



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

**ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE LAS ESPECIES
AMERICANAS DE *Albizia* (Caesalpinoideae,
clado Mimosoide, tribu Ingeae)**

Tesis que presenta

Alumna: Gabriela Caridad Avilés Peraza

En opción al título de

MAESTRO EN CIENCIAS

(Ciencias Biológicas: Opción Recursos Naturales)

Mérida, Yucatán, México

2017

CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN, A. C.
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS



RECONOCIMIENTO

Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis de GABRIELA CARIDAD AVILÉS PERAZA titulado ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE LAS ESPECIES AMERICANAS DE *Albizia* (Caesalpinoideae, clado Mimosoide, tribu Ingeae fue realizado en la UNIDAD DE RECURSOS NATURALES, LINEA DE SISTEMÁTICA Y FLORÍSTICA, LABORATORIO DE MARCADORES MOLECULARES del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. bajo la dirección de Dr. RODRIGO DUNO DE STEFANO, dentro de la opción de RECURSOS NATURALES, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de este Centro.

Atentamente.



Dr. Manuel Martínez Estevez
Director de Docencia

Mérida, Yucatán, México, a 28 de Junio de 2017

DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

Declaro que la información contenida en la sección de Materiales y Métodos Experimentales, los Resultados y Discusión de este documento proviene de las actividades de experimentación realizadas durante el período que se me asignó para desarrollar mi trabajo de tesis, en las Unidades y Laboratorios del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y que a razón de lo anterior y en contraprestación de los servicios educativos o de apoyo que me fueron brindados, dicha información, en términos de la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, le pertenece patrimonialmente a dicho Centro de Investigación. Por otra parte, en virtud de lo ya manifestado, reconozco que de igual manera los productos intelectuales o desarrollos tecnológicos que deriven o pudieran derivar de lo correspondiente a dicha información, le pertenecen patrimonialmente al Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y en el mismo tenor, reconozco que si derivaren de este trabajo productos intelectuales o desarrollos tecnológicos, en lo especial, estos se registrarán en todo caso por lo dispuesto por la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, en el tenor de lo expuesto en la presente Declaración.

Firma: _____



Nombre: GABRIELA CARIDAD AVILÉS PERAZA

Este trabajo se llevó a cabo en la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, y forma parte del proyecto titulado “Análisis filogenético de la Alianza *Pithecellobium* Mart. (familia Leguminosae, subfamilia Mimosoideae, tribu Ingae) y en especial del género *Pithecellobium* basado en caracteres morfológicos y moleculares”, número 81799, en el que participaste bajo la dirección del Dr. R. Duno de Stefano.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la Beca Nacional No. 577200 para realizar los estudios de maestría, Al proyecto 81799, financiado por CONACyT, “Análisis filogenético de la Alianza *Pithecellobium* Mart. (Familia Leguminosae, subfamilia Mimosoideae, tribu Ingae) y en especial del género *Pithecellobium* basado en caracteres morfológicos y moleculares, dirigido por el Dr. R. Duno de Stefano.

Al CICY por las instalaciones prestadas y por las Becas de Movilidad estudiantil otorgadas para realizar estancias de investigación en Herbario MA del Real Jardín Botánico de Madrid, España y en el Herbario NY del New York Botanical Garden, E.E. U.U., así como el apoyo para la asistencia al XX Congreso Mexicano de Botánica. Al Laboratorio de Marcadores Moleculares, al herbario CICY y a Lilia Lorena Can y Matilde Ortíz por toda su ayuda en el laboratorio.

A mi tutor, el Doctor Rodrigo Duno de Stefano, por su constante guía y apoyo, por interesarse en mi aprendizaje y crecimiento académico, por su disposición a aclarar mis dudas en cada etapa de mi formación y alentarme a salir a buscar el conocimiento aunque se encuentre lejos, pero sobre todo por los consejos y la paciencia.

A la Doctora Ivon Ramírez Morillo, parte de mi comité tutorial, por la formación académica impartida, por las charlas, los consejos y el conocimiento compartido, por sus valiosas observaciones y contribución a mi trabajo y por animarme a no tener miedo de salir al mundo.

Al Dr. German Carnevali, parte de mi comité tutorial, por formar parte de mi instrucción académica, por las emocionantes charlas sobre evolución, por compartir su saber y por sus valiosas correcciones y aportaciones a mi formación y a este trabajo.

A la Dra. Ricarda Riina, parte de mi comité tutorial, por recibirme, alojarme y asesorarme durante mi estancia en el Herbario MA, así como por su asesoría en el manejo de la base datos de este proyecto y en la realización de los análisis filogenéticos bayesianos y por sus acertadas correcciones y observaciones a este trabajo.

Al Dr. William Cetzal Ix, parte de mi comité de revisores, por sus atinadas observaciones y correcciones que enriquecieron mi trabajo, así como por los conocimientos compartidos en sus clases y por aclarar mis dudas cuando lo necesité.

Al Jardín Botánico de Madrid-CSIC por la oportunidad de realizar la estancia de investigación en el Herbario MA y facilitar material de herbario para los análisis de este trabajo.

Al New York Botanical Garden, por aceptar mi solicitud de estancia y facilitarme el alojamiento, así como material de herbario necesario para este trabajo. Igualmente a Matthew Pace, curador auxiliar, a Lisa Fruscella y Charles Zimmerman, por su amable recibimiento y apoyo durante mi estancia en el Herbario NY.

DEDICATORIA

A mis compañeros del Cubículo de Estudiantes de Recursos Naturales y compañeros de generación, por las charlas, las risas, los llantos, el apoyo y la amistad.

A Oscar, por tu apoyo incondicional, tu paciencia y tu cariño, por alentarme a iniciar esta etapa y por ayudarme a no rendirme. Te amo.

A mi madre, Elia Avilés: Soy lo que soy por tu amor, tu apoyo y tu esfuerzo. Gracias por creer en mí. Esto es por ti y para ti. Te amo mamá.

INDICE

CAPÍTULO 1 INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	2
Familia Leguminosae.....	2
Tribu Ingeae.....	5
<i>Albizia</i> Durazz., un género pantropical polifilético.....	7
Antecedentes filogenéticos y taxonómicos.....	8
Estudios filogenéticos basados en caracteres morfológicos.....	8
Estudios filogenéticos basados en caracteres moleculares.....	13
Bases teóricas del estudio filogenético, evidencia morfológica y molecular.....	15
JUSTIFICACIÓN	17
PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN	18
HIPÓTESIS	18
OBJETIVOS	19
Objetivo general.....	19
Objetivos específicos.....	19
MATERIALES Y MÉTODOS	20
Marcadores utilizados.....	22
Extracción de ADN.....	23
Amplificación.....	24
Espaciador transcritto interno, ITS.....	24
Espaciador transcritto externo, ETS.....	25
Maturasa, <i>trnK</i>	25

Ensamblaje y alineación de las secuencias	27
Análisis filogenético.....	27
Selección de modelo evolutivo.....	27
Selección de caracteres morfológicos.....	28
CAPITULO II RESULTADOS.....	14
Análisis de parsimonia.....	31
ETS.....	31
ITS.....	34
<i>TrnK</i>	34
Análisis concatenado de parsimonia.....	37
Análisis bayesiano.....	39
Análisis bayesiano concatenado de marcadores moleculares y morfología.....	41
CAPITULO III DISCUSION.....	45
Descripción del género.....	48
CAPÍTULO IV CONCLUSIONES.....	59
BIBLIOGRAFÍA.....	61

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.1 Consenso esquemático de las relaciones filogenéticas de las Leguminosae.....	4
Figura 1.2 Diagrama de las relaciones dentro de la tribu Ingeae.....	6
Figura 1.3 Estructura del Espaciador transcrito interno.....	24
Figura 1.4 Estructura del Espaciador transcrito externo.....	25
Figura 1.5 Estructura del intrón del gen <i>matK</i> y <i>trnK</i>	25
Figura 2.1 Arbol de consenso estricto del análisis de parsimonia del marcador ETS.....	33
Figura 2.2 Árbol de consenso estricto del análisis de parsimonia del marcador ITS.....	35
Figura 2.3 Árbol de consenso estricto del análisis de parsimonia del marcador <i>trnK</i>	36
Figura 2.4 Árbol de consenso estricto del análisis de parsimonia concatenado (ETS, ITS, <i>trnK</i>).....	38
Figura 2.5 Árbol de consenso de mayoría obtenido del análisis bayesiano de los marcadores ITS, ETS y <i>trnK</i>	40
Figura 2.6 Árbol de consenso de mayoría obtenido del análisis bayesiano de la evidencia total (marcadores ITS, ETS y <i>trnK</i> + morfología).....	42

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1.1 Principales cambios dentro de la tribu Ingeae (1963-2008).....	13
Tabla 1.2 Lista de las especies a incluir en el análisis.....	21
Tabla 1.3 Cebadores utilizados para cada secuencia en el análisis filogenético de las especies americanas de <i>Albizia</i> (Caesalpinioideae, Ingeae).....	26
Tabla 1.4 Matriz de caracteres morfológicos utilizada en los análisis de evidencia total.....	29
Tabla 2.1 Comparación de los estadísticos de los análisis de parsimonia.....	31

RESUMEN

Los géneros americanos *Balizia*, *Hesperalbizia* y *Pseudosamanea* (Leguminosae, clado Mimosoideae, tribu Ingeae) fueron segregados del género pantropical *Albizia* a partir del estudio de caracteres morfológicos (Barneby y Grimes, 1996). Por su parte Rico Arce et al. (2008) sostienen que *Albizia* es un grupo monofilético con gran variabilidad morfológica que debe incluir los géneros segregados por Barneby y Grimes (1996). Con el objetivo de contrastar ambas hipótesis, se presenta un análisis filogenético de *Albizia*, con énfasis en las especies americanas, utilizando el marcador plastídico trnK y los marcadores nucleares ETS e ITS, además de varios caracteres morfológicos como forma de crecimiento de la planta, textura, septación y dehiscencia del fruto, entre otros. Para los análisis moleculares se obtuvo material botánico recolectado en Yucatán o cultivado en el Jardín Botánico Regional Roger Orellana y de herbarios nacionales e internacionales (CICY, MEXU, FCME, GUAY, MA, MO, NY, AAU, UCAM). Se obtuvieron 32 secuencias de *Albizia* y 34 del resto de la tribu Ingeae, las cuales fueron ensambladas con el programa Sequencher y alineadas con el programa Muscle, a través de la plataforma PhyDe. El muestreo fue complementado con secuencias de Genbank. Se realizaron análisis filogenéticos basados en parsimonia (Winclada) para la evidencia molecular, y basados en métodos bayesianos (MrBayes) para las matrices concatenadas de datos moleculares y de evidencia total, ésta última incorporando caracteres morfológicos. Los árboles filogenéticos obtenidos en todos los análisis realizados confirman que *Albizia* no es monofilético. Las especies correspondientes a los géneros segregados por Barneby y Grimes (1996) conforman clados monofiléticos bien apoyados en la mayoría de los análisis (bootstrap > 90% en parsimonia y probabilidad posterior de 99% o superior en el análisis de inferencia bayesiana). *Balizia* es el grupo hermano del género *Hydrochorea* y a su vez del género *Abarema* p.p. mientras que *Hesperalbizia* es el grupo hermano de *Lysiloma*. Las relaciones de las especies de *Albizia* del Viejo Mundo no están completamente resueltas. Por el contrario, las especies de *Albizia* del Nuevo Mundo conforman un solo clado (100% de probabilidad posterior), cuyo grupo hermano es la Alianza Abarema. De acuerdo con la evidencia presentada en este estudio, se recupera el nombre genérico más antiguo válidamente publicado para este clado americano: *Pseudalbizia* Britton & Rose (1928). Así mismo se proponen las correspondientes combinaciones nuevas para 17 especies del *Albizia* del Nuevo Mundo.

SUMMARY

The American genera *Balizia*, *Hesperalbizia* and *Pseudosamanea* (Leguminosae, clade Mimosoideae, tribe Ingeae) were segregated from the pantropical genus *Albizia* based on the study of morphological characters (Barneby and Grimes, 1996). On the other hand Rico Arce et al. (2008) argue that *Albizia* is a monophyletic group with great morphological variability that must include the genera segregated by Barneby and Grimes (1996). In order to contrast both hypotheses, a phylogenetic analysis of *Albizia*, with emphasis on American species is presented, using the trnK plastid marker and the nuclear ETS and ITS markers, as well as several morphological characters such as growth form of the plant, texture, septation and dehiscence of the fruit, among others. For the molecular analysis, botanical material was collected in Yucatan or cultivated in the Regional Botanical Garden Roger Orellana as well as national and international herbariums (CICY, MEXU, FCME, GUAY, MA, MO, NY, AAU, UCAM). 32 sequences of *Albizia* and 34 of the rest of the Ingeae tribe were obtained. Sampling was supplemented with Genbank sequences. Phylogenetic analyzes were performed based on parsimony (Winclada) for molecular evidence, and Bayesian methods (MrBayes) for concatenated matrices of molecular data and total evidence, the last one incorporating morphological characters. The phylogenetic trees obtained in all analysis confirm that *Albizia* is not monophyletic. The species corresponding to the genera segregated by Barneby and Grimes (1996) form monophyletic clades well supported in most analyzes (bootstrap > 90% in parsimony and posterior probability of 99% or higher in Bayesian inference analysis). *Balizia* is the sister group of the genus *Hydrochorea* and in turn of the genus *Abarema* p.p. while *Hesperalbizia* is the sister group of *Lysiloma*. The relationships between the Old World *Albizia* species are not completely solved. In contrast, the *Albizia* species of the New World form a single clade (100% posterior probability), whose sister group is the Abarema Alliance. According to the evidence presented in this study, the oldest validly published generic name for this American clade is retrieved: *Pseudalbizia* Britton & Rose (1928). Likewise, the corresponding new combinations are proposed for 17 species of the New World *Albizia*.

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN

Leguminosae Juss. Es la tercera familia más grande de las angiospermas, con aproximadamente 751 géneros y 19.000 especies (Lewis *et al.*, 2005). Su distribución es cosmopolita y son uno de los linajes más exitosos de plantas con flores debido a que ocupan una muy alta diversidad de hábitats alrededor del mundo y tipos de vegetación en el trópico, a comparación de otras familias. Contienen formas de vida muy diversas, incluyendo plantas anuales, arbustos, árboles de copa, enredaderas y plantas acuáticas, y son altamente diversificadas en los rasgos funcionales de las hojas, tallos, flores, frutos y semillas; además tienen gran importancia ecológica y económica, ya que incluyen muchas plantas útiles, como cereales, vegetales, leña y plantas medicinales, apoyan redes alimentarias específicas y muchas especies contribuyen a funciones ecosistémicas como de la fijación de nitrógeno por medio de las bacterias simbióticas en los nódulos de sus raíces (Yahara *et al.*, 2013).

Recientemente, en el campo de la sistemática, los avances sobre la filogenia de Leguminosae han aumentado a un ritmo cada vez mayor, debido al desarrollo de sistemas modernos de análisis molecular (Crisp y Doyle, 1995). Lewis *et al.*, (2005) señalaron que, independientemente de las relaciones filogenéticas, Leguminosae ha sido tradicionalmente dividida en tres subfamilias Caesalpinioideae DC., Mimosoideae DC. y Papilionoideae DC. Esta división se basa en diferencias morfológicas, en particular en los caracteres florales. Sin embargo, en estudios filogenéticos moleculares, Mimosoideae y Papilionoideae han sido resueltos como grupos monofiléticos, anidados dentro de un grupo parafilético: Caesalpinioideae (Yahara *et al.*, 2013). El trabajo más reciente al respecto (LPWG, 2017) reconoce seis subfamilias, con Mimosoideae como un clado al interior de una recircunscrita subfamilia Caesalpinioideae.

El clado Mimosoideae, con cerca de 3,300 especies, ha sido apoyada consistentemente como grupo monofilético en todos los análisis filogenéticos moleculares recientes; sin embargo, aún hay relaciones dentro del grupo que no están satisfactoriamente resueltas (Luckow *et al.*, 2003). Dentro de este clado, la tribu Ingeae, abarca hoy día 38 géneros; dos de ellos creados recientemente: *Afrocalliandra* E.R. Souza

y L.P. Queiroz (Souza *et al.*, 2013) y Sanjappa E.R. Souza y M.V. Krishnaraj (Souza *et al.*, 2016) y cerca de mil especies, cuenta con una compleja e inestable historia taxonómica. Uno de los miembros más diversos es *Albizia* Durazz., un género pantropical de clasificación largamente discutida (Barneby y Grimes, 1996), cuyo concepto ha cambiado, sobre todo en cuanto a su elemento Neotropical (Brown, 2008). Entre estos cambios, se han segregado varios géneros, como por ejemplo *Balizia* Barneby y J.W. Grimes con tres especies, *Hydrochorea* Barneby y J.W. Grimes, con tres especies, y *Hesperalbizia* Barneby y J.W. Grimes (monotípico), y algunas especies de *Albizia* han sido transferidas a los géneros *Pseudosamanea* Harms. y *Samanea* (Benth.) Merr. (Barneby y Grimes, 1996).

Por otro lado, en el tratamiento taxonómico más reciente para las especies americanas, Rico-Arce *et al.*, (2008) no reconocen los géneros segregados; las especies pertenecientes a ellos, junto con *Pseudosamanea guachapele* (Kunth) Harms, son incluidas nuevamente en *Albizia*. Sin embargo, las filogenias actuales basadas en datos moleculares muestran a *Albizia* como un grupo no monofilético (Kyalangalilwa *et al.*, 2013; Kajita *et al.*, 2001; Luckow *et al.*, 2003). Las especies de *Albizia* requieren por lo tanto una revisión más amplia (Lewis y Rico-Arce, 2005; Brown, 2008). Debido a que una de las principales causas de inestabilidad en la clasificación de la tribu Ingeae ha sido la revisión de su elemento Neotropical (Brown, 2008), el presente trabajo tiene como objetivo aclarar las relaciones filogenéticas de las especies de *Albizia* del Nuevo Mundo y sus segregados, así como con otros géneros relacionados a su historia taxonómica.

ANTECEDENTES

Familia Leguminosae

Las leguminosas son elementos dominantes de la vegetación leñosa en gran parte de África, Australia y América del Sur (Adams *et al.*, 2010). Es la familia más importante en las tierras bajas de los trópicos americanos (Gentry, 1993). En México es la segunda familia de angiospermas más diversa, con 155 géneros y 1,903 especies (Villaseñor, 2016).

Lewis *et al.*, (2005) describen a la familia por hábitos herbáceos, arbustivos, arbóreos y trepadores. Pueden ser espinosas o inermes, glabras y presentar una amplia

variedad de tipos de indumento. Las hojas son alternas o rara vez opuestas, comúnmente pecioladas y provistas de estípulas, variadamente compuestas: bipinnada, pinnada, trifoliolada, y a veces por reducción de tres folíolos pueden ser unifolioladas. Las flores pueden ser solitarias o dispuestas en inflorescencias muy variadas (e.g. racimos, espigas, capítulos, fascículos, umbelas o panículas), por lo general provistas de brácteas y/o bractéolas. Las flores son bisexuales, zigomórficas o actinomórficas, con cinco sépalos, libres o unidos en su parte inferior. Pétalos casi siempre cinco, comúnmente libres, a veces unidos formando un tubo o bien, tres libres y los dos inferiores más o menos connados. Estambres típicamente 10 (a veces menos) o numerosos, hipóginos, libres o a menudo soldados entre sí, pero con las partes superiores separadas. Anteras ditecas, por lo común dorsifijas, iguales entre sí o dimorfas, de dehiscencia longitudinal o en ocasiones poricida. Ovario súpero, unicarpelar y unilocular, con varios a muchos (rara vez uno o dos) óvulos sobre una placenta marginal. Estilo simple, entero. Estigma entero, terminal o lateral. Fruto variable pero típicamente en forma de legumbre o vaina, seco, dehiscente mediante ambas suturas, otras veces indehiscente o fragmentándose transversalmente; semillas una a numerosas, a veces ariladas, de testa generalmente dura con o sin línea fisural, endospermo por lo común ausente o escaso, cotiledones evidentes.

Existe un importante cuerpo de evidencias filogenéticas basadas en caracteres morfológicos y moleculares para apoyar a las Leguminosae como una familia monofilética (Bruneau *et al.*, 2008; Wojciechowski *et al.*, 2004). Hasta hace poco tiempo Leguminosae se dividió tradicionalmente en tres grupos principales de tamaño desigual, principalmente con base en caracteres morfológicos, particularmente los florales. Estos grupos se reconocían como las subfamilias Caesalpinioideae, Mimosoideae y Papilionoideae dentro de una sola familia (Leguminosae o Fabaceae).

A pesar de esta clasificación tradicional, Caesalpinioideae fue vista durante mucho tiempo como un grupo poco natural, comprendiendo un conjunto diverso de linajes no monofiléticos que han divergido relativamente temprano en la historia de la familia conservando las características florales distintivas, pero plesiomórficas de dicho grupo. Diversos estudios filogenéticos moleculares (Yahara *et al.*, 2013; Wojciechowski, 2003; Kajita *et al.*, 2001; Doyle *et al.*, 2000), señalaron a Caesalpinioideae como un grupo parafilético dentro del cual se encuentran las subfamilias Papilionoideae y Mimosoideae,

representando linajes totalmente o casi monofiléticos en el sentido sistemático, es decir, que incluyen un antepasado y todos sus descendientes.

