



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO DE BOTÁNICA

REVISIÓN DE LA TRIBU HAMELIEAE (RUBIACEAE) CON UN ENFOQUE MORFO-ANATÓMICO

DORISMILDA MARTÍNEZ CABRERA

T E S I S

**PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE**

DOCTORA EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

2007

REVISIÓN DE LA TRIBU HAMELIEAE (RUBIACEAE) CON UN ENFOQUE MORFO-ANATÓMICO

Dorismilda Martínez Cabrera, Dra.
Colegio de Postgraduados, 2007

Resumen

Los caracteres morfológicos y anatómicos (corteza, madera, hoja, pecíolo y flor) de seis de los siete géneros de la tribu Hamelieae y otras especies de Rubiaceae se describen y comparan por primera vez con los objetivos de evaluar su potencial taxonómico en la circunscripción de la tribu y a través de un análisis de máxima parsimonia poner a prueba la monofilia de la tribu con base en 75 caracteres estructurales, poner a prueba la monofilia de los géneros de Hamelieae y proponer una hipótesis de las relaciones de parentesco entre éstos. Además de apoyar la posición taxonómica de *Plocaniophyllon* en Hamelieae, el cual ha tenido una clasificación controversial a nivel genérico y tribal y reevaluar la inclusión de *Syringantha* en la tribu. Los resultados registran por primera vez para Hamelieae: los tipos de radios y la ornamentación de la punteaduras intervasculares en la madera; los tipos de venación y el patrón de ramificación de los órdenes de venación superior en la hoja, así como la diversidad en el arreglo del tejido vascular de la vena media y el pecíolo; la connación de los estambres, la forma de los filamentos y los óvulos ortótropos en la flor; además de que se confirma la presencia de los rafidios en todos los órganos de la planta, con excepción de la madera. La tribu Hamelieae se recupera como un grupo monofilético si se incluye en ella a *Syringantha* y *Plocaniophyllon*. Los caracteres que sustentan la monofilia de Hamelieae, son el arco de la vena media formado por parénquima, la traza foliar del pecíolo tipo I, las corolas amarillas, los estambres adnados a la base del tubo de la corola y más de diez óvulos ortótropos por lóculo, con el tegumento ocluido por taninos. La monofilia de los géneros y las relaciones de parentesco de éstos dentro de la tribu se recuperan por la combinación de caracteres tales como: tipo de radios en la madera, ornamentación de las punteaduras intervasculares en la madera, patrón de ramificación de las venas cuaternarias en la hoja, tipo de traza foliar; así como el número de lóbulos del cáliz y corola, el tipo de estivación, la forma de los filamentos, la forma del estigma, la hipodermis del hipantio y el número de lóculos en el ovario de la flor; el tipo fruto abayado o capsular y la dehiscencia de este último. El reconocimiento de *Plocaniophyllon* se apoya por la ramificación admedia en las venas cuaternarias, la esclerificación en todos los órdenes de venación, la estivación alternativa y el fruto capsular con dehiscencia loculicida y septicida, combinación única de atributos estructurales. Este estudio demuestra que los caracteres estructurales son una fuente de datos con señal filogenética en Rubiaceae a diferentes niveles de la clasificación.

HAMELIEAE TRIBE (RUBIACEAE) REVISION WITH A MORPHO-ANATOMICAL APPROACH

Dorismilda Martínez Cabrera, Dra.
Colegio de Postgraduados, 2007

Abstract

The morphological and anatomical (bark, wood, petiole, foliar lamina, and flower) characters of six of the seven genera of the tribe Hamelieae and other species of Rubiaceae were described and compared for the first time with the main purpose to evaluate their taxonomic potential in the circumscription of the tribe. A maximum parsimony analysis was performed to evaluate the tribe and genera monophyly as well as to give a hypothesis of their relationships based on 75 structural characters. In addition, it was also tested that *Plocaniophyllon* is a member of Hamelieae, genus which has had a controversial generic and tribal classification, and also to re-evaluate the inclusion of *Syringantha* in the tribe. The results describe for the first time for Hamelieae the type of wood rays, the intervacular vestured pits, the leaf venation patterns, the ramified high order veins pattern, the diversity of vascular tissue in the midvein and leaf trace, the stamens connation, the filaments shape, and the orthotropous ovules. The occurrence of raphides was confirmed in all plant organs, except for wood in which they are present only in two genera. Hamelieae is recovered as monophyletic if *Syringantha* and *Plocaniophyllon* are included. Various characters are recovered as the synapomorphies which support the monophyly Hamelieae: midvein with an arc of parenchyma cells, leaf trace type I, yellow corolla, stamens adnated to the base of the corolla tube and more than ten orthotropous ovules per locule with tannins in their integument. Within Hamelieae, genera are supported by a combination of different characters as for type of wood rays, intervacular vestured pits types, ramified pattern of quaternary veins in the leaves, leaf trace types; as well as number of floral parts, aestivation type, filament and stigma shape, occurrence of hypodermis in the hypanthium; and type of fruit and its dehiscence. *Plocaniophyllon* has admedial ramified quaternary veins, all order of veins with sclerenchyma, alternative aestivation and capsular fruits with loculicida and septicida deshiscence, combination of characters that are unique to this genus. Moreover, this study suggests that structural characters are a data set with phylogenetic signal in the Rubiaceae at different levels of the classification.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada (No. 159282), para la realización de mis estudios de doctorado. Al Colegio de Postgraduados y al programa de Botánica por las facilidades brindadas para la realización de este trabajo.

A la Dra. Teresa Terrazas por su invaluable apoyo en mi formación académica y dirección de ésta investigación. Su ejemplo de trabajo, disciplina y valiosas sugerencias para la realización y revisión, del presente trabajo.

A la Dra. Helga Ochoterena por su entusiasmo, sugerencias y la revisión crítica durante el desarrollo de este estudio.

A los Drs. Hilda Flores Olvera, Lauro López Mata y Lucero del Mar Ruiz por la asesoría y revisión de tesis.

Al Dr. Miguel Pérez Farrera, la Biol. Nayeli Martínez y el Biol. Rubén Martínez, por su incondicional apoyo en la recolecta del material de campo en el estado de Chiapas.

A Eduardo, Gabriel, Jorge, Mario y Pedro Francisco por su ayuda en la recolecta del material de campo en los estados de Guerrero, Hidalgo, Jalisco y México.

A mis amigas Victoria y Eva que en todo momento me brindaron su apoyo y me ayudaron a superar los momentos difíciles.

DEDICATORIA

Grandiosas son las obras del Señor, las profundizan los que en ellas se complacen (Salmo 111: 2).

A mi mamá por su amor, ejemplo y apoyo incondicional para lograr mis metas profesionales.

A mis sobrinos, Yesica y Jorge por su alegría y amor en todo momento.

CONTENIDO

.....**Página**

ÍNDICE DE CUADROS.....	x
ÍNDICE DE FIGURAS.....	xi
INTRODUCCIÓN.....	1
I. MORFOLOGÍA, ANATOMÍA Y POSICIÓN TAXONÓMICA DE <i>Plocaniophyllon</i> Brandegei (RUBIACEAE): UN GÉNERO MONOTÍPICO ENDÉMICO A MESOAMÉRICA	
Resumen.....	6
Abstract.....	6
Introducción.....	7
Materiales y métodos.....	9
Resultados.....	11
Discusión.....	19
II. ANATOMÍA DE LA CORTEZA Y LA MADERA DE LA TRIBU HAMELIEAE	
Resumen.....	25
Abstract.....	26
Introducción.....	27
Materiales y métodos.....	28
Resultados.....	29
Discusión.....	46
III. ARQUITECTURA FOLIAR DE LA TRIBU HAMELIEAE Y OTRAS TRIBUS DE LA FAMILIA RUBIACEAE	
Resumen.....	52

Abstract.....	5
3	
Introducción.....	53
Materiales y métodos.....	55
Resultados.....	57
Discusión.....	72
IV. ANATOMÍA FOLIAR Y DEL PECIOLO DE LA TRIBU HAMELIEAE Y OTRAS RUBIACEAE	
Resumen.....	77
Abstract.....	7
8	
Introducción.....	79
Materiales y métodos.....	80
Resultados.....	81
Discusión.....	93
V. MORFOLOGÍA Y ANATOMÍA FLORAL DE LA TRIBU HAMELIEAE Y OTRAS RUBIACEAE	
Resumen.....	98
Abstract.....	9
9	
Introducción.....	100
Materiales y métodos.....	101
Resultados.....	102
Discusión.....	116

VI. ANÁLISIS CLADÍSTICO DE LA TRIBU HAMELIEAE (RUBIACEAE)	
Resumen.....	121
Abstract.....	12
1	
Introducción.....	122
Materiales y métodos.....	124
Resultados.....	125
Discusión.....	129
CONCLUSIÓN.....	134
LITERATURA CITADA.....	137
Apéndice 1.....	147
Apéndice 2.....	148
Apéndice 3.....	149
Apéndice 4.....	150
Apéndice 5.....	152
Apéndice 6.....	153
Apéndice 7.....	165

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro.....Págin

a

1. Caracteres morfológicos y anatómicos que distinguen a *Plocaniophyllon* de *Deppea*.....21
2. Caracteres anatómicos de la corteza y la madera de la tribu Hamelieae.....42
3. Caracteres de la arquitectura foliar de la tribu Hamelieae, *Syringantha* y otras Rubiaceae.60
4. Caracteres anatómicos foliares de la tribu Hamelieae y otros géneros de Rubiaceae.91
5. Características anatómicas de la hoja y pecíolo de la tribu Hamelieae y otras Rubiaceae.92
6. Caracteres morfológicos y anatómicos de la flor de Hamelieae y otros géneros de Rubiaceae.114

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura	Página
1. Morfología general de <i>Plocaniophyllon flavum</i> Brandegee.....	11
2. Anatomía de la corteza y la madera de <i>P. flavum</i>	13
3. Caracteres anatómicos de la hoja y el pecíolo de <i>P. flavum</i>	15
4. Anatomía floral de <i>P. flavum</i>	18
5. Anatomía de la corteza de la tribu Hamelieae y otros representantes de Rubiaceae.....	31
6. Caracteres anatómicos de la corteza de la tribu Hamelieae.....	32
7. Anatomía de la madera de la tribu Hamelieae.....	34
8. Anatomía de la madera de la tribu Hamelieae y otros géneros de Rubiaceae.....	35
9. Características anatómicas de la madera de la tribu Hamelieae.....	39
10. Asociación entre la altura de los individuos y cuatro caracteres cuantitativos del xilema secundario.....	45
11. Arquitectura foliar en los géneros de la tribu Hamelieae	59
12. Arquitectura foliar en algunos representantes de Rubiaceae.....	61
13. Patrón de venación de los géneros de Hamelieae.....	63
14. Rafidios y órdenes de venación superior de Hamelieae y otras Rubiaceae.....	65
15. Tipos de tricomas y contenidos en los géneros de la tribu Hamelieae.....	70
16. Diagramas de caja para los caracteres densidad de areolas, de vénulas y de rafidios para los géneros de Hamelieae y otras Rubiaceae.....	71

17. Anatomía foliar de la tribu Hamelieae y otras Rubiaceae.....	83
18. Anatomía foliar de la tribu Hamelieae.....	84
19. Diagramas de la vena media: arreglo del tejido vascular.....	86
20. Anatomía del pecíolo de los géneros de Rubiaceae estudiados.....	88
21. Diagramas de pecíolo: arreglo del tejido vascular.....	90
22. Caracteres anatómicos del cáliz de la tribu Hamelieae.....	103
23. Caracteres anatómicos de la corola de Hamelieae y otras Rubiaceae.....	104
24. Características anatómicas del androceo.	107
25. Caracteres anatómicos del gineceo de Hamelieae y otros géneros.....	108
26. Anatomía del gineceo de los miembros de Hamelieae.....	111
27. Uno de los árboles más parsimoniosos del análisis cladístico de Hamelieae.....	127
28. Árbol de consenso estricto con los valores de Bootstrap y Bremer.....	128

INTRODUCCIÓN

La familia Rubiaceae incluye aproximadamente 13,100 especies clasificadas en 611 géneros (World Checklist of Selected Plant Families, 2006) principalmente de distribución tropical y en su mayoría leñosas (Robbrecht, 1988; Mabberley, 1990). Morfológicamente son muy diversas, con formas de vida y características reproductivas muy variadas. Robbrecht (1988, 1993) propone una clasificación para la familia en la que incluye cuatro subfamilias Antirheoideae, Cinchonoideae, Ixoroideae y Rubioideae. De estas subfamilias, según los resultados de los análisis filogenéticos basados en datos moleculares se considera que Antirheoideae es polifilética, mientras que Rubioideae ha sido la más estable a través del tiempo, incluyendo la era de la incorporación de herramientas moleculares para la construcción de hipótesis filogenéticas y las propuestas de clasificaciones (Vedcourt, 1958; Bremekamp, 1966; Bremer, 1987; Robbrecht, 1988, 1993). No obstante, la tribu Hamelieae es una de sus notables excepciones. Tradicionalmente esta tribu se clasificó en la subfamilia Rubioideae, en gran medida por la presencia de rafidios; sin embargo, los análisis filogenéticos con base en caracteres moleculares que han incluido a especies de la tribu, indican que debe clasificarse dentro de Cinchonoideae (Bremer *et al.*, 1995; Andersson y Rova, 1999; Robbrecht y Manen, 2006).

Robbrecht (1988), señala que la subfamilia Rubioideae se caracteriza por presentar estípulas frecuentemente divididas, rafidios y estivación de la corola generalmente valvada, rara vez imbricada y contorta; mientras que la subfamilia Cinchonoideae se reconoce por las estípulas enteras, los rafidios generalmente ausentes y la estivación de la corola de valvada a imbricada. Dentro de la tribu Hamelieae se han incluido especies que presentan características morfológicas asociadas a ambas subfamilias. Se trata de especies de distribución neotropical, arbustivas o árboles pequeños, con estípulas interpeciolares enteras o divididas, rafidios presentes, estivación imbricada o contorta a la derecha, estambres fusionados a la base de la corola, polen colporado, de muy pequeño a grande, con elementos supratectales ausentes o presentes, ovario

2(-5) locular, con muchos óvulos, frutos carnosos o secos y semillas con células de la testa granuladas a tuberculadas (Robbrecht, 1988; Dessein *et al.*, 2005).

La propia circunscripción de la tribu Hamelieae también ha sido controversial, con clasificaciones que incluyen desde dos géneros (*Hamelia* Jacq. y *Hoffmannia* Sw., Verdcourt, 1958, 1976; Bremekamp, 1966; Elias, 1976) hasta once géneros (*Alibertia* A. Rich., *Axanthes* Blum., *Brignolia* DC., *Evosmia* Humb. & Bonpl., *Hamelia* Jacq., *Olostyla* DC., *Patima* Aubl., *Tepesia* Gartn., *Urophyllum* Jack et Wall, *Sabicea* Aubl. y *Schradera*, De Candolle, 1830; Edlicher, 1836). Más recientemente, Bremer (1987) redefine a la tribu con base en caracteres morfológicos entre los que destacan la inflorescencia ebracteolada o con escamas muy pequeñas, estivación de la corola imbricada quincuncial, alternada o rotada a la derecha, flores amarillas y tetrámeras con el pistilo usualmente bicarpelado y reconoce que está integrada por los géneros *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Deppea* Cam. & Schlecht., *Omiltemia* Standl. y *Pinarophyllon* Brandegee, delimitación que es aceptada por Robbrecht (1988). Este mismo autor, en su posterior revisión de la clasificación de Rubiaceae (Robbrecht, 1993) y con base a los comentarios de Lorence y Dwyer (1988), agrega a la tribu a los géneros *Eizia* Standl. y *Plocaniophyllon* Brandegee. McDowell (1996), resucitó el género monotípico *Syringantha* Standl. (considerado por Robbrecht, 1993, como un sinónimo de *Exostema* [Pers.] Rich. ex Humb. & Bonpl.). Además, McDowell, sugiere que *Syringantha* está estrechamente relacionado con *Hamelia*, con el que comparte la presencia de rafidios y las características morfológicas de la flor, sugiriendo que debe incluirse en Hamelieae. Recientemente, Robbrecht y Manen (2006), ampliaron los límites de la tribu e incluyeron a Hillieae (*Cosmibuena* Ruiz & Pav. y *Hillia* Jacq.), *Chione* DC. (formalmente clasificado en Chiococceae = grupo *Portlandia*), y *Cosmocalyx* Standl. En este estudio los autores analizan las secuencias de ADN de dos géneros de la tribu (*Deppea* y *Hamelia*), debido a que los géneros *Eizia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon* y *Syringantha*, reconocidos por Robbrecht (1993) como miembros de Hamelieae, no se han secuenciado. Por esta razón, en el presente estudio se considera la propuesta de clasificación de la tribu de Robbrecht (1993), como una de las más estables.

Los estudios anatómicos en Rubiaceae, en general, son escasos, pero se han enfocado principalmente en el estudio del xilema secundario destacando los de Solereder (1885, 1893, 1899; Jansen *et al.*, 2002). Sin embargo, es hasta 1969 que revive el interés por el estudio anatómico de los caracteres de la madera. Koek-Noorman en la década de 1970, sintetiza la información relacionada con la anatomía de la madera y propone dos tipos I y II para la familia con base en el tipo de fibras, la distribución de los vasos, el tipo de parénquima axial y las características de los radios. En trabajos posteriores se evaluó la utilidad de los caracteres anatómicos de la madera a diferentes niveles taxonómicos, como son algunas tribus o representantes de la subfamilia Rubioideae (Koek-Noorman, 1969a; Koek-Noorman, 1969b; Koek-Noorman, 1970, Koek-Noorman y Hogewed, 1974; Ter Welle *et al.*, 1983; Jansen *et al.*, 1997; Jansen *et al.*, 2001; Lens *et al.*, 2000). Jansen *et al.* (2002) hicieron la revisión de los caracteres en la familia, confirmando que los tipos de madera I y II *sensu* Koek-Normann, tienen valor taxonómico en la delimitación de las tribus.

En las Rubiaceae los estudios de arquitectura y anatomía foliar y del pecíolo son escasos y no se ha evaluado su potencial taxonómico en la familia (Metcalfé y Chalk, 1950; Hickey y Wolfe, 1975; Herman *et al.*, 1986; Kocsis *et al.*, 2004). Sin embargo, en otros grupos el valor diagnóstico de los caracteres anatómicos de la hoja y pecíolo apoyan el reconocimiento de géneros, la circunscripción de tribus o de familias (Metcalfé y Chalk, 1950; Smith y Stern, 1962; Engel, 1992; Mentink y Baas, 1992; Dickison y Weitzman 1996; Sandoval-Zapotitla y Terrazas, 2001; Aoyama y Graças-Sajo, 2003; Fariña *et al.*, 2003; dos Reis *et al.*, 2004; Souza *et al.*, 2004; Andrés-Hernández y Terrazas, 2006). En las Rubiaceae uno de los trabajos más relevantes es la revisión de Metcalfé y Chalk (1950) en la que presentan generalidades de la anatomía foliar, del pecíolo y de la madera en la familia.

Por otra parte, los caracteres anatómicos de la flor han confirmado su potencial apoyando la posición taxonómica de algunos géneros en las diversas tribus y subfamilias de Rubiaceae (Fukoka, 1978; Igersheim *et al.*, 1994; De Block, 1995; De Block y Igersheim, 2001; Piesschaert *et al.*, 2000; Piesschaert *et al.*, 2001; Desein *et al.*,

2001; Martínez-Cabrera *et al.*, en revisión). No obstante, dichos estudios se han concentrado en la descripción del estilo con presentación de polen secundaria, en el tipo de óvulo y en el reconocimiento del tipo de placentación, pero no se han comparado y evaluado otros caracteres. Por lo tanto, es importante evaluar si los caracteres anatómicos de los diferentes órganos, tienen valor taxonómico y/o filogenético dentro de la familia y el nivel jerárquico en el que resultan informativos.

Aunque se han evaluado los caracteres morfológicos en la circunscripción de Hamelieae, no existen estudios que hayan sometido a prueba los caracteres anatómicos de los géneros que conforman la tribu Hamelieae *sensu* Robbrecht (1993). Además, no se ha confirmado la clasificación de *Syringantha* en la tribu ni la de *Plocaniophyllon*. Por lo que, se plantean las siguientes preguntas: ¿tienen valor taxonómico los caracteres de la anatomía de la madera y la corteza, la arquitectura foliar, la anatomía foliar, del pecíolo y la flor, en la circunscripción de Hamelieae?, ¿apoyarán los caracteres morfológicos y anatómicos la circunscripción genérica y tribal de *Plocaniophyllon* en Hamelieae? ¿se recuperará la monofilia de Hamelieae y las relaciones de parentesco dentro de la tribu con caracteres estructurales? y ¿es *Syringantha* miembro de la tribu Hamelieae, quien es su género hermano?.

En la presente investigación se responde a estas preguntas en los siguientes seis capítulos. En el capítulo I, se describe la morfología y anatomía de *Plocaniophyllon flavum* Brandegees un género monotípico, endémico a Mesomérica, con la finalidad de reevaluar su circunscripción genérica y tribal. Además, se comparan los caracteres estructurales del género con otros miembros de la tribu Hamelieae.

En el capítulo II, se registra la anatomía de la corteza y la madera de seis (*Deppea*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon*), de los siete géneros *sensu* Robbrecht, con el propósito de confirmar el tipo de madera que presentan los miembros de la tribu, evaluar si existen caracteres anatómicos del tejido secundario que apoyen la circunscripción de Hamelieae y que brinden evidencias para discutir la clasificación controversial de la tribu en la familia.

En el capítulo III, se presenta el estudio de la arquitectura foliar de Hamelieae y otros representantes de Rubiaceae, confirmándose su valor taxonómico a nivel

específico y genérico dentro de la tribu.

En el capítulo IV, se describe y compara la anatomía foliar y del pecíolo de los miembros de Hamelieae, *Syringantha* y otros géneros de la familia, con el propósito de evaluar su valor diagnóstico a nivel genérico y tribal.

En el capítulo V, se describe la anatomía floral de la tribu Hamelieae, con el objetivo de determinar si existen caracteres con utilidad para reevaluar la circunscripción de la tribu y se compara, particularmente, con otros miembros de la subfamilia Cinchonoideae, en la que se clasifica con base en la evidencia molecular.

En el capítulo VI, se presenta un análisis de parsimonia, en el que se someten a prueba 75 caracteres estructurales (morfológicos y anatómicos), con la finalidad de poner a prueba la monofilia de Hamelieae *sensu* Robbrecht (1993). Además, se pone a prueba la monofilia de los géneros de la tribu, se evalúan las hipótesis sobre las relaciones de parentesco entre éstos y se reevalúa también la inclusión de los géneros *Plocaniophyllon* y *Syringantha* en Hamelieae.

I. MORFOLOGÍA, ANATOMÍA Y POSICIÓN TAXONÓMICA DE *Plocaniophyllon* Brandege (RUBIACEAE): UN GÉNERO MONOTÍPICO ENDÉMICO A MESOAMÉRICA

Resumen

El género monotípico *Plocaniophyllon* Brandegees se distribuye en los bosques mixtos de Chiapas (México) y San Marcos (Guatemala). A pesar de que éste se describió en 1914, desde entonces ha sido poco colectado y consecuentemente es pobremente conocido, con problemas de circunscripción y clasificación tribal. Se describe la morfología y anatomía de *Plocaniophyllon flavum* Brandegees con la finalidad de reevaluar su circunscripción genérica comparándolo particularmente con *Deppea*, con quien se ha confundido y con otros miembros de la tribu Hamelieae, donde ambos han sido clasificados. *Plocaniophyllon* comparte con el resto de los miembros de Hamelieae la presencia de rafidios en todos los órganos, endodermis en el tallo, madera tipo II *sensu* Koek-Noorman, parénquima en empalizada formado por una capa de células y parénquima esponjoso abierto en la lámina foliar, estambres adnados a la base de la corola y semillas con testa microfoveolada. *Plocaniophyllon* se distingue de los otros géneros de Hamelieae por la siguiente combinación de caracteres: venas con una vaina de fibras sobre el floema en todos los órdenes de venación, venas cuaternarias formando un patrón de ramificación admedio; flores tetrámeras con estivación alternativa y frutos capsulares con dehiscencia loculicida y septicida. Además, la vaina de fibras sobre el floema y el patrón de ramificación admedio de las venas cuaternarias son atributos exclusivos de *Plocaniophyllon*. Los caracteres morfológicos y anatómicos apoyan su delimitación genérica y clasificación en la tribu Hamelieae.

Abstract

The monotypic genus *Plocaniophyllon* is distributed in mixed forests of Chiapas (Mexico) and San Marcos (Guatemala). Despite the fact that it was described in 1914, it has been poorly collected and consequently it is poorly understood. Its circumscription has problems and it also has conflicting tribal classification. Here we describe the morphological and anatomical features that characterize *Plocaniophyllon flavum* Brandegees with the aim to re-evaluate its generic circumscription and tribal placement. We compare the characteristics of this genus mainly with *Deppea*, with

which it has been confused, but also with other genera of the tribe Hamelieae, where both have been classified. *Plocaniophyllon* shares with the other members of Hamelieae the presence of raphides in all organs; endodermis in the stem; palisade parenchyma formed by one layer of cells and open spongy parenchyma in the leaf blade; stamens adnated near the corolla base; and seeds with microfoveolated seed coat. Moreover, veins in *Plocaniophyllon* have fibers sheathing phloem cells, with the quaternary veins forming an admedial ramified pattern; flowers are tetramerous with alternative aestivation; fruits are capsular with loculicidal and septicidal.

Introducción

El género monotípico *Plocaniophyllon* Brandege se describió en 1914. El tipo corresponde a *Plocaniophyllon flavum* Brandege, colectado por Purpus (No. 7019) en México, Estado de Chiapas, cerca de la Finca Mexiquito. Desde su descripción, la especie ha sido pobremente colectada (Apéndice 1). Se distribuye en los estados de Chiapas (México) y San Marcos (Guatemala), en bosques mixtos entre los 750-1500 m de altitud. *Plocaniophyllon* ha tenido una clasificación controversial a nivel genérico y tribal en las Rubiaceae. Standley (1921), en la flora de Norteamérica clasificó al género en la tribu Mussaendeae, tomando en cuenta la presencia de frutos carnosos con muchas semillas y considerando que los miembros de esta tribu se caracterizan por tener una estivación valvada en el botón floral. No obstante, en la propia descripción del género, Standley duda de la naturaleza carnosa de los frutos, en su clave él asocia a *Plocaniophyllon* con otros géneros de esa tribu que también tienen venación “lineolada” en sus hojas.

Más de cincuenta años después de la descripción original del género, Standley y Williams (1975), en la Flora de Guatemala, mencionan que *Plocaniophyllon* no difiere substancialmente del género *Deppea*, reconsiderando que la estivación del botón floral en este género es contorta, no valvada, y los frutos capsulares, no carnosos. Standley y Williams, mencionan que la venación lineolada no es un carácter suficiente para separar ambos géneros y proponen la combinación *Deppea flava* (Brandege) L. Wms, clasificándola en la tribu Rondeletieae.

Lorence y Dwyer (1988), en la revisión de *Deppea*, resucitan el género *Plocaniophyllon* basándose principalmente en la venación lineolada, la estivación alternativa del botón floral y el fruto con dehiscencia septicida, en contraste con la estivación contorta y el fruto con dehiscencia loculicida y apical en las especies de *Deppea*. Los mismos autores señalan que *Plocaniophyllon* está estrechamente relacionado con *Deppea*, *Omiltemia* y *Pinarophyllon* de la tribu Hamelieae. Robbrecht (1988; 1993) también considera que *Plocaniophyllon* pertenece a la tribu Hamelieae, junto con los géneros *Deppea* (en el cual incluye a *Plocaniophyllon* en su clasificación de 1988), *Eizia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia* y *Pinarophyllon* (Robbrecht, 1993).

Borhidi (2006), en una clasificación regional restringe los límites de la tribu Hamelieae, incluyendo sólo a *Bertiera*, *Hamelia* y *Hoffmannia*. Además, Borhidi ubica a la mayoría de los géneros comúnmente clasificados en Hamelieae dentro de la tribu Rondeletieae, pero a *Plocaniophyllon* lo clasifica nuevamente en la tribu Mussaendeae. Desafortunadamente, el tratamiento taxonómico de Borhidi no provee descripciones tribales y no permite comparar o discutir con otras propuestas. Al mismo tiempo, en la propuesta de clasificación más reciente para las rubiáceas realizada por Robbrecht y Manen (2006) no se considera a *Plocaniophyllon* (ni a *Eizia*, *Omiltemia* y *Pinarophyllon*, miembros de la tribu Hamelieae *sensu* Robbrecht, 1993), porque se carece de secuencias de ADN, que fueron la base de su propuesta. Consecuentemente, la clasificación más completa y más reciente para la familia sigue siendo la de Robbrecht (1993), en la que se ubica a *Plocaniophyllon* dentro de la tribu Hamelieae.

Además de la evidencia morfológica, los estudios anatómicos de la madera y corteza han probado ser una herramienta valiosa en la sistemática de Rubiaceae y otras familias, a nivel de género, tribu o de subfamilia (Koek-Noorman y Puff, 1983; Jansen *et al.*, 1997, 2001, 2002). De igual forma, los estudios de anatómicos de la hoja, pecíolo y flor tienen utilidad taxonómica en el reconocimiento y circunscripción genérica, de tribus y de familias (Metcalf y Chalk, 1950; Smith y Stern, 1962; Howard, 1979; Engel, 1992; Mentink y Baas, 1992; Dickison y Weitzman, 1996; Dessein *et al.*, 2001; Piesschaert *et al.*, 2001; Sandoval-Zapotitla y Terrazas, 2001; Andrés-Hernández y Terrazas, 2006). En las Rubiaceae estos caracteres han sido poco

explorados, pero han demostrado su utilidad a nivel infra y supragenérico (Herman *et al.*, 1986; Kocsis *et al.*, 2004; Martínez-Cabrera *et al.*, en revisión).

En esta investigación, se presentan una serie de evidencias morfológicas y anatómicas que aportan un conocimiento más detallado sobre el género *Plocaniophyllon*, permitiendo reevaluar su circunscripción y comparar sus rasgos estructurales con los de otros géneros de la tribu Hamelieae *sensu* Robbrecht (1993), y más particularmente con el género *Deppea*.

Materiales y métodos

Colectas y morfología. Se realizó una expedición de campo con el objetivo de ampliar el conocimiento sobre *Plocaniophyllon* y el material recolectado fue estudiado al igual que los ejemplares de herbario depositados en CHAPA, MEXU y UNICACH (acrónimos de acuerdo con Holmgren *et al.*, 2004, Apéndice 1).

Todos los ejemplares disponibles fueron medidos con ayuda de una regla y un vernier, contemplando cinco hojas (lámina y pecíolo) y de 2 a 5 flores y frutos por ejemplar de herbario, dependiendo de la disponibilidad de dichos órganos. Además, para realizar observaciones de las semillas al MEB, se removieron semillas de los frutos y enseguida se lavaron. Las muestras secas se cubrieron con oro y observaron en un microscopio (JEOL-JSM-5310LV).

Diafanización. Se removieron hojas completas y maduras de ejemplares de herbario y del material recolectado en campo pertenecientes a *Plocaniophyllon* (Apéndice 1) para colocarlas en NaOH al 5 % y a 60 °C por más de 32 h; se aclararon con hipoclorito de sodio (cloro comercial al 50 %) por algunos minutos y se lavaron con agua. Posteriormente, se deshidrataron hasta alcohol etílico al 96 % y se colocaron, por 24 h o más, en la sustancia aclaradora BB^{1/4} (Ruzin, 1999) modificada, donde se sustituyó el hidrato de cloro por ácido láctico. La tinción se realizó utilizando safranina "O" en alcohol al 96 % durante 24 h. El exceso de colorante se eliminó con alcohol absoluto y se finalizó la deshidratación en xileno. Las hojas diafanizadas se montaron en resina sintética Euparal y se usaron para describir la arquitectura foliar de acuerdo a propuesta de Hickey (1973) y Wing (1999).

Inclusión en parafina. Muestras de hojas, pecíolos y flores de las recolectas (Apéndice 1) se fijaron en formalina-ácido acético-etanol FAA (Ruzin, 1999) y fueron deshidratadas en un cambiador automático Leica TP1020 para incluirse en parafina. Las secciones de hoja (parte media de la lámina, transversal y paradermal), pecíolo (distal, media y proximal; transversal) y flor (transversal y longitudinal) se hicieron a 14 μm de espesor en un micrótopo rotatorio, se tiñeron con safranina-verde rápido y se montaron en resina sintética Euparal (Ruzin, 1999). La descripción de la lámina se realizó siguiendo la propuesta de Metcalfe (1979) y Mentink y Baas (1992), del pecíolo de Howard (1979) y de la flor de Dickison (1986).

Secciones sin incluir. Las muestras recolectadas para el estudio de la corteza y la madera se tomaron a 10 cm del suelo, cortando con un serrote fragmentos de ≤ 1 cm de diámetro y 4 cm de largo de cada tallo que se fijaron en FAA (Apéndice 1). Una vez fijado el material se almacenó en una solución de glicercina-agua-alcohol (1:1:1) hasta su corte. Se hicieron cortes transversales, radiales y tangenciales seriados de peridermis a madera de 20 o 35 μm de espesor en un micrótopo de deslizamiento. Los cortes se tiñeron con safranina-verde rápido y se montaron en resina sintética Euparal (Ruzin, 1999). La descripción de la corteza se realizó utilizando la terminología de Trockenbrodt (1990) y de la madera siguiendo las recomendaciones de la Asociación Internacional de Anatomistas de la madera (IAWA Committee, 1989).

Comparación con otros géneros. El material de *Plocaniophyllon* se comparó en sus rasgos estructurales con los otros géneros de Hamelieae *sensu* Robbrecht (1993): *Deppea*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia* y *Pinarophyllon*. Adicionalmente, el patrón de venación lineolada fue comparado con cinco especies de *Guettarda* (Apéndice 6).

Resultados

Morfología y anatomía vegetativa

Plantas leñosas con un tallo principal no ramificado, de 1 a 2 m de altura y un dap de 1.5 cm, ramas cilíndricas de color grisáceo. Corteza lisa de color gris, sin ritidoma aparente (Fig. 2a). Lenticelas menores de 3 mm, de forma redonda a oval.

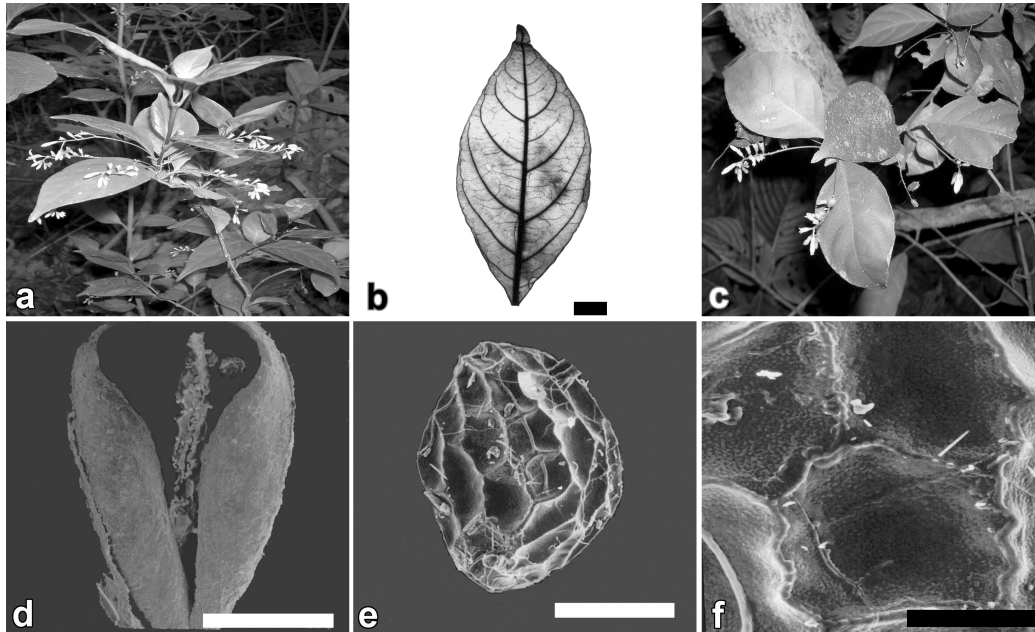


Figura 1. Morfología general de *Plocaniophyllon flavum* Brandege. **a.** Vista general de la planta. **b.** Arquitectura foliar. **c.** Flores. **d.** Fruto. **e.** Semilla. **f.** Testa de la semilla. Escala: **b** = 1 cm, **d** = 2 mm, **e** = 200 μ m, **f** = 100 μ m.

Peridermis. Bidireccional. Felógeno diferenciado de las células subyacentes a la epidermis. Felema formado por 5-7 estratos de células rectangulares con taninos escasos; felodermis de 4-5 estratos de células rectangulares y paredes delgadas (Fig. 2d).

Córtex. Constituido por células de parénquima y colénquima laminar. Endodermis adyacente al colénquima, con células rectangulares y banda de Caspari en las paredes anticlinales (Fig. 2b).

Floema secundario. *Elementos de tubo criboso (ETC) y células acompañantes (CA).* Los ETC de forma irregular o redonda, con paredes delgadas y una CA en uno de sus extremos (Fig. 2c). Los ETC en el floema no colapsado en grupos de dos. Los ETC y CA obliterados en el floema colapsado.

Parénquima axial. Las células de parénquima axial con distribución difusa entre los ETC y CA en el floema no colapsado, de forma irregular a circular y con abundantes taninos y rafidios. En el floema colapsado, el parénquima más abundante, de forma

circular a oval, interrumpido por fibras en grupos de 2 o 3. Rafidios y taninos ocluyendo el lumen de las células de parénquima.

Parénquima radial. En corte transversal, el curso de los radios recto en el floema no colapsado, con dilatación en el floema colapsado. Rafidios y taninos abundantes.

Xilema secundario. Anillos de crecimiento distintivos, marcados por fibras radialmente achatadas y diferencias en el grosor de la pared de las fibras. Porosidad difusa. Vasos en hileras radiales de 2 a 5 (70 %) y el resto solitarios (Fig. 2e). Vasos de forma angulosa en corte transversal (Fig. 2f). Diámetro tangencial de los vasos entre 17-23 μm , con una media de $20 \pm 2.2 \mu\text{m}$. Paredes de cerca de 2.5 μm de grosor. Longitud del elemento de vaso de 279-809 μm , con una media de $511 \pm 130 \mu\text{m}$. Placas de perforación simple (Fig. 2h), con un ángulo de inclinación entre 80° - 90° . Punteaduras intervasculares alternas, de forma circular, con una media en su diámetro de $3 \pm 0.5 \mu\text{m}$, apertura lenticular, ornamentadas. Punteaduras vaso-radio similares a las intervasculares.

Fibras libriformes septadas, con 4 o 5 septos por célula (Fig. 2i). Punteaduras abundantes en las paredes radiales, ligeramente areoladas o simples. Longitud de la fibra de 516 a 1193 μm , con una media de $802 \pm 135 \mu\text{m}$. Grosor de la pared de la fibras de $2.5 \pm 1 \mu\text{m}$ y lumen con una media de $7 \pm 1 \mu\text{m}$. Cuerpos de sílice pequeños. Parénquima apotraqueal difuso, series parenquimatosas en hileras de 2 a 3 células, con taninos escasos. Radios homogéneos tipo III (paedomórficos), exclusivamente de células erectas (Fig. 2j), de 332 a 827 μm de altura y hasta 2 células de ancho pero comúnmente una, de 20 a 25 μm de ancho (Fig. 2j). Cuerpos de sílice en algunas células.

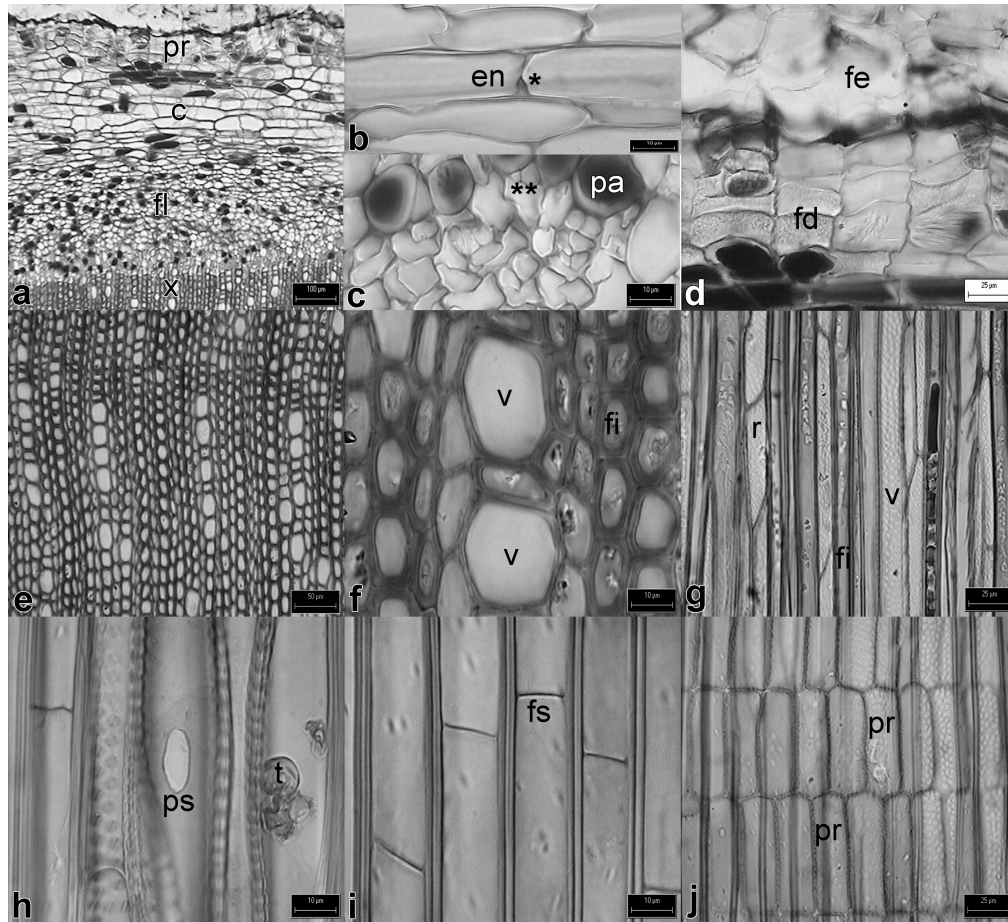


Figura 2. Anatomía de la corteza y de la madera de *P. flavum*. **a.** Corteza en sección transversal. **b.** Endodermis en el tallo con banda de caspari. **c.** Floema colapsado. **d.** Peridermis. **e.** Distribución de vasos en hileras radiales. **f.** Elementos de vasos angulosos. **g.** Xilema en sección tangencial. **h.** Elementos de vaso con placa de perforación simple. **i.** Fibras libriformes septadas. **j.** Radios homogéneos tipo III (paedomórficos). Escala: a = 100 μ m; b, g, j = 25 μ m; c, d, f, h, i = 10 μ m; e = 50 μ m. c = colénquima; en = endodermis; fe = felema; fi = fibra, fd = felodermis; p= peridermis; pa= parénquima; pr = parénquima radial; ps = placa de perforación simple; r = radio; v = vaso; x = xilema; * = banda de caspari; ** = elemento de tubo criboso y célula acompañante.

Arquitectura foliar. Hojas simples, siempre verdes, opuestas, y glabras (Fig. 1a, c), algunas son anisófilas con estípulas interpeciolares deltoideas y deciduas. **Pecíolo** de 6 a 13 mm, en la base reniforme y cerca de la lámina ligeramente alado. Células epidérmicas aba y adaxiales de forma cuadrada a redonda, con cutícula ligeramente estriada y delgada ($\leq 3 \mu$ m). La hipodermis es colenquimatosa, formada de 5 estratos de células en la parte abaxial y 10 estratos en la adaxial (Fig. 3a). Tejido vascular formando un arco abierto (Fig. 3b) y dos pares de haces vasculares laterales, el arco con los extremos ligeramente curvos y células de parénquima con taninos (Fig. 3c).

Los rafidios y taninos son comunes en la células de parénquima y colénquima; **Lámina foliar** de 5 a 11 cm de largo por 2 a 3.5 cm de ancho, cartácea-coriácea, elíptica a ovada, base aguda y ápice de agudo a acuminado, margen liso (Fig. 1b). Vena primaria recta, moderadamente gruesa, ligeramente marcada en ambas superficies. Venación broquidódroma, 6 a 7 pares de venas secundarias, formando ángulos de divergencia agudos con respecto a la vena primaria, ángulos disminuyendo uniformemente de la base hacia el ápice de la lámina. El curso de venas secundarias es curvo, uniéndose entre sí y formando ángulos agudos. Venas intersecundarias compuestas. Venas terciarias con patrón de reticulación al azar. Venas de cuarto orden con patrón de ramificación admedio, venas de quinto orden perpendiculares a las de cuarto orden formando areolas. Venas de todos los órdenes con vaina esclerificada. Areolas imperfectas e irregulares. Vénulas rara vez presentes, simples y rectas. Vena última marginal fimbrial. Rafidios en la lámina. *Superficie*. Células epidérmicas de forma poligonal en ambas superficies, con paredes rectas a ligeramente onduladas. Estomas paralelocíticos con 3 o 4 células subsidiarias en forma de "C" y de paredes lisas (Fig. 3d). *Sección transversal*. Células epidérmicas adaxiales y abaxiales de forma cuadrada a rectangular; cutícula estriada con $\leq 3 \mu\text{m}$ de grosor. Mesofilo dorsiventral, con una capa de células de parénquima (Fig. 3e); parénquima esponjoso abierto de 4 a 5 estratos de células. Vena media con células epidérmicas de forma redonda en la superficie abaxial y alargadas periclinalmente en la superficie adaxial, cutícula $\leq 3.5 \mu\text{m}$ de grosor. Bajo la epidermis 5 estratos de colénquima. Tejido vascular de la vena media formando un arco abierto (Fig. 3g) y un par de haces vasculares laterales, el arco poco profundo con fibras sobre el floema (Fig. 3h). Venas mayores y menores colaterales con un arco de fibras sobre el floema (Fig. 3i). Taninos y rafidios en mesofilo (Fig. 3f), los primeros también en el parénquima floemático del tejido vascular.

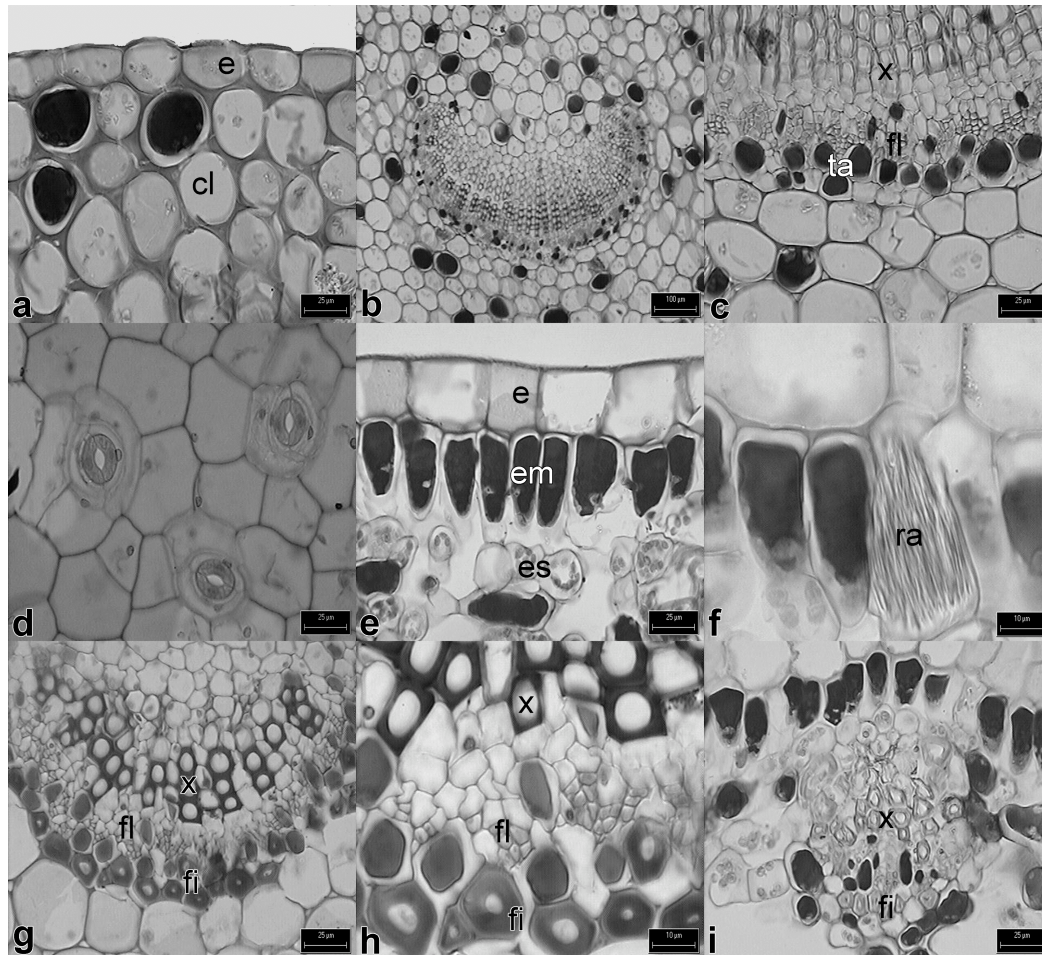


Figura 3. Caracteres anatómicos del pecíolo y la hoja de *P. flavum*. **a.** Colénquima en el pecíolo en sección transversal. **b.** Tejido vascular del pecíolo. **c.** Parénquima con taninos sobre el floema. **d.** Estomas paralelocíticos en la superficie abaxial. **e.** Parénquima en empalizada formado por un estrato de células. **f.** Rafidios en mesofilo. **g.** Tejido vascular de la vena media con un arco de fibras sobre el floema. **h.** Fibras sobre el tejido vascular de la vena media. **i.** Vena cuaternaria. Escala: a, c-e, g, i = 25 μm; b = 100 μm; f, h = 10 μm. cl = colénquima; e = epidermis; em = parénquima de empalizada; es = parénquima esponjoso; fi = fibras; fl = floema; ra = rafidios; ta = taninos; x = xilema.

Morfología y anatomía floral

Las flores arregladas en inflorescencias axilares, dos monocasios por nudo (Fig. 1c). Cada monocasio tiene un pedúnculo de 22 a 35 mm de longitud con 15 a 19 flores; pedicelos cilíndricos de 1-3 mm de longitud.

Sépalos. Lóbulos del cáliz 4, deltoides de 0.6 a 0.8 mm. Células epidérmicas de forma redonda, con cutícula lisa. Estomas anfigmáticos, superficiales. Mesofilo de 3

estratos de células de parénquima no diferenciado, de forma irregular, compactas. Tejido vascular arreglado en 3 haces colaterales. Taninos y rafidios en idioblastos en el parénquima.

Pétalos. Flores amarillas, infundibuliformes, con estivación alternativa (Fig. 4a), el tubo de la corola corto de 1.5 a 2 mm de longitud. Los lóbulos de la corola 4, elípticos, ápice agudo, de 3.5 a 6 mm de longitud. Células epidérmicas abaxiales y adaxiales de forma redonda con cutícula estriada. Estomas ausentes. Mesofilo no diferenciado de 5 a 6 capas de parénquima, las células de forma irregular y compacta. Tejido vascular arreglado en 5 haces colaterales. Taninos y rafidios en idioblastos embebidos en el parénquima.

Androceo. Estambres 4, adnados a la base de la corola (Fig. 4b). **Filamentos** de 0.6 a 0.9 mm de longitud, de forma triangular en corte transversal (Fig. 4c), con células epidérmicas rectangulares, alargadas periclinalmente y cutícula estriada. Bajo la epidermis 3 estratos de células de parénquima y en el centro del filamento un haz vascular de tipo anfivasal. **Anteras** tetrasporangiadas oblongas, de 2 a 2.5 mm de longitud, dorsifijas cerca de la base de la antera, (Fig. 4d), con células epidérmicas redondas y cutícula estriada; endotecio de un estrato de células con engrosamientos lignificados paralelos a las paredes anticlinales (Fig. 4e). En la parte dorsal, el tejido conectivo de células de forma isodiamétrica con escasos rafidios y en el centro un haz vascular anfivasal.

Gineceo. Hipantio de 2 a 3 mm de longitud, epidermis externa con células de forma cuadrada y de forma rectangular las de la epidermis interna, vistas en corte transversal. Bajo la epidermis hay de 5 a 6 estratos de células de parénquima, 14 haces vasculares colaterales y abundantes idioblastos con rafidios o taninos. **Ovario** bilocular ínfero. Placentación axilar, la placenta presenta forma de "T", vista en corte transversal (Fig. 4f). En una columna formada por células de parénquima están adheridos 15 o más óvulos, de tipo ortótropo (Fig. 4g), con un funículo corto y las células del tegumento de forma rectangular, con el lumen ocluido por taninos. Nectario ausente. **Estilo** ovoide, la epidermis con células redondas y cutícula estriada, vista en sección transversal y 2 haces colaterales en los extremos más distales del

cilindro; la cavidad estilar cerrada por el tejido de transmisión, con células pequeñas con citoplasma denso y núcleo evidente, entre ellas abundantes espacios intercelulares (Fig. 4h). **Estigma** capitado, con epidermis papilosa (Fig. 4i) y cutícula estriada. Bajo la epidermis hay 3 estratos de células de parénquima, 2 haces vasculares colaterales y en el centro el tejido de transmisión.

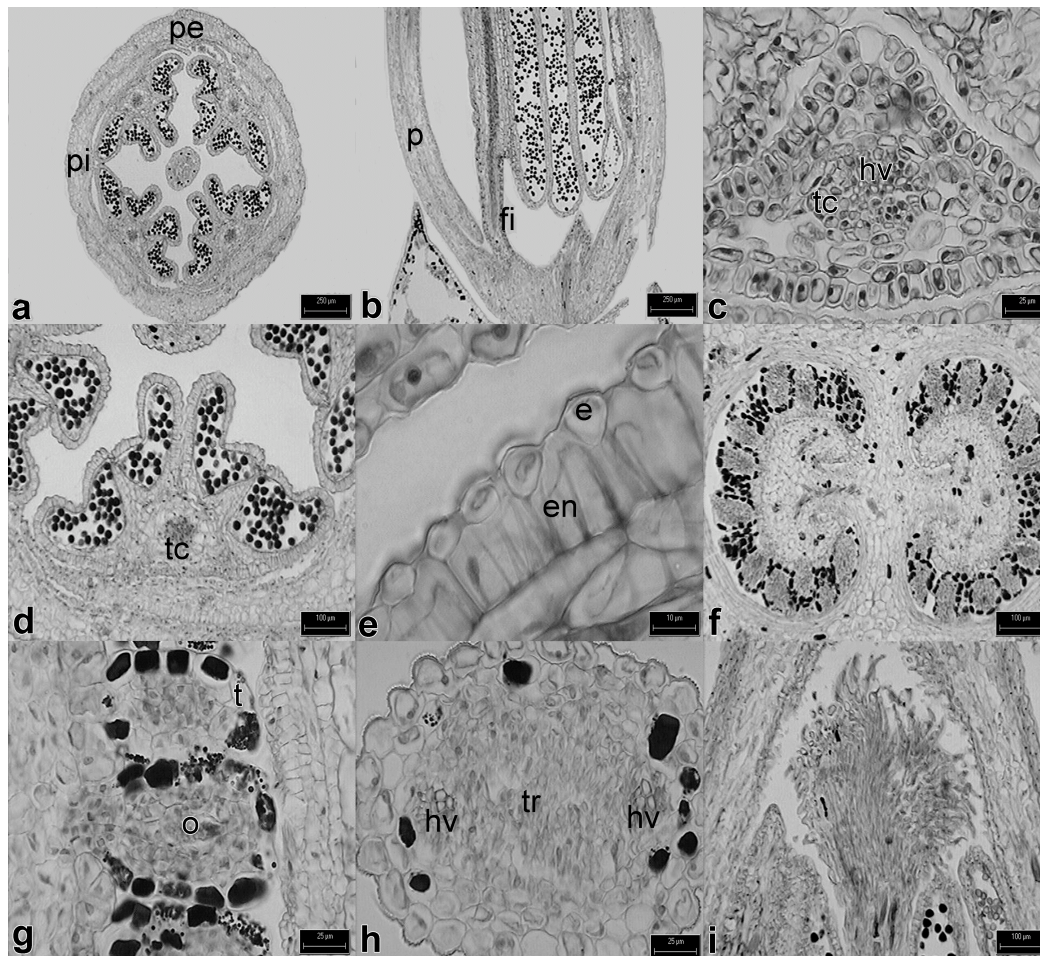


Figura 4. Anatomía floral de *P. flavum*. **a.** Estivación alternativa del botón floral, en sección transversal. **b.** Estambres adnados a la base de la corola. **c.** Filamento de forma triangular en corte transversal. **d.** Antera tetrasporangiada. **e.** Endotecio. **f.** Ovario bilocular con placentación axilar. **g.** Óvulo unitégmico de tipo ortótropo. **h.** Estilo de forma ovoide en sección transversal. **i.** Estigma capitado y papiloso. Escala: a, b = 250 μ m; c, g, h = 25 μ m; d, f, i = 100 μ m; e = 10 μ m. e = epidermis, en = endotecio, fi = filamento, hv = haz vascular, t = tegumento, tc = tejido conectivo, tr = tejido de transmisión, o = óvulo, p = pétalo, pe = pétalo externo, pi = pétalo interno.

Morfología del fruto y la semilla

Frutos capsulares turbinados con 6 costillas, de 5 a 8 mm de longitud y 3 a 4 mm de ancho, dehiscencia loculicida y después septicida (Fig. 1d). Semillas ovoides a irregulares de 0.4 a 0.6 mm, con testa microfoveolada y células con paredes onduladas (Fig. 1e-f).

Discusión

Plocaniophyllon es un género monotípico que se distingue por presentar en las venas cuaternarias un patrón de ramificación admedio y una vaina de fibras en todos los órdenes de venación, caracteres que se describen por primera vez para el género. Estos atributos permiten reconocer a *Plocaniophyllon* de cualquier género de las tribus en las que ha sido clasificado por diversos autores (Standley, 1921; Standley y Williams, 1975; Robbrecht, 1988, 1993; Borhidi, 2006).

La tribu Hamelieae

De acuerdo con Robbrecht (1988), la tribu Hamelieae está representada por arbustos o árboles pequeños, estípulas interpeciolares enteras o divididas, rafidios presentes, inflorescencias terminales, flores monomórficas, corola con frecuencia amarilla o amarillenta, algunas veces rojiza, estivación variable, imbricada o contorta a la derecha, estambres adnados cerca de la base de la corola, anteras libres, ovario 2 (-5) locular, con placenta axilar portando numerosos óvulos, fruto carnoso o capsular, testa posiblemente granulada o tuberculada. Según esta circunscripción, *Plocaniophyllon* sólo difiere de las características de la tribu por las inflorescencias axilares.

Además de las características morfológicas ya mencionadas, entre las que destacan los rafidios, los estambres adnados a la base de la corola y semillas con testa foveolada, *Plocaniophyllon* comparte con los miembros de la tribu Hamelieae *sensu* Robbrecht (1993), la presencia de endodermis en el tallo (Martínez-Cabrera *et al.*, en

prep.), mesofilo con parénquima en empalizada de una capa y parénquima esponjoso abierto en la lámina de la hoja (Martínez-Cabrera *et al.*, en revisión).

Nuestros resultados explican por qué *Plocaniophyllon* y *Deppea* fueron en algún momento considerados como congénéricos (Standley y Williams, 1975; Robbrecht, 1988), pues ambos comparten un importante número de caracteres morfológicos, como son las flores tetrámeras, corolas amarillas y rotadas, así como el tipo de fruto capsular. Sin embargo, existen suficientes caracteres morfológicos y anatómicos, tanto vegetativos como reproductivos, que apoyan el reconocimiento de *Plocaniophyllon* como género distinto de *Deppea* (Cuadro 1). Varios de estos atributos ya habían sido mencionados por Lorence y Dwyer (1988), aunque estos autores no habían determinado que la venación lineolada de *Plocaniophyllon* está definida por el arreglo de las venas de cuarto orden.

Plocaniophyllon tiene caracteres en común con otros géneros de Hamelieae, como son la estivación alternativa del botón floral que también se presenta en algunas especies de *Hoffmannia*. Sin embargo, existen algunas diferencias entre estos géneros. Por ejemplo, en *Plocaniophyllon* el ovario es exclusivamente bilocular, carece de nectario y el estigma es capitado y entero; mientras que en *Hoffmannia* el ovario puede ser 2 o 4 locular, presenta nectario y el estigma es clavado y bilobado. Además, dentro de Hamelieae, los géneros *Hamelia* y *Hoffmannia* se distinguen por sus frutos abayados.

Además, *Plocaniophyllon* comparte los frutos capsulares con *Omiltemia* y *Pinarophyllon*; en el primero la dehiscencia es del mismo tipo que en *Plocaniophyllon*, mientras que en el segundo es loculicida como en *Deppea*. La estivación alternativa había sido descrita para *Omiltemia* por Lorence y Dwyer (1988), pero mediante cortes anatómicos confirmamos que en dicho género es de tipo imbricada.

A nivel anatómico, el arreglo de la traza foliar del pecíolo y la vena media de la lámina es un carácter que *Plocaniophyllon* comparte con *Hoffmannia*, *Omiltemia* y *Pinarophyllon*, pero se diferencia de estos géneros por tener un arco de fibras rodeando el floema en todos los órdenes de venación (Martínez-Cabrera *et al.*, en revisión). La esclerificación que presenta alrededor del tejido vascular, hace que las venas sean prominentes.

Cuadro 1. Caracteres morfológicos y anatómicos que distinguen a *Plocaniophyllon* de *Deppea*.

Caracteres	<i>Plocaniophyllon</i>	<i>Deppea</i>
Tipo de radios en la madera	Homogéneos tipo III (paedomórficos)	Heterogéneos tipo IIA
Traza foliar del pecíolo	Arco abierto con dos pares de haces vasculares laterales	Arco abierto con un par de haces vasculares laterales
Vena media	Fibras formando un arco sobre el floema	Parénquima con taninos, en un arco sobre el floema
Venas de orden superior	Fibras sobre el floema	Parénquima sobre el floema
Patrón de ramificación de venas cuaternarias	Admedial	Reticulación al azar
Estomas	Paralelocíticos	Paracíticos
Estivación	Alternativa	Contorta
Estigma	Entero	Bilobado
Nectario	Ausente	Presente
Dehiscencia del fruto	Loculicida y septicida	Loculicida

Con respecto a los caracteres anatómicos de la madera, *Plocaniophyllon* presenta radios paedomórficos, los cuales también se encontraron en *Hoffmannia* y *Pinarophyllon*, carácter que se explica en función de la forma de vida en ambos géneros (arbolitos de bajo porte), cuyo individuos alcanzan alturas menores a 0.5 m en *Pinarophyllon* y hasta 2 m en *Plocaniophyllon* y en *Hoffmannia*. Este tipo de radios

también se presenta en otras familias. En varias especies, los radios paedomórficos se desarrollan en el xilema primario y se conservan en el tejido secundario independientemente del estado de maduración del individuo (Carlquist, 2001). Por lo tanto, no es raro que estos géneros muestren radios paedomórficos, debido a que están representados por arbustos pequeños de menos de 0.5 m en *Pinarophyllon* y más de 2 m en *Plocaniophyllon* y *Hoffmannia*.

La tribu Rondeletieae

Los miembros de Rondeletieae comparten algunas características con Hamelieae, por lo que se explica la controversia en la clasificación de algunos géneros. No obstante, aunque los integrantes de Rondeletieae también son plantas leñosas (sólo *Sipaneopsis* herbáceo), con estípulas enteras o rara vez bífidas, inflorescencias principalmente terminales, las inflorescencias con muchas flores, frecuentemente heterostilas, tubulares y principalmente blancas, la estivación del botón es imbricada, o rara vez contorta, estambres adnados a la garganta de la corola, ovario bilocular, con numerosos óvulos por lóculo, semillas horizontales, pequeñas, exaladas o rara vez aladas y la testa de la semilla tiene engrosamientos punteados en las paredes internas tangenciales, además los integrantes de esta tribu carecen de rafidios (Standley, 1918; Robbrecht, 1988). *Plocaniophyllon* se ubica mejor en Hamelieae por la presencia de rafidios, las flores no heterostilas, amarillas, los estambres insertos cerca de la base de la corola y la testa microfoveolada.

La tribu Mussaendeae

La venación “lineolada” fue la causa principal por la que *Plocaniophyllon* se ubicó en la tribu Mussaendeae (Standley y Williams, 1975). Sin embargo, cuando Standley (1921) ubica a *Plocaniophyllon* en dicha tribu, lo hace considerando que los frutos de este género eran carnosos y la estivación valvada, igual que los de los demás miembros de Mussaendeae. Es claro que *Plocaniophyllon flavum*, no muestra los caracteres diagnósticos que definen a Mussaendeae (Standley, 1921; Robbrecht 1988), dado que tiene frutos secos en cápsula y la estivación alternativa del botón floral.

La venación lineolada

La venación remarcada, denominada “lineolada” por algunos autores (Standley, 1921; Standley y Williams, 1975; Taylor, 2001), se presenta en *Plocaniophyllon* y en otros géneros como *Habroneuron*, *Sabicea*, *Pentagonia*, *Pauridianthia* y *Tamssia* y en particular, en los miembros de la tribu Guettardeae (Melville, 1976; Darwin, 1980; Robbrecht, 1988). Sin embargo, Darwin (1980) señala que es probable que la venación lineolada no necesariamente represente una condición homóloga y que puede ser el resultado de las reminiscencias del patrón de venación reticulopaxilado presente en Guettardeae. El mismo autor, menciona que la “venación lineolada” en *Habroneuron* es resultado de la dilatación de los elementos traqueales. La revisión de los caracteres anatómicos foliares de algunas especies de *Guettarda*, permitió corroborar que la venación lineolada en este género es resultado de la presencia de esclerénquima rodeando completamente la vena primaria y los órdenes de venación superior (Martínez-Cabrera *et al.*, en prep.). Además en los órdenes de venación superior, las fibras se extienden hacia la cara adaxial de la lámina formando una hilera. En este sentido, en *Plocaniophyllon* y *Guettarda* la venación lineolada no es un carácter homólogo, debido a que la distribución de las fibras y el patrón de reticulación de las venas de tercer y cuarto orden son diferentes. En *Guettarda*, las venas terciarias son percurrentes y las de cuarto orden presentan un patrón de reticulación ortogonal o al azar, mientras que en *Plocaniophyllon*, las terciarias tienen un patrón de reticulación al azar y las de cuarto orden un patrón de ramificación admedio, por ello consideramos que la venación en *Plocaniophyllon* debe ser denominada como reticulopaxilada (Melville *et al.*, 1976).

En conclusión, la combinación de atributos morfológicos y anatómicos de la madera, hoja y flores, apoyan el reconocimiento de *Plocaniophyllon* como un género distinto de *Deppea*. En particular, la estivación alternativa del botón floral, la esclerificación de todos los órdenes de venación, el patrón de ramificación admedio de las venas cuaternarias y la forma de apertura del fruto capsular loculicida y septicida son una combinación única de caracteres de *Plocaniophyllon*. Por su parte, numerosas semejanzas morfológicas y anatómicas, apoyan la inclusión de *Plocaniophyllon* en la tribu Hamelieae, en particular la presencia de rafidios en tallo,

hojas y flores, la presencia de endodermis en tallo, los estambres adnados a la base de la corola y el fruto capsular.

II. ANATOMÍA DE LA CORTEZA Y LA MADERA DE LA TRIBU HAMELIEAE

Resumen

Se estudió la corteza y la madera de seis (*Deppea*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon* y *Plocaniophyllon*), de los siete géneros *sensu* Robbrecht, con el propósito de evaluar si existen caracteres anatómicos en la corteza y madera que apoyen la circunscripción de la Hamelieae y posición taxonómica en la subfamilia Rubioideae y Cinchonoideae. Se estudiaron con fines comparativos, especies representantes de *Psychotria* (Psychotrieae, Rubioideae), *Exostema* y *Hintonia* (grupo *Portlandia*, Cinchonoideae), *Randia* (Gardenieae, Ixoroideae), y *Bouvardia* (*incertis sedis*). La corteza de la mayoría de los géneros estudiados presenta una peridermis simple con excepción de *Exostema* y algunas especies de *Psychotria* con ritidoma. Los géneros de Hamelieae y algunas especies de *Psychotria* presentan endodermis. Los cristales en la corteza son rafidios en Hamelieae y *Psychotria*, estiloides en *Psychotria*, *Exostema* y *Bouvardia*, estos dos últimos con prismas y drusas exclusivamente en *Randia*. Los miembros de Hamelieae tienen madera tipo II, distintiva por la presencia de fibras libriformes septadas, vasos distribuidos en hileras radiales de 2 a 6 vasos (80-90%) y parénquima apotraqueal difuso, caracteres que comparte con *Psychotria*. *Exostema*, *Hintonia* y *Randia* tienen madera tipo I, distintiva por la presencia de fibrotraqueidas no septadas, vasos solitarios y parénquima apotraqueal en agregados. *Bouvardia* presenta los dos tipos de madera. Los géneros de *Hamelia*, *Omiltemia* y *Psychotria* presentan rafidios en la madera, mientras que *Randia* y *Exostema* poseen cristales prismáticos. Las evidencias filogenéticas clasifican a la tribu en el clado de la subfamilia Cinchonoideae, sugiriendo que los rafidios y la madera tipo II se originaron más de una vez en forma independiente en la familia. La presencia de rafidios y la madera tipo II, apoyan la hermandad de Hamelieae y Hillieae en Cinchonoideae y las distinguen de las otras tribus de esta subfamilia, que presentan madera tipo I.

Abstract

We studied wood and bark anatomy of six (*Deppea*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon* and *Plocaniophyllon*) of the seven genera of the tribe Hamelieae *sensu* Robbrecht, with the main purpose to recognize if there are characters which support the limits of Hamelieae and the taxonomic position of Hamelieae within the subfamily Rubioideae or Cinchonoideae. In addition, we studied for comparative purposes representative species of *Psychotria* (Psychotrieae, Rubioideae), *Exostema*, and *Hintonia* (*Portlandia* group, Cinchonoideae), *Randia* (Gardenieae, Ixoroideae), and *Bouvardia* (*incertis sedis*). Samples of Hamelieae and comparative species were collected in the field and sectioned with a sliding microtome and stained with safrin-fast green. Bark of most genera studied has a simple periderm and rhytidome was only observed in *Exostema* and few species of *Psychotria*. The genera of Hamelieae plus one species of *Psychotria* show an endodermis. Crystals in bark are raphides in species of Hamelieae and *Psychotria*, styloids in *Psychotria*, *Exostema*, and *Bouvardia*, the latter two also with prisms, and druses exclusively in *Randia*. Members of Hamelieae show wood type II, distinctive by the occurrence of libriform septate fibres, vessels distributed in radial rows of 2-6 vessels (80-90%) and apotracheal diffuse parenchyma, characters shared with most *Psychotria* species. *Exostema*, *Hintonia*, and *Randia* possess wood type I, distinctive by the occurrence of nonseptate fibrotracheids, solitary vessels, and apotracheal parenchyma in aggregates. *Bouvardia* species have both types of wood. Members of Hamelieae and *Psychotria* have wood with raphides, while *Exostema* and *Randia* possess prismatic crystals. Although wood type II, raphides, and endodermis support the circumscription of Hamelieae, this combination of characters is shared with species of *Psychotria*. However, the phylogenetic evidence placing this tribe in a clade with representatives of the Cinchonoideae suggests that raphides and wood type II have arisen independently more than once. These features: raphides and wood type II supports the close relationship of Hamelieae and Hillieae within Cinchonoideae, and distinguish them from the other members of this subfamily.

Introducción

Los estudios anatómicos de la madera en la familia Rubiaceae han confirmado su

potencial taxonómico para el reconocimiento a nivel específico, genérico, tribal y de subfamilias (Koek-Noorman, 1969a, b; Koek-Noorman, 1970; Koek-Noorman y Hogewed, 1974; Ter Welle *et al.*, 1983; Jansen *et al.*, 1997; Jansen *et al.*, 2001; Lens *et al.*, 2000; Jansen *et al.*, 2002). Se reconocen dos tipos de madera para las Rubiaceae, la madera tipo I distintiva por presentar fribrotraqueidas, parénquima axial apotraqueal difuso, difuso en agregados o en bandas, vasos principalmente solitarios y radios angostos; mientras que la madera tipo II presenta fibras libriformes, parénquima axial ausente o paratraqueal escaso, vasos con distribución en hileras radiales cortas (2-4 vasos) y solitarios y radios anchos (Koek-Noorman, 1977; Jansen *et al.*, 2002).

Robbrecht (1988, 1993) dividió a la familia Rubiaceae en cuatro subfamilias: Antirheoideae, Cinchonoideae, Ixoroideae y Rubioideae. Sin embargo, en los análisis filogenéticos basados en datos moleculares, la subfamilia Antirheoideae resulta polifilética, siendo la subfamilia Rubioideae la más estable (Vedcourt, 1958; Bremekamp, 1966; Bremer, 1987; Robbrecht, 1988, 1993). En Rubioideae se ha clasificado tradicionalmente la tribu Hamelieae, principalmente por la presencia de rafidios. Sin embargo, los análisis filogenéticos indican que la tribu debe clasificarse en Cinchonoideae (Bremer *et al.*, 1995; Andersson y Rova, 1999; Robbrecht y Manen, 2006).

Hamelieae presenta problemas de circunscripción dado que en ella se han clasificado de 2 a 11 géneros dependiendo del autor (*Hamelia* Jacq. y *Hoffmannia* Sw., Vedcourt, 1958, 1976; Bremekamp, 1966; Elias 1976), (*Alibertia* A. Rich., *Axanthes* Blum., *Brignolia* DC., *Evosmia* Humb. & Bonpl., *Hamelia* Jacq., *Olostyla* DC., *Patima* Aubl., *Tepesia* Gartn., *Urophyllum* Jack et Wall, *Sabicea* Aubl. y *Schradera* Vahl De Candolle, 1830; Edlicher, 1836). Robbrecht (1993), propone que está conformada por los géneros *Deppea*, *Eizia*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Plocaniophyllon* y *Pinarophyllon*. Recientemente, McDowell sugiere que *Syringantha* debe incluirse en Hamelieae dado que comparte caracteres morfológicos con *Hamelia*.

En este estudio se describe la anatomía de la madera y la corteza de seis de los siete géneros de la tribu Hamelieae *sensu* Robbrecht (1993), con el propósito de evaluar la contribución de los caracteres anatómicos de la corteza y la madera en la

circunscripción de la tribu, reconocer si existen caracteres que permitan distinguir entre géneros y si los caracteres cuantitativos están asociados con la talla de los individuos. Se reevalúa también la inclusión del género *Syringantha* en Hamelieae y se comparan los atributos de la corteza y madera de los miembros de Hamelieae con representantes de las subfamilias Cinchonoideae, Ixoroideae y Rubioideae, con la finalidad de proveer atributos anatómicos, que nos permitan discutir la posición controversial de la tribu en cada una de las subfamilias Cinchonoideae o Rubioideae.

Materiales y métodos

Se recolectaron 2 o 3 muestras para 15 especies que representan seis de los siete géneros de la tribu Hamelieae (Apéndice 2). El género monotípico *Eizia* no fue estudiado debido a que se no se recolectó en campo. Con fines comparativos se incluyeron 16 especies representantes de otras tribus y *Syringantha*, las cuales también fueron recolectadas o provienen de la xiloteca de MEXU (Apéndice 2). Las muestras se recolectaron a 10 cm del suelo en los arbustos y a 1.20 m del suelo en los árboles y se fueron fijaron en formalina- ácido acético-alcohol etílico (FAA) y almacenaron en una solución de glicercina-agua-alcohol (1:1:1) hasta su corte. Se hicieron cortes transversales, radiales y tangenciales seriados de peridermis a madera de 20 o 35 μm de espesor en un micrótomo de deslizamiento. Los cortes se tiñeron con safranina-verde rápido y se montaron en resina sintética Euparal (Ruzin, 1999). Se colocaron astillas de madera adyacente al cámbium vascular en frascos con solución Jeffrey (Berlyn y Miksche, 1976), dejándolos en la estufa a 50°C por 24 o 48 horas. Una vez disociado el material, se lavó y se hicieron preparaciones temporales para cuantificar la longitud de fibras y elementos de vaso. La descripción de la corteza se realizó utilizando la terminología de Trockenbrodt (1990) y de la madera siguiendo las recomendaciones de la Asociación Internacional de Anatomistas de la madera (IAWA Committee, 1989).

Los caracteres anatómicos de la madera se midieron en un analizador (Image ProPlus versión 3.1, Media Cybernetics 1997) adaptado a un microscopio Olympus BX-50, realizándose 25 mediciones por carácter por individuo. Los datos cuantitativos

se analizaron en el paquete estadístico SAS versión 8.0 (SAS Institute, 1989). Se realizó un análisis de correlación simple de Pearson para identificar la correlación entre caracteres y la talla de los individuos. Además un análisis de covarianza permitió eliminar el efecto del tamaño de los individuos y evaluar si existen diferencias significativas (Tukey) entre los géneros de la tribu para los caracteres cuantitativos evaluados.

Resultados

La tribu Hamelieae

La tribu Hamelieae está conformada por arbustos y árboles pequeños de 1-4 m de altura y un dap de 1.5-10 cm (Cuadro 2), siempre verdes que habitan el bosque mesófilo de montaña, en bosques de *Pinus-Quercus*, bosque tropical perennifolio y bosque tropical caducifolio.

Corteza externa. La corteza es lisa a finamente rugosa, de color gris o café, sin ritidoma aparente en los géneros que conforman la tribu Hamelieae. Hay lenticelas menores de 3 mm, de forma redonda a oval.

Peridermis. La mayoría de los géneros estudiados presentan una sola peridermis (Fig. 5a). La peridermis presenta crecimiento bidireccional. El felógeno se diferencia de las células subyacentes a la epidermis. Felema comúnmente formado de 4 a 10 estratos de células rectangulares, con excepción de algunas especies de *Hamelia* y el género *Syringantha*, que presentan más de 10 estratos. La felodermis presenta de 3 a 6 estratos de células rectangulares a cuadradas y paredes delgadas (Fig. 5c), con excepción de algunas especies de *Deppea* y *Hamelia* donde hay de 10 a 12 estratos. Únicamente se observan contenidos oscuros en el felema.

Córtex. El córtex está constituido por células de parénquima y colénquima laminar (Fig. 5d). Además se observa una endodermis adyacente al colénquima con células rectangulares y banda de Caspari (Fig. 5e). Notoriamente, sin importar el diámetro del tallo, el córtex se conserva entre la peridermis y el floema secundario en todos los géneros de Hamelieae. Taninos y rafidios en el parénquima.

Floema secundario. *Elementos de tubo criboso (ETC) y células acompañantes (CA).* Los ETC tienen forma poligonal en la mayoría de los géneros de la tribu Hamelieae (Fig. 5f), con excepción de *Plocaniophyllon* y *Pinarophyllon* en los que presentan forma redonda a irregular, con paredes delgadas y una CA en uno de sus extremos. Los ETC en el floema no colapsado se distribuyen en grupos de 2 a 3 (Fig. 5g), con excepción de algunas especies de *Hamelia*, que presentan de 3 a 5. Los ETC y CA siempre se obliteran en el floema colapsado.

Parénquima axial. Las células de parénquima axial tienen una distribución difusa entre los ETC y CA en el floema no colapsado, son de forma irregular a circular. En el floema colapsado el parénquima es más abundante, de forma circular a oval y está interrumpido por grupos de 2 a 5 fibras o esclereidas (Fig. 5h).

Parénquima radial. En corte transversal, el curso de los radios es recto en el floema no colapsado, con dilatación en el floema colapsado. Los radios son heterogéneos uni y multicelulares (Fig. 6a), se dilatan cerca de la región de córtex (Fig. 6c).

Inclusiones. Hay taninos y rafidios ocluyendo el lumen de las células del parénquima axial y radial en los miembros de Hamelieae (Fig. 6e).

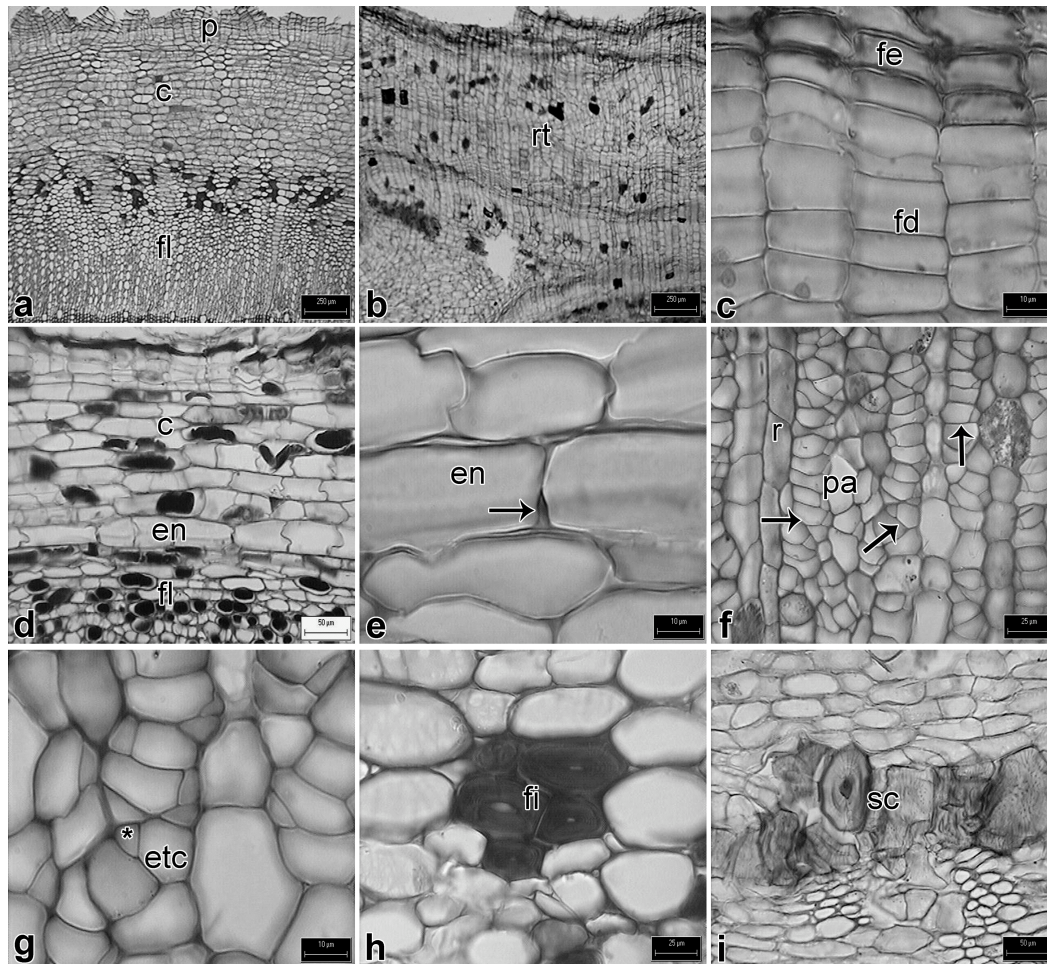


Figura 5. Anatomía de la corteza de la tribu Hamelieae y otros representantes. **a.** Peridermis simple en *Omiltemia*. **b.** Ritidoma con cinco peridermis en *Psychotria*. **c.** Felodermis de células rectangulares y paredes delgadas en *Deppea*. **d.** Córtecx en *Plocaniophyllon*. **e.** Endodermis y banda de Caspari en *Pinarophyllon*. **f.** Elementos de tubo criboso y células acompañantes en el floema no colapsado en *Syringantha*. **g.** Grupos de elementos de tubo criboso de forma poligonal en *Hamelia*. **h.** Fibras en el floema colapsado en *Hoffmannia*. **i.** Banda de esclereidas en el floema de *Exostema*. Escalas: a,b = 250 μm ; d, i = 50 μm ; f, h = 25 μm ; c, e, g = 10 μm . c = colénquima; en = endodermis; etc = elemento de tubo criboso; fd = felodermis; fe = felema; fi= fibra; fl = floema; p = peridermis; pa = parénquima; r = radios; rt = ritidoma; sc = esclereidas.

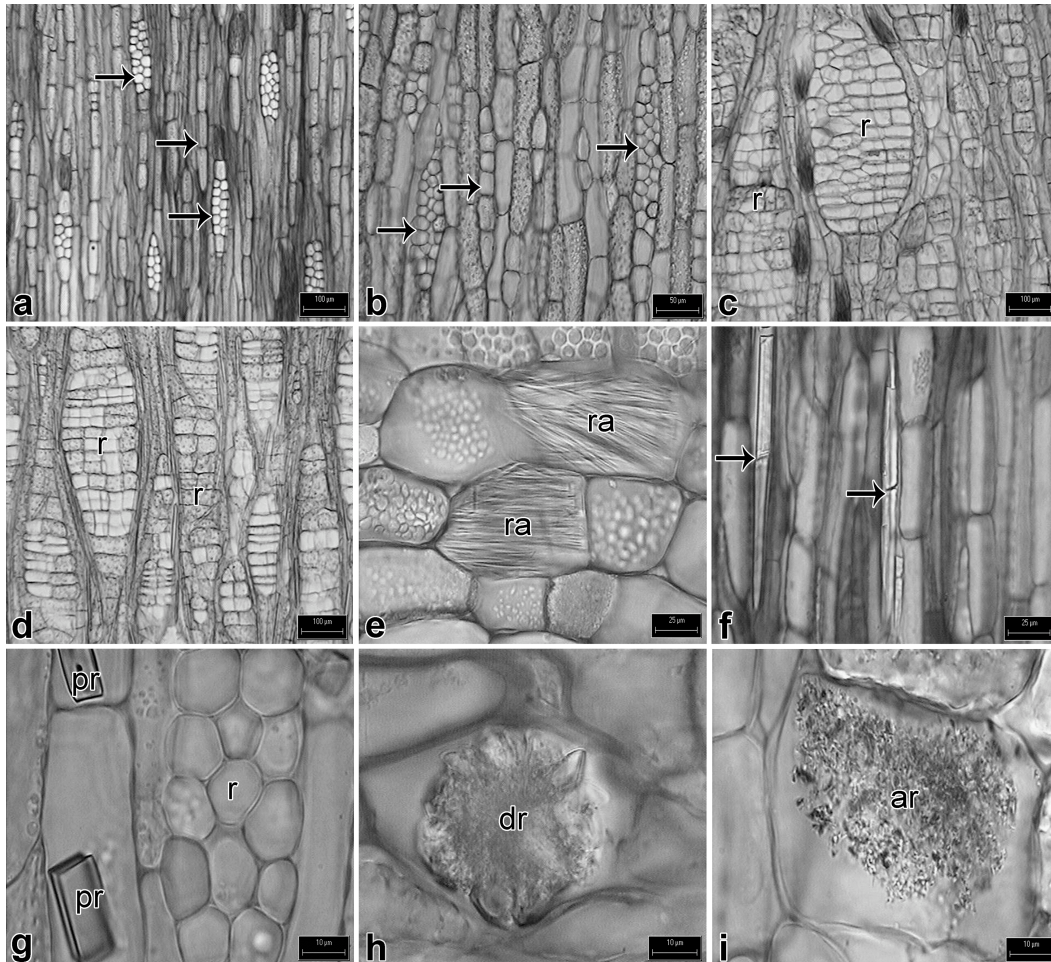


Figura 6. Caracteres anatómicos de la corteza de la tribu Hamelieae y otros representantes de la familia. **a.** Radios heterogéneos en *Hamelia*. **b.** Radios heterogéneos en *Exostema*. **-c.** Radios dilatados en el floema colapsado en *Deppea*. **d.** Radios dilatados en el floema colapsado en *Exostema*. **e.** Rafidios en las células de córtex en *Syringantha*. **f.** Estiloides en el parénquima axial de *Psychotria*. **g.** Cristales prismáticos en el parénquima axial de *Exostema*. **h.** Drusas en el parénquima axial de *Randia*. **i.** Areniscas en el parénquima radial de *Hintonia*. Escalas: a, c, d = 100 μm ; b = 50 μm ; e, f = 25 μm ; g, h, i = 10 μm . ar = areniscas; dr = drusas; es = estiloides; pr = cristales prismáticos; r = radios; ra = rafidios.

Xilema secundario. La mayoría de las especies de Hamelieae presentan anillos de crecimiento distintivos marcados por diferencias en la pared de la fibra, excepto en *Hoffmannia* y *Omiltemia* (*O. filisepala*) donde son inconspicuos (Fig. 7a-b). La porosidad en Hamelieae es principalmente difusa (Fig. 7c), con una densidad promedio de 44 vasos/ mm^2 en *Hamelia* y hasta 194 vasos/ mm^2 en *Plocaniophyllon*. Pocas especies de *Deppea* y *Hamelia*, presentan porosidad semianular marcada por 1-3 hileras de vasos en la madera temprana, la transición de la madera temprana a la tardía es gradual.

Los vasos se distribuyen en hileras radiales de 2 a 6 (8) vasos, tienen forma angular pero hay escasos de forma circular (Fig. 7f). El diámetro tangencial promedio de los vasos es de $18 \pm 2 \mu\text{m}$ en *Pinarophyllon* hasta $58 \pm 13 \mu\text{m}$ en *Hamelia*, presentando una variación mayor a la encontrada en los otros géneros estudiados (Cuadro 2). Los elementos de vaso tienen una longitud promedio de $442 \pm 87 \mu\text{m}$ en *Pinarophyllon* y hasta $985 \pm 247 \mu\text{m}$ en *Omiltemia*. El grosor promedio de la pared de los vasos en Hamelieae es de $<3 \mu\text{m}$ (Cuadro 2). La placa de perforación es simple (Fig. 7i), inclinada con excepción de *Hoffmannia* que presenta una placa de perforación doble (Fig. 8a); las punteaduras intervasculares son alternas, areoladas, de forma circular con apertura lenticular ornamentada en los taxa estudiados. Se reconocen tres grados de ornamentación en las especies de Hamelieae; la más común se restringe a la apertura de la punteadura; en *Omiltemia*, la ornamentación se distribuye en la apertura y el borde de la punteadura, mientras que en *Hoffmannia* se restringe a escasas prolongaciones de la pared interna de la punteadura (Fig. 8c-e). El diámetro de la punteadura intervascular en la mayoría de los géneros estudiados varía en su valor promedio entre 3 y 4 μm . Las punteaduras radio-vaso son similares a las intervasculares. Las fibras libriformes son septadas, con 2 o 6 septos y punteaduras ligeramente areoladas (Fig 8g-h). La longitud de las fibras tiene un promedio de $668 \pm 94 \mu\text{m}$ en *Pinarophyllon* a $1345 \pm 223 \mu\text{m}$ en *Omiltemia* (Cuadro 2). El grosor de la pared de las fibras tiene un valor promedio $<3 \mu\text{m}$; el lumen de las fibras tiene un promedio de 7.0 μm en *Plocaniophyllon* y hasta 11.5 μm en *Hamelia*. El parénquima es apotraqueal difuso (Fig. 9a), con series parenquimáticas de 2 a 6.

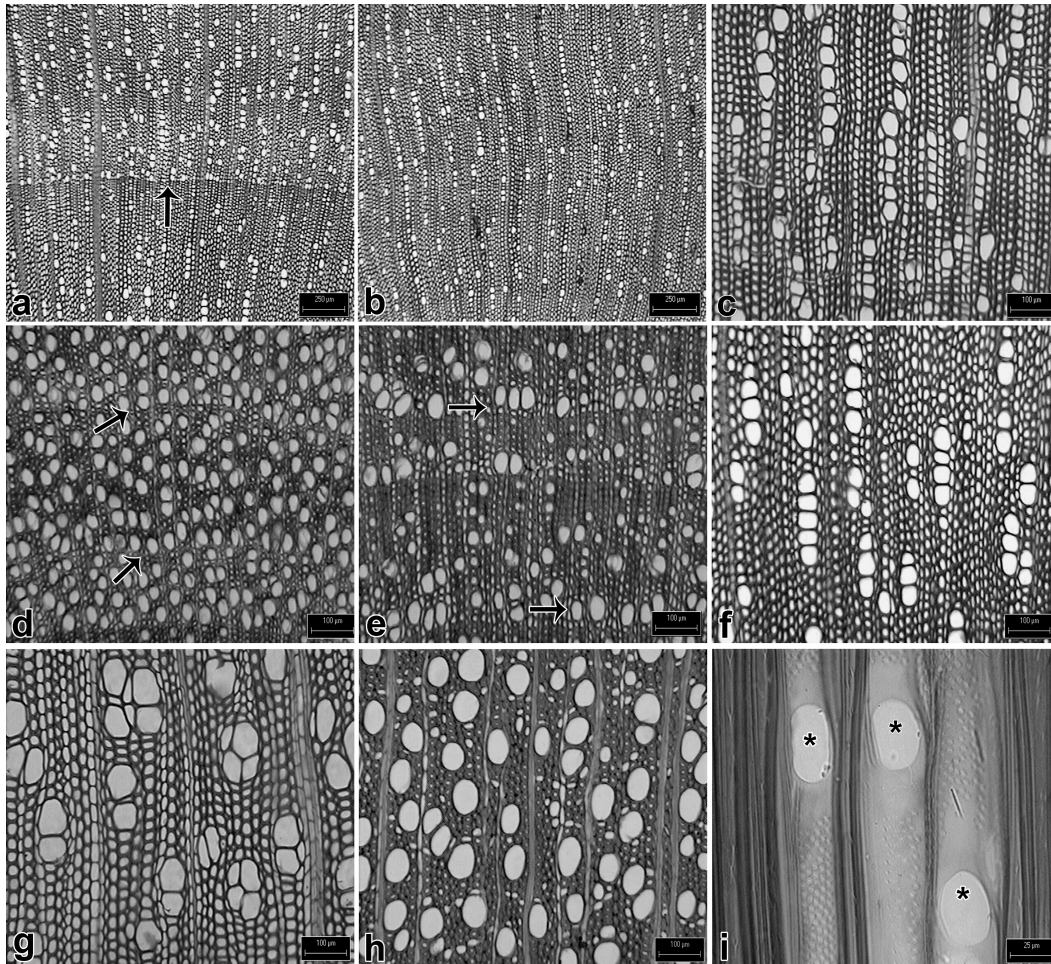


Figura 7. Anatomía de la madera de la tribu Hamelieae. **a.** Anillos de crecimiento distintivos en *Hamelia*. **b.** Anillos de crecimiento inconspicuos en *Omiltemia*. **c.** Porosidad difusa en *Deppea*. **d.** Porosidad semianular en *Hintonia* marcada por 1-3 bandas de vasos con un diámetro ligeramente mayor. **e.** Porosidad anular en *Bouvardia* marcada por una banda de vasos de mayor diámetro. **f.** Vasos distribuidos en hileras radiales en *Deppea*. **g.** vasos distribuidos en grupos de 3-4 vasos en *Psychotria*. **h.** Vasos solitarios en *Randia*. **i.** Placa de perforación simple en *Hamelia*. Escalas: a, b = 250 μm ; c-h = 100 μm ; i = 25 μm . * = placa de perforación simple.

Los radios heterogéneos tipo IIA, unicelulares y multicelulares predominan en los géneros de la tribu (Fig. 9d, g), con excepción de *Hoffmannia*, *Pinarophyllon* y *Plocaniophyllon*, los cuales presentan radios homogéneos tipo III, también denominados paedomórficos (Fig. 9e, h). Los radios multiseriados con 2 o 6 células en su parte más ancha, comúnmente de 3-4 series (22-52 μm). Los multiseriados tipo IIA, con la porción central de células procumbentes y ocasionalmente cuadradas, en las extensiones marginales de 2 a 6 hileras de células erectas (Fig. 9g). La altura de los

radios tiene un valor promedio entre $668 \pm 94 \mu\text{m}$ en *Plocaniophyllon* y $1345 \pm 223 \mu\text{m}$ en *Omiltemia* (Cuadro 2).

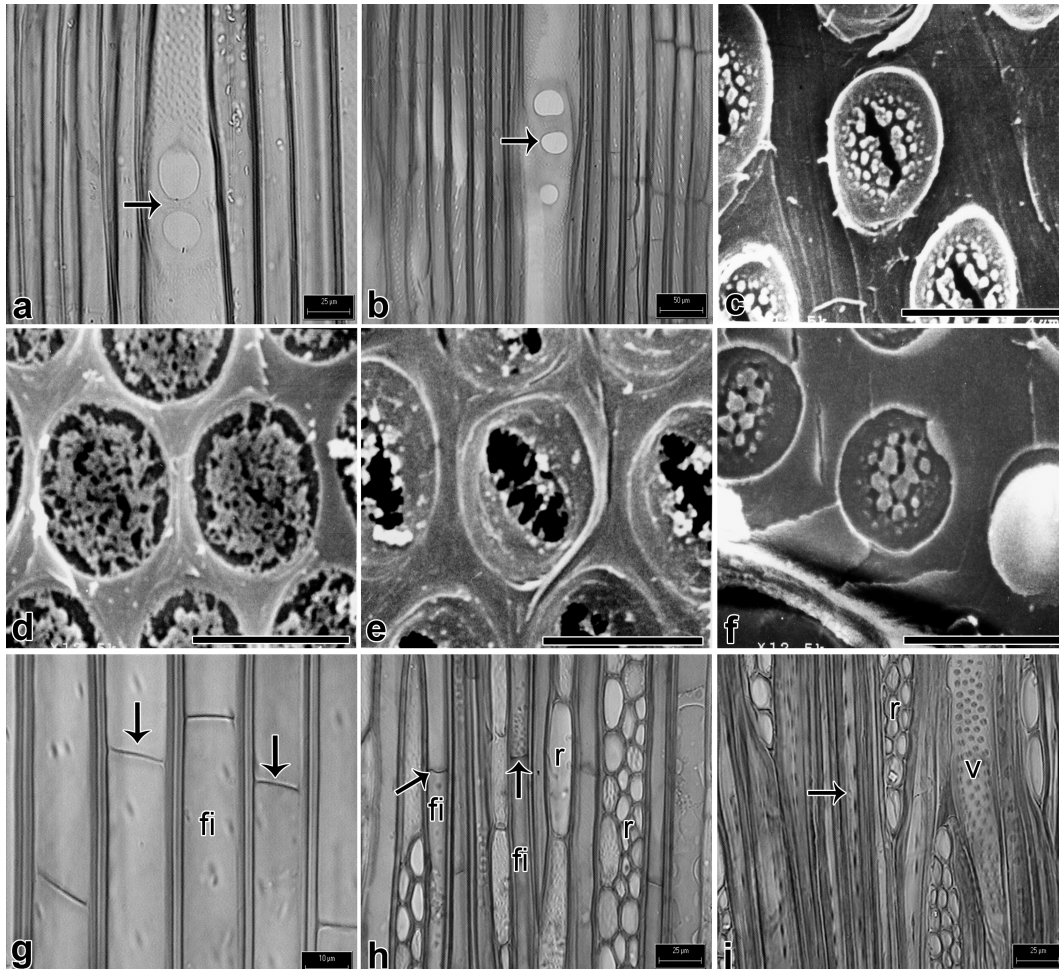


Figura 8. Anatomía de la madera de la tribu Hamelieae y otros géneros de Rubiaceae. **a.** Placa de perforación doble en *Hoffmannia*. **b.** Placa de perforación triple en *Psychotria*. **c.** Punteaduras con ornamentación restringida a la apertura de la punteadura en *Hamelia*. **d.** Punteaduras con ornamentación distribuida en la apertura lenticular y en el borde de la punteadura en *Omiltemia*. **e.** Punteaduras con ornamentación restringida a las prolongaciones de la pared interna de la punteadura en *Hoffmannia*. **f.** Punteaduras circulares y ornamentadas en *Exostema*. **g.** Fibras libriformes septadas en *Plocaniophyllon*. **h.** Fibras libriformes septadas en *Syringantha*. **i.** Fibrotraqueidas en *Randia*. Escala: **b** = $50 \mu\text{m}$; **a, h, i** = $25 \mu\text{m}$; **g** = $10 \mu\text{m}$; **c-f** = $4 \mu\text{m}$. fi = fibra libriforme; r = radio; v = vaso.

Las inclusiones minerales que ocluyen el lumen de las células de parénquima axial y radial en *Hamelia* y *Omiltemia* son rafidios (Fig. 9j) y en *Deppea*, *Hamelia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon* y *Syringantha* son cuerpos de sílice.

Otros géneros de Rubiaceae

Se estudiaron especies representativas de los géneros *Bouvardia*, *Psychotria* y *Randia* principalmente arbustos 1 a 2 m y árboles pequeños hasta de 5 m de altura, mientras que las especies de los géneros *Exostema* y *Hintonia* son árboles con una altura de 7 a 10 m (Cuadro 2), que habitan en bosque de *Quercus* y bosque tropical caducifolio.

Corteza externa. La corteza es lisa a finamente rugosa, de color gris o café, sin ritidoma aparente en las especies de *Psychotria*, con excepción de *P. microdon* con ritidoma (Fig. 5b). Los géneros *Exostema*, *Hintonia* y *Randia* presentan una corteza de color gris pardo, verde o café, de tipo heterogénea, corchosa, fibrosa, rugosa o fisurada. Las fisuras son reticuladas superficiales, menores a la mitad del grosor de la corteza, con crestas planas o puntiagudas.

Peridermis. La mayoría de los géneros estudiados presentan una sola peridermis y de 2 a 6 en *Exostema* y algunas especies de *Psychotria* (Fig. 5b). La peridermis presenta crecimiento bidireccional. El felógeno se diferencia de las células subyacentes a la epidermis. Felema comúnmente de formado de 5 a 10 estratos de células rectangulares, con excepción de algunas especies de *Exostema* y *Psychotria* que presentan de 15 a 20 estratos. La felodermis presenta de 3 a 5 estratos de células rectangulares a cuadradas y paredes delgadas, con excepción de algunas especies de *Randia* que presenta de 10 a 12 estratos. Se observan contenidos oscuros en el felema.

Córtex. El córtex está constituido por células de parénquima y colénquima laminar en algunas especies de *Psychotria* y *Randia*. Además se observa una endodermis adyacente al colénquima con células rectangulares y banda de Caspari en algunas especies de *Psychotria* (*P. chiapensis* y *P. horizontalis*). Taninos, rafidios y estiloides en el parénquima de *Psychotria* y drusas en *Randia*.

Floema secundario. Elementos de tubo criboso (ETC) y células acompañantes (CA). Los ETC tienen forma poligonal a irregular en la mayoría de los géneros estudiados, con paredes delgadas y una CA en uno de sus extremos. Los ETC en el floema no colapsado se distribuyen en grupos de 2 a 3, con excepción de *Psychotria* que presenta hasta 5. Los ETC y CA siempre se obliteran en el floema colapsado.

Parénquima axial. Las células de parénquima axial tienen una distribución difusa

entre los ETC y CA en el floema no colapsado y son de forma irregular a circular. En el floema colapsado el parénquima es más abundante, de forma circular a oval y está interrumpido por una banda continua de esclereidas en la mayoría de los géneros (Fig. 5i), con excepción de *Hintonia* que presenta grupos de hasta 20 esclereidas.

Parénquima radial. En corte transversal, el curso de los radios es recto en el floema no colapsado, con dilatación en el floema colapsado. Los radios son heterogéneos unicelulares y multicelulares (Fig. 6b) y se dilatan cerca de la región de córtex (Fig. 6d).

Inclusiones. Hay taninos y rafidios ocluyendo el lumen de las células del parénquima axial y radial en *Psychotria*, estiloides en algunas especies *Psychotria*, *Exostema* y *Bouvardia*, estos dos últimos con prismas (Fig. 6f-g), drusas en *Randia* (Fig. 6h) y areniscas en *Hintonia* (Fig. 6i).

Xilema secundario. Los géneros estudiados presentan anillos de crecimiento poco distintivos marcados por diferencias en la pared de la fibra, con excepción de *Psychotria*, con anillos de crecimiento ausentes en la mayoría de la especies. La porosidad es semianular a anular en *Bouvardia*, *Exostema*, *Hintonia* y *Randia*, marcada por 1 o 3 hileras de vasos en la madera temprana con transición gradual de la madera temprana a la tardía y una densidad de vasos promedio de 115 vasos/mm² (Fig. 7 d-e), mientras que *Psychotria* tiene porosidad difusa, con una densidad promedio de 129 vasos/mm² en *Randia* y hasta de 255 vasos/mm² en *Hintonia*. Los vasos se distribuyen en hileras radiales de 2 a 4 (6) vasos, de forma angular y escasos de forma circular, en la mayoría de las especies de *Psychotria* con excepción de *P. simiarum* que presenta grupos de 3 a 4 vasos (Fig. 7g); son exclusivamente solitarios y de forma circular a oval en *Exostema*, *Hintonia* y *Randia* (Fig. 7h), mientras que *Bouvardia* presenta vasos en hileras radiales y solitarios. El diámetro tangencial promedio de los vasos es de $17 \pm 3 \mu\text{m}$ en *Bouvardia* y hasta $39 \pm 10 \mu\text{m}$ en *Exostema*, presentando una variación menor a la encontrada en Hamelieae (Cuadro 2). Los elementos de vaso tienen una longitud promedio de $445 \pm 112 \mu\text{m}$ en *Bouvardia* y hasta $671 \pm 182 \mu\text{m}$ en *Psychotria*. El grosor promedio de la pared de los vasos en *Bouvardia* es de $<3 \mu\text{m}$, mientras que *Exostema*, *Hintonia* y *Randia* es $\geq 3.5 \mu\text{m}$ (Cuadro 2). La placa de

perforación es simple inclinada con excepción de algunas especies *Psychotria* que presentan una placa de perforación doble o triple (Fig. 8b). Las punteaduras intervasculares son alternas, areoladas, de forma circular con apertura lenticular ornamentada en los taxa estudiados. Todos los géneros presentan ornamentación restringida a la apertura de la punteadura (Fig. 8f). El diámetro de la punteadura intervascular en la mayoría de los géneros estudiados varía en el valor promedio, entre 3 y 4 μm , con excepción de *Randia* con punteaduras $\leq 2.5 \mu\text{m}$. Las punteaduras radio-vaso son similares a las intervasculares.

Las fibras libriformes son septadas, presentando de 2 a 6 septos y punteaduras ligeramente areoladas en *Psychotria*, mientras que *Exostema*, *Hintonia* y *Randia* presentan fibrotraqueidas no septadas y areoladas (Fig. 8i); los dos tipos celulares en *Bouvardia*. La longitud de las fibras tiene un promedio de $673 \pm 138 \mu\text{m}$ en *Bouvardia* a $976 \pm 248 \mu\text{m}$ en *Randia* (Cuadro 2). El grosor de la pared de las fibras tiene un valor promedio de 3 μm en *Psychotria* y 3.5 - 4 μm en los otros géneros; el lumen de las fibras tiene un promedio de ≤ 5.0 , con excepción de *Psychotria* con un promedio de 7.5 μm .

El parénquima es apotraqueal difuso, con series parenquimáticas de 2 a 6 en *Psychotria*, mientras que el resto de los taxa presentó parénquima apotraqueal arreglado en bandas tangenciales cortas (agregados) en sección transversal, además de parénquima paratraqueal escaso (Fig. 9b-c).

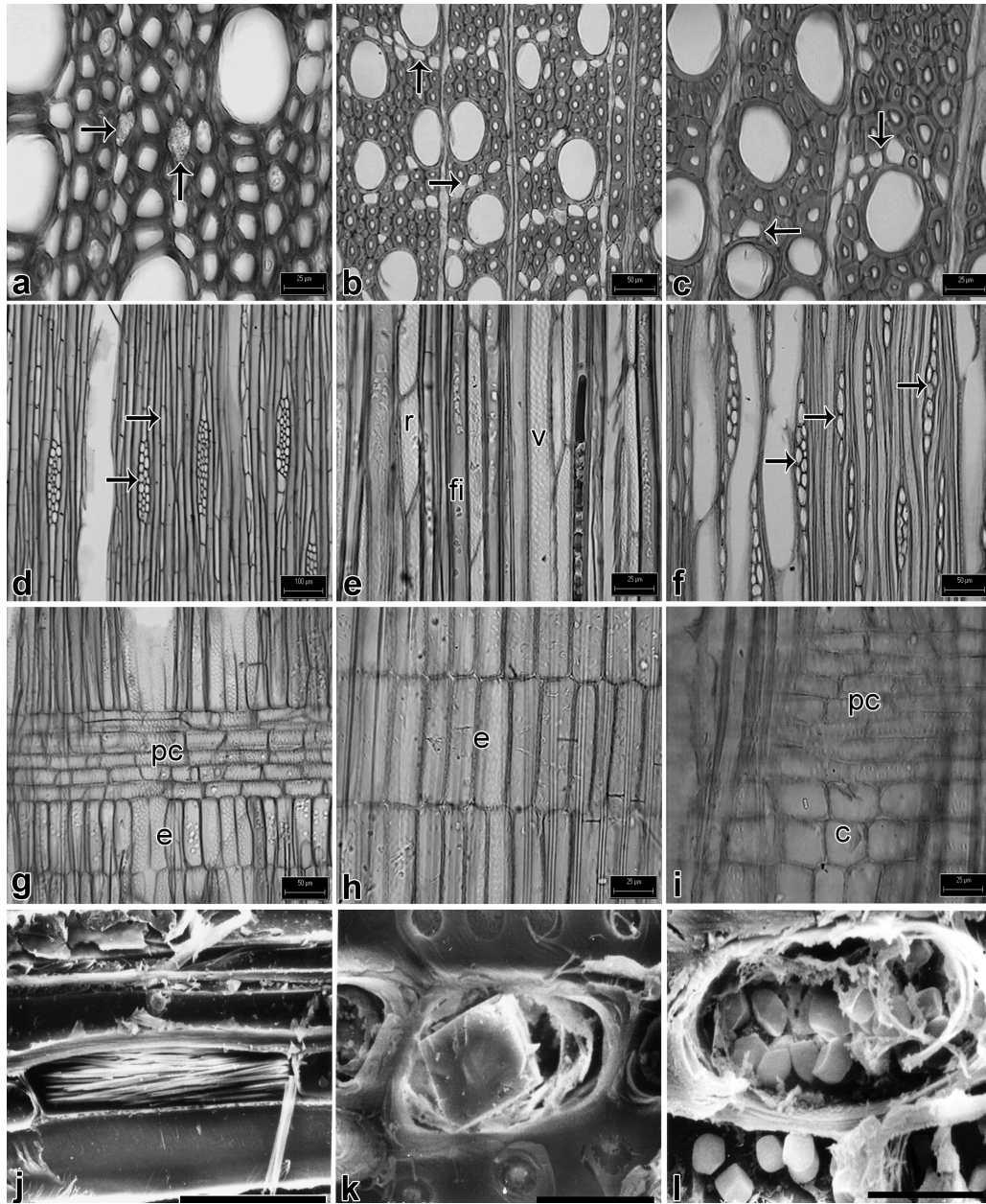


Figura 9. Características anatómicas de la madera de la tribu Hamelieae. **a.** Parénquima apotraquel difuso en *Hamelia*. **b.** Parénquima apotraquel en bandas tangenciales en *Randia*. **c.** Parénquima paratraquel escaso en *Hintonia*. **d.** Radios heterogéneos en *Deppea*. **e.** Radios uniseriados en *Plocaniophyllon*. **f.** Radios uni y biseriados en *Hintonia*. **g.** Radios tipo IIA en *Hamelia*. **h.** Radios homogéneos tipo III en *Pinarophyllon*. **i.** Radios heterogéneos tipo IIB en *Exostema*. **j.** Rafidios en el parénquima radial de *Hamelia*. **k.** Cristales prismáticos en el parénquima radial de *Randia*. **l.** Granos de almidón en los radios de *Exostema*. Escalas: d = 100 μm ; b, f, g = 50 μm ; a, c, e, h, i = 25 μm ; j, k y l = 4 μm . c = células cuadradas; e = células erectas; fi = fibra; pc = células procumbentes; r = radio; v = elemento de vaso.

Los radios heterogéneos tipo IIA, unicelulares y multicelulares predominan en *Psychotria* y *Randia*, los radios tipo IIB en *Exostema* y los homogéneos tipo III, también

denominados paedomórficos en *Bouvardia*. Los radios multiseriados de 3 a 5 células ($48 \pm 13 \mu\text{m}$) en su parte más ancha en *Psychotria* y de 2 a 3 células ($22 \pm 5 \mu\text{m}$) en el resto de los taxa (Fig. 9f). Los multiseriados tipo IIA, con la porción central de células procumbentes y ocasionalmente cuadradas, en las extensiones marginales de 3 a 5 hileras de células erectas. Los multiseriados tipo IIB, con la porción central de células procumbentes y las extensiones de 3 a 4 hileras de células cuadradas (Fig. 9i). La altura de los radios tiene un valor promedio entre $596 \pm 148 \mu\text{m}$ en *Psychotria* y $<400 \mu\text{m}$ en el resto de los taxa (Cuadro 2).

Las inclusiones minerales que ocluyen el lumen de las células de parénquima axial y radial en *Psychotria* son rafidios y prismas en *Exostema* y *Randia* (Fig. 9k).

Análisis de caracteres cuantitativos

El análisis estadístico de los caracteres cuantitativos de la madera mostró que existe correlación entre algunos caracteres: la longitud de las fibras y la longitud de los vasos ($r=0.806$ $P<0.0001$ $N=67$), la longitud de vasos y la longitud de radios ($r=0.634$, $P<0.0001$, $N=39$), el número de radios y la longitud de radios ($r=-0.6486$, $P<0.0001$, $N=40$), el número y el diámetro de vasos ($r= -0.746$, $P<0.0001$, $N=47$). El tamaño de los individuos se correlaciona con la longitud de los radios ($r= -0.727$, $P<0.0001$, $N= 39$), el número de radios ($r= 0.740$, $P<0.001$, $N= 45$), el diámetro de vasos ($r= 0.536$, $P<.0011$, $N=40$), el grosor de la pared de las fibras ($r=0.667$, $P<.0001$, $N= 51$) y el grosor de la pared de los elementos de vasos ($r= 0.699$, $P<.0001$, $N=51$).). Estas asociaciones indican una relación directa entre la altura de los individuos de los géneros estudiados y el número de radios/ mm^2 , el grosor de la pared de los vasos y las fibras (Fig. 10).

El análisis de covarianza confirmó que hay diferencias estadísticamente significativas entre algunos géneros para los siguientes caracteres: longitud de vasos ($F=12.6$, $P<0.003$, g.l.=11, $N= 51$); densidad de radios/ mm^2 ($F=661.3$, $P<0.0001$, g.l.= 12, $N= 51$); densidad de vasos / mm^2 ($F=100.8$, $P<0.0001$, g.l.= 11, $N= 51$); grosor de la pared de los vasos ($F=11.42$, $P<0.005$, g.l.= 11, $N= 50$) y el ancho de los radios ($F=12$, $P<0.004$, g.l.= 11, $N= 51$).

Cuadro 2. Caracteres anatómicos de la corteza y la madera de la tribu Hamelieae y otras Rubiaceae. Para los caracteres cuantitativos se presenta el valor mínimo y máximo, entre paréntesis la media y una desviación estándar. **Caracteres de corteza:** 1=Peridermis, 2=Contenidos; **Caracteres de los elementos de vaso:** 3= Porosidad, 4= distribución de vasos, 5=Densidad de vasos / mm², 6= forma de los vasos, 7= Longitud de los vasos (µm), 8= Diámetro de vasos (µm), 9= Grosor de la pared de los vasos (µm), 10= diámetro de puntadura (µm); **Caracteres de las fibras:** 11= Tipo de fibras, 12= número de septos de las fibras. Abreviaturas P=Presente, A= Ausente, Ar= areniscas, Ra=Rafidios, Ta=Taninos, D=Difusa, AS=Semiannular, A= Anular, Es=Estiloides, Hr=Hileras radiales, S=soltarios, Fl=Fibras libiformes, Fb=Fibrotraquedas, Ns=No septadas.

Género	Elementos de vaso												Fibras	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12		
<i>Deppia</i>	P	Ra, Ta	D (SA)	Hr, S	57-225 (136 ± 44)	An	220-1328 (597 ± 197)	33 ± 10 (23-43)	1.0-3.9 (2.1 ± 0.6)	2.8-4.0 (3.3± 0.5)	FL	3-5		
	P	Ra, Ta	D (A)	Hr, S	20-82 (44 ± 13)	An	331-1328 (647 ± 166)	58 ± 113 (45-71)	1.3-3.5 (2.5 ± 0.5)	3.0-4.5 (4 ± 0.5)	FL	3-6		
<i>Hoffmannia</i>	P	Ra, Ta	D	Hr, S	44-88 (66 ± 10)	An	307-1447 (775 ± 212)	22-53 (34 ± 6)	1.2-2.8 (2.0 ± 0.2)	3.3-4.7 (4 ± 0.5)	FL	3-4		
	P	Ra, Ta	D	Hr, S	48-123 (81 ± 14)	An	394-1604 (985 ± 247)	24-59 (40 ± 7)	1.5-3.4 (2.5 ± 0.5)	3.0-4.5 (3.7± 0.3)	FL	2-3		
<i>Pinarophyllon</i>	P	Ra, Ta	D	Hr, S	143-239 (181± 19)	An	276-744 (442 ± 87)	14-21 (18 ± 2)	1.9-2.9 (2.3 ± 0.2)	3.1-4.2 (3.7 ± 0.2)	FL	3-4		
	P	Ra, Ta	D	Hr, S	127-239 (194 ± 24)	An	283-809 (511 ± 131)	14-23 (20 ± 2)	1.5-2.9 (2.5 ± 0.3)	2.2-3.5 (3.0 ± 0.5)	FL	4-5		
<i>Syringantha</i>	P	Ra, Ta	D	Hr, S	44-98 (71 ± 11)	Ci	324-768 (523 ± 97)	25-57 (37 ± 6)	1.6-3.5 (2.5 ± 0.6)	2.9-3.8 (3.3 ± 0.2)	FL	4-5		
	P	Ra, Es, Ta	D	Hr, S, (37-255 (115 ± 50)	An	272-1398 (671 ± 182)	15-63 (34 ± 10)	2.3-5.2 (3.1 ± 0.6)	2.4-4.0 (3.1 ± 0.5)	FL	2-5		
<i>Boucardia</i>	A	Es	D, A	S	119-271 (201± 40)	An, Ci	254-793 (445 ± 112)	12-23 (17 ± 3)	1.5-4.6 (2.6 ± 0.8)	2.5-3.8 (3 ± 0.3)	FL, FB	2-4		
	A	Cr-Pr, Es	AS	S	67-335 (168 ± 62)	Ci	240-780 (512 ± 109)	22-59 (39 ± 10)	3.4-5.0 (3.8 ± 0.5)	2.9-4.5 (3.6 ± 0.4)	FB	NS		

<i>Hintonia</i>	A	Ar	SA	S	89-399 (255 ± 71)	Ci	266-771 (452 ± 6)	24-33 (29 ± 2)	3.0-4.6 (3.5 ± 0.5)	2.9-3.9 (3.3 ± 0.2)	FB	NS
<i>Randia</i>	A	Dru	SA, A	S	56-319 (129 ± 44)	Ci	255-1126 (517± 147)	16-37 (27 ± 4)	3.0-4.8 (3.5± 0.5)	1.9-3.0 (2.5 ± 0.3)	FB	NS

Continuación del cuadro 2. Caracteres anatómicos de la madera de la tribu Hamelieae y otras Rubiaceae. Para los caracteres cuantitativos se presenta el valor mínimo y máximo, entre paréntesis la media y una desviación estándar.

Caracteres de las fibras: 13= Longitud de fibras (μm), 14= Lumen de fibras (μm), 15=Grosor de la pared de fibras (μm),
Radios: 16=Tipo de radios, 17=Longitud de los radios (μm), 18=Ancho de radios (μm), 19=Contenidos en la madera.
Abreviaturas: Ra=Rafidos, Ta=Taminos, Sí= Sílice, Ti=Tíldes, Go= Gomas, Pr=Prismas.

Género	Fibras			Radios			Contenidos	
	13	14	15	16	17	18	19	
<i>Deppa</i>	341-1276 (844 \pm 242)	10 \pm 3.8	2.2 \pm 0.7	IIA	399-1074 (772 \pm 135)	52 \pm 16	Sí	
<i>Hamelia</i>	563-1869 (1071 \pm 232)	11.5 \pm 2	2.6 \pm 0.6	IIA	209-916 (512 \pm 158)	34 \pm 10	Sí, Ra	
<i>Hoffmannia</i>	685-1388 (993 \pm 165)	11 \pm 0.5	2 \pm 1	III	490-1625 (934 \pm 324)	30 \pm 6.5	Ta y ti	
<i>Omlentia</i>	813-1961 (1345 \pm 223)	10 \pm 2	2.7 \pm 0.7	IIA	460-1399 (785 \pm 229)	48 \pm 14	Ta, Ti	
<i>Pinarophyllon</i>	486-846 (668 \pm 94)	7 \pm 1	2.3 \pm 0.2	III	----	15 \pm 2.5	Sí, Ta	
<i>Plocaniophyllon</i>	516-1193 (803 \pm 136)	7 \pm 1	2.1 \pm 0.3	III	----	20 \pm 7	Sí, Ta	
<i>Syringantha</i>	411-1568 (826 \pm 149)	9 \pm 2	2 \pm 0.5	IIA	159-840 (382 \pm 108)	25 \pm 4	Sí	
<i>Psychotria</i>	499-1570 (943 \pm 202)	7.5 \pm 2.5	3.1 \pm 0.5	IIA	315-898 (596 \pm 148)	48 \pm 13	Go, Ra	
<i>Bourardia</i>	403-997 (673 \pm 138)	4.3 \pm 1	2.6 \pm 1	III	196-1195 (620 \pm 278)	14.6 \pm 3.4	----	
<i>Exostema</i>	580-1373 (898 \pm 170)	4.3 \pm 1	4 \pm 0.6	IIIB	76-858 (185 \pm 71)	22 \pm 5	Pr	
<i>Hintonia</i>	527-1463 (903 \pm 199)	5.3 \pm 1	3.6 \pm 0.5	IIA	139-431 (246 \pm 61)	23 \pm 3	----	
<i>Randia</i>	421-1719 (976 \pm 248)	3.5 \pm 1	4 \pm 0.5	IIA	143-1158 (365 \pm 190)	22 \pm 5	Pr, Go, Ti	

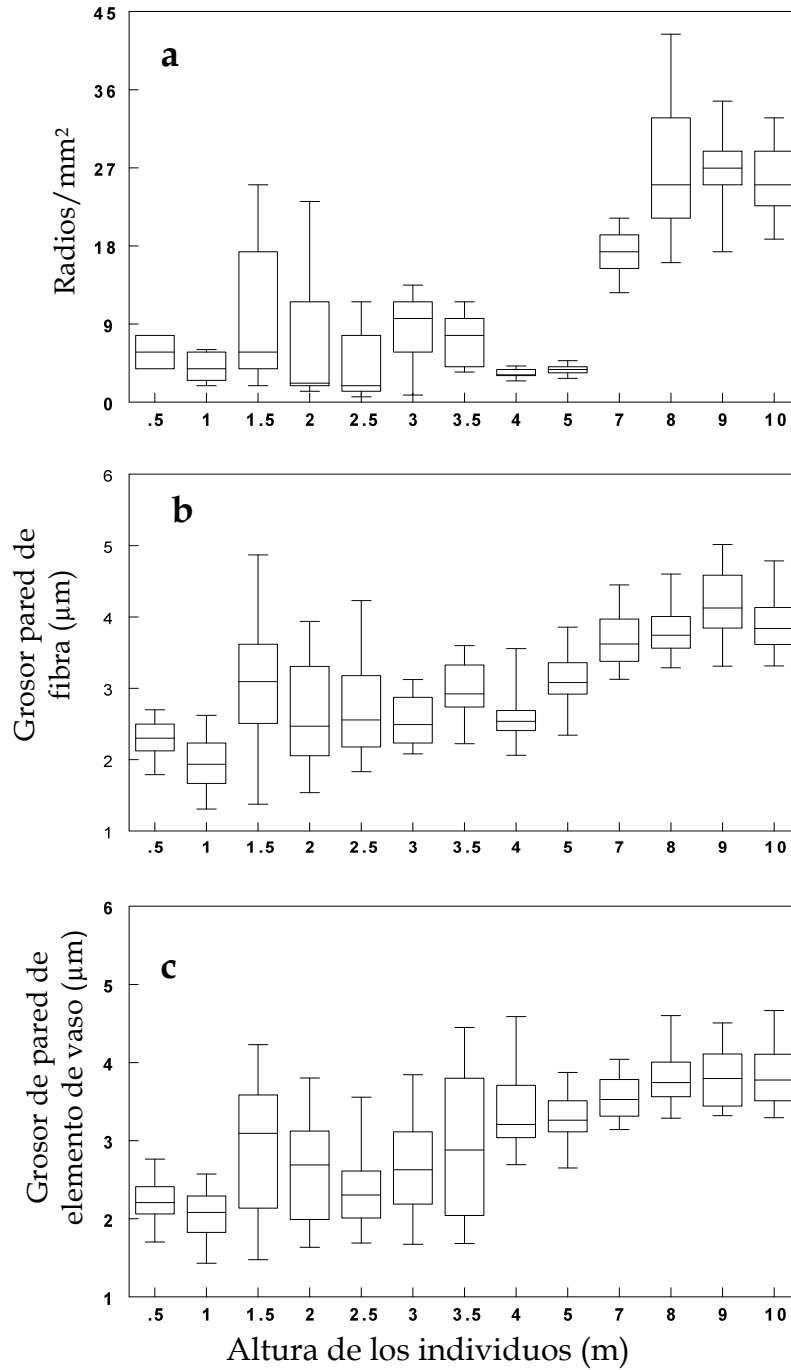


Figura 10. Asociación entre la altura de los individuos y cuatro caracteres cuantitativos del xilema secundario. - **a**. Densidad de radios. -**b**. Grosor de la pared de las fibras. -**c**. Grosor de la pared de los elementos de vaso.

Discusión

La tribu Hamelieae

Los miembros de la tribu Hamelieae presentan una peridermis simple, conservan la endodermis y otras células del córtex entre los tejidos secundarios, rafidios en el parénquima floemático y la madera presenta fibras libriformes septadas, vasos en hileras radiales de 2 a 6 vasos (80-90%) y parénquima apotraqueal difuso.

Los caracteres anatómicos de la corteza y la madera son muy homogéneos entre los géneros de la tribu, como se ha registrado para otras tribus de Rubiaceae (Koek-Noorman, 1969a, b; Koek-Noorman y Hogeweg, 1974; Jansen *et al.*, 1997; Jansen *et al.*, 2001). Sin embargo, existen excepciones tanto en los caracteres cualitativos como cuantitativos de la corteza y la madera. Por ejemplo: *Hamelia* y *Syringantha* presentaron más de 10 estratos de células de felema, mientras que el resto tuvo de 4 a 10. Los géneros *Deppea* y *Hamelia* tuvieron de 10 a 12 estratos de células de felodermis, mientras que el resto tuvo de 4 a 10 estratos. *Plocaniophyllon* y *Pinarophyllon* presentaron los elementos de tubo criboso de forma redonda a irregular, carácter que los diferencia de los otros miembros de la tribu con elementos de tubo criboso de forma poligonal.

Todos los géneros de Hamelieae presentan endodermis y rafidios en la corteza, caracteres que los distinguen de los otros géneros estudiados, con excepción de *Psychotria*, dado que algunas especies de este género presentan endodermis (*P. horizontalis* y *P. veracruzensis*) y rafidios (*P. flava*, *P. microdon* y *P. papatlensis*). *Psychotria* también presenta estiloides en la corteza (*P. chiapensis*, *P. horizontalis* y *P. veracruzensis*). Jansen (2001) menciona que algunas especies de Psychotrieae presentan estiloides en las hojas. Por otra parte, *Exostema* y *Hintonia* de grupo *Portlandia* se diferencian de Hamelieae por presentar una banda de esclerénquima en la corteza, ausencia de endodermis e inclusiones minerales diversas como estiloides, prismas y areniscas. *Randia* (Ixoroideae) es el único que presenta drusas.

Los caracteres anatómicos de la madera resultaron similares entre los géneros de la tribu, con algunas excepciones. Por ejemplo: los géneros *Hoffmannia*, *Pinarophyllon* y *Plocaniophyllon* presentan radios homogéneos tipo III, también denominados

paedomórficos, carácter que los distingue de los otros miembros de la tribu con radios heterogéneos tipo IIA.

Además, *Hamelia* y *Omiltemia* son los únicos géneros de la tribu que presentan rafidios en las células de parénquima axial del xilema. Pero *Omiltemia* se distingue *Hamelia* y del resto de los géneros de la tribu por presentar la ornamentación de las punteaduras distribuida en la apertura y el borde de la punteadura y *Hoffmannia* por presentar placas de perforación doble. Además, *Deppea* presenta madera color rosa que es distintiva de este género.

Con respecto a los caracteres cuantitativos de la madera, también hay diferencias a nivel genérico, por ejemplo: *Pinarophyllon* y *Plocaniophyllon* se diferencian del resto de los miembros de Hamelieae por presentar más 135 vasos/mm² y un diámetro de vasos menor a 20 µm. Además, *Plocaniophyllon* se distingue por tener punteaduras con un valor promedio de 3 µm. Los géneros *Hoffmannia* y *Omiltemia* presentan diferencias significativas para la longitud de los elementos de vaso en relación con los otros géneros de Hamelieae. *Hoffmannia* tuvo una longitud promedio de 775 ± 212 µm, mientras que en *Omiltemia* fue de 985 ± 247 µm. *Hamelia* y *Omiltemia* presentaron una longitud de fibras mayor al resto de los miembros de la tribu, con un valor promedio de 1071 ± 232 µm en *Hamelia* y de 1345 ± 223 µm en *Omiltemia*.

La inclusión de *Syringantha* en la tribu Hamelieae

Syringantha comparte caracteres de la corteza y la madera con los miembros de Hamelieae, entre los que podemos mencionar están la presencia de una peridermis simple, la endodermis, los rafidios, las fibras libriformes septadas y el parénquima apotraqueal difuso. Estos caracteres apoyan la propuesta de McDowell (1996), quien sugiere la inclusión de *Syringantha* en la tribu, debido a que comparte caracteres morfológicos con *Hamelia* como, las estípulas caducas, inflorescencias secundifloras, flores amarillas, estambres con filamentos aplanados, dehiscencia introrsa, disco nectarífero subcónico y la exina del polen lisa a reticulada.

La tribu Hamelieae en la subfamilia Rubioideae o Cinchonoideae

Los tipos de madera I y II, fueron propuestos por Koek-Noorman en la década de

1970, para la familia Rubiaceae (Robbrecht, 1988). La clasificación se basa principalmente en el tipo de fibras, distribución de vasos y el tipo de parénquima axial. La madera tipo I, se caracteriza por presentar fibrotraqueidas no septadas, vasos exclusivamente solitarios y parénquima apotraqueal en hileras tangenciales cortas o agregados, así como paratraqueal escaso, mientras que la madera tipo II se distingue por presentar fibras libriformes septadas, vasos distribuidos en hileras radiales y parénquima apotraqueal escaso.

Jansen *et al.* (2002) estudiaron la distribución de los dos tipos de xilema secundario en los diferentes clados de la familia, confirmando que la madera tipo I es la que predomina en la familia y la madera tipo II se restringe a pocas tribus entre las que se encuentran Hamelieae, Psychotrieae y Hillieae. La madera tipo I caracteriza a la mayoría de las tribus de la subfamilia Cinchonoideae, como Chiococceae, Isertieae, Naucleae, Henriquezieae, Rondeletieae, Cephalantheae, grupo *Portlandia* y grupo *Corynanthe*. Sin embargo, la madera tipo II se encuentran en tres clados de esta subfamilia, uno que corresponde a las tribus Hamelieae y Hillieae, otro a la tribu Guettardeae y el último a la Cinchoneae (Jansen *et al.*, 2002). Nuestros resultados confirman que la madera tipo II, se presenta en todos los géneros de Hamelieae, como se propuso en trabajos previos en los que se incluyó solamente un representante de la tribu. Pero, no se corrobora la presencia de los rafidios en el xilema secundario para todos los miembros de Hamelieae, dado que se observaron únicamente en *Hamelia* y *Omiltemia*. Cabe mencionar, que este tipo de cristales si se presentan en la corteza de todos los géneros de la tribu, por lo que sugerimos que los cristales deben estudiarse en todos los órganos de la planta para poder afirmar su presencia o ausencia.

Los análisis filogenéticos que incluyen caracteres moleculares, recuperan la hermandad de Hamelieae y Hillieae, dentro de la subfamilia Cinchonoideae (Bremer, 1996; Andersson y Rova, 1999; Robbrecht y Manen, 2006). En este sentido, los caracteres anatómicos de la madera tipo II, aportan evidencias de la relación de parentesco sugerida entre dichas tribus. Por otra parte, los géneros *Exostema* y *Hintonia* del grupo *Portlandia* (Cinchonoideae) incluidos en este trabajo, se han relacionado morfológicamente con la tribu Hamelieae (Bremer, 1996). Pero se

diferencian de Hamelieae, por presentar madera tipo I (fibrotraqueidas no septadas, vasos exclusivamente solitarios y parénquima apotraqueal en hileras tangenciales cortas, parénquima paratraqueal escaso), densidad de radios con un valor promedio mayor a 15 radios/mm², la longitud de radios menor a 400 µm y cristales prismáticos (*Exostema*) en los radios. Los caracteres de la madera tipo I, presentes en *Exostema* y *Hintonia* son similares para la mayoría de las tribus de Cinchonoideae que han sido estudiadas (Isertieae, Naucleaeae, Henriquezieae, Rondeletieae, Cephalantheae). Además, dichos géneros también presentan caracteres en la corteza que los distinguen de Hamelieae. En este contexto, los caracteres de la madera tipo II presentes en Hamelieae y Hillieae, resultan importantes para diferenciarlas del resto de los miembros de Cinchonoideae y nos permiten hipotetizar que los caracteres de la corteza (la presencia peridermis simple, la endodermis, los grupos de esclerénquima y los rafidios) que aún no se han explorado en Hillieae también podrían ser compartidos con Hamelieae y apoyar su hermandad.

Las seis especies de *Psychotria* que se estudiaron presentan caracteres de la madera tipo II y rafidios, caracteres que ya se habían registrado para este género de Psychotrieae y otras tribus de la subfamilia Rubioideae como Coussareeae, Cocosypseleae, Argostemmatae, Paederieae y el grupo *Mitchella* (Jansen *et al.*, 1997, 2001, 2002). Los rafidios se han considerado como un marcador taxonómico en las Rubiaceae, en particular en la delimitación de la subfamilia Rubioideae (Bremekamp, 1966). La presencia de estos cristales en la corteza, hoja, flor y fruto en los miembros de Hamelieae, permiten entender que la tribu tradicionalmente se haya clasificado en esta subfamilia.

Por otra parte, el género *Randia* de la subfamilia Ixoroideae también presenta caracteres de la madera tipo I y cristales prismáticos en el xilema secundario, es importante mencionar, que de las cinco especies del género estudiadas solamente *R. aculeata* tuvo cristales prismáticos en la madera. El género *Bouvardia* (Cinchoneae/Hedyotideae) es el único que presentó los dos tipos de madera, por ello sugerimos la revisión de un mayor número de especies de este género.

Finalmente, las filogenias moleculares están aportando nuevas evidencias y en

consecuencia hipótesis sobre la evolución de los caracteres, sugiriendo que la presencia de rafidios y la madera tipo II no surgieron como un evento evolutivo único en la familia, sino que han aparecido en forma independiente en las tres subfamilias: Cinchonoideae, Rubioideae e Ixoroideae. Los rasgos anatómicos de la madera quizá no apoyan la clasificación de algún taxa a nivel de subfamilia, pero si tienen valor taxonómico en la delimitación genérica y de tribu. Además, de que permiten apoyar o refutar las relaciones de parentesco propuestas en los diferentes grupos de esta familia.

Algunos caracteres

Los caracteres anatómicos de la corteza no se han evaluado en las Rubiaceae (Roth, 1981). Sin embargo, ya se había registrado la presencia de endodermis en tallos jóvenes de los géneros *Cephaelis*, *Mannetia* y *Hoffmannia* (Metcalf y Chalk, 1950), este último de la tribu Hamelieae. Posiblemente, la endodermis se presenta en todos los tallos juveniles y se pierde en el estado adulto, en este estudio se confirma que la endodermis se conserva en tallos adultos de arbustos o árboles pequeños. La presencia de fibras y esclereidas en el floema de los géneros estudiados, coincide con lo descrito para los géneros *Alseis*, *Amaioua*, *Coutarea*, *Duroia* y *Genipa* (Roth, 1981). Con respecto a los cristales presentes en la corteza, la misma autora señala que tienen valor diagnóstico a nivel específico; los resultados confirman que el tipo de cristales permiten distinguir entre especies; por ejemplo, *Exostema caribaeum* presenta estiloides, mientras que *E. mexicanum* tiene prismas, o a nivel genérico como en el caso de *Randia* en el que las seis especies estudiadas presentan drusas.

En la madera, los radios paedomórficos son un carácter presente en árboles pequeños o arbustos, de algunas familias. En algunos taxa este tipo de radios se presentan desde las primeras etapas de formación del xilema primario y se conservan como una característica permanente en xilema secundario, como un carácter independiente del estado ontogenético de la especie (Carlquist, 2001).

Los tipos de ornamentación en los géneros estudiados coinciden con los descritos para la familia por Jansen *et al.* (2002). La placa de perforación doble o triple también se presenta en *Psychotria* (Jansen *et al.*, 2001, 2002).

Algunos atributos de la madera presentaron una relación alométrica en función del tamaño o talla de los individuos, estos son el grosor de la pared de los vasos y las fibras. Probablemente, se relacionan con el soporte mecánico que ofrecen las fibras y los elementos de vaso. Este tipo de asociaciones pocas veces se han evaluado en las dicotiledóneas (Terrazas y Loza-Cornejo, 2003; Terrazas *et al.*, aceptado) y en particular en la familia Rubiaceae. Sin embargo, los resultados de esta investigación mostraron que la longitud de los elementos de vaso y las fibras no presentan correlación positiva con el tamaño de los individuos, lo que se contrapone a los resultados encontrados en algunos géneros como *Buddleja* y *Stenocereus*, así como en las familias Anacardiaceae y Rosaceae, en los que si hay una correlación positiva entre dichos caracteres y la altura de los individuos (Zhang, 1992; Terrazas, 1994; Terrazas y Loza-Cornejo, 2003; Terrazas *et al.*, aceptado). Por ello, sugerimos que la relación entre los caracteres de la madera y el hábito se evalúe en otros grupos de Rubiaceae.

La madera tipo II, los rafidios y la endodermis apoyan la circunscripción de Hamelieae incluyendo *Syringantha*. Existen atributos cualitativos (tipos de radios, tipo de ornamentación de las punteaduras y las placas de perforación) y cuantitativos (densidad y diámetro de vasos, longitud de los elementos de vasos y de las fibras) de la madera que permiten la delimitación taxonómica a nivel genérico dentro de la tribu.

III. ARQUITECTURA FOLIAR DE LA TRIBU HAMELIEAE Y OTRAS TRIBUS DE LA FAMILIA RUBIACEAE

Resumen

La tribu Hamelieae está integrada por los géneros *Hamelia*, *Deppea*, *Hoffmannia*, *Omittemia*, *Plocaniophyllon* y *Pinarophyllon* (*sensu* Robbrecht, 1993). La tribu tradicionalmente se ha circunscrito en la subfamilia Rubioideae y con datos moleculares en la subfamilia Cinchonoideae. En este estudio se evaluaron los caracteres de la arquitectura foliar con la finalidad de apoyar la delimitación de la tribu y discutir las propuestas de clasificación dentro de las dos subfamilias. Se estudiaron las hojas de 34 especies pertenecientes a seis géneros de Hamelieae, *Syringantha* y especies representantes de Psychotrieae (Rubioideae), Cinchoneae, grupo *Portlandia* (Cinchonoideae) y Gardenieae (Ixoroideae), con el objetivo de describir y comparar su arquitectura foliar. Los resultados muestran que hay caracteres macromorfológicos que se comparten entre los miembros de Hamelieae. La venación es broquidódroma en Hamelieae y los otros taxa estudiados, excepto en *Bouvardia* que tiene venación actinódroma y *Randia* con venación eucamptobroquidódroma. Hamelieae y Psychotrieae comparten el tipo de venación última marginal, la cual forma una vena fimbrial y la presencia de rafidios, mientras que en los representantes de Cinchoneae y Gardenieae, la venación última marginal es incompleta y los rafidios ausentes. *Syringantha* se distingue por tener una lámina estrechamente elíptica a lanceolada, pero muestra algunos atributos en común con *Hamelia* y *Hoffmannia*. Estos atributos apoyan su inclusión en Hamelieae. La presencia de rafidios y la vena última marginal explican la clasificación tradicional de Hamelieae en Rubioideae. Sin embargo, en la clasificación actual de la familia, la tribu se recupera en Cinchonoideae sugiriendo que los rafidios se originaron más de una vez en forma independiente en la familia.

Abstract

The tribe Hamelieae *sensu* Robbrecht (1993), comprises seven genera, and is traditionally placed in subfamily Rubioideae. Molecular data, however, places Hamelieae within Cinchonoideae. In this study, leaf architecture characters were examined in order to provide further evidence for the circumscription of Hamelieae and discuss its placement in the proposed subfamilies. Leaves from 34 species belonging to 6 genera of the Hamelieae, plus *Syringantha* and representative species of Psychotrieae (Rubioideae), Cinchoneae, *Portlandia* group (Cinchonoideae) and Gardenieae (Ixoroideae) were studied in order to describe and compare their leaf architecture. The results showed that there are macromorphological characters shared by members of Hamelieae. The venation of Hamelieae is brochidodromous, as in the other sampled taxa, except *Bouvardia*, which has actinodromous venation and *Randia* with eucamptodromous-brochidodromous venation. In Hamelieae and Psychotrieae, marginal ultimate venation forms a fimbrial vein and raphides are present in the mesophyll, while in representatives of Cinchoneae and Gardenieae, marginal ultimate venation is incomplete and raphides are absent. *Syringantha* is distinguished by its narrow elliptical to lanceolate lamina, but shares several attributes with *Hamelia* and *Hoffmannia*. These attributes support the proposal to include *Syringantha* in Hamelieae. The presence of raphides and marginal ultimate venation pattern is in agreement with the traditional placement of Hamelieae within Rubioideae. However, our current phylogenetic understanding of the family, placing this tribe in a clade with representatives of Cinchonoideae, suggests that raphides arised more than once independently.

Introducción

El valor taxonómico de la arquitectura foliar para el reconocimiento de los géneros o la circunscripción a nivel de tribus o de subfamilias dentro de Rubiaceae se desconoce, debido a que son escasos los estudios que evalúan este tipo de evidencias en la familia (Hickey y Wolfe, 1975; Roth, 1996). Sin embargo, es predecible que estudios detallados de la arquitectura foliar arrojen caracteres de interés taxonómico y/o filogenético como ha sido el caso para otras familias (Dickison, 1975; Rury y

Dickison, 1977; Levin, 1986). Los estudios de plantas actuales y fósiles indican que la arquitectura foliar, en especial el patrón de venación, es valiosa en la determinación de las relaciones taxonómicas y filogenéticas entre las angiospermas (Hickey y Wolfe, 1975). La arquitectura foliar ha sido considerada como una herramienta taxonómica a diferentes niveles, principalmente el genérico o superior (Dickison, 1975; Rury y Dickison, 1977). Este valor se ha confirmado para algunas familias consideradas taxonómicamente complejas, como es el caso de Leguminosae, donde los patrones de venación contribuyeron a la distinción de los géneros *Bergeronia* Micheli, *Cascaronia* Griseb. y *Tipuana* Benth. (Malla *et al.*, 1998). En Euphorbiaceae, los patrones de venación de Phyllanthoideae agregaron evidencia para el entendimiento de las relaciones intrafamiliares de la subfamilia (Levin, 1986), también apoyaron la circunscripción de especies de *Quercus* L. (Valencia y Delgado, 1995; Martínez-Cabrera *et al.*, 2003), la identificación de especies del género *Nothofagus* Blume (Gandolfo y Romero, 1992) y de especies de la serie *Quadrivalves* (Flores-Cruz *et al.*, 2004).

La tribu Hamelieae tradicionalmente se clasificó en la subfamilia Rubioideae, en gran medida por la presencia de rafidios; sin embargo, los análisis filogenéticos con base en caracteres moleculares que han incluido a especies de la tribu indican que es más apropiado clasificarla dentro de Cinchonoideae (Bremer *et al.*, 1995; Andersson y Rova, 1999; Robbrecht y Manen 2006).

La propia circunscripción de la tribu Hamelieae también ha sido controversial, con clasificaciones que incluyen desde dos géneros (*Hamelia* Jacq. y *Hoffmannia* Sw., Verdcourt, 1958, 1976; Bremekamp, 1966; Elias, 1976) hasta once (*Alibertia* A. Rich., *Axanthes* Blum., *Brignolia* DC., *Evosmia* Humb. & Bonpl., *Hamelia* Jacq., *Olostyla* DC., *Patima* Aubl., *Tepesia* Gartn., *Urophyllum* Jack et Wall, *Sabicea* Aubl. y *Schradera*, De Candolle, 1830; Edlicher, 1836). Más recientemente, Bremer (1987) redefine a la tribu con base en caracteres morfológicos entre los que destacan la inflorescencia ebracteolada o con escamas muy pequeñas, estivación de la corola imbricada, quincuncial, alternada o rotada a la derecha, flores amarillas y tetrámeras con el pistilo usualmente bicarpelado y reconoce que está integrada por los géneros

Hameliae, *Hoffmannia*, *Deppea* Cam. & Schlecht., *Omiltemia* Standl. y *Pinarophyllon* Brandegee, delimitación que es aceptada por Robbrecht (1988). Este mismo autor, en su posterior revisión de la clasificación de Rubiaceae (Robbrecht, 1993) y con base a los comentarios de Lorence y Dwyer (1988), agrega a la tribu a los géneros *Eizia* Standl. y *Plocaniophyllon* Brandegee. Recientemente, McDowell (1996) revive al género monotípico *Syringantha* Standl. y señala que está estrechamente relacionado con *Hamelia*, sugiriendo que debe incluirse en la tribu.

Hamelieae está conformada por especies de distribución neotropical, arbustivas o árboles pequeños, con estípulas interpeciolares enteras o divididas, rafidios presentes, estivación imbricada o contorta a la derecha, estambres fusionados a la base de la corola, polen colporado, de muy pequeño a grande, con elementos supratectales ausentes o presentes, ovario 2(-5) locular, con muchos óvulos, frutos carnosos o secos y semillas con células de la testa granuladas a tuberculadas (Robbrecht, 1988; Dessein *et al.*, 2005).

El presente estudio describe la arquitectura foliar de seis de los siete géneros incluidos en *Hamelieae sensu* Bremer (1987) y Robbrecht (1993) y se compara con especies representantes pertenecientes a las otras tribus y subfamilias.

Materiales y métodos

Para la descripción de la arquitectura foliar se revisaron y midieron 276 ejemplares de los herbarios CHAPA y MEXU (Apéndice 3, 6). Además se removieron hojas de 34 especies representando la diversidad morfológica de los géneros (la información en paréntesis después de cada género indica el número de especies muestreadas y reconocidas) *Deppea* (9/27 spp., 33% de las especies reconocidas), *Hamelia* (8/17, 47%), *Hoffmannia* (12/111, 11%), *Omiltemia* (2/2, 100%), *Pinarophyllon* (1/2, 50%) y *Plocaniophyllon* (1/1, 100%) (Apéndice 3). Se incluyó *Syringantha*, para reevaluar la propuesta de McDowell (1996). También se estudiaron especies de *Exostema* (Pers.) Rich. ex Homb. et Bonpl. y *Hintonia* Bullock para compararlas con *Syringantha*, debido que se consideran que están relacionados con *Syringantha* (Motley *et al.*, 2005); ambos son representantes estables de Cinchonoideae. *Psychotria* L. (tribu

Psychotriaceae), se seleccionó como un representante estable de Rubioideae, mientras que *Randia* (tribu Gardenieae) es un miembro estable de la subfamilia Ixoroideae y *Bouvardia* un género cuya clasificación ha sido controversial (tribu Cinchoneae or Hedyotyeae, subfamilia Rubioideae o Cinchonoideae, Cuadro 3).

Para describir el patrón de venación, las hojas fueron diafanizadas, colocándolas en NaOH al 5% y a 60° C por 12 h; se aclararon con hipoclorito de sodio (cloro comercial al 50%) y se lavaron con agua. Posteriormente se deshidrataron durante 24 h en diferentes concentraciones de etanol, cuya concentración se incrementó hasta el 96% y se colocaron en la sustancia aclaradora BB^{1/4} (Ruzin, 1999) sustituyendo el hidrato de cloro por ácido láctico. Las hojas fueron teñidas utilizando safranina "O" en alcohol al 96% durante 24 h, para eliminar el exceso de colorante se lavaron con alcohol absoluto y xileno, para finalmente montarse en resina sintética Euparal.

La descripción de la arquitectura foliar se realizó con base en la terminología propuesta por Hickey (1973) y Wing (1999). Los caracteres observados en el material de herbario y diafanizado incluyeron la forma de la hoja, de la base, del ápice y del margen, así como el tipo de tricomas. Se describen los órdenes de venación desde vena primaria hasta los órdenes superiores cuarto y quinto, aréolas y vénulas; así como de los contenidos orgánicos e inorgánicos, incluyendo los cristales.

Los atributos cuantitativos incluyen las medidas de largo y ancho de la lámina, así como el largo del pecíolo y el número de areolas, vénulas y rafidios por unidad de área. Los valores de los tres últimos caracteres se graficaron en el paquete Slide-Write versión 5.0 con la finalidad de explorar la variación entre géneros.

Resultados

Descripción de la arquitectura foliar

Se describen primero los géneros pertenecientes a la tribu Hamelieae (*sensu* Robbrecht, 1993), en seguida *Syringantha* y finalmente los representantes de las otras tribus. En caso de que el atributo sea variable, se indica la correspondencia de la

variación a nivel de especie. En el cuadro 3 se sintetizan las principales diferencias a nivel genérico.

Depeea. Pecíolo reniforme en la base y alado cerca de la lámina, desde 2 mm en *D. microphylla* hasta 32 mm en *D. grandiflora*, lámina simple cartácea, desde 0.4 cm de largo *D. microphylla* hasta 19.5 cm *D. grandiflora* por 0.3 cm de ancho en *D. microphylla* hasta 6.1 cm en *D. grandiflora*, elíptica a ovada, base aguda, en ocasiones asimétrica, ápice agudo o acuminado, margen liso (Fig. 11a-h). Venación pinnada. Vena primaria recta, moderadamente gruesa, remarcada. Venación broquidódroma (Fig. 13a), 3 a 10 pares de venas secundarias divergiendo de la vena primaria en ángulos de 47 a 80°, ángulo disminuyendo uniformemente de la base al ápice de la lámina en *D. hintonii*, *D. purpusii* y *D. tenuiflora* a abruptamente en *D. microphylla*, *D. hintonii*, *D. umbellata* y *D. hamelioides*. Curso de venas secundarias curvo, uniéndose entre sí y formando ángulos rectos en *D. microphylla*, *D. umbellata* y *D. hamelioides* a obtusos en *D. hintonii*. Venas intersecundarias ausentes. Venas terciarias percurrentes (Fig. 13c) excepto en *D. hintonii*, de recorrido ligeramente sinuoso tendiendo al azar. Venas de primer a tercer orden no esclerificadas. Venas cuaternarias con un patrón de reticulación al azar, formando areolas o hasta de quinto orden y formando las areolas en *D. umbellata* y *D. tenuiflora*. Areolas perfectas, poligonales. Vénulas 2/mm², simples, rectas, rara vez ramificadas una vez como en *D. purpusii* (Fig. 13h). Vena última marginal fimbriada. Rafidios en toda la lámina (Fig. 14b). Taninos ausentes en la lámina. Tricomas multicelulares de 3 a 6 células, paredes moderadamente gruesas (3.1-4.9 µm), en lámina (Fig. 15f), vena primaria, secundarias y terciarias, así como en el margen (Fig. 15b).

Hamelia. Pecíolo redondo en la base y alado hacia la lámina, desde 4 mm de longitud en *H. rovirosae* hasta 46 mm en *H. xorullensis*; lámina simple, cartácea, desde 2.9 cm de largo en *H. versicolor* hasta 15.3 cm en *H. patens* por 2.5 cm de ancho en *H. versicolor* hasta 8.1 cm en *H. patens*, elíptica en *H. axillaris*, *H. patens* y *H. versicolor* a ligeramente ovada en *H. rovirosae* y *H. xorullensis*, base aguda, en ocasiones asimétrica, ápice agudo a acuminado, margen liso (Fig. 11i-l). Venación pinnada. Vena primaria recta, moderadamente gruesa, remarcada. Venación broquidódroma, 5

a 10 pares de venas secundarias divergiendo de la vena primaria en ángulos agudos a rectos de 51 a 88°, ángulos disminuyendo uniformemente de la base al ápice de la lámina al ápice en *H. axillaris*, *H. versicolor* y *H. xorullensis* a abruptamente en *H. patens* y *H. rovirosae*. Curso de venas secundarias curvo, uniéndose entre sí y formando ángulos rectos, en ocasiones desarrollando arcos de segundo orden (Fig. 13b). Venas intersecundarias rara vez compuestas. Venas terciarias percurrentes con recorrido sinuoso, excepto en *H. versicolor* con un patrón de reticulación al azar (Fig. 13d). Venas de primer a tercer orden con esclerificación en *H. axillaris* y *H. versicolor*. Venas cuaternarias con un patrón de reticulación al azar, formando areolas en *H. axillaris* y *H. rovirosae*. Venas de quinto orden con un patrón de reticulación al azar en *H. patens*, *H. xorullensis* y *H. versicolor* (Fig. 13e). Areolas 5/mm², perfectas e irregulares en *H. patens*, *H. xorullensis* y *H. rovirosae* o imperfectas e irregulares en *H. axillaris* y *H. versicolor*. Vénulas 4/mm², simples, rectas o curvas en *H. patens*, *H. rovirosae* y *H. xorullensis*, una o dos veces ramificadas en *H. axillaris* y *H. versicolor* (Fig. 13j). Vena última marginal fimbriada. Rafidios en toda la lámina y en la vena primaria. Taninos ausentes en la lámina. Tricomas unicelulares y multicelulares; los unicelulares pequeños (27-48 µm), paredes delgadas, en lámina en *H. rovirosae*, en margen en *H. versicolor* y *H. axillaris* y en vena primaria y secundarias en *H. axillaris* y *H. xorullensis* (Fig. 15c); los multicelulares de 2 a 8 células, paredes delgadas (1-2 µm), en la lámina, vena primaria y venas secundarias, así como en el margen.

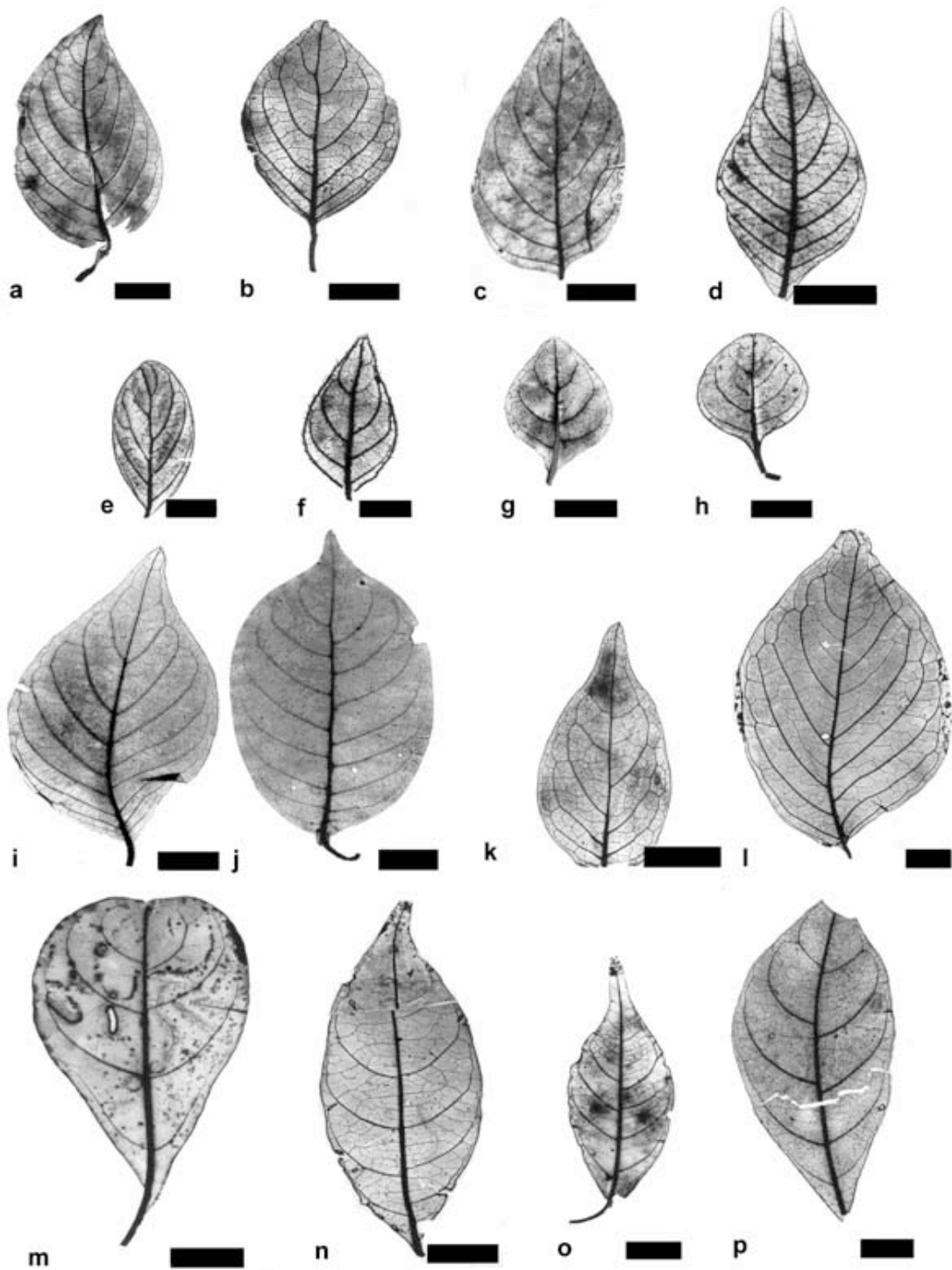


Figura 11. Arquitectura foliar en los géneros de la tribu Hamelieae (*sensu* Robbrecht, 1993). **a.** *Deppea grandiflora*. **b.** *D. cornifolia*. **c.** *D. hamelioides*. **d.** *D. umbellata*. **e.** *D. purpusii*. **f.** *D. microphylla*, **g.** *D. obtusiflora*. **h.** *D. hintonii*. **i.** *Hamelia patens*. **j.** *H. rovirosae*. **k.** *H. versicolor*. **l.** *H. xorullensis*. **m.** *Hoffmannia angustifolia*. **n.** *H. conzatti*. **o.** *H. excelsa*. **p.** *H. culminicola*.

Cuadro 3. Caracteres de la arquitectura foliar de *Hamelieae*, *Syringantha* y otras Rubiaceae, los estados de carácter que son menos comunes se presentan entre paréntesis. 1=Patrón de venación, 2=número de venas secundarias, 3=Patrón de las venas terciarias, 4=órdenes de venación presentes, 5=número de areolas/mm², 6=número de venulas/mm², 7=vena última marginal, 8=rafidios, 9=drusas, 10=taninos, 11=tricommas unicelulares, 12=tricommas multicelulares, 13=número de células de los tricommas multicelulares, 14=espesor de la pared de los tricommas multicelulares (µm), 15=Distribución de los tricommas multicelulares. Bro=Broquidódroma, Act=Actinódroma, Euca-bro=Eucamptódroma-broquidódroma, per=Percurrente, Ra=reticulación al azar, 4th=venas cuaternarias, 5th=venas de quinto orden, Fim=vena fimbrial, Inc=vena incompleta, +=Presente, -=Ausente, L=Lámina, Vp=vena primaria, S=vena secundaria, T=venas terciarias, M=margen.

Género	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Deppia</i>	Bro	3-10	Per (Ra)	4 th (5 th)	3	2	Fim	+	-	-	-	+	3-6	3-5	L, Vp, S, T, M
<i>Hamelia</i>	Bro	5-10	Per (Ra)	4 th (5 th)	5	4	Fim	+	-	-	+	+	2-8	< 2	L, Vp, S, M
<i>Hoffmannia</i>	Bro	5-15	Ra	4 th	2	1	Fim	+	-	+	-	+	4	< 2	L, Vp, M
<i>Omitenia</i>	Bro	8-10	Per	4 th (5 th)	5	3	Fim	+	-	-	-	+	6-8	< 2	L, Vp, M
<i>Pinarophyllon</i>	Bro	10-12	Per	4 th	1	1	Fim	+	-	-	-	+	10-11	< 2	L, Vp, M
<i>Plocaniophyllon</i>	Bro	6-7	Ra	5 th	1	1	Fim	+	-	-	-	-	-	-	--
<i>Syringantha</i>	Bro	4-7	Ra	4 th	2	4	Fim	+	-	-	+	-	--	--	--
<i>Psychotria</i>	Bro	7-10	Per (Ra)	5 th (4 th)	3	3	Fim	+	-	-	-	+	6-9	2-3	L, Vp, S, M
<i>Bouvardia</i>	Act	3-5	Ra	4 th , 5 th	4	2	Inc	-	-	-	+	+	3-5	5-6	L, Vp, S
<i>Exostema</i>	Bro	4-8	Per	4 th , 5 th	7	6	Inc	-	-	-	-	+	2-7	< 2	Vs, M
<i>Hintonia</i>	Bro	5-8	Per	5 th	12	10	Inc	-	-	-	-	+	10-11	< 2	Vp
<i>Randia</i>	Euca- bro	4-6	Per	5 th	3	5	Inc	-	+	-	-	+	3-4	< 2	Vp

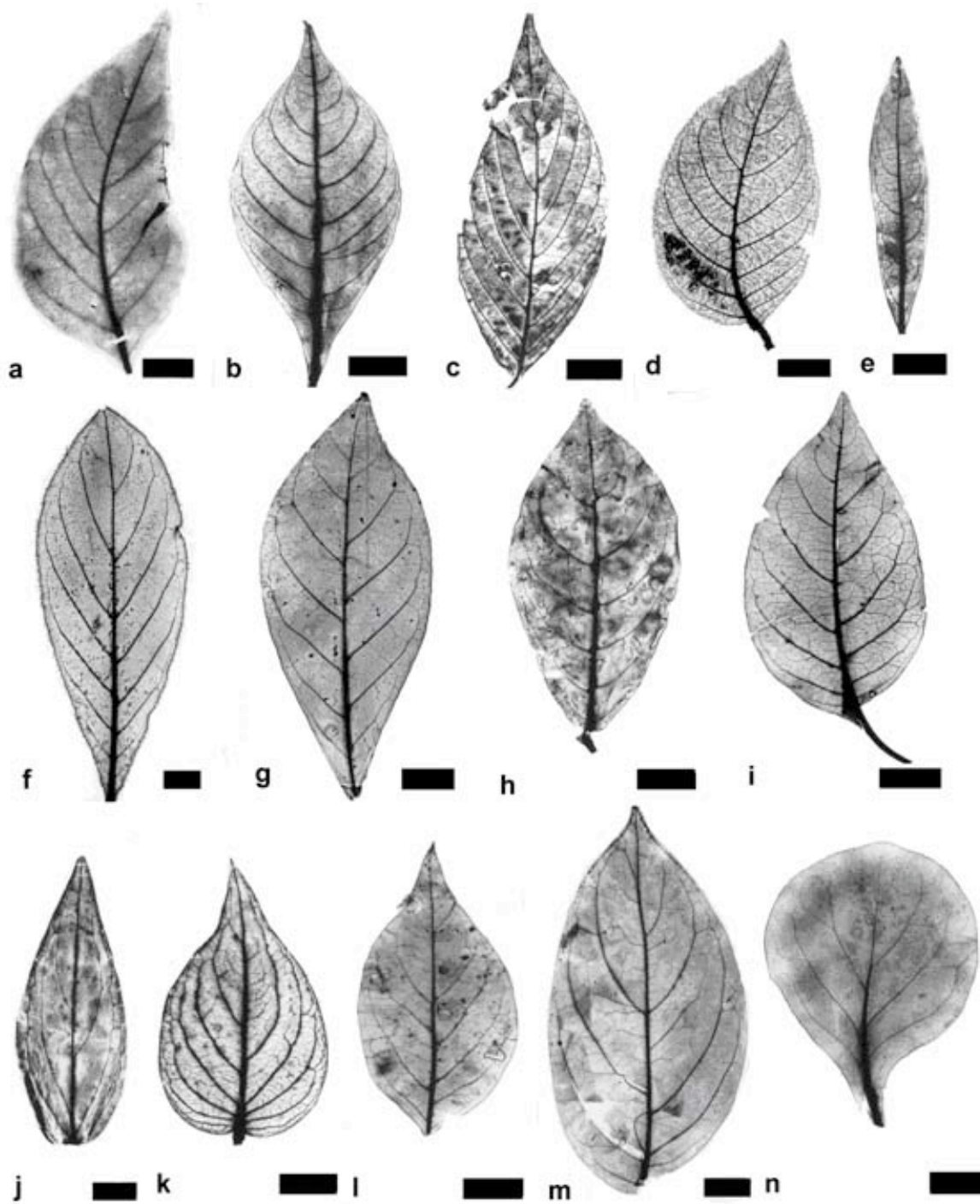


Figura 12. Arquitectura foliar en algunos representantes de Rubiaceae. **a** *Omiltemia filisepala*. **b.** *O. longipes*. **c.** *O. scoti*. **d.** *Pinarophyllum flavum*. **e.** *Syringantha coulteri*. **f.** *Psychotria faxlucens*. **g.** *P. horizontalis*. **h.** *P. microdon*. **i.** *Hintonia latiflora*. **j.** *Bouvardia chrysantha*. **k.** *B. cordifolia*. **l.** *Exostema caribaeum*. **m.** *E. mexicanum*. **n.** *Randia aculeata*. Escala: a-d = 200 m, e-i = 100 m.

Hoffmannia. Pecíolo redondo en la base y alado hacia la lámina, de 2-66 mm de longitud; lámina simple y cartácea, desde 2.7 cm de largo en *H. excelsa* hasta 21 cm en *H. conzattii* por 1.1 cm de ancho en *H. excelsa* hasta 6.2 cm en *H. cunneatissima*, elíptica en *H. conzattii* y *H. excelsa* a ligeramente obovada en *H. culminicola*, *H. cunneatissima* y *H. angustifolia*, base desde aguda en *H. excelsa*, *H. conzattii* y *H. culminicola*, cuneada en *H. cunneatissima*, decurrente y en ocasiones asimétrica, ápice acuminado excