corrobora la cercana relación que hay entre *Ditaxis* y *Argythamnia sensu stricto*, pues ambos grupos presentan granos con tres y cuatro aberturas, mientras *Chiropetalum*, con granos tri-aberturados y porados presenta el polen más divergente dentro del grupo.

De esta forma considero las siguientes dos opciones principales para reconocer los clados recuperados. 1) Reconocer dos géneros: *Chiropetalum* y *Argythamnia* (incluyendo a *Ditaxis*) o 2) cuatro grupos taxonómicos independientes a nivel genérico o dentro de *Argythamnia* P. Browne: *Argythamnia s.s.*, *Chiropetalum*, *Ditaxis* y uno más que habría que proponer integrado por *Ditaxis cyanophylla*, *D. heterantha*, *D. mercurialina*, *D. pringlei* y *D. simulans*.

Aunque el soporte de las reconstrucciones obtenidas es bueno y las diferentes hipótesis son suficientemente consistentes, se deben evaluar algunas especies como *Aonikena patagonica* y una especie de Uruguay que presenta caracteres intermedios entre *Argythamnia* y *Ditaxis*. Completar la matriz de datos combinada y obtener más datos morfológicos puede ayudar a respaldar y resolver más a detalle las relaciones entre *Ditaxis* y *Argythamnia sensu stricto*.