Por las razones anteriores, LPWG (2017) propusieron una nueva clasificación de las leguminosas basada en la secuencia del gen *matK* que incluyó secuencias de al menos 698 géneros de los 765 hasta la fecha conocidos. Los autores reconocen seis subfamilias: Caesalpinioideae DC., Cercidoideae Legume Phylogeny Working Group, Detarioideae Burmeist., Dialioideae Legume Phylogeny Working Group, Duparquetioideae Legume Phylogeny Working Group y Papilionoideae DC. (Figura 1,1). La posibilidad de mantener la subfamilia Mimosoideae habría requerido reconocer hasta 11 subfamilias, por lo que, de acuerdo al consenso de LPWG (2017), esta antigua subfamilia, que de ahora en adelante se denomina el clado Mimosoide, queda incluida en la subfamilia Caesalpinioideae. La nueva circunscripción de Caesalpinioideae incluye 148 géneros y cerca de 4,400 especies con una distribución pantropical, común tanto en regiones húmedas como secas con unas pocas especies que se extienden en zonas templadas y menos frecuentemente tolerantes a la congelación.

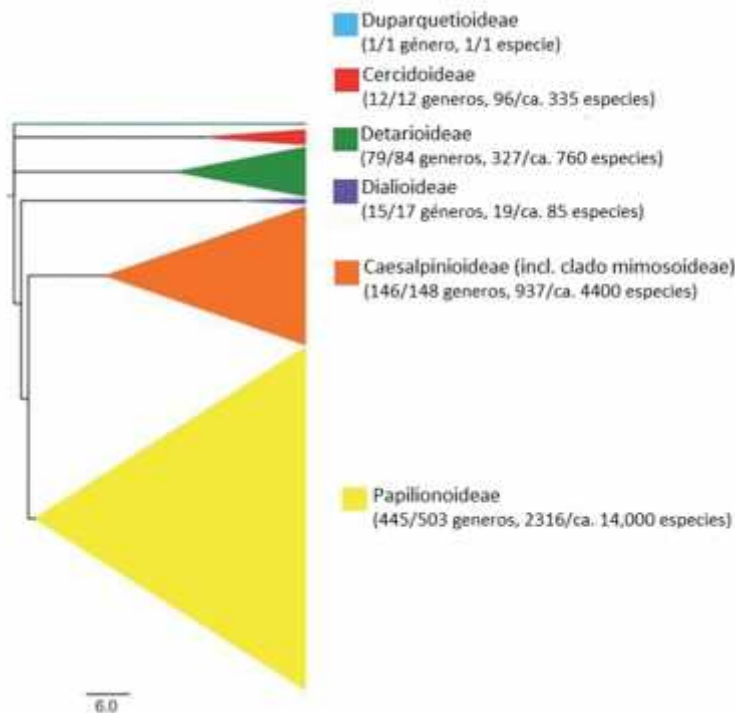


Figura 1.1 Consenso esquemático de las relaciones filogenéticas de las Leguminosae, modificado de LPWG (2017). Los números en paréntesis indican la cantidad de géneros y especies incluidos en el análisis con respecto a los reconocidos actualmente para cada subfamilia.

.Tribu Ingeae

La tribu Ingeae es un grupo de las leguminosas dentro del clado Mimosoideae, con cerca de 1,000 especies, en 38 géneros, 24 de los cuales son endémicos del Nuevo Mundo (Lewis y Rico-Arce, 2005). Tiene una distribución pantropical y sólo un carácter macromorfológico que lo diferencia de la tribu Acacieae: estambres fusionados en un tubo en lugar de estar libres (Elias, 1981). Algunas especies de *Acacia* s.l. tienen estambres fusionados en la base; sin embargo, estos no siempre forman un tubo (Brown, 2008). El principal centro de diversidad de la tribu Ingeae está en América del Sur y Centroamérica, con un centro secundario en Asia y Australia (Brown, 2008). Las revisiones taxonómicas de Ingeae se han centrado generalmente en dos grandes regiones geográficas: el Neotrópico (Barneby 1998; Barneby y Grimes, 1996,1997) y el sureste de Asia, Australia y las islas del Pacífico (Nielsen, 1983; 1985; 1992; Nielsen *et al.*, 1984a,b; Mohlenbrock, 1963).

La inestabilidad nomenclatural dentro de Ingeae a lo largo de su historia se debe principalmente a las diferencias entre estos dos enfoques taxonómicos (Neotropical y Paleotropical). Bentham estableció esta tribu en 1865, reconociendo nueve géneros: *Affonsea* A.St.-Hil, *Albizia* Durazz., *Archidendron* F.Muell., *Calliandra* Benth., *Enterolobium* Mart., *Inga* Mill., *Lysiloma*, *Pithecellobium* Martius y *Serianthes* Benth. (Bentham, 1865). Posteriormente, Bentham revisó el suborden Mimoseae, reconociendo en ese momento 15 taxones, entre géneros y subgéneros (Bentham, 1875). Esta revisión ha sido la base de todas las demás. Desde esa revisión monográfica muchos taxones han sido descritos y los conceptos genéricos de la tribu Ingeae han cambiado. Nielsen (1981) describió y comparó las clasificaciones anteriores basándose en caracteres vegetativos, florales y carpológicos, reconoció 21 géneros y cuatro de ellos con afinidad desconocida.

Polhill (1994) reconoce 25 géneros, incluyendo los cuatro géneros de afinidad desconocida de Nielsen (1981), y otros géneros anteriormente segregados. En la clasificación de Leguminosae de Lewis *et al.*, (2005), el tratamiento de Ingeae fue compilado por Lewis y Rico-Arce y reunió información de todas las revisiones regionales realizadas (Figura 1.2).

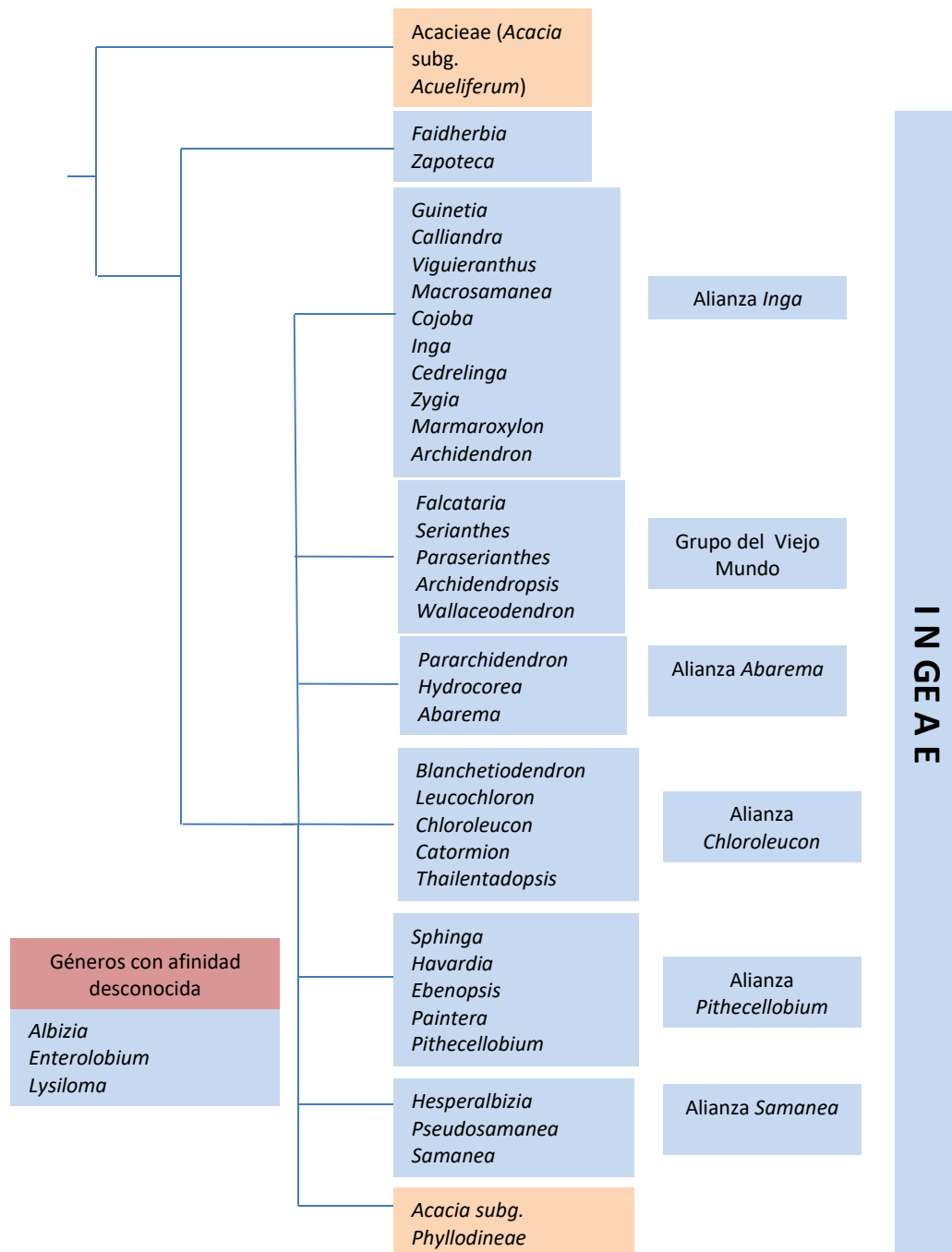


Figura 1.2 Diagrama de las relaciones dentro de la tribu Ingeae. Modificado de Lewis *et al.*, (2005). Este esquema reconoce 36 géneros (no incluye *Afrocalliandra* y *Sanjappa*, descritos recientemente), 24 de los cuales son endémicos del Nuevo Mundo.

***Albizia* Durazz., un género pantropical polifilético.**

En su adscripción actual, *Albizia* (Leguminosae, Caesalpinioideae, Ingeae) es un género pantropical, presente en Asia, África, Madagascar, Estados Unidos de América y Australia, pero sobre todo en los trópicos del Viejo Mundo. Incluye entre 120 y 140 especies; 36 de ellas endémicas de África y 22 en América tropical, de las cuales 11 son nativas y una naturalizada en México y Centro América (Rico Arce *et al.*, 2008; Barbey y Grimes, 1996).

El nombre del género honra al noble italiano Filippo Albizzi, quien introdujo la especie tipo *Albizia julibrissin* Durazz. a Europa en el siglo XVIII. Según Rico Arce *et al.* (2008), Barneby y Grimes (1996) y Allen y Allen (1981), las especies de *Albizia* son árboles, a veces arbustos, muy raramente trepadoras (no en África) de hasta 30 metros de alto, de crecimiento simpodial, a menudo con un solo tronco corto y copa densa o abierta. No presentan armamento, a excepción de algunas especies africanas (un pequeño aguijón debajo del nodo en *A. harveyi* y algunas ramillas de *A. anthelmintica* que pueden ser agudas y espinoscentes en los extremos); ganchos agudos, aparentemente representando la base del pecíolo, presentes en muy pocas especies no africanas. Hojas bipinnadas; cada pinna conteniendo de uno a muchos pares de folíolos. Inflorescencias en capítulos redondeados o (no en especies nativa de África) espigas o racimos espiciformes, pedunculadas, axilares y solitarias o mucho más a menudo fasciculadas, a menudo agregadas cerca de los extremos de ramillas, las cuales pueden ser laterales y mucho más cortas, a veces dispuestas a manera de panícula. Flores hermafroditas o de vez en cuando masculinas y hermafroditas; frecuentemente una o dos flores centrales en cada capítulo tienen una forma diferente a las otras, con el cáliz y la corola mucho más grande y un tubo estaminal también más largo y al parecer son masculinas, (o estériles según Barneby y Grimes, 1996). Cáliz gamosépalo, con normalmente cinco dientes o lóbulos (raramente cuatro, seis o siete). Corola gamopétala, infundibuliforme o acampanada, normalmente con cinco lóbulos (raramente cuatro o seis, o en *A. coriaria* y *A. tanganyicensis* los lóbulos pueden estar irregularmente connados entre sí). Estambres numerosos, entre 19 y 50, fértiles, sus filamentos unidos en su parte inferior en un tubo delgado, a veces más corto que la corola y a veces sobresaliendo de la misma. Ovario plano con un estilo largo y estrecho y un estigma diminuto. Vainas oblongas, rectas, planas, dehiscentes o indehiscentes, no septadas en el interior, con valvas papirosas a rígidamente coriáceas pero no engrosadas

o carnosas. Semillas más o menos aplanadas, ovoides u orbiculares, comprimidas y con un funículo filiforme.

A lo largo de su distribución, las especies de *Albizia* se encuentran en casi todos los tipos de vegetación en tierras bajas y medias. Son apreciadas en Centroamérica como árboles de sombra para plantaciones de cultivos, estabilizadores de la erosión edáfica, mejoradoras de suelo y fijadoras de nitrógeno, fuentes de forraje para el ganado con un alto contenido de proteína cruda y especies maderables, entre otros usos (Lowry *et al.*, 1994; Allen y Allen, 1981).

Antecedentes filogenéticos y taxonómicos

Estudios filogenéticos basados en caracteres morfológicos

En la historia taxonómica de Ingeae, la clasificación del género *Albizia* ha experimentado numerosas modificaciones propuestas en base a diferentes caracteres morfológicos y análisis moleculares (Lewis y Rico-Arce 2005; Barneby y Grimes, 1996; Nielsen, 1992, 1985, 1981; Nielsen *et al.*, 1984 a y b, 1983) (Tabla 1.1). Entre los cambios recientes, Barneby y Grimes (1996) hicieron una revisión taxonómica de las alianzas neotropicales, incluyendo análisis filogenético de caracteres morfológicos, y propusieron varios géneros segregados: *Balizia* e *Hydrochorea*, géneros cercanamente relacionados. El primero incluye a *Albizia elegans* (Ducke) L. Rico, *A. leucocalyx* (Britton y Rose) Barneby & J.W. Grimes y *A. pedicellaris* DC.; el segundo incluye a *Hydrochorea corymbosa* (Rich.) Barneby & J.W. Grimes, *H. acreana* (J.F. Macbr.) Barneby & J.W. Grimes, *H. gonggrijpii* (Kleinhoonte) Barneby & J.W. Grimes e *H. marginata* (Spruce ex Benth.) Barneby & J.W. Grimes. Estos géneros han sido relacionados con las especies americanas de *Albizia*, tanto así que Rico-Arce *et al.*, (2008) las consideran sinónimos. En *Hydrochorea* y *Balizia* el fruto es coriáceo o lignescente, lomentiforme, aunque solo en *Hydrochorea* se forma un lomento real (frutos indehiscentes que se parten a lo largo de las constricciones entre cada segmento, conteniendo cada uno una semilla) mientras que los frutos de *Balizia*, pese a ser indehiscentes o tardíamente dehiscentes, no se parten en segmentos (Rico Arce *et al.*, 2008) En flor, los géneros *Balizia* e *Hydrochorea* son similares a *Albizia*, pero se distinguen

de éste por una inflorescencia con eje indeterminado y ramas vegetativas que surgen a partir de yemas silépticas y prolépticas (a diferencia de solo prolépticas en *Albizia*).

Más allá del componente americano de *Albizia*, estos dos nuevos géneros se distinguen por la nerviación pinnada de los folíolos (palmada y palmatipinnada en *Albizia*) y el ovario truncado. Barneby y Grimes (1996) conjeturan que *Hydrochorea* y *Balizia* han surgido de un ancestro común, divergiendo por la evolución de distintas estrategias de dispersión de las semillas: Por medio de la liberación de artículos monospermos en corrientes de agua en el caso de *Hydrochorea*, y por dehiscencia folicular o por intemperismo en el caso de *Balizia*. Sin embargo, en Rico-Arce (2000) y en el tratamiento taxonómico más actual de *Albizia* de México y Centroamérica (Rico Arce *et al.*, 2008), se ha argumentado falta de apoyo para el segregado *Balizia*, explicando que el concepto de *Albizia* propuesto por Barneby y Grimes (1996) se basa solo en las especies del Nuevo Mundo y que al considerar la totalidad de especies a nivel pantropical, *Albizia* se mantendría como un género con gran diversidad de caracteres florales y del fruto, en el cual las especies de *Balizia* pueden ser incluidas por caracteres como las semillas blancuzcas características de varias especies de *Albizia*, además de que la particular constitución y dehiscencia del fruto de *Balizia* y los caracteres florales que lo distinguen de las especies americanas de *Albizia* pueden encontrarse en varias especies asiáticas como *Albizia dolichadena* I.C. Nielsen y *A. rosulata* (Kosterm.) I.C. Nielsen, las cuales presentan frutos lomentiformes que se segmentan en paquetes individuales. Por lo anterior, Rico-Arce *et al.* (2000) reducen *Balizia* a la sinonimia de *Albizia*. *Hydrochorea*, a pesar de ser un segregado neotropical de *Albizia*, no está incluido en el tratamiento de Rico-Arce *et al.* (2008) ya que no se distribuye en México y Centroamérica.

Hesperalbizia Barneby y Grimes (1996) es un género monotípico y endémico de México. Su única especie es *H. occidentalis* Brandegees, que se distingue por el síndrome de caracteres, tales como inflorescencia precoz, previa o coetánea al brote de nuevo follaje, el meristemo terminal continuo más allá de ella. Estípulas pequeñas, membranosas (caducas), cordadas en la base. Formula foliar tres a ocho pinnas y cinco a diez folíolos; venación del foliolo pinnada. Las flores se presentan en capítulos, son sésiles y homomórficas. Vaina con estípite largo, ampliamente lineal, plano-comprimida, semillas ocho a doce y ocasionalmente 13, dehiscencia inerte (no elástica), a través de ambas

suturas; pleurograma de ambas caras de la semilla completo. Aunque el fruto plano-comprimido, de consistencia papirosa y rígida de *H. occidentalis* es convencional en *Albizia*, la especie se aísla morfológicamente por el síndrome de caracteres mencionado anteriormente.

Su diferencia más notable con *Albizia* es la ausencia de una flor central modificada, que Barneby y Grimes (1996) interpretan como un estado derivado. En su aspecto general, *H. occidentalis* se parece bastante a la especie paleotropical *Albizia lebbeck*, pero esta última difiere en las estípulas lineares-oblongas (no acorazonadas), la nervadura de folíolos palmeada-pinnada (no simplemente pinnada), y flores periféricas pediceladas. Rico-Arce *et al.*, (2008) señalan que al utilizar Barneby y Gimes (1996) un síndrome de caracteres para proponer el género, las sinapomorfias no son claras y algunos de los caracteres considerados pueden ser homoplásicos dentro de la tribu, por lo que la especie *Pseudosamanea guachapele* es tratada como *Albizia guachapele*. Además de señalar la conocida similitud de *Hesperalbizia occidentalis* con *Albizia lebbeck*, Rico Arce *et al.*, (2008) añade que la primera también es vegetativamente similar a *Albizia guachapele*, por lo que le dan el tratamiento de *Albizia occidentalis*.

Pseudosamanea Barneby y Grimes (1996) contiene dos especies que se asemejan a algunos miembros paleotrópicos de *Albizia* cultivados o naturalizados en las Américas, pero se distinguen por la venación de los folíolos esencialmente pinada, no palmatipinada, y por la organización de las inflorescencias, cuyas unidades se derivan directamente de las axilas foliares y no forman una panícula terminal de capítulos pseudoracimosos. En la anthesis, las *Pseudosamanea* pueden ser confundidas fácilmente, y *P. guachapele* lo ha sido a menudo con *Samanea saman*. Donde crecen simpátricas, se pueden distinguir en ausencia de frutos característicos o cuando la arquitectura de la inflorescencia no es evidente, por la longitud de los pedúnculos periféricos, 11-22 mm de largo en *P. guachapele* y menores a 5 mm de largo en *S. saman*. Las albizias genuinas que se encuentran en el rango de distribución de *P. guachapele* tienen muchos más folíolos y más pequeños, o flores periféricas sésiles, o una inflorescencia de panículas pseudoracemosas defoliadas y flores más pequeñas, o las vainas incipientemente segmentadas, o alguna combinación de esas características.

Rico-Arce *et al.* (2008) argumentan que los caracteres usados por Barneby y Grimes (1996) como sinapomorfias para apoyar al género *Pseudosamanea* y su afinidad con los géneros de la alianza *Samanea* (flores heteromórficas, semillas color ante o marfil blancuzco, la forma del fruto y la constitución del mesocarpo), son altamente homoplásicos dentro de *Albizia*. También mencionan, que el muestreo de taxones de los análisis utilizados por Barneby y Grimes (1996) es escaso. Con estos argumentos, Rico-Arce *et al.*, (2008) no consideran que exista suficiente evidencia para reconocer el género *Pseudosamanea*.

Barneby y Grimes (1996) mencionan que el género *Samanea* (Benth.) Merr. pertenece inequívocamente a lo que llaman las especies albizoides de la tribu Ingeae, de las que tiene la flor terminal dimórfica y las semillas areoladas duras. Se ha hecho hincapié en la indehiscencia del fruto en antiguas clasificaciones, pero Barneby y Grimes (1996) no la consideran un carácter distintivo porque es una consecuencia mecánica del pericarpio engrosado y ya que esta característica ha evolucionado independientemente en varios géneros neotropicales de Ingeae (e.j. *Enterolobium*, *Balizia* y la misma *Inga*) y también en algunas especies de *Albizia* de Madagascar, consideran que es importante solo dentro de determinados contextos geográficos y morfológicos coincidentes.

En el caso de las *Albizia* de Madagascar, a pesar de que son muy variables en la forma, textura y dehiscencia del fruto, coinciden en el desplazamiento de la areola a la base de la semilla, carácter único de ese grupo de *Albizia*. *Samanea* no posee ninguna característica conocida única en la tribu Ingeae. En general, el fruto de *Samanea* es de paredes gruesas, resinoso, septado e indehiscente al igual que el de *Enterolobium*, sin embargo, son inconfundibles por la forma, recta en *Samanea* y curvada de manera reniforme, auriculiforme, anular o helicoidal en *Enterolobium*, además de que ambos géneros difieren en la organización de la inflorescencia. La evolución del fruto de *Samanea*, por adquisición de pulpa dulce nutritiva en el mesocarpo, pérdida de dehiscencia, y semillas duras que pasan sin digerir a través del intestino de los herbívoros, parece ser, una especialización biológica única que surgió antes de la diferenciación de las especies modernas.

Barneby y Grimes (1996) consideran que *Samanea* es ciertamente monofilético, y basándose en el análisis cladístico de los caracteres mencionados, sostienen que mantener este género como una sección dentro de una circunscripción amplia de *Albizia* es

indefendible y que *Samanea* está más estrechamente relacionado con *Pseudosamanea*. En el presente trabajo se considera que, a pesar de que este género es claramente distinguible de *Albizia* (Barneby y Grimes, 1996), debe ser incluido en un estudio amplio de las relaciones de *Albizia* dentro de la tribu Ingeae, ya que el resto de los géneros que conforman actualmente la alianza *Samanea* (Figura 1.2) son segregados de *Albizia*, además de que el género tiene relevancia en la discusión de los segregados neotropicales por contar con especies ampliamente distribuidas en el continente americano como *Samanea saman* (Jacq.) Merr., anteriormente *Albizia saman* (Jacq.) F. Muell.

En resumen, al revisar los géneros *Abarema*, *Albizia* y sus relativos, Barneby y Grimes (1996) proponen un concepto menos inclusivo de *Albizia*, segregando los géneros *Balizia*, *Hesperalbizia* y *Pseudosamanea*, exclusivos del Nuevo Mundo, con base en análisis filogenético de los caracteres morfológicos mencionados con anterioridad. Por su parte, Rico-Arce *et al.* (2008) consideran a *Albizia* un género monofilético que debe incluir a los géneros *Balizia*, *Hesperalbizia* y *Pseudosamanea*, excluye de su tratamiento taxonómico otros géneros posiblemente relacionados, y recomienda mantener un concepto amplio de *Albizia* hasta que los géneros del Viejo Mundo se encuentren debidamente muestreados para comprender la variabilidad intragenérica de los caracteres morfológicos que hasta el momento apoyan el reconocimiento de los géneros segregados americanos.

Por último, dentro de los cambios taxonómicos del elemento Neotropical de *Albizia*, es necesario mencionar dos géneros que en sus descripciones originales no fueron relacionados con *Albizia* hasta que Barneby y Grimes (1996) los incluyeron en su sinonimia: El género antillano *Pseudalbizia* Britton y Rose con una sola especie: *P. berteriana* (Balbis) Britton y Rose y el género sudamericano *Arthrosamanea* Britton y Rose con una sola especie: *A. pistaciifolia* (Willd.) Britton y Rose ex Britton y Killip. Curiosamente ambos trabajos mencionaron implícitamente caracteres diagnósticos muy similares: frutos aplanados, lineares, indeshicetes y septados cuyas semillas se liberan por la ruptura transversal de los septos.

Estudios filogenéticos basados en caracteres moleculares

En cuanto a los estudios filogenéticos, Luckow *et al.* (2003) incluyen ocho especies de *Albizia s.l.*, cuatro de ellas americanas, en su análisis molecular de la entonces subfamilia Mimosoideae a partir de secuencias del cloroplasto (*trnL*, *matK* y *trnK*). Dicho análisis sugiere que el género, tal como está circunscrito actualmente, es polifilético; las especies neotropicales forman un grupo bien apoyado, pero las especies del Viejo Mundo aparecen como elementos esparcidos entre otros géneros de la tribu Ingeae. Hasta la fecha el estudio filogenético más completo sobre *Albizia* fue publicado por Kyalangalilwa *et al.* (2013) quienes realizaron un análisis de *Acacia s.l.* a partir de secuencias de cloroplasto (*trnL-trnF*, *trnK/matK* y *trnH-psbA*) incluyendo en su estudio 13 especies de *Albizia* (entre ellas algunas pocas especies americanas), las cuales no aparecen como un grupo monofilético.

Tabla 1.1 Principales cambios dentro de la tribu Ingeae (1963-2008) incluyendo las varias interpretaciones de *Albizia*. Modificado de Rico-Arce *et al.* (2008). Rico-Arce *et al.* (2008) solo incluye especies de *Albizia* mexicanas y centroamericanas; los géneros restantes son tratados de acuerdo a Lewis y Rico Arce (2005).

Mohlenbrock (1963)	Nielsen (1981, 1985, 1992) Nielsen <i>et al.</i> (1983, 1984)	Barneby y Grimes (1996)	Lewis y Rico Arce (2005)	Rico Arce <i>et al.</i> (2008)
<i>Albizia</i>	<i>Albizia</i>	<i>Albizia</i> , <i>Balizia</i> , <i>Pseudosamanea</i> , <i>Hesperalbizia</i>	<i>Albizia</i> , <i>Pseudosamanea</i> , <i>Hesperalbizia</i>	<i>Albizia</i>
<i>Arthrosamanea</i>	<i>Albizia</i>			
<i>Cathormion</i>	<i>Cathormion</i>		<i>Cathormion</i>	
<i>Chloroleucon</i>	<i>Chloroleucon</i>	<i>Chloroleucon</i>	<i>Chloroleucon</i>	
<i>Cylindrokelupha</i>	<i>Archidendron</i>		<i>Archidendron</i>	
<i>Parasamanea</i>	<i>Albizia</i>			
<i>Parenterolobium</i>	<i>Albizia</i>			
<i>Samanea</i>	<i>Samanea</i>	<i>Samanea</i>	<i>Samanea</i>	
<i>Serialbizia</i>	<i>Albizia</i>			

La especie *Pseudosamanea guachapele* se agrupa en un mismo clado con *Acaciae*, aunque con un apoyo de bootstrap bajo (52 %). El resto de especies de *Albizia* se encuentra dividida en dos clados, el primero contiene varias especies africanas, una asiática, dos especies de *Enterolobium* y una de *Samanea*, con un apoyo de bootstrap robusto (99 %),

el segundo contiene cuatro especies de *Albizia* también africanas. Por otro lado, Brown *et al.*, (2008) realizaron un estudio de *Acacia* s.s. con secuencias de ADN nuclear ribosomal (ETS e ITS), en el cual se incluyen las especies *Pseudosamanea guachapele* y *Albizia adinocephala*, ambas americanas.

En el análisis principal se incluye solo una especie de *Albizia*, que se encuentra en el grupo *Samanea*, junto a *Cathormion*, *Enterolobium*, *Samanea* y *Chloroleucon*; *Abarema* e *Hydrochorea* forman un solo clado con un apoyo robusto de bootstrap (98 %). En análisis individuales de los marcadores, *Hesperalbizia* se encuentra anidada con *Lysiloma* en un clado con un apoyo medio de bootstrap (88 %) y algunas especies de *Albizia* están relacionadas con *Pseudosamanea*, por lo cual el grupo demuestra ser polifilético. A pesar de estos resultados, Lewis y Rico (2005), en su revisión de la tribu Ingeae llegaron a la conclusión de que una nueva clasificación de la tribu Ingeae requerirá de un muestreo más amplio de todos los géneros que no se incluyen en los análisis filogenéticos moleculares disponibles hasta ese momento (Luckow *et al.*, 2003).

Recientemente Iganci *et al.*, (2015), a partir de los marcadores moleculares matK y ETS, realizó una filogenia de la alianza *Abarema*, que incluye los géneros *Abarema*, *Balizia*, *Hydrochorea* y *Pararchidendron*, aclarando en gran medida las relaciones de estos géneros. En sus resultados se observa que las especies del género *Abarema* se dividen en tres clados importantes, el primero compuesto por la especie tipo (*A. cochliacarpus* (Gomes) Barneby y J.W. Grimes) como grupo hermano de *Macrosamanea* Britton y Rose ex Britton y Killip, un segundo grupo que incluyó especies con distribución restringida a los Andes y el tercero conformado por todas las especies restantes de *Abarema* mas aquellas de los géneros *Balizia* e *Hydrochorea*; los dos últimos incluso formando un subclado en algunos análisis alternativos.

Estos resultados comprueban por medio de evidencia molecular que las especies de *Balizia* no forman parte de *Albizia* si no que son más cercanas a *Hydrochorea* y ambas forman parte del clado nombrado como *Abarema* s.l. (Iganci *et al.*, 2015). Los resultados de Iganci *et al.*, (2015) difieren del concepto amplio de *Albizia* adoptado por Rico-Arce (1999), concuerdan parcialmente con Brown *et al.*, (2008) y otros análisis mencionados, y en buena medida dan sentido al concepto de *Albizia* y sus segregados propuesto por Barneby y Grimes (1996) con base en la morfología de las especies. Sin embargo, es muy importante

mencionar que este análisis incluye solamente dos especies de *Albizia*: *Albizia subdimidiata* (Splitg.) Barneby y J.W. Grimes y *Albizia lebbbeck* (L.) Benth.), la última una especie asiática naturalizada en America, por lo cual carece de un contexto amplio en la discusión de los géneros americanos segregados de *Albizia*.

Bases teóricas del estudio filogenético, evidencia morfológica y molecular

La sistemática es la ciencia del estudio de los tipos y diversidad de organismos y de todas y cada una de las relaciones entre ellos (Simpson, 1961). La sistemática filogenética es actualmente el método más robusto de clasificación. Un grupo filogenético es aquel compuesto únicamente por un ancestro y todos (y únicamente) sus descendientes. Las clasificaciones actuales se basan en grupos monofiléticos hipotéticos apoyados por sinapomorfías, es decir, caracteres derivados compartidos (Mishler, 2009).

La última década ha visto un gran aumento en los estudios filogenéticos sobre plantas en general y en particular en las plantas con flores. Esto se debe a las revoluciones paralelas en la teoría filogenética y en la capacidad de cómputo de las tecnologías informáticas actuales, así como al desarrollo de la tecnología molecular (Doyle y Luckow, 2003); De acuerdo a Wiens (2004) vivimos en la era de la genómica comparativa, y puede parecer que ya no tiene mucho sentido la reconstrucción de filogenias utilizando datos morfológicos. A medida que se secuencian más y más genes y genomas, la posibilidad de que miles o incluso millones de caracteres moleculares informativos y evolutivamente independientes puedan ser aplicados a la resolución de problemas filogenéticos se está convirtiendo rápidamente en una realidad y los caracteres morfológicos son cada vez menos utilizados en la reconstrucción de filogenias.

Por este motivo, existe actualmente un debate sobre los caracteres morfológicos y moleculares acerca de cuál de ellos resulta mejor como fuente de información filogenética (Jenner, 2004); De acuerdo con Scotland *et al.*, (2003) los datos de secuencias moleculares obtenidos del material genético son más abundantes, más informativos, más fáciles y rápidos de utilizar, tienen menores niveles de homoplasia y modelos de evolución de caracteres más explícitos mientras que la información morfológica contiene mayor cantidad de homoplasias, no tiene modelos de evolución concretos y su caracterización puede

resultar ambigua. Según su revisión, el número de caracteres necesarios para recuperar árboles precisos es mayor que el número de caracteres provenientes de datos morfológicos. Respecto al soporte, basándose en el estudio de Bremer *et al.*, (1999), Scotland *et al.*, (2003) afirma que la baja relación carácter/taxón en muchos estudios morfológicos en sí, impide valores altos en medidas de soporte como el bootstrap (Felsenstein, 1985); Aunado a esto, menciona, los problemas en la evaluación de homologías al conceptualizar los caracteres y las diferencias entre los distintos regímenes de codificación de estos aumentan ambigüedad a los datos morfológicos.

Al excluir los caracteres ambiguos de una matriz se reduce aún más la ya limitada cantidad de caracteres morfológicos disponibles. Para los datos moleculares no hay ambigüedad en la asignación de los estados de caracteres de secuencias alineadas. A pesar de que algunas secciones de la secuencia pueden ser problemáticas cuando incluyen datos faltantes, polimorfismos, inserciones y deleciones, tales áreas de ambigüedad pueden ser excluidas y el número de caracteres continuará siendo relativamente grande. Tampoco existe ambigüedad en las proposiciones de homología si no que hay modelos explícitos y bien documentados de sustitución nucleotídica.

Sin embargo Jenner (2004) y Wiens (2004) consideran que la morfología aún tiene papel muy importante en el desarrollo de filogenias y señalan que en un arreglo de datos hay más de una señal filogenética. Algunos caracteres morfológicos contribuyen a la posición de ciertos taxones y son irrelevantes para otros, sin embargo no son menos importantes para el análisis total. Wiens (2004) menciona que incluso cuando el número de caracteres es limitado, los datos morfológicos pueden ser muy importantes en métodos como el muestreo extenso de taxones.

En el caso de especies de difícil acceso y con pocos ejemplares conservados, la caracterización morfológica puede ser la única opción. De igual manera la morfología es importante en el entendimiento de las tasas y tiempos de los cambios macroevolutivos, ya que es la única forma de evaluar las homologías de taxones fósiles, los cuales brindan calibración externa a las filogenias de taxones vivos. Wiens (2004) concluye que muchas de las ambigüedades a las que Scotland *et al.*, (2003) se refieren, pueden ser resueltas mejorando los métodos de codificación y conceptualización (Fitzhug, 2006); y que por lo tanto deben desarrollarse nuevos métodos para la recolección y análisis de datos

morfológicos y el rendimiento de los métodos basados en la morfología pueden ser probado utilizando las ventajas de los nuevos datos moleculares. Jenner (2004) por su parte propone que los análisis filogenéticos actuales no deben excluir los caracteres morfológicos en la generación de filogenias.

El presente trabajo pretende utilizar información de secuencias moleculares para la elaboración del análisis filogenético. Sin embargo, se incluirán una serie de caracteres morfológicos del género *Albizia* y sus segregados, así como de otras especies relacionadas con este género dentro de la tribu Ingeae.

JUSTIFICACIÓN

Lewis y Rico-Arce (2005) en su revisión de la tribu Ingeae, plantean la necesidad de un muestreo más amplio de los géneros cuya monofilia no se ha comprobado, entre ellos *Albizia*. Siendo México y Centro América un centro importante de diversidad de este género y existiendo evidencia morfológica y molecular que apoya la validez de algunos de sus géneros segregados, se pretende evaluar la monofilia del componente neotropical de *Albizia* por medio de análisis filogenéticos moleculares y una revisión de caracteres morfológicos, particularmente para las especies mexicanas y centroamericanas, contribuyendo también a incrementar las accesiones de datos moleculares de *Albizia* del Viejo y Nuevo Mundo, con objeto de esclarecer las relaciones entre *Albizia* y sus géneros segregados americanos.

PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

-) ¿Son los géneros segregados *Balizia*, *Hesperalbizia* y *Pseudosamanea*, filogenéticamente distintos de las especies de *Albizia* del Nuevo Mundo?
-) ¿Conforman estos segregados grupos monofiléticos?
-) ¿Las especies de *Albizia* americanas distintas de los géneros segregados conforman un grupo monofilético?
-) ¿Cómo se asocian los caracteres morfológicos de los clados resultantes con los hábitats y distribución geográfica?
-) ¿Cuál es la relación filogenética de *Albizia* con los géneros *Samanea* e *Hydrochorea*?

HIPÓTESIS

Al revisar *Albizia* desde un punto de vista morfológico, Rico-Arce *et al.*, (2000, 2008), propone que el género debe ser mantenido en su concepto más amplio hasta que sea estudiado con mayor número de especies para evaluar si los caracteres que apoyan los géneros segregados por Barneby y Grimes (1996); forman parte de la variabilidad intragenérica de *Albizia* o por el contrario, validan el reconocimiento de estos segregados. Los estudios filogenéticos moleculares previos, encuentran que *Albizia* es un grupo polifilético y comprueban la validez de algunos segregados propuestos por Barneby y Grimes (1996), aunque con un muestreo enfocado principalmente en las especies paleotropicales y muy escaso en especies neotropicales (Iganci *et al.*, 2015; Kyalangalilwa *et al.*, 2013; Brown *et al.*, 2008; Luckow *et al.*, 2003).

Por lo anterior se propone que el análisis filogenético molecular de especies de *Albizia* del Viejo y Nuevo Mundo, con un muestreo amplio de especies americanas, obtendrá por resultado que *Hydrochorea* y *Samanea*, así como aquellos segregados por Barneby y Grimes (1996), conforman clados monofiléticos distintos de *Albizia* que tendrán correspondencia morfológica y biogeográfica que amerite su reconocimiento como taxones distintos. Así mismo, las especies de *Albizia* distintas de los géneros segregados por Barneby y Grimes (1996) conformarán un grupo monofilético. De igual manera, caracteres como la forma, textura, septación y dehiscencia del fruto se encontrarán asociados a hábitats

particulares (e.g. frutos de dehiscencia lomentiforme o similar en cuencas y hábitats riparios de Sudamérica y Malasia), surgiendo más de una vez en distintos géneros de Ingeae.

OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar la monofilia del grupo especies de *Albizia* de México y Centroamérica.

Objetivos específicos

-) Incrementar el número de accesiones de especies del género *Albizia* del Viejo y Nuevo Mundo y géneros relacionados.
-) Determinar las relaciones filogenéticas de las especies americanas del género *Albizia* con los géneros *Balizia*, *Hesperalbizia*, *Pseudosamanea*, *Samanea* e *Hydrochorea*.
-) Asociar la evolución de caracteres del género *Albizia* y relativos con su hábitat y distribución geográfica mediante la elaboración de matrices de datos morfológicos observados en fresco y en material conservado en herbario, así como consultas bibliográficas.

MATERIALES Y MÉTODOS

En el presente estudio se incluyen especies de *Albizia* nativas de México, Centroamérica, Sudamérica y del Caribe además de especies paleotropicales, con el objeto de tener un muestreo representativo de los taxones del Nuevo y el Viejo Mundo referidos a este género por diversos autores. Se incluyen también especies de los géneros segregados, tratados como *Albizia* en Rico-Arce *et al.*, (2008). El grupo externo funcional estará compuesto por especies de los géneros *Acaciella* Britton y Rose, *Vachellia* Wight y Arn., *Zapoteca* H.M. Hern. y *Mariosousa* Seigler y Ebinger, que son grupos basales en relación a la tribu Ingeae (Kyalangalilwa *et al.*, 2013).

También se incluyen representantes de todas las alianzas de la tribu Ingeae, de los géneros *Samanea* (Benth.) Merr., *Hydrochorea* Barneby y J.W. Grimes, *Faidherbia* A. Chev., *Cathormion* Hassk., *Lysiloma* Benth, Ebinger, *Paraserianthes* I.C. Nielsen. y *Falcataria* (I.C. Nielsen) Barneby y J.W. Grimes por su relación con *Albizia* Durazz. y sus segregados (Barneby y Grimes, 1996) (Figura 1.1). Se cuenta con 66 especies, de las cuales 20 pertenecen a *Albizia* del Viejo Mundo y 24 a *Albizia* y géneros relacionados del Nuevo Mundo incluyendo especies de México, Centroamérica, Sudamérica y Las Antillas. Se presenta una lista de las especies a utilizar en la tabla 1.2.

Tabla 1.2 Lista de las especies incluidas en el análisis. Se presenta la información de herbario de secuencias originales o en su caso, números de acceso de Genbank. *JBR se refiere a semillas cultivadas en el Jardín Botánico Regional Roger Orellana, adjunto al Herbario CICY. El símbolo x representa la disponibilidad de secuencias para el marcador correspondiente a la casilla ocupada.

Especie	Accesión de Genbank o Información de Herbario	ETS	ITS	trnK	Distribución
<i>Acaciella angustissima</i>	EF638082.1; EF638169.1; E. López 1128 (CICY).	x	x	x	América
<i>Vachellia campechiana</i>	EF638164.1; EF638215.1.	x	x		América
<i>Zapoteca formosa</i>	J. Peñaranda 216 (MO); R.Duno s.n.	x	x	x	América
<i>Zapoteca tetragona</i>	EF638133.1, JX870784, AF523097.1	x	x	x	América
<i>Calliandra dysantha</i>	EF638121.1; JX870684.	x	x		América
<i>Calliandra foliolosa</i>	EF638122.1; EF638181.1	x	x		América
<i>Cathormion umbellatum</i>	EF638157.1; EF638182.1; AF274122.1.	x	x	x	Australia y Asia
<i>Mariosousa dolichostachya</i>	EF638084; ITS-EF638199.1; AF523190.1.	x	x	x	Australia y Asia
<i>Mariosousa coulteri</i>	EF638124.1; EF638198.1; EU812057.1.	x	x	x	América
<i>Mariosousa salazarii</i>	EF638083.1; EF638201.1; DQ371897.1.	x	x	x	América
<i>Lysiloma divaricata</i>	M. Ayala et.al. 918 (FCME); AF487755.1	x	x	x	América
<i>Lysiloma latisiliquum</i>	*JBR (CICY); KF933277 .1	x	x		América
<i>Falcataria moluccana</i>	HM800429.1;	x			Asia y Oceanía
<i>Paraserianthes lophantha</i>	EF638105.1; EF638204.1; EU812040.1.	x	x	x	América
<i>Wallaceodendron celebicum</i>	EF638097.1; EF638222.1	x	x		Asia
<i>Chloroleucon mangense</i>	EF638131.1; EF638183.1; EU812060.1.	x	x	x	América y Caribe
<i>Faidherbia albida</i>	EF638163.1; EU812008.1.	x		x	África y Asia
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	EF638151.1; EF638190.1; AF274124.1.	x	x	x	América
<i>Sphinga acatensis</i>	KF921669.1; EF638214.1;	x	x		América
<i>Havardia pallens</i>	KF921698.1; KF921656.1; AF274125.	x	x	x	América
<i>Pithecellobium dulce</i>	EF638142.1; EF638207.1.	x	x		América
<i>Pithecellobium diversifolium</i>	KF921666; JX870768.1.	x	x		América
<i>Macrosamanea pubiramea</i>	KF921665.1; JX870767.1	x	x		América
<i>Samanea saman</i>	EF638136.1; JX870770.1; AF523073.	x	x	x	América
<i>Samanea tubulosa</i>	G.A. Parada & V.D. Rojas 2480 (MO), EF638212.1.	x	x		América
<i>Pseudosamanea guachapele</i>	*JBR (CICY); JX870769.1; J.E. Madsen 63914 (M).	x	x	x	América
<i>Pseudosamanea cubana</i>	FTBG 2000 124 D.	x			América
<i>Hesperalbizia occidentalis</i>	C.E. Hughes 1543 (FCME); R. García Sosa 71 (MO).	x	x	x	América
<i>Abarema jupunba</i>	EF638109.1; EF638166.1.	x	x		América y Caribe
<i>Abarema piresii</i>	KF921624.1; JX870655.1.	x	x		América
<i>Hydrochorea corymbosa</i>	EF638138.1; JX870763.1.	x	x		América
<i>Balizia pedicellaris</i>	P.R. House 1880 (MA); JX870657.1.	x	x		América
<i>Balizia leucocalyx</i>	S. Aguilar & F. Aguilar 1833 (M); G. Aguilar et. Al.1939 (FCME, MEXU)	x	x	x	América
<i>Albizia sinaloensis</i>	C.E. Hughes et. Al. 1576 (FCME); AF274121.1.	x	x	x	América
<i>Albizia xerophytica</i>	J.L. Linares 5406 (FCME)	x	x	x	América
<i>Albizia multiflora</i>	X. Cornejo 1922 (GUAY).	x	x	x	América
<i>Albizia pistaciifolia</i>	X. Cornejo 5323 (GUAY).		x	x	América
<i>Albizia edwallii</i>	Silva, J.M. & L.M. Abe 4237 (MEXU).	x	x		América
<i>Albizia niopoides</i>	J.R. Grande 374	x	x	x	América
<i>Albizia adinocephala</i>	*JBR (CICY); EF638170.1 ; AF523092.1.	x	x	x	América

Especie	Accesión de Genbank o Información de Herbario	ETS	ITS	trnK	Distribución
<i>Albizia tomentosa</i>	*JBR (CICY); R. Cruz-Durán 6117 (FCME); AF523093	x	x	x	América
<i>Albizia inundata</i>	H. Balslev et al. 97355 (AAU).	x			América
<i>Albizia polycephala</i>	Quiroz, L.P. 9578 (MEXU)	x		x	América
<i>Albizia julibrissin</i>	*JBR (CICY)	x	x	x	Asia
<i>Albizia tanganyicensis</i>	*JBR (CICY)	x	x		África
<i>Albizia chinensis</i>	A. Ntemi & A. Athumani 478 (MO), KR531703.1.	x	x		Asia
<i>Albizia arenicola</i>	R. Randrianaivo 642 (MO).		x		África (Madagascar)
<i>Albizia procera</i>	*JBR (CICY)	x	x	x	Asia
<i>Albizia petersiana</i>	*JBR (CICY)	x	x	x	África
<i>Albizia harveyii</i>	*JBR (CICY)	x	x	x	África
<i>Albizia gummifera</i>	J. E. Lawesson 5094 (AAU).	x	x	x	África y Asia
<i>Albizia brevifolia</i>	*JBR (CICY), JQ230119.1.	x	x	x	África
<i>Albizia adiantifolia</i>	*JBR (CICY)	x	x	x	África
<i>Albizia amara</i>	*JBR (CICY)	x	x	x	África
<i>Albizia retusa</i>	Keiko Yasuda1804 (MO).	x	x		Asia
<i>Albizia kalkora</i>	D.E. Bouflord 26356 (MO).	x	x	x	Asia
<i>Albizia sahariensis</i>	R. Randrianaivo et al. 1387 (MO).	x	x		África (Madagascar)
<i>Albizia lebbeck</i>	EF638156.1; R. Duno s/n.	x		x	Asia
<i>Albizia ferruginea</i>	C.H. Jongkinaz 98 (MA).	x		x	África
<i>Albizia anthelmintica</i>	*JBR (CICY)	x		x	África
<i>Albizia berteriana</i>	F. Jiménez Rodríguez 1107 (NY).	x			Caribe
<i>Albizia subdimidiata</i>	M. F. Simon 987 (NY).		x		América
<i>Albizia glaberrima</i>	R.E. Gerean 6203 (MA); F. Barthelat 1253 (MA).	x		x	África
<i>Albizia antunesiana</i>	S.H.C.P. 966 (MO); *JBR (CICY).	x		x	África
<i>Albizia zimmermanii</i>	JQ230125.1				África
<i>Hydrochorea gonggrijpii</i>	G. Pereira-Silva 16102 (NY).		x		América

Marcadores utilizados

Se emplearán secuencias originales del proyecto Sistemática de la tribu Ingeae de la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán del marcador trnK del cloroplasto y las secuencias nucleares ITS y ETS. Se realizará extracción, ampliación, purificación y secuenciación de muestras nuevas y se emplearán secuencias de GenBank pertenecientes a Brown *et al.*, (2008) y Kyalangalilwa *et al.*, (2013).

Extracción de ADN

Se obtuvo tejido de hojas frescas de plantas creciendo en la naturaleza, en el jardín botánico regional del CICY y de hojas secas preservadas y conservadas en herbarios nacionales e internacionales (CICY, MEXU, FCME, GUAY, MA, MO, NY, AAU, UCAM, acrónimos según Thiers 2010 en adelante). El material genómico se obtuvo utilizando el Kit DNeasy Plant Mini Kit siguiendo el protocolo del fabricante (QIAGEN Inc., Valencia, California). Para comprobar la concentración y calidad relativa de ADN se colocaron 3 μ l del volumen final más 2 μ l de azul de bromofenol en un gel de agarosa preparado con TBE 0.5X y agarosa al 1% y se corrieron a 120 voltios y 25 amperes por 30 minutos. Luego, el gel fue teñido por inmersión en una solución de Bromuro de Etidio 0.1 μ g/mL por 30 minutos y revelado en un transiluminador DigiDoc-It Imaging System (version 6.7.1; UVP, Inc., Cambridge, UK). Detalles de los aspectos teóricos y prácticos del procedimiento completo: extracción ADN y electroforesis pueden consultarse en Alejos Velázquez *et al.*, (2014) y Fierro (2014).

Una característica del ADN es que absorbe la luz ultravioleta (UV) a 260 nm y permite estimar su concentración mediante espectrofotometría. En nuestro caso utilizamos el equipo y software de NanoDrop 2000c que proporciona directamente la concentración en ng/ μ l. Una concentración de 5 ng/ μ l de ADN es suficiente y valores menores dificultan la estandarización de la PCR (Alejos Velázquez *et al.*, 2014). Posteriormente se estimó cualitativamente la pureza del ADN a través de la proporción de la absorbancia a 260 y 280 nm. Una proporción de 1.8 es aceptada como ADN puro, proporciones menores a este valor indican la presencia de proteínas. Una segunda valoración de la pureza de ácidos nucleicos es la proporción 260/230, los valores aceptados se encuentran en el rango de 2.0 a 2.2. Si la relación es menor, indica la presencia de contaminantes (Alejos Velázquez *et al.*, 2014). Por último, todas las muestras de ADN fueron estandarizadas (ca. de 10 mg por μ l), lo que requirieron diluciones pertinentes dependiendo de la concentración final de la extracción.

Amplificación

Para la determinación del orden de los nucleótidos (A, C, G y T) en un oligonucleótido de ADN, se utilizó la técnica de la reacción en cadena de la polimerasa, (PCR por sus siglas en inglés: polymerase chain reaction), desarrollada en 1986 por Kary Mullis (Dieffenbach *et al.*, 1995). Por medio de esta técnica se obtiene un gran número de copias de un fragmento de ADN particular, partiendo de una muestra mínima. La PCR se basa en la replicación celular en la que actúan varias proteínas para sintetizar dos nuevas hebras de ADN a partir de otra que funciona como molde. Las etapas involucradas en la técnica están explicadas en Serrato-Díaz *et al.*, (2014). Todas las amplificaciones fueron realizadas en un termociclador de la marca Applied Biosystems modelo Veriti 96 Well Thermal Cycler. Las condiciones (desnaturalización inicial, ciclos de la PCR: desnaturalización, alineamiento y extensión final) para cada cebador se indican a continuación. Los cebadores utilizados se muestran en la tabla 1.3.

Espaciador transcrito interno, ITS

Conocido en inglés como ITS: Internal transcribed spacer (Figura 1.3). Para esta secuencia se utilizó una mezcla con 2.5 μ L de Buffer 10X (con MgCl₂ incluido), 200 mM de dNTP, 10% v/v de DMSO, 20 pmoles de cada cebador, 0.2 U de TAQ polimerasa y 3 μ L de ADN, en un volumen final de 25 μ L; con el programa: desnaturalización inicial 94°C/4 min., 35 ciclos x (94°C/30 seg, 50°C/30 seg, 72°C/1 min); 72°C/7 min.

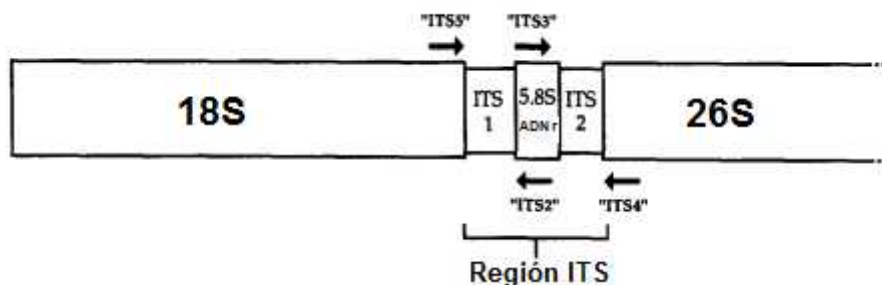


Figura 1.3 Estructura del Espaciador transcrito interno. Tomado de Baldwin (1993).

Espaciador transcrito externo, ETS

Conocido en inglés como ETS: External Transcribed Spacer (Figura 1.4). Para esta secuencia se utilizó una mezcla con 3 µl de Buffer 10X, MgCl₂ 2.5 µL, 0.6 µL de los cebadores, 4 µl solución Q, 1 µl de dNTP, 0.2 µl de TAQ polimerasa, 2 µL de muestra de ADN y se completó con agua destilada (16.1 µl) para una solución final de 30 µL. Las condiciones de la PCR fueron las siguientes: 30 ciclos, desnaturalización inicial a 94° C por 3 minutos, hibridización a 94° por un minuto, extensión 60.5 por un minuto, 72 C° por dos minutos y una extensión final de 72° por siete minutos.

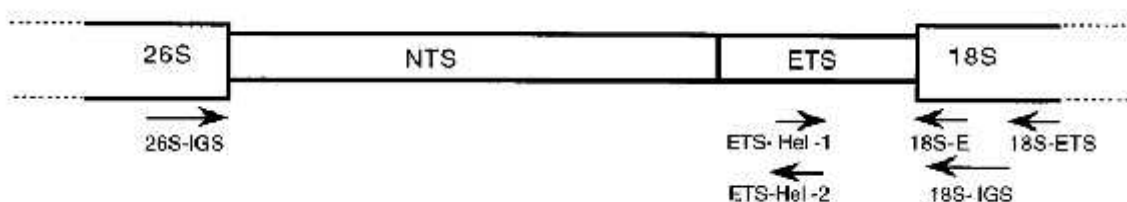


Figura 1.4 Estructura del Espaciador transcrito externo. Tomado de Baldwin y Markos (1998).

Maturasa, *trnK*

Para la amplificación de la secuencia de *trnK* (Figura 1.5) se utilizó una mezcla con 2.5 µL de Buffer 10X (con MgCl₂ incluido), 200 mM de dNTP, 10% v/v de DMSO, 20 pmoles de cada cebador (Cuadro III.1), 0.2 U de TAQ polimerasa y 3 µL de ADN, en un volumen final de 25 µL; con el programa: desnaturalización inicial 94°C/4 min., 35 ciclos x (94°C/30 seg, 50°C/30 seg, 72°C/1 min); 72°C/7 min.

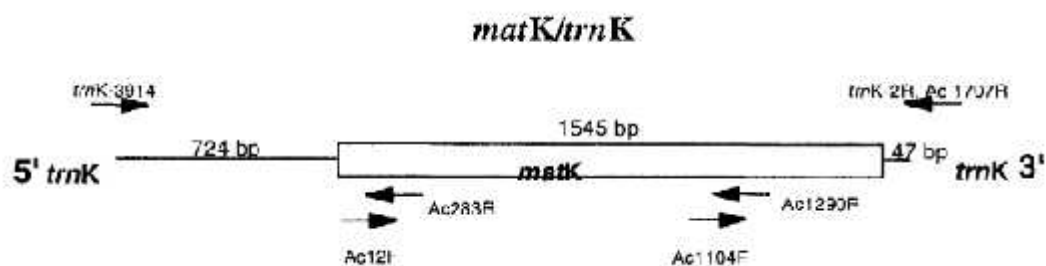


Figura 1.5 Estructura del intrón del gen Matk y trnK tomado de Miller y Bayer (2001)

Tabla 1.3 Cebadores utilizados para cada secuencia en el análisis filogenético de las especies americanas de *Albizia* (Caesalpinioideae, Ingeae).

Secuencia	Cebador
ITS	S3 AACCTGCGGAAGGATCATTG 26SETAGAATTCCCCGGTTCGCTCGCCGTTAC (Baldwin y Markos 1998).
ETS	18S-IGS GAGACAAGCATATGACTACTGGCAGGATCAACCAG 26S-IGS GGATTGTTACCCACCAATAGGGAACGTGAGCTG (Baldwin y Markos 1998).
trnK	trnk 3914F GGG GTT GCT AAC TCA ACG G (Johnson y Soltis 1994). y Ac283R CAC TGA CGG CAA GCC CCT CTG (Adamski 2008)

El éxito y calidad de los productos de PCR fueron comprobados utilizando el mismo procedimiento que se usa para la verificación de material genómico: electroforesis en agarosa y análisis en el espectrofotómetro. Antes de su envío al laboratorio genómico de elección, el producto de PCR se purificará usando columnas de QIAquick™ según las especificaciones del fabricante (QIAGEN Inc., Valencia, California). Los productos de PCR se enviaron a secuenciar al laboratorio genómico MacroGen (<http://www.macrogen.com/eng/>).

Ensamblaje y alineación de las secuencias

El ensamblaje y la limpieza de los productos de la secuenciación se realizó con el programa de acceso libre, Sequencher® version 4.1.4 (Gene Codes Corporation). Este programa el cual permite entre otras cosas, ensamblar los productos de secuenciación, revisar y editar las ambigüedades de las secuencias individuales a través de los electroferogramas. El alineamiento de las secuencias individuales (ETS, ITS y trnK) fue realizado con el programa Muscle a través de la plataforma PhyDE®, la cual es un editor de alineamiento de secuencias de ADN para el sistema operativo Windows. Una vez alineadas, las secuencias fueron corroboradas manualmente.

Análisis filogenético

Se realizaron análisis de parsimonia por medio del programa Winclada (Nixon, 2002) utilizando el algoritmo de búsqueda Ratchet (Goloboff, 1999) con 200 iteraciones. En todos los análisis de parsimonia se obtuvo más de un árbol, se presentan únicamente los árboles de consenso estricto. El soporte interno se estimó usando el análisis de bootstrap (Felsenstein, 1985) implementado en Winclada (Nixon, 2002) con 300 iteraciones. También se llevaron a cabo análisis de Inferencia Bayesiana con el programa MRBAYES (Huelsenbeck y Ronquist, 2001), accesado a través de la plataforma CYPRESS (Miller *et al.*, 2010), utilizando la evidencia combinada de los tres marcadores, para lo cual se calculó previamente el índice de incongruencia de Farris (ILD) (Farris *et al.*, 1994) por medio del programa NONA, implementado en Winclada (Nixon, 2002), con los parámetros indicados por defecto.

Selección de modelo evolutivo

En el caso de los análisis de Inferencia Bayesiana, se calcularon los modelos evolutivos para cada partición de acuerdo al criterio corregido de Akaike (AICc) empleado para matrices con menos de 50 taxones (Burnham *et al.*, 2011), basándose en tres modelos de sustitución, por medio del programa de acceso libre JModeltest 0.1.1 (Posada, 2008)

Selección de caracteres morfológicos

En el análisis filogenético se incluye una matriz de caracteres morfológicos considerados clave en la circunscripción de los géneros *Albizia*, *Balizia*, *Hesperalbizia*, *Hydrochorea*, *Pseudasamanea* y *Samanea*, han sido analizados en conjunto con los datos de secuencias moleculares. Se presenta en la Tabla 1.4, la matriz de datos morfológicos que se utilizó para el análisis de evidencia total. Esta información está basada en la bibliografía disponible sobre estos géneros (Rico-Arce *et al.*, 2008; Rico-Arce y Bachman, 2006; Barneby y Grimes, 1996; Nielsen, 1981). La determinación de los caracteres se hizo a partir de Nielsen (1981), Nielsen *et al.*, (1983, 1984), Grimes (1999) y Barneby y Grimes (1996). Se analizó material de herbario (CICY, MEXU, MA, NY, XAL) y plantas vivas y se revisaron fototipos de distintos herbarios nacionales e internacionales (MEXU, MO). La homología para los caracteres estudiados, en especial los relativos a la inflorescencia y forma y tipo de dehiscencia son altamente homoplásticos y por tal motivo fueron considerados como independientes. En la Tabla 1.4 se presentan los caracteres que dividen a los géneros americanos de Ingeae a grandes rasgos, y se incluyen en el análisis combinado con el objeto de mejorar la resolución y el soporte del árbol resultante. El carácter referente a estambres fusionados en un tubo es característico de Ingeae y se incluye solo para separarlo del grupo externo. En la codificación del carácter "Tipo de dehiscencia", el estado "pseudolomento" se refiere a aquellos frutos que se parten horizontalmente por las líneas de fractura o sulcos en la valva pero los artículos monospermos resultantes son retenidos por las suturas y no se dispersan individualmente.

Tabla 1.4 Matriz de caracteres morfológicos utilizada en los análisis de evidencia total. La codificación de los caracteres se muestra en la fila 1.

	Tipo de crecimiento 0=simpodial 1=monopodial	Origen de las ramas 0=proleptico 1=sileptico	Venación de folíolos 0=palmada 1=palmati-pinnada 2=pinnada	Estambres 0=fusionados 1=libres	Dimorfismo Floral 0=presente 1=ausente	Brotes Dimórficos 0=presente 1=ausente	Ovario 0=glabro 1=pubescente	Valva 0=continua 1=sulcada	Suturas 0=rectas 1=constrañidas	Forma del fruto 0=recto 1=falcado 2=enrollado	Textura del fruto 0=leñoso 1=papiroso 2=coriáceo	Dehiscencia 0=ausente 1=presente	Tipo de dehiscencia 0=lomento 1=pseudolomento 2=sutural	Dehiscencia Ventral 0=ausente 1=presente	Dehiscencia Dorsal 0=ausente 1=presente
<i>Acaciella angustissima</i>	?	?	1	1	1	?	0	0	0	0	1	1	2	1	1
<i>Zapoteca tetragona</i>	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	2	1	2	1	1
<i>Calliandra foliolosa</i>	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	1
<i>Cathormion umbellatum</i>	?	?	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0
<i>Lysiloma latisiliquum</i>	?	?	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	-	0	0
<i>Chloroleucon mangense</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	2	1	1
<i>Samanea saman</i>	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	1	0	-	0	0
<i>Pseudosamanea guachapele</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	2	1	0
<i>Hesperalbizia occidentalis</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	2	1	1
<i>Abarema piresii</i>	1	1	1	0	0	1	0	0	0	2	0	1	2	1	1
<i>Abarema jupunba</i>	1	1	1	0	0	1	1	0	1	2	2	1	2	1	1
<i>Balizia pedicellaris</i>	1	1	2	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Balizia leucocalyx</i>	1	1	2	0	0	1	1	1	0	0	1	0	?	?	?
<i>Hydrochorea corymbosa</i>	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	2	0	0	0	0
<i>Hydrochorea gonggrijpii</i>	1	1	2	0	0	1	1	1	1	0	?	?	0	0	0
<i>Albizia sinaoensis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	2	1	1
<i>Albizia tomentosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	1	1
<i>Albizia julibrissin</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	1	1
<i>Albizia procera</i>	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	1	1	2	1	0
<i>Albizia xerophytica</i>	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	1	1	2	1	1
<i>Macrosamanea pubiramea</i>	1	0	1	0	1	?	0	0	0	0	1	1	2	1	0
<i>Albizia pistacifolia</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	0	0	0
<i>Albizia multiflora</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	1	0	0
<i>Albizia berteriana</i>	0	0	0	0	0	0	?	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Albizia chinensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-	-	-
<i>Albizia niopoides</i>	0	0	0	0	1	?	0	0	0	0	1	1	2	1	0
<i>Albizia subdimidiata</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	1	0	0

CAPITULO II

RESULTADOS

Análisis de parsimonia

Para todos los análisis de parsimonia de ETS, ITS y *trnK* se utilizó el modelo no aditivo de Fitch (1971). En todos los árboles presentados (parsimonia y también en el análisis bayesiano) se indican por medio de colores las especies de interés, que a menudo conforman los clados más comúnmente recuperados en todos los análisis. La tabla 2.1 resume los resultados y estadísticos recuperados en los análisis de parsimonia individuales. Ningún de los análisis de parsimonia (ETS, ITS y *trnK*) recuperó como un grupo monofilético al género *Albizia sensu Rico-Arce et al.*, (2008). Los estadísticos de todos los análisis realizados se encuentran resumidos en la tabla 2.1.

Tabla 2.1 Comparación de los estadísticos de los análisis de parsimonia.

Información	taxones	Caracteres	Caracteres informativos (%)	AMP	L	IC	IR
ADNn (ETS)	59	381	201 (52 %)	96	1005	35	60
ADNn (ITS)	54	551	191 (34 %)	268	829	40	57
ADNcp (<i>trnK</i>)	39	940	64 (6.8 %)	416	130	56	58
Concatenado (ETS, ITS) + (<i>trnK</i>)	66	1871	454 (24 %)	8	2003	38	57

ETS

En el árbol de consenso estricto resultante del análisis filogenético del Espaciador Transcrito Externo (ETS) el género *Albizia* aparece polifilético. El género *Mariosousa* aparece como grupo hermano de la tribu Ingeae. En el siguiente nodo, *Faidherbia albida* se encuentra como hermana del clado que comprende el resto de la tribu, al interior del cual se encuentra el clado A (*Hesperalbizia* + *Lysiloma*, 83% BS) como hermano de otro clado que contiene dos nodos, en el primero se encuentra un clado que corresponde al grupo de Ingeae del Viejo Mundo según las alianzas reconocidas en Lewis *et al.* (2005) (Figura 1.2) con 43% BS y el segundo es un nodo que contiene dos clados más, uno de los cuales se

divide en los clados de Zapoteca + Calliandra (46% BS.) y Alianza *Pithecellobium* (70% BS), y el otro contiene dos clados que dividen a grandes rasgos los elementos de *Albizia* del Viejo y Nuevo Mundo. Al interior del primero de estos se encuentran clado B (Alianza *Abarema*, 98% BS) en el cual se encuentra el segregado americano *Balizia*, y C (*Albizia* del Nuevo Mundo, 96% BS). En el segundo, el clado de *Macrosamanea* + *Pseudosamanea* (D, 100% BS) se encuentra como hermano de otro clado que contiene a la especie *Enterolobium contortisiliquum* colapsada en su base, además de dos subclados: el primero, corresponde a *Samanea* (E, 72% BS), el segundo (F, 62% BS), contiene a todas las especies de *Albizia* del Viejo mundo + *Cathormion umbellatum*. Este árbol refleja los clados principales (señalados en letras) obtenidos a lo largo de casi todos los análisis, si bien con topologías distintas y valores de BS variables, más altos en los análisis bayesianos combinados.

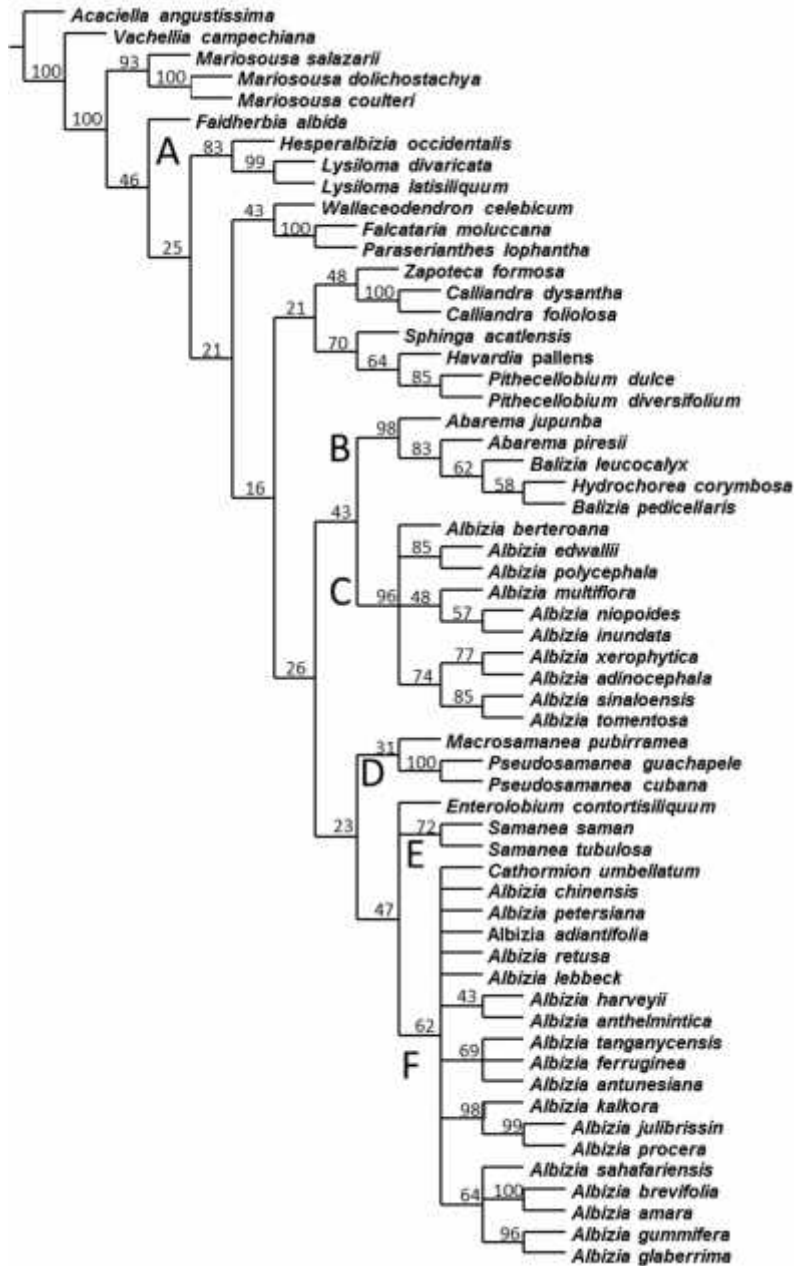


Figura 2.1 Arbol de consenso estricto del análisis de parsimonia del marcador ETS. En la parte superior de las ramas se muestran los apoyos de bootstrap. Los clados relativos a *Albizia* (segregados y relacionados) se indican en letras: *Hesperalbizia-Lysiloma* (A), Alianza *Abarema* (B), *Albizia* del Nuevo Mundo (C), *Pseudosamanea* (D), *Samanea* (E), *Albizia* del Viejo Mundo (F). Los clados señalados con letras se encuentran explicados bajo el apartado ETS en los resultados de análisis de parsimonia.

ITS

En el árbol de consenso resultante del análisis de este marcador se encuentra al clado de *Calliandra* + *Mariosousa* (20% BS) como grupo hermano del clado que contiene al resto de especies de *Ingeae*. Este último contiene dos nodos, en uno de los cuales se encuentran dos clados, uno conteniendo a *Faidherbia albida* como taxón hermano del clado A (*Hesperalbizia* + *Lysiloma*, 82% BS), y el otro a los clados correspondientes al grupo del Viejo Mundo y a la alianza *Pithecellobium*. En el otro nodo del clado mayor de *Ingeae* se encuentran dos clados más, el primero contiene a B (Alianza *Abarema*, 98% BS) y a C (*Albizia* del Nuevo Mundo, 95% BS), y el segundo a *Macrosamanea* + *Pseudosamanea* (D) como hermano de otro clado en el cual, además de *Enterolobium contortisiliquum* que aparece colapsado en la base, se encuentran los clados E (*Samanea*, 68% BS) y F (*Albizia* del Viejo Mundo + *Cathormion*, 61% BS).

trnK

El árbol resultante de éste análisis se encuentra pobremente resuelto. Las especies de los géneros *Samanea*, *Hesperalbizia* y *Balizia* aparecen colapsadas en la base del primer nodo, junto con las de otros géneros de *Ingeae*. Las especies de *Albizia* del Viejo Mundo forman varios clados pequeños sin afinidad geográfica. Algunas especies de *Albizia* del Nuevo Mundo se encuentran colapsadas en la base en una politomía. C representa el clado mas grande de especies americanas de *Albizia* (72% BD) y se repite en todos los en todos los árboles de consenso presentados para los análisis de parsimonia e inferencia bayesiana como un subclado de las *Albizia* del Nuevo Mundo. *Albizia sinaloensis* aparece como grupo hermano de un subclado de especies asiáticas (g, 91%) que se repite en los árboles resultantes de todos los análisis de igual manera que el anterior, con poca variación en la topología y en las especies que lo conforman, entre las cuales se encuentra *A. julibrissin*, la especie tipo de *Albizia*. Estos resultados posiblemente estén relacionados con la poca variabilidad característica de los marcadores plastídicos y el reducido muestreo de taxones de interés para el estudio.

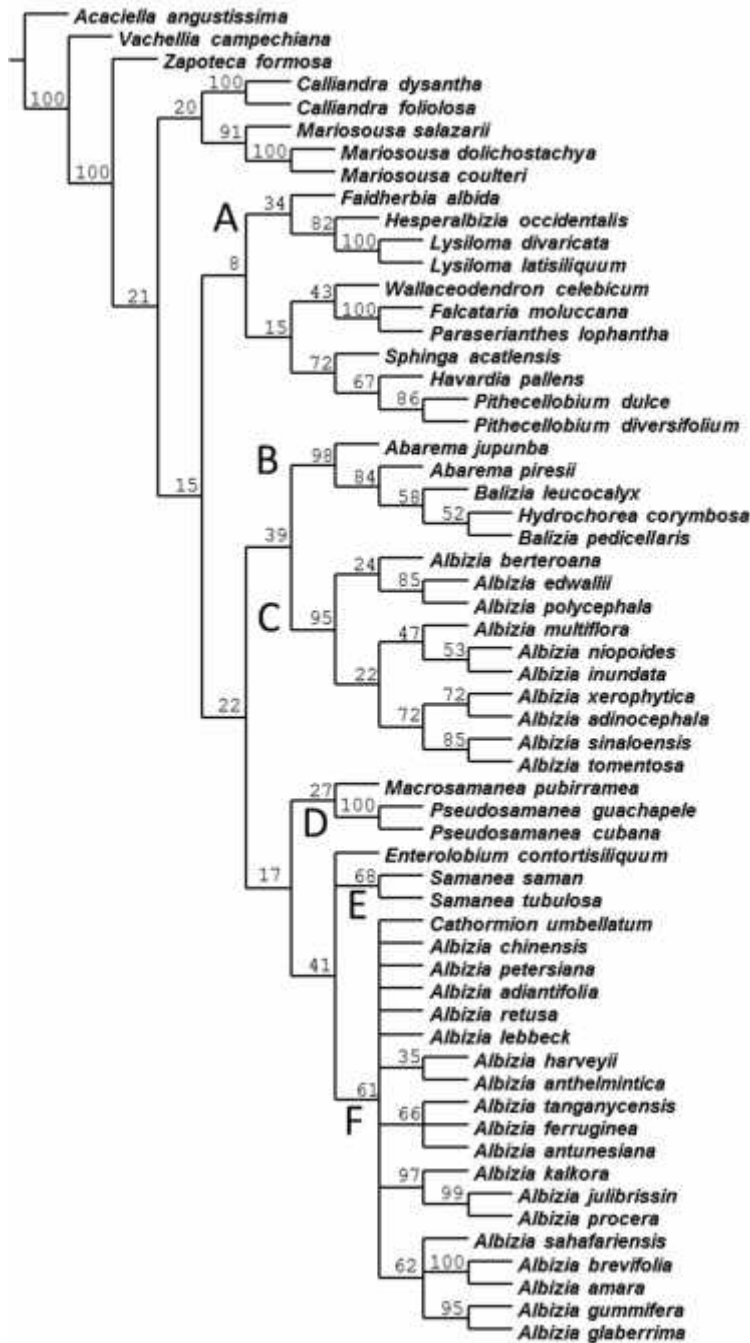


Figura 2.2 Árbol de consenso estricto del análisis de parsimonia del marcador ITS. En la parte superior de las ramas se muestran los apoyos de bootstrap. Los clados relativos a *Albizia* (segregados y relacionados) se indican en letras: *Hesperalbizia-Lysiloma* (A), Alianza *Abarema* (B), *Albizia* del Nuevo Mundo (C), *Pseudosamanea* (D), *Samanea* (E), *Albizia* del Viejo Mundo (F). Los clados señalados con letras se encuentran explicados bajo el apartado ITS en los resultados de análisis de parsimonia.

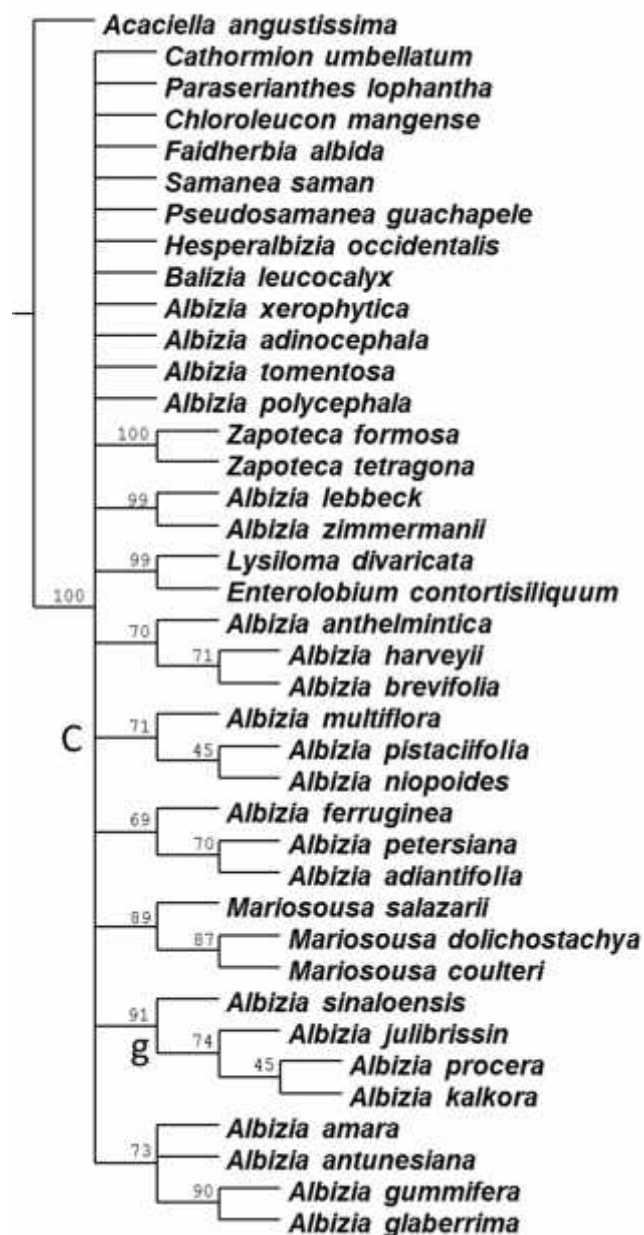


Figura 2.3 Árbol de consenso estricto del análisis de parsimonia del marcador *trnK*. En la parte superior de las ramas se muestran los apoyos de bootstrap. Los clados relativos a *Albizia* (segregados y relacionados) se indican en letras: *Hesperalbizia-Lysiloma* (A), Alianza *Abarema* (B), *Albizia* del Nuevo Mundo (C), *Pseudosamanea* (D), *Samanea* (E), *Albizia* del Viejo Mundo (F).

Análisis concatenado de parsimonia

Se realizó una prueba de congruencia de Farris (1994), la cual indicó que las matrices de los tres marcadores no eran significativamente incongruentes. Se procedió a realizar un análisis de parsimonia con una matriz concatenada de los tres marcadores. Se utilizaron 3 particiones, cada una correspondiente a un marcador. Los estadísticos se muestran en la tabla 2.1 El árbol de consenso resultante se muestra en la Figura 2.4. En el nodo A nuevamente la especie *Faidherbia albida* se encuentra como hermana del resto de Ingeae. En el siguiente nodo el clado *Hesperalbizia* + *Lysiloma* aparece como grupo hermano de otro clado que contiene a su vez dos clados. El primero contiene a los géneros *Macrosamanea*, *Pseudosamanea* (D) *Enterolobium*, *Samanea* (E) y las especies de *Albizia* del Viejo Mundo (F), refleja la misma topología interna en los árboles resultantes de los marcadores ETS e ITS. El segundo clado contiene a *Chloroleucon manguense* como hermano de otro clado que se divide en dos más, el primero corresponde al grupo del Viejo Mundo y el segundo contiene otros dos clados. El primero de ellos se divide en dos más, que corresponden a la Alianza *Pithecellobium* y al clado de *Calliandra* + *Zapoteca*. El segundo clado de este nodo refleja la topología encontrada en los árboles de ETS e ITS, conteniendo al clado de la Alianza *Abarema* (B, 94% BS) y al de las especies de *Albizia* del Viejo Mundo (C, 40% BS).

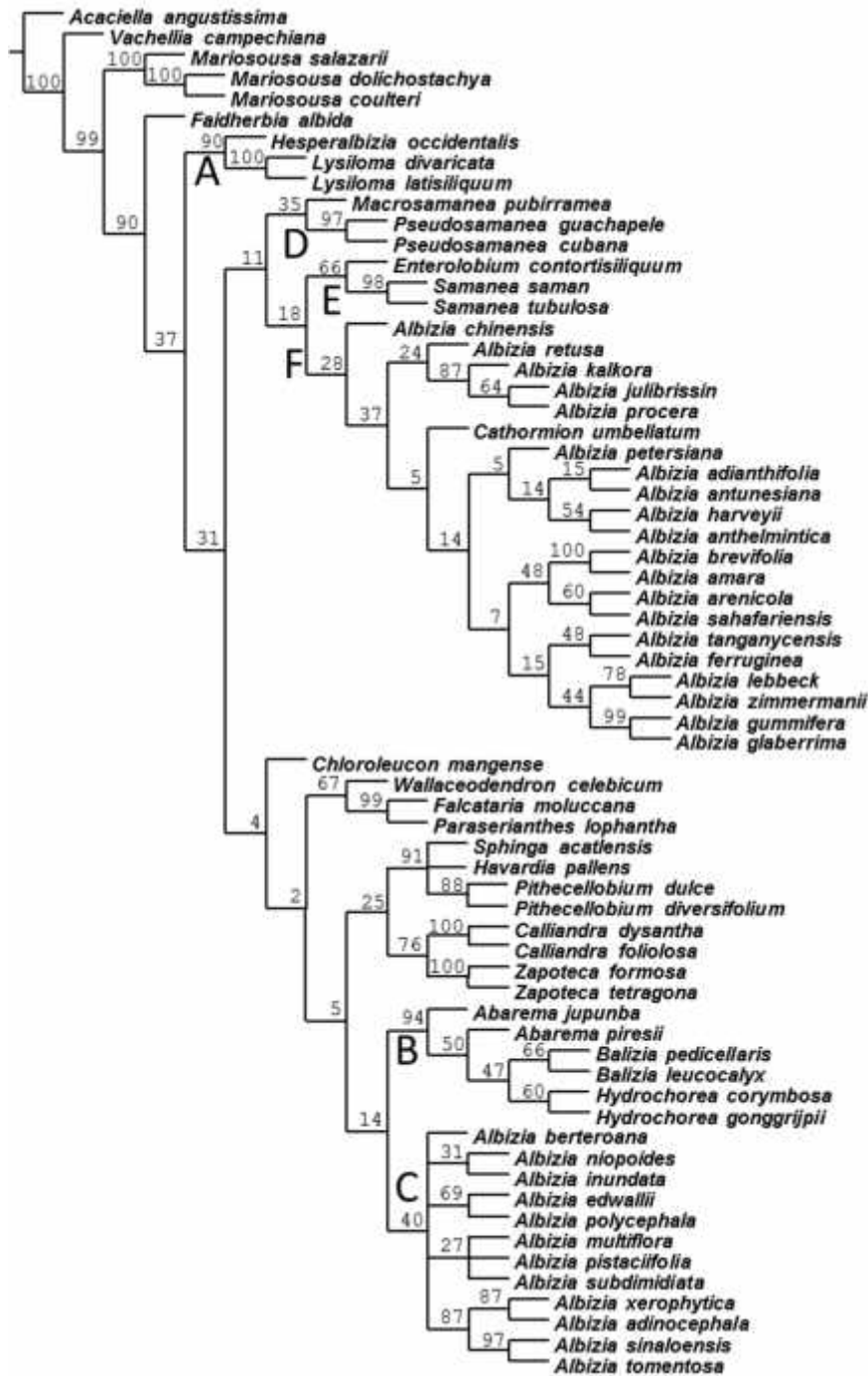


Figura 2.4 Árbol de consenso estricto del análisis de parsimonia concatenado (ETS, ITS, *trnK*). Se muestran los valores de Bootstrap. En la parte superior de las ramas se muestran los apoyos de bootstrap. Los clados relativos a *Albizia* (segregados y relacionados) se indican en letras: *Hesperalbizia-Lysiloma* (A), Alianza *Abarema* (B), *Albizia* del Nuevo Mundo (C), *Pseudosamanea* (D), *Samanea* (E), *Albizia* del Viejo Mundo (F).

Análisis bayesiano

El modelo de sustitución seleccionado para ETS e ITS fue GTR+ Γ y para trnK fue GTR+ Γ +I. Se desligó la estimación de los parámetros para cada partición (comando unlink) y se permitió la variación de la tasa global de manera independiente para cada partición (comandos prset applyto=(all), ratepr=variable). Se realizó un análisis de 3,000,000 de generaciones por el método de Monte Carlo via cadena de Markov Metropolis acoplado (MCMCMC) con un muestreo cada 300 generaciones, permitiendo detener el análisis al alcanzar un valor de convergencia topológica de 0.08 (stoprule=yes stopval=0.008) y dejando los demás parámetros tal y como se encuentran en MrBayes 3.1.2. El árbol generado fue visualizado y editado por medio de FigTree (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>) y se muestra en la Figura 2.5.



Figura 2.5 Árbol de consenso de mayoría obtenido del análisis bayesiano de los marcadores ITS, ETS y *trnK*. Se muestran los valores de probabilidad posterior. Se señalan en letras los clados principales de *Albizia* y sus relativos, algunos de los cuales se repiten en los análisis de los marcadores individuales: *Hesperalbizia-Lysiloma* (A), Alianza *Abarema* (B), *Albizia* del Nuevo Mundo (C), *Pseudosamanea* (D), *Samanea* (E), *Albizia* del Viejo Mundo (F).

En el árbol resultante (Figura 2.5) el clado de *Mariosousa* se encuentra como grupo hermano del clado que comprende a la tribu Ingeae, que se encuentra dividida a su vez en cinco clados: Zapoteca + Calliandra + Faidherbia (52% p.p.), Hesperalbizia + Lysiloma (A, 100% p.p.), Grupo del Viejo Mundo (98% p.p.), Alianza Pithecellobium (100% p.p.) y otro clado en el cual se encuentra el grupo núcleo de las especies de *Albizia* y sus géneros relativos (63% p.p.). Dentro de este último se encuentra colapsada la especie *Chloroleucon mangense*, así como dos clados más: El primero (82% p.p.) comprende a *Pseudosamanea* (D) + *Macrosamanea* como grupo hermano de *Samanea* (E), que a su vez es hermano de un clado que comprende a todas las especies incluidas de *Albizia* del viejo mundo + *Cathormion* (F). En el segundo clado se encuentran dos clados más, El primero corresponde a la alianza *Abarema* (azul, 100% p.p.) y el segundo a las especies de *Albizia* del nuevo mundo (C, 83% p.p.). Se puede observar que los soportes de probabilidad posterior son relativamente altos para los clados principales y aquellos que soportan a los segregados de *Albizia* y géneros relacionados.

Análisis bayesiano concatenado de marcadores moleculares y morfología

La matriz de caracteres moleculares fue concatenada con la matriz de caracteres morfológicos para un análisis de evidencia total. Las condiciones del análisis son las mismas del análisis bayesiano de marcadores moleculares y para los caracteres morfológicos se utilizó el modelo evolutivo de Jukes-Cantor (Figura 2.6).

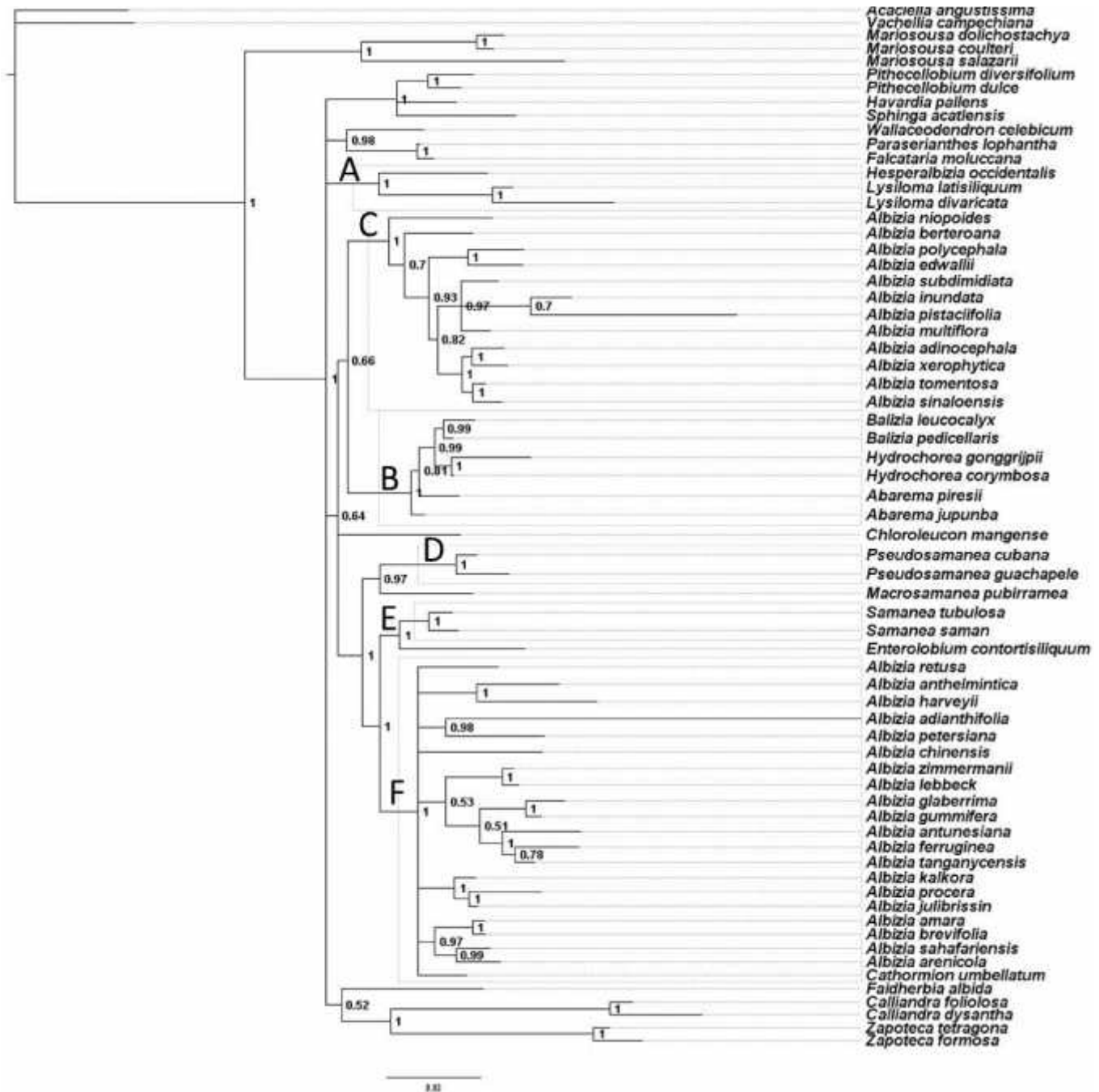


Figura 2.6 Árbol de consenso de mayoría obtenido del análisis bayesiano de la evidencia total (marcadores ITS, ETS y *trnK* + Morfología). Se muestran los valores de probabilidad posterior. Se señalan en letras los clados principales de *Albizia* y sus relativos, algunos de los cuales se repiten en los análisis de los marcadores individuales.: *Hesperalbizia-Lysiloma* (A), Alianza *Abarema* (B), *Albizia* del Nuevo Mundo (C), *Pseudosamanea* (D), *Samanea* (E), *Albizia* del Viejo Mundo (F).

La topología es exactamente la misma que en el análisis bayesiano de marcadores moleculares, pero el soporte de los clados de *Albizia* y géneros relacionados es considerablemente mayor. Por ejemplo *Albizia* del Nuevo Mundo (C) tiene un valor de 100% de probabilidad posterior, a comparación de 84% en el análisis de marcadores moleculares. Los clados de *Albizia* del Nuevo Mundo (C) y de la alianza *Abarema* (B) tienen correspondencia morfológica: En el primer grupo, las especies se distinguen por su venación palmada, crecimiento simpodial y ramas de origen proléptico con brotes dimórficos. El clado de *A. multiflora* y *A. pistaciifolia* comparte frutos indehiscentes con septos entre las semillas. La alianza *Abarema* comparte crecimiento monopodial de origen siléptico, ramas monomórficas, frutos lignescentes o coriáceos y venación pinnada en las especies de *Balizia*.

CAPITULO III

DISCUSION

Las propuestas taxonómicas de Barneby y Grimes (1996) con relación a los géneros americanos de la tribu Ingeae coinciden hasta el momento con los resultados de los análisis presentados. La mayoría de los géneros que los autores segregaron, por ejemplo *Balizia* y *Lysiloma*, forman en el presente estudio clados persistentes a través de la mayoría de los análisis y en muchos casos con buenos valores de soporte. En el caso del clado que contiene a *Hesperalbizia* y *Lysiloma*, este resultado ya ha sido registrado por Brown *et al.*, 2008 y recientemente por Iganci *et al.*, 2015. Barneby y Grimes (1996) mencionan que *Lysiloma* ha sido relacionada antes con *Albizia* pero la arquitectura de su inflorescencia es más similar a aquellas de los géneros *Chloroleucon* y *Enterolobium*. El caso de *Hesperalbizia* y *Lysiloma* requerirá un análisis más profundo para delimitar taxonómicamente estos taxones. Hasta la fecha todo parece indicar que son géneros hermanos y que forman un clado, equivalente a las alianzas propuestas por Barneby y Grimes (1996).

En el caso de los elementos Neotropicales y Paleotropicales del género *Albizia*, éstos aparecen en clados separados, con algunas excepciones. La Alianza *Abarema* (Fig. 11, clado B) se recupera como un clado monofilético, de manera similar a los resultados obtenidos por Iganci *et al.*, 2015, con la diferencia de que *Albizia subdimidiata* no se encuentra dentro de la alianza *Abarema* si no dentro del clado de *Albizia* del Nuevo Mundo (Figura 11, clado C). En esta alianza quedan incluidos *Abarema* y sus segregados (Iganci *et al.*, 2015), *Balizia* e *Hydrochorea*.

El grupo hermano de la Alianza *Abarema* es *Albizia* del Nuevo Mundo. Lo anterior tiene sentido al analizar la morfología de la especie, que corresponde a *Albizia* sección *Arthrosamanea* serie *Arthrosamanea sensu* Barneby y Grimes (1996), representada en el muestreo por *Albizia pistaciifolia*, la especie tipo de la sección. El clado de *Albizia* del Nuevo Mundo (señalado con la letra C en todos los arboles presentados) está formado por especies reconocidas por Barneby y Grimes (1996) como parte de *Albizia* sección *Arthrosamanea*, conformada por las especies nativas de América, que se distinguen por flores pequeñas (corola <6.5 mm) y androceo corto (<2 cm). En los análisis de ETS, ITS y

bayesianos, los géneros *Samanea* y *Pseudosamanea* aparecen separados de *Albizia*, en el primer y segundo nodos anteriores un clado conformado por las especies de *Albizia* del Viejo mundo (F). Este clado no se conserva en el análisis del marcador *trnK*, el cual tiene la menor resolución, si bien hay un subclado (Figura 2.3, subclado g) que persiste en todos los análisis con leves diferencias en el cual se encuentran las especies asiáticas *A. kalkora*, *A. procera* y *A. julibrissin* (tipo del género). Dentro del género *Albizia*, Barneby y Grimes (1996) proponen la sección *Albizia* para incluir aquellas especies paleotropicales cultivadas o naturalizadas en América. Esta sección se conforma por *A. procera*, *A. julibrissin*, *A. lebbeck* y *A. chinensis*, todas incluidas en los análisis. La sección se caracteriza por flores relativamente grandes (corola 7-12 mm) y androceo elongado, bastante más de 2 cm. En los ejemplares de herbario y la bibliografía consultados se observa que estos caracteres no se cumplen para todas las especies del viejo mundo, pero si consistentemente en este grupo de especies.

El clado de la Alianza Abarema es importante en relación a la discusión de caracteres comunes entre los segregados americanos de Barneby y Grimes (1996), particularmente *Balizia*, y algunas especies del Viejo Mundo que Rico Arce *et al.*, (2008) propone como base de la aceptación de un concepto amplio de *Albizia*. *Balizia* e *Hydrochorea* se diversificaron dentro de la cuenca del Amazonas, en donde han sufrido respuestas morfológicas y cambios en sus rasgos ecológicos que llevaron a su diversificación (Iganci *et al.*, 2015).

Las especies de *Hydrochorea* se encuentran generalmente cerca de los ríos o en áreas periódicamente inundadas y su especialización a este tipo de ambientes es evidente en sus estrategias de dispersión de semillas en agua, facilitadas por su fruto lomentiforme, mientras que *Balizia* no necesariamente se dispersa en ambientes riparios si no que se puede establecerse en bosques de tierra firme; sus frutos son leñosos, indehiscentes o tardíamente dehiscentes y no siempre se parten en segmentos (Iganci, 2015; Barneby y Grimes 1996). Esta asociación entre la forma y dehiscencia del fruto tipo lomento y la dispersión de semillas por medio del agua pueden explicar en parte la observación de caracteres del fruto tan similares a *Balizia* e *Hydrochorea* en las especies *Albizia dolichadena* y *Albizia rosulata*, mencionadas por Rico Arce (1999) y también en *Cathormion*, ya que estas tres especies Malayo-australianas se distribuyen cerca de corrientes de agua, en bosques ribereños o pantanosos, las primeras dos frecuentemente creciendo juntas. En este sentido, las presiones ambientales son responsables de cambios convergentes en la

morfología y ecología. Patrón señalado anteriormente por Barneby y Grimes (1996): estos caracteres han surgido más de una vez dentro de la tribu Ingeae, ya que se trata de rasgos que han brindado una ventaja frente a las condiciones ecológicas de hábitats particulares como los riparios. Por lo tanto la morfología del fruto en *Albizia rosulata*, *Albizia dolichadena* y las especies de *Balizia* no refleja necesariamente una relación filogenética. Este también es el caso de las especies americanas de *Albizia* sección *Arthrosamanea* (Barneby y Grimes, 1996) (Figura 9), identificado como el clado C, que incluye tres series *Arthrosamanea*, *Multiflorae* e *Inundatae*, las cuales se distribuyen desde Panamá hacia gran parte Sudamérica a lo largo de la cuenca del Amazonas, en hábitats similares a aquellos ocupados por los géneros *Balizia* e *Hydrochorea* y a semejanza de estos, presentan frutos más o menos leñosos, articulados e indehiscentes, algunos partiéndose en segmentos monospermos a través de los sulcos de las valvas (o en el caso de *A. inundata* un criptolomento, dehiscente por las suturas pero el endocarpo septado en paquetes monospermos), a diferencia de *Albizia* sección *Parviflorae*, la cual presenta frutos dehiscentes de vaina papirosa, más bien continua, y se distribuye en Norte y Centroamérica o en bosques estacionalmente secos, pastizales y algunas veces bosques húmedos de Sudamérica.

La observación de paralelismos o convergencia (analogías en grupos filogenéticamente cercanos) entre especies que existen en hábitats similares es frecuente y existen otros casos dentro de la tribu Ingeae, tales como los frutos de vaina curva o espiralada con endocarpo rojo y semillas con la mitad de la testa transparente en *Pararchidendron* y *Abarema*, a los cuales Lewis *et al.*, (2005) incluye en la misma alianza, sin embargo según los resultados de Iganci *et al.*, (2015), *Pararchidendron* no forma parte de la alianza y estos caracteres parecen ser otro rasgo que ha evolucionado varias veces dentro de Ingeae.

Si bien las relaciones entre las especies Paleotropicales no están completamente resueltas, el presente estudio aporta el conocimiento necesario para finalmente distinguir la relación filogenética entre las especies de *Albizia* del Viejo y Nuevo Mundo a la luz de la evidencia molecular y morfológica, tal como recomienda Rico-Arce (1999).

En términos nomenclaturales, este clado correspondiente a las especies de *Albizia* del Nuevo Mundo (clado amarillo en todos los análisis) ya ha recibido dos nombres válidamente publicados; en primer lugar *Pseudalbizia* publicado por Britton & Rose (1928)

y posteriormente, *Arthrosamanea* publicado por Britton & Killip (1936). En concordancia con el Principio III del Código Internacional de Nomenclatura (McNeill *et al.*, 2012) recuperamos el primero de estos nombres y realizamos las correspondientes combinaciones nuevas para las especies del *Albizia* del Nuevo Mundo incluidas en los presentes análisis.

Descripción del género

Pseudalbizzia Britton & Rose, N. Ame. Fl. 23: 48. 1928. Tipo: *Pseudalbizzia berteriana* Britton & Rose.

Arthrosamanea Britton & Rose ex Britton & Killip, Ann. New York Acad. Sci. 35: 128, 1936. *Albizia* sección. *Arthrosamanea* (Britton & Rose) Barneby & Grimes, Mem. New York Bot. Gard. 74: 23–25. 1996. Tipo: *Arthrosamanea pistaciifolia* Britton & Rose.

Pithecolobium sección *Samanea* serie *Parviflorae* [sic] Benthams, Trans. Linn. Soc. London 30: 591.1875. Lectotipo: *Pithecolobium polycephalum*.

Flores pequeñas en relación a las especies de *Albizia* del Viejo Mundo, ya sea sésiles o pediceladas, la corola de las periféricas 2,5-6,5 mm y el androceo 6-17 mm. Vainas papirosas, coriáceas, o gruesamente lignescentes, las suturas ya sea prominentes, inmersas, o estrechamente aladas; dehiscencia inerte, a través de uno o ambos puntos de sutura, o indehiscentes, o las valvas se parten tardíamente en artículos monospermos, el fruto en una especie es un criptolomento, el epicarpio continuo pero el endocarpio segmentado.

Dieciocho especies todas americanas distribuidas desde el sureste de México hasta el norte de Argentina, incluyendo las Antillas Mayores. Se distinguen de la mayor parte de las especies de Ingeae americanas similares en su aspecto general mediante la nervación de los folíolos, pero cuando falla esta distinción, como en *Enterolobium* y algunas especies de *Abarema*, el tallo determinado carente de brotes silépticos que dan lugar a ramas vegetativas es decisiva. Los géneros *Pseudosamanea*, *Samanea* y *Balizia* sec. *Leucosamanea* difieren aún más en las flores periféricas más grandes, a menudo

suelatamente umbeladas (corola de 7-15 m m) que nacen en su mayoría de pedúnculos axilares, no en pseudoracimos compuestos, y en sus frutos característicos; mientras que el género *Hydrochorea*, muy similar a los miembros de la serie *Arthrosamanea* de Barneby y Grimes (1996) en sus frutos lomentiformes, se diferencia no sólo en la nervadura pinada de sus folíolos, sino también en el ovario truncado. Las descripciones detalladas, la distribución geográfica, muestras representativas de todas las especies y claves para identificarlas se pueden encontrar en Rico *et al.*, (2008), Barneby y Grimes (1996) y en Linares (2005).

Pseudalbizzia adinocephala (Donn. Sm.) G. Avilés y R. Duno, comb. nov. *Pithecellobium adinocephalum* Donnell Smith, Bot. Gaz. Crawfordsville. 57: 419. 1914. *Pithecellobium discolor* Pittier, Contr. U.S. Natl. Herb. 20: 464. 1922, nom. illeg. *Albizia adinocephala* (Donn. Sm.) Record., Trop. Woods 10: 22. 1927. TIPO: COSTA RICA. La Verbena, San José, Tonduz 9077 (Lectotipo: US, designado por Barneby & Grimes, 1996), Isolectotipos: G!, NY, US).

Pseudalbizzia adinocephala se distribuye en el sur de México (Oaxaca y Chipas) y toda Centro América hasta Panamá. Crece en bosque ribereño en tierras bajas hasta los 1100 metros sobre el nivel del mar. Barneby y Grimes (1996) reportaron los siguientes nombres comunes: *Gavilancillo*, *palometa* (Guatemala); *chaculatapa*, *chilpite* (*chipilse*), *conacaste blanco* (El Salvador) y *barbona* (Nicaragua).

Pseudalbizzia berteriana (de Candolle) Britton & Rose, N. Amer. Fl. 23:48. 1928. *Acacia berteriana* Balbis ex de Candolle, Prodr. 2: 470. 1825. *Pithecolobium berterianum* [sic] (Balb. ex DC.) Benth, London J. Bot. 3: 220. 1844. *Albizia berteriana* [sic] (Balb. ex DC.) M. Gómez, Dicc. Bot. Nom. Vulg. Cubanos y Puertoriquenos 10. 1889. *Feuilleea berteriana* [sic] (Balb. ex DC.) O. Kuntze, Revis. Gen. Pl. 1: 184. 1891. *Albizia berteriana* [sic] (Balb. ex DC.) Fawcett & Rendle, Fl. Jamaica 4: 145. 1920. *Cathormion berterianum* [sic] (Balb. ex DC.) Burkart, Darwiniana 13: 447. 1964. Tipo: REPUBLICA DOMINICANA, Sto. Domingo, C. L. G. Bertero, herbario Balbis, 1821. (Holotipo: TO, NY foto.).

Inga fragrans Macfad. Fl. Jamaica 1: 309. 1837. *Pithecolobium fragrans* (Macfad.) Benth. London J. Bot. 3: 220. 1844. TIPO: JAMAICA. Montañas de Port-Royal. Abajo de Moccha y Chesterfield works. Macfayden s. n. (Holotipo: K!).

Acacia litoralis A. Rich. Hist. Phys. Cuba, Pl. 467. 1846. TIPO: CUBA. s. l. R. de la Sagra s.n. (Holotipo: P!).

Pseudalbizzia berteriana se distribuye en las Antillas Mayores, en Cuba, La Española (República Dominicana) y Jamaica entre uno y 700 metros sobre el nivel del mar. Crece en matorrales o selva deciduas, común en suelos de origen calcáreos, ocasionalmente en serpentinas. Se conoce con los siguientes nombres comunes: Abey blanco, hoja menuda, moruro blanco (Cuba), candelon, corbano, corbano blanco (República Dominicana) (Barneby y Grimes, 1996).

Pseudalbizzia carbonaria (Britton) G. Avilés y R. Duno, comb. nov. *Albizia carbonaria* Britton, Sci. Surv. Porto Rico & Virgin Islands. 6(3): 348-349. 1926. *Pithecellobium carbonarium* (Britton) Niezgodá & Nevling, Phytologia 44: 310. 1979. Tipo: PUERTO RICO, estación forestal Río Piedras, s.f., C. L. Bates. 1924. (Holotipo NY!).

Albizia malacocarpa [sic] Standley ex Britton & Rose, N. Amer. Fl. 23: 44. 1928. — Tipo: EL SALVADOR, San Salvador, Calderon 2042. Sintipo, NY!; US].

Albizia sumatrana Steenis, Encycl. Ned. Ind., ed. 2, Suppl. 6: 864. 1931 & Blumea 5: 509, pi. 1. 1945.

Pseudalbizzia carbonaria se distribuye en Panamá, el norte de Colombia, Oeste de Venezuela e introducida como planta de sombra en cafetales en otras regiones de Centro América, Sudamérica y las Antillas; crece en bosques húmedos de tierras altas entre 700 y 1800 metros sobre el nivel del mar. Se conoce con los nombres comunes de: Carbonero, mucho, pinon y pisquin (Colombia) (Barneby y Grimes, 1996).

Pseudalbizzia barinensis (L. Cárdenas) G. Avilés y R. Duno, comb. nov. *Albizia barinensis* Cardenas, Ernstia 21: 5–8, f. sn. 1983. TIPO: VENEZUELA. Barinas, muy cerca de Punta de Piedra. 3-IV-1976 [fl., fr.], Lourdes Cardenas de Guevara 2273. (Holotipo: MY; isotipo: BMI, NY!, US!, VEN).

Pseudalbizzia barinensis se distribuye en Sudamérica, en Venezuela y Guyana entre 200 y 300 metros sobre el nivel del mar, crece en selvas deciduas (Barneby y Grimes, 1996).

Pseudalbizzia buntingii (Barneby & J.W. Grimes) G. Avilés y R. Duno, comb. nov. *Albizia buntingii* Barneby & Grimes, Mem. New York Bot. Gard. 74(1): 223. 1996. TIPO: VENEZUELA, Zulia, 25.11.1985 (fl.), *George S. Bunting 13370*. (Holotipo: NY).

Pseudalbizzia buntingii se distribuyen en Venezuela, endémica de la Cuenca del lago de Maracaibo, a 100 metros sobre el nivel del mar, se desconoce el hábitat original pero se asume que es la selva decidua (Barneby y Grimes, 1996).

Pseudalbizzia burkartiana (Barneby & J.W. Grimes) G. Avilés y R. Duno, comb. nov. *Albizia burkartiana* Barneby & Grimes, Mem. New York Bot. Gard. 74(1): 212. 1996. Brazil. Santa Catarina. *P. R. Reitz & R. M. Klein 14359*. (Holotipo: NY).

Pseudalbizzia burkartiana se distribute en Brasil y es endémica de los estados de Parana y Santa Catarina, crece en bosque de pinos entre 600 y 700 metros. El nombre común es Angico-branco (Barbeny & Grimes, 1996).

Pseudalbizzia coripatensis (Rusby) G. Avilés y R. Duno, comb. nov. *Pithecolobium coripatense* [sic] Rusby, Bull. New York Bot. Gard. 4: 349. 1907. basionimo imperfecte citato. *Albizia coripatensis* (Rusby) Schery, Ann. Missouri Bot. Gard. 37: 400. 1950. *Samanea coripatensis* (Rusby) Killip. Trop. Woods 63: 6. 1940. TIPO: BOLIVIA. Sur de Yungas [...] Coripata. 1894. *M. Bang 2176* (Holotipo: NY!, Isotipos: MI!, MINN, US).

Pseudalbizzia coripatensis se distribuye en Bolivia en departamento de La Paz entre 800 y 1400 metros sobre el nivel del mar, crece en bosque húmedos montanos.

Pseudalbizzia decandra (Ducke) G. Avilés y R. Duno, comb. nov. *Pithecolobium decandrum* [sic] Ducke, Arch. Jard. Bot. Rio de Janeiro 5: 121. 1930. *Albizia decandra* (Ducke) Barneby & Grimes, Mem. New York Bot. Gard. 74(1): 237. 1996. TIPO: BRASIL. PARA: Habitat in silvis non inundatis civitatis Pará circa Óbidos (Herb. Amaz. Mus. Pará 15.724, et HJBR 10174) et loco Serra do Dedal ad lacum Faro (HJBR 20198), ubi florebat Januário 1927 (legit *A. Ducke*) (Lectotipo: RB!, designado Barneby & Grimes, 1990, Isotipos: K!, NY!, U!, US!).

Pseudalbizzia decandra se distribuye en Sudamérica en Brasil, los estados de Amazonas y Pará, crece en bosques de tierra firme por debajo de los 100 metros sobre el nivel del mar (Barneby & Grimes, 1996).

Pseudalbizzia edwallii (Hoehne) G. Avilés y R. Duno, comb. nov. *Pithecolobium edwallii* [sic] Hoehne. Bol. Inst. Brasil. Sci. 2: 243. 1926. *Albizia edwallii* (Hoehne) Barneby & Grimes, Mem. New York Bot. Gard. 74(1): 209. 1996. TIPO: BRASIL. Sao Paulo. G. Edwall 5608 (Lectotipo: SP, designado por Barneby y Grimes, 1990).

Pseudalbizzia edwallii se distribuye en Sudamérica en regiones templadas del sureste de Brasil, Uruguay y norte de Argentina. Crece en bosques de araucaria y mata branca. Se conoce como farinha seca y Pau gambá (Barneby y Grimes, 1996).

Pseudalbizzia glabripetala (Irwin) G. Avilés y R. Duno, comb. nov. *Pithecellobium glabripetalum* Irwin, Mem. New York Bot. Gard. 15: 109, fig. 5. 1966. *Albizia glabripetala* (Irwin) G. P. Lewis & P. E. Owen. Legumes Ilha de Maracá 42. 1989. TIPO: VENEZUELA. British Guiana, Orealla, Rio Corantyne. Oct. 1879. G. S. Jenman 364. (Holotipo: NY!, Isotipos: BM! P!).

Pseudalbizzia glabripetala se distribuye en Sudamérica en el sureste de Venezuela, Guyana y Brasil. Crece en bosques húmedos inundables, ocasionalmente de *Mauritia flexuosa* y márgenes de sabana sobre arenas blancas. Se conoce como Angico (Brasil), y manariballi (Guyana) (Barneby y Grimes, 1996).

Pseudalbizzia inundata (Martius) G. Avilés y R. Duno, comb. nov. *Acacia inundata* Mart. Reise Bras. 1: 555. 1823. *Albizia inundata* (Martius) Barneby & Grimes, Mem. New York Bot. Gard. 74(1): 238. 1996. TIPO: BRASIL. Rio Sao Francisco, Minas Gerais. 1818, *Martius C.F.P. von 1659* (Holotipo: M!, isotipo: NY!).

Pseudalbizzia inundata se distribuye en Sudamérica en Brasil, Bolivia, Paraguay, Uruguay y norte de Argentina. Es una especie localmente dominante en los bosques húmedos inundables de la cuenca de los ríos Parana, Paraguay, Uruguay y Beni. Se conoce como Maloxo, paloflojo, timbo-atá, timbo blancoc (Barneby y Grimes, 1996).

Pseudalbizzia polycephala (Benth) G. Avilés y R. Duno, comb. nov. *Pithecolobium polycephalum* Benth, London J. Bot. 3: 219. 1844. *Albizia polycephala* (Benth) Killip ex Record, Trop. Woods 63: 6. 1940. TIPO: BRASIL. *Sello, Pohl*; near Rio de Janeiro, *Miers*, cerca de Ilheos, *Blanchet, n. 1848* (Lectotipo: K (*herb. Benth*) *Pohl 1420*, designado por Barneby y Grimes, 1990, isolectotipos: F!, K, NY!, US!).

Mimosa terminalis Vell. Fl. Flumin. 11: pl. 30. 1825. *Feuilleea terminalis* Kuntze, Revis. Gen. Pl. 1: 187. 1891.

Cathormion polycephalum (Griseb.) Burkart, Darwiniana 13(2–4): 448. 1964. *Enterolobium polycephalum* Griseb. Abh. Königl. Ges. Wiss. Göttingen. 24: 123. 1879. *Feuilleea polycephala* (Griseb.) Kuntze, Revis. Gen. Pl. 1: 188. 1891. *Arthrosamanea polycephala* (Griseb.) Burkart, Darwiniana 9: 69. 1949.

Pseudalbizzia polycephala se distribuye en Brasil, en los estados de Bahia, Ceara, Goias, Rio de Minas Gerais Janeiro entre 0 y 1600 metros sobre el nivel de mar, crece en caatinga y cerrado. Angico monjollo, cabuir, camunzé, comondongo, farinha seca; monzê (Barneby & Grimes, 1996).

Pseudalbizzia leonardii (Britton & Rose ex Barneby & J.W. Grimes). G. Avilés y R. Duno, comb. nov. *Albizia leonardii* Britton & Rose ex Barneby & Grimes. Mem. New York Bot. Gard. 74(1): 216–217. 1996. TIPO: HAITI. Dept. du Nord: en matorral seco, Atalaye, 26 nov 1925, E. C. *Leonard 7490*. (Holotipo: US!, clastotipo NY!).

Pseudalbizzia leonardii se distribuye en la Isla de la Española (Haiti) en matorral muy seco entre 130 y 350 metros sobre el nivel del mar, es aparentemente una especie rara (Barneby y Grimes, 1996).

Pseudalbizzia multiflora (Kunth) G. Avilés y R. Duno comb. nov. *Acacia multiflora* Kunth. Nov. Gen. Sp. (quarto ed.) 6: 277–278. 1823. *Pithecolobium multiflorum* (Kunth) Benth, London J. Bot. 3: 220. 1844. *Feuilleea multiflora* (Kunth) O. Kuntze, Revis. Gen. Pl. 1: 188. 1891. *Albizia multiflora* (Kunth) Barneby & J.W. Grimes. Mem. New York Bot. Gard. 74(1): 234. 1996. TIPO: PERÚ, San Felipe, 980 m, *Bonpland & Humboldt 3562* (Lectotipo P!, designado por Barneby 1990).

Pithecolobium weberbaueri Harms, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 16: 350. 1919. Tipo: Peru: Depart. Cajamarca, Prov. Jaen, Tal des Maranon zwischen Jaen u. Bellavista, 5°30'-5°40'S Br., 600 m, April 1912, A. *Weberbauer* no. 6207 (Holotipo: B, Isotipo: GH).

Albizia paucipinnata Schery, Ann. Missouri Bot. Gard. 37: 400. 1950. *Pithecellobium paucipinnatum* (Schery) A. Gentry & C. Dodson in A. Gentry, Ann. Missouri Bot. Gard. 75: 1438. 1988. Ecuador. El Oro, a lo largo del Rio Amarillo corriente arriba desde Portovelo [Portoviejo], 640-760 m. s.f., J. A. *Steyermark* 54035 (Holotipo: MO!, isotipos: F!, NY!).

Pseudalbizzia niopiodes (Spruce ex Benth.) G. Avilés y R. Duno, comb. nov. *Pithecolobium niopoides* [sic] Spruce ex Benth., Trans. Linn. Soc. London 30: 591. 1875. *Feuilleea niopoides* (Spruce ex Benth.) Kuntze. Revis. Gen. Pl. 1: 188. 1891. *Albizia niopoides* (Spruce ex Benth.) Burkart. Legum. Argent., ed. 2: 542. 1952. TIPO: BRASIL. Pará, Santarem. *Spruce 1088, Herb. Bentham* (Lectotipo: K!, seleccionado por Rico Arce 1992) .

Pithecellobium caribaeum Urb., Symb. Ant. 2: 260. 1900. *Albizzia caribaea* [sic] (Urb.) Britton & Rose. N. Amer. Fl. 23: 44. 1928. TIPO: TOBAGO. *Eggers 5920* (Lectotipo: K!, designado por Barneby y Grimes 1996, Isolectotipo: P!).

Pithecellobium hassleri Chodat, Bull. Herb. Boissier, ser. 2: 4: 483. 1904. *Albizia hassleri* (Chodat) Burkart, Darwiniana 7: 517. 1947. TIPO: PARAGUAY. San Bernardino. *E. Hassler 3719* (Lectotipo: K!, designado por Rico-Arce *et al.*, [2008], Isolectotipos: BM!, G!, NY, P).

Albizia richardiana King & Prain, Ann. Roy. Bot. Gard. (Calcutta) 9: 32. 1906. TIPO: INDIA. Calcutta; cultivado en los Jardines Botánicos, "Div. xvii" Mayo & Julio 1898, D. *Prain s.n.* (Lectotipo: K!, designado por Rico-Arce 2008, isolectotipo: K!).

Senegalia liebmanni Britton & Rose, N. Amer. Fl. 23: 116. 1928. TIPO: MEXICO. Oaxaca, s.l., s.f., *Liebmann 4380* (holotipo: US, isotipo: NY! [fragmento]).

Senegalia guacamayo Britton & Killip, Ann. New York Acad. Sci. 35: 142. 1936. *Acacia guacamayo* (Britton & Killip) Standl. Trop. Woods. 52: 26. 1937. *Albizia guacamayo* (Britton & Killip) Cárdenas, Ernstia 1: 133. 1992. TIPO: COLOMBIA. Santa Marta, Prado 1930. *S.J. Record 7* (Holotipo: NY!).

Barneby y Grimes (1996) reconocen dos variedades: *Albizia niopoides* (Bentham) Burkart var. *niopoides* que se distribuye en Centro América, Sudamérica hasta Bolivia y Paraguay, entre nivel del mar hasta los 1300 metros. Crece en selva decidua o semidecidua, selva de galería y bosque húmedo. Barneby y Grimes (1996) reportan los siguientes nombres comunes Tantacayo (Panama); wild tamarind (Grenada); guacamayo, tribunal (Colombia); carabeli, caro, hueso de pescado, turupia camburi chiquito (Venezuela); llambo paspaco, paspaco blanco (Peru), angico bronco, gurujuba (Brazil), jebió (Bolivia) y yvyrd-ju (yvir-d-yu) (Paraguay). La segunda variedad, *Albizia niopoides* var. *colombiana* (Britton & Killip) Barneby & Grimes se distribuye en Sudamérica en el noroeste de Colombia y noreste de Venezuela hasta los 150 metros sobre el nivel del mar. Crece en bosques semidecuidos. Barneby y Grimes (1996) reportan como nombre común a Guacamayo.

Pseudalbizia pistaciifolia (Willd.) G. Avilés & R. Duno, comb. nov. *Mimosa pistaciaefolia* [sic] Willd. Sp. PL 4: 1028. 1806. *Samanea pistaciaefolia* (Willd.) Dugand, Apunt. Hist. Nat. Dept. Atlantico 31. 1933. *Arthrosamanea pistaciifolia* (Willd.) Britton & Rose in Britton & Killip, Ann. New York Acad. Sci. 35: 128. 1936. *Cathormion pistaciaefolium* (Willd.) Burkart, Darwiniana 13: 446. 1964 *Albizia pistaciifolia* (Willd.) Barneby & Grimes, Mem. New York Bot. Gard. 74: 230. 1996. TIPO: VENEZUELA. Caracas. *F. Bredemeyer s.n., herbario Willdenow* (Holotipo: B).

Inga triflora G. Don, Gen. hist. 2: 394. 1832. *Mimosa triflora* (G. Don) Pavon ex Benth, Trans. Linn. Soc. London 30(3): 591. 1875. *Pithecolobium triflorum* [sic] (G. Don) Benth., Trans. Linn. Soc. London 30: 591. 1875. *Feuilleea triflora* (G. Don) Revis. Gen. Pl. 1: 189. 1891. TIPO: ECUADOR, Guayaquil. *Ruiz y Pavon s.n., herb. Lambert* (Holotipo: K).

Pithecolobium daulense [sic] Spruce ex Benth., Trans. Linn. Soc. London 30: 586. 1875. *Feuilleea daulensis* (Benth.) O. Kuntze, Rev. Gen. Pl. 1: 187. 1891. *Arthrosamanea daulensis* (Benth.) Killip ex Record, Trop. Woods 63: 6. 1940. *Cathormion daulense* (Benth.) Burkart, Darwiniana 13: 447. 1964. TIPO: ECUADOR Guayaquil. Río Daule cerca de Guayaquil, *R. Spruce, 6330*. (Holotipo: K!, Isotipos: BM!, NY!, P!).

Samanea guajacifolia Pittier, Arb. Arbust. Venez. 4-5: 53. 1926. Tipo: VENEZUELA. Guárico. El Sombrero, *H. Pittier 11441, 1924.*, (Holotipo: US!, Isotipos: G!, NY!).

Pseudalbizzia pistaciifolia se distribuye en norte de Sudamérica (Colombia y Venezuela) y Ecuador. Aparentemente muy común en Ecuador, en los alrededores de Guayaquil. Crece en selvas húmedas o anualmente inundables hasta los 250 metros sobre el nivel del mar. Barneby y Grimes (1996) reportan los siguientes nombres comunes: Guayacán cenega, guayacán chaparro, guayacán hobo (Colombia); carabali, quiebrahacho, vera macho (Venezuela), nance y tinto de bajos (Ecuador) (Barneby y Grimes, 1996).

Pseudalbizzia sinaloensis (Britton & Rose) G. Avilés y R. Duno, comb. nov. *Albizia sinaloensis* Britton & Rose. N. Amer. Fl. 23: 45. 1928. TIPO: MEXICO. Sinaloa, cerca de Fuerte. 1910. *Rose, Standley & Russell 13559*. (Holotipo: NY!).

Pseudalbizzia sinaloensis se distribuye en el noroeste de México en los estados de Sonora y Sinaloa, crece en matorales sobre suelos aluviales en valles por debajo de 200 metros. El nombre común es Palo Joso (Barneby y Grimes, 1996). Según Rico Arce *et al.*, (2008) y Barneby y Grimes (1996), *A. sinaloensis* es muy similar a *A. tomentosa* y el estatus de esta especie debe ser confirmado.

Pseudalbizzia tomentosa (M. Micheli) G. Avilés y R. Duno comb. nov. *Albizia tomentosa* (M. Micheli) Standl., J. Wash. Acad. Sci. 13: 6. 1923. *Pithecolobium tomentosum* M. Micheli, Mem. Soc. Phys. Genève 34: 285, tab. 28. 1903. TIPO: MÉXICO. Michoacán, rives de l'Espíritu Santo, 600 m. *Langlassé 107* (Lectotipo: US-385667!, designado por Standley 1922, Isolectotipos: G!, K!, P, NY(fragmento)).

Albizia hummeliana Britton & Rose, N. Amer. Fl. 23: 46. 1928. TIPO: BELIZE. Cerca de Hill Bank, New River Lagoon, 1926. *S.J. Record 27* (Holotipo: US; Isotipo: NY! (fragmento)).

Albizia nayaritensis Britton & Rose, N. Amer. Fl. 23: 47. 1928. TIPO: MEXICO. Nayarit; San Blas, La Palma, 20 m. 1923. *J. González Ortega 90* (Holotipo: US!, Isotipo: K!).

Albizia purpusii Britton & Rose, N. Amer. Fl. 23: 45. 1928. TIPO: MEXICO. Veracruz, Rancho Remudadero [19°15'N, 96°34' W]. 1922. *C.A. Purpus 8723* (Holotipo: NY! Isotipos: UC, US).

Pseudalbizzia tomentosa se distribuye en México, Guatemala y Belice, crece en selva seca, márgenes de la selva siempreverde y sabana arbolada desde el nivel del mar hasta 450 metros. Se conoce como Guejillo (guajillo), parotillo (SW Mexico), tepozonte (Veracruz) y cantemoc (Guatemala) (Barneby & Grimes, 1996).

Pseudalbizzia xerophytica (J. Linares) G. Avilés y R. Duno, comb. nov. *Albizia xerophytica* J. Linares, Revista Mex. Biodiversidad 76: 7, fig. 1-2. 2005. TIPO: HONDURAS. El Paraíso, Municipio Morocelí; Orillas de Quebrada Grande c. 3.9 km al NE de Morocelí por el camino hacia El Plan. 2002. J.L. Linares, G.M. Linares, D. Angulo, S. Zabala & R. Rivera 5674 (Holotipo: MEXU!, Isotipo: EAP).

Pseudalbizzia xerophytica se distribuye en Honduras, El Salvador y Nicaragua. Crece en selva decidua entre 600 y 1200 metros sobre el nivel del mar (Linares, 2005).

CAPÍTULO IV

CONCLUSIONES

Los análisis filogenéticos de evidencia molecular y morfológica no apoyan la monofilia del género *Albizia* (Leguminosae) tal como se encuentra circunscrita actualmente, por ejemplo, en Rico Arce *et al.*, (2008). Las especies asignadas a este género se pueden asignar a seis grupos monofiléticos distintos. Se confirma que los géneros *Pseudosamanea* (2 especies), *Hesperalbizia* (una especie), *Balizia* (3 especies) e *Hydrochorea* (cuatro especies) segregados por Barneby y Grimes (1996) con base en caracteres morfológicos, se mantiene como taxones independientes de *Albizia*. La posición de estos géneros es la siguiente: *Pseudosamanea* es el grupo hermano de *Macrosamanea*, ambos forman un clado con buen soporte; *Hesperalbizia* es el grupo hermano del género *Lysiloma* formando un clado con buen soporte, *Balizia* es el grupo hermano de *Hydrochorea* y a su vez están relacionados con *Abarema*, todos forman un clado también con un apoyo robusto. Por último, el resto de las *Albizia*, se dividen en dos grandes grupos, un clado del Viejo Mundo, incluyendo a la especie tipo del género, *Albizia julibrissin*; este clado incluye además a *Cathormion umbellatum* (especie asiática).

Todo este clado está relacionado a su vez con un clado formado por dos géneros americanos *Enterolobium* y *Samanea*. En segundo lugar se encuentra un clado que incluye un grupo especies de *Albizia* de México, Centro América y Sur América relacionado con el clado que incluye a *Abarema*, *Balizia* y *Hydrochorea*, también americanos (este clado también incluye especies tratadas anteriormente como *Albizia*).

Los análisis realizados apoyan resultados previos publicados desde principios del siglo XXI, por Luckow *et al.*, (2003) y de los de Iganci *et al.*, (2015) y Kyalangalilwa *et al.*, (2013). Los resultados de este estudio coinciden con las propuestas taxonómicas previas de Barneby y Grimes (1996, 1997) para los géneros americanos. En el caso de *Albizia*, también los análisis apoyan resultados previos (por ejemplo Luckow *et al.*, 2003; Kyalangalilwa *et al.*, 2013); el género no es monofilético, Sin embargo, es la primera vez que se incluyen un número importante de accesiones de *Albizia* tanto del viejo Mundo como del Nuevo Mundo. En el caso de las especies que conforman el clado del Nuevo Mundo, los resultados son suficientes y robustos para realizar cambios nomenclaturales a nivel de género, para lo cual se ha realizado una búsqueda de nombres ya existentes en la literatura. Para este clado se

han propuesto dos nombres; el primero es *Pseudalbizzia*, publicado en la flora de Norteamérica por Britton & Rose (1928) y el segundo, *Arthrosamanea*, publicado en el tratamiento de la familia Mimosaceae y Caesalpinaceae para Colombia (Britton & Killip, 1936). Ambos géneros son monotípicos y las dos especies fueron incluidas en el presente análisis. En este sentido, el nombre con prioridad nomenclatural es *Pseudalbizzia*. Por tal motivo, se proponen nuevas combinaciones para 18 especies de *Albizia* del Nuevo Mundo.

Estas especies están restringidas a México, Centroamérica, Sudamérica y las Antillas. Además de su afinidad geográfica, los análisis moleculares presentados, así como una serie de características morfológicas, separan este nuevo género, cuyo síndrome diagnóstico general es aquel descrito por Barneby y Grimes (1996) para *Albizia* sección *Arthrosamanea*. Son homogéneas en muchos de sus aspectos pero diversas en los últimos estados de desarrollo del fruto, dispersión de las semillas y en algunos casos en la heterocronía de las inflorescencias.

El género *Pseudalbizzia* aunque cuenta con descripciones muy completas (Barneby & Grimes, 1996; Rico-Arce, 2008) requiere todavía de una aproximación global que resuelva dudas y sobre todo reciba suficiente material en herbarios nacionales, en especial Colombia y Brasil para culminar un entendimiento general del mismo.

BIBLIOGRAFÍA

- Adams, M. A., J. Simon y S. Pfautsch (2010). Woody legumes: a (re) view from the South. *Tree physiology*, 30, 1072–1082.
- Adamski, D. (2008). Molecular phylogenetics and diversity of the *Acacia koa* complex based on DNA sequences and microsatellite markers. University of Hawaii (Disertación doctoral).
- Alejos-Velázquez L., M. Aragón y A. Cornejo (2014). Extracción y purificación de ADN, en: Herramientas moleculares aplicadas en ecología: aspectos teóricos y prácticos, Cornejo A., Serrato A., Rendón B, Rocha M. (eds). Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales/ Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático/Universidad Autónoma Metropolitana. México, D.F. pp 1-26.
- Allen, O. y E. Allen (1981). *The Leguminosae - A Source Book of Characteristics, Uses, and Nodulation*. The University of Wisconsin Press. pp. 812.
- Baldwin, B. G. y S. Markos (1998). Phylogenetic Utility of the External Transcribed Spacer (ETS) of 18S–26S rDNA: Congruence of ETS and ITS Trees of *Calycadenia* (Compositae). *Molecular phylogenetics and evolution* 10, 449-463.
- Baldwin, B. G. (1993). Molecular phylogenetics of *Calycadenia* (Compositae) based on ITS sequences of nuclear ribosomal DNA: Chromosomal and morphological evolution reexamined. *Am. J. Bot.* 80, 222–238.
- Barneby, R.C. y J.W. Grimes (1996). Silk tree, Guanacaste, Monkey's earring: a generic system for the synandrous Mimoseae of the Americas. Part I. *Abarema*, *Albizia* and allies. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 74, 1–292.
- Barneby, R.C. y J.W. Grimes, (1997). Silk tree, Guanacaste, Monkey's earring: a generic system for the synandrous Mimoseae of the Americas. Parte II. *Pithecellobium*, *Cajoba*, and *Zygia*. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 74, 1–149.

- Barneby, R.C. (1998). Silk tree, Guanacaste, Monkey's earring: a generic system for the synandrous Mimoseae of the Americas. Part III. *Calliandra*. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 74, 1–223.
- Bentham, G. (1865). Ordo LVII Leguminosae, en: *Genera Plantarum*, Bentham, G. y J.D. Hooker (eds.), Reeve y Co., London. pp. 434–600, 1001–1004.
- Bentham, G. (1875). Revision of the suborder Mimoseae. *Transactions of the Linnean Society of London* 30, 335–664.
- Britton, N.L. y J.N. Rose (1928). *North American Flora*. Parte I. (Rosales) Mimosaceae. 23, 48.
- Britton, N.L. y Killip E.P. (1936). Mimosaceæ and Cæsalpiniaceæ of Colombia. *Annals of the New York Academy of Sciences* 35, 128.
- Brown, G. K. (2008). Systematics of the tribe Ingeae (Leguminosae–Mimosoideae) over the past 25 years. *Muelleria*, 26, 27-42.
- Bremer, B., R. K. Jansen, B. Oxelman, M. Backland, H. Lantz, Y K.J. Kim. (1999). More characters or more taxa for a robust phylogeny - Case study from the coffee family (Rubiaceae). *Syst. Biol.* 48, 413-435.
- Bruneau, A., M. Mercure, G. P. Lewis y P. S. Herendeen. (2008). Phylogenetic patterns and diversification in the Caesalpinoid legumes. *Canadian Journal of Botany* 86, 697–718 .
- Brown, G. K., D. J. Murphy, J. T. Miller y P. Y. Ladiges. (2008). *Acacia* ss. and its relationship among tropical legumes, Tribe Ingeae (Leguminosae: Mimosoideae). *Systematic Botany*, 33, 739-751.
- Burnham, K. P., D. R. Anderson y K. P. Huyvaert. (2011). AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65, 23-35.
- Crisp, M. D., y J. J. Doyle (1995). *Advances in legume systematics*. Part 7: phylogeny. Royal Botanic Gardens. Kew. pp 371.

- Dieffenbach, C.W., T.M.J. Lowe, G.S. Dveksler (1995). General Concepts for PCR Primer Design, en: PCR Primer, A Laboratory Manual, Dieffenbach C.W., G.S. Dveksler (eds). Cold Spring Harbor Laboratory Press. New York. pp. 133-155.
- Doyle, J. J., J. A. Chappill, C. D. Bailey y T. Kajita (2000). Towards a comprehensive phylogeny of legumes: evidence from rbcL sequence and non-molecular data, en: Advances in legume systematics, Part 9, P. S. Herendeen y A. Bruneau (eds). Kew: Royal Botanic Gardens. pp. 1–20.
- Doyle, J. J., y M. A. Luckow (2003). The rest of the iceberg. Legume diversity and evolution in a phylogenetic context. *Plant Physiology* 131, 900-910.
- Elias, S. (1981). Mimosoideae, en *Advances in Legume Systematics* 1, Polhill, R.M. and Raven, P.H. (eds.), Royal Botanic Gardens, Kew. Richmond. pp. 143–152.
- Felsenstein, J. (1985). Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39, 783-791.
- Farris, J. S., M. Källersjö, A. G. Kluge, C. Bult. (1994). Testing significance of congruence. *Cladistics*, 10, 315–319.
- Fierro, F. (2014). Electroforesis de ADN. En *Herramientas moleculares aplicadas en ecología: Aspectos teorico practicos Mexico*, Cornejo A., Serrato A., Rendón B., Rocha M. (eds.). Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales/ Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático/Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. México, D.F. pp. 27-51.
- Fitch, W. M. (1971). Toward defining the course of evolution: minimum change for a specific tree topology. *Systematic Biology* 20, 406-416.
- Fitzhugh, K. (2006). The philosophical basis of character coding for the inference of phylogenetic hypotheses. *Zoologica Scripta* 35, 261-286.
- Gene Codes Corporation. Sequencher® version 4.1.4 sequence analysis software, Ann Arbor, MI USA <http://www.genecodes.com>

- Gentry, A. H. (1993). A field guide to the families and genera of woody plants of northwest South America (Colombia, Ecuador, Peru) with supplementary notes on herbaceous taxa. Conservation International. Washington, DC. pp 895.
- Goloboff, P. A. 1999. Analyzing large data sets in reasonable times: Solutions for composite optima. *Cladistics* 15, 415–428.
- Grimes, J. (1999). Inflorescence morphology, heterochrony, and phylogeny in the mimosoid tribes ingeae and acacieae (Leguminosae: Mimosoideae). *The Botanical Review*, 65, 317-347.
- Huelsenbeck, J. P., y Ronquist, F. (2001). MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17, 754-755.
- Iganci, J. R., M. V. Soares, E. Guerra y M. P. Morim (2016). A Preliminary Molecular Phylogeny of the Abarema Alliance (Leguminosae) and Implications for Taxonomic Rearrangement. *International Journal of Plant Sciences*, 177, 34-43.
- Jenner, R. A. (2004). Accepting partnership by submission? Morphological phylogenetics in a molecular millennium. *Systematic Biology* 53, 333-359.
- Johnson y Soltis (1994)
- Kajita, T., H. Ohashi, Y. Tateishi, C. D. Bailey y J. J. Doyle (2001). RbcL and legume phylogeny, with particular reference to *Phaseoleae*, *Millettieae*, and allies. *Systematic Botany* 26, 515-536.
- Kyalangalilwa, B., J. S. Boatwright, H. Daru, O. Maurin y M. Bank (2013). Phylogenetic position and revised classification of *Acacia* s.l. (Fabaceae: *Mimosoideae*) in Africa, including new combinations in *Vachellia* and *Senegalia*. *Botanical Journal of the Linnean Society* 172, 500-523.
- Lewis, G. P., B. Schrire y M. Lock (Eds.). (2005). *Legumes of the World*. Kew Royal Botanic Gardens. Richmond. pp. 592.

- Lewis, G.P. y L. Rico-Arce (2005). Tribe *Ingeae*, en Legumes of the World, Lewis, G., B. Schrire, B. Macinko y M. Lock (eds.). Kew Royal Botanic Gardens. Richmond. pp. 592.
- Linares, J. (2005). Especie nueva de *Albizia* (Leguminosae: Mimosoideae) de Centroamérica. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76, 7- 10.
- Lowry J.B., J.H. Prinsen, Y D. M. Burrows. 1994. *Albizia lebbek* - A promising forage tree for semiarid regions. En: Forage tree legumes in tropical agriculture. R. C. Gutteridge y H.M. Shelton (eds). CAB International, Oxford. pp. 75-83.
- The Legume Phylogeny Working Group (LPWG) (2017). A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *Taxon*, 66, 44-77.
- Luckow, M., Miller, J. T., Murphy, D. J. y T. Livshultz (2003). A phylogenetic analysis of the Mimosoideae (Leguminosae) based on chloroplast DNA sequence data, en Polhill, R.M. and Raven, P.H. (eds.), *Advances in Legume Systematics, Part 10*. Royal Botanic Gardens, Kew. Richmond pp. 197-220.
- McNeill, J., F.R. Barrie, W.R. Buck, V. Demoulin, W. Greuter, D.L. Hawksworth, P.S. Herendeen, S. Knapp, K. Marhold, J. Prado, W.F. Prud'homme van Reine, G.F. Smith, J.H. Wiersema, & N.J. Turland (eds).(2012). *International Code of Nomenclature for algae, fungi and plants (Melbourne Code) adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011*. *Regnum Vegetabile* 154. Koeltz Scientific Books, Germany.
- Miller, J.T. y R.J. Bayer. 2001. Molecular phylogenetics of *Acacia* (Fabaceae: *Mimosoideae*) based on chloroplast matK coding sequence and flanking trnK intron spacer regions. *American Journal of Botany* 88, 697-705.
- Miller, M.A., W. Pfeiffer y T. Schwartz (2010). Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees, en *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE) 2010*. New Orleans, pp 1 - 8.
- Mishler, B. D. 2009. Three centuries of paradigm changes in biological classification: Is the end in sight? *Taxon* 58, 61-67.

- Mohlenbrock, R.H. 1963. Reorganization of genera within tribe *Ingeae* of the Mimosoid Leguminosae. *Reinwardtia* 6, 429-442.
- Nielsen, I. (1981). Tribe 5. *Ingeae*, en *Advances in legume systematics* 1, Polhill, R.M. y P. H. Raven (eds.), Royal Botanical Gardens: Kew. Richmond pp. 173–190.
- Nielsen, I. (1983). Légumineuses – Mimosées 12, en *Flore de la Nouvelle-Calédonie et Dépendances*, J.-F. Leroy (ed.), Muséum National d'Historie Naturelle, Paris. pp. 3– 103.
- Nielsen, I. (1985). The Malesian species of *Acacia* and *Albizia* (Leguminosae–*Mimosoideae*). *Opera Botanica* 81, 1–50.
- Nielsen, I. (1992). *Flora Malesiana Mimosaceae* (Leguminosae– Mimosoideae). Foundation Flora Malesiana by Rijksherbarium/Hortus Botanicus, Leiden University, Holanda. pp 226.
- Nielsen, I., T. Baretta–Kuipers y P. Guinet (1984a). The genus *Archidendron* (Leguminosae – Mimosoideae). *Opera Botanica* 76, 1–120.
- Nielsen, I., P. Guinet y T.Baretta–Kuipers, (1984b). Studies in Malesian, Australian and Pacific *Ingeae* (Leguminosae–Mimosoideae): the genera *Archidendropsis*, *Wallaceodendron*, *Paraserianthes*, *Pararchidendron* and *Serianthes* (part 3). *Bulletin du Museum national d'histoire naturelle Paris*, ser 6 Sect. B. *Adansonia* 1: 79–111.
- Nixon, K C. (2002). *Winclada* ver. 1.0000. Publicado por el autor. Ithaca, NY. [Disponible en <http://www.cladistics.com>]
- Polhill, R.M. 1994. Classification of the Leguminosae and complete synopsis of Legume genera. En: *Phytochemical Dictionary of the Leguminosae*. Vol. 1: Plants and their constituents, Bisby, F.A., Buckingham, J. y Harborne, J.B. (eds.), Chapman y Hall, London. pp 1051.
- Posada, D. (2008). *jModelTest*: phylogenetic model averaging. *Molecular biology and evolution* 25, 1253-1256.

- Rico-Arce, M. de L. 2000. A new name for *Albizia elegans* (Ducke) L. Rico (Leguminosae: Mimosoideae). Kew Bulletin 55, 404.
- Rico-Arce, M.L. (1999) New combinations in Mimosaceae. Novon 9, 554–556.
- Rico-Arce, M. de L., & S. Bachman (2006). A taxonomic revision of *Acaciella* (Leguminosae, Mimosoideae). Anales del Jardín Botánico de Madrid 63, 2: 189-244).
- Rico-Arce, M. D. L., S. L. Gale y N. Maxted (2008). A taxonomic study of *Albizia* (Leguminosae: Mimosoideae: Ingeae) in Mexico and Central America. Anales del Jardín Botánico de Madrid 65, 255-305.
- Rico Arce, M. de L., Sousa S., M. & Fuentes S., S. 2000. *Guinetia*: a new genus of the tribe *Ingeae* (Leguminosae: Mimosoideae) from Mexico. Kew Bulletin 54, 975-981.
- Scotland, R. W., Olmstead, R. G., y Bennett, J. R. (2003). Phylogeny reconstruction: the role of morphology. Systematic Biology 2, 539-548.
- Serrato-Díaz, A. y Ramos-Ortiz, S. (2014). DGGE: Electroforesis en gel con gradiente desnaturizante. En Cornejo A., Serrato A., Rendón B., Rocha M. (eds.) Herramientas moleculares aplicadas en ecología: aspectos teóricos y prácticos. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales/ Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático/Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. México, D.F. pp. 27-52.
- Simpson. (1961) Principles of Animal Taxonomy. Columbia University Press, New York. pp 247.
- Souza de R., E., M. Krishnaraj, L. de Queiroz. 2016. *Sanjappa*, a new genus in the tribe Ingeae (Leguminosae: Mimosoideae) from India. Rheedeia 26(1): 1-12
- Sousa de R., E., G. P. Lewis, F. Forest, A. S. Schnadelbach, C. van den Berg, L. P. de Queiroz. 2013. Phylogeny of *Calliandra* (Leguminosae: Mimosoideae) based on nuclear and plastid molecular markers. Taxon 62: 1201-1220.
- Villaseñor J. L. 2016. Checklist of the native vascular plants of Mexico. Revista Mexicana de Biodiversidad 87, 559–902.

Wiens, J. J. (2004). The role of morphological data in phylogeny reconstruction. *Systematic Biology* 53, 653-661.

Wojciechowski, M. F., M. Lavin y M. J. Sanderson (2004). A phylogeny of legumes (Leguminosae) based on analysis of the plastid matK gene resolves many well-supported subclades within the family. *American Journal of Botany* 91, 1845–1861.

Yahara, T., Javadi, F., Onoda, Y., de Queiroz, L. P., Faith, D. P., Prado, D. E. y Nkonki, T. (2013). Global legume diversity assessment: concepts, key indicators, and strategies. *Taxon* 62(2): 249-266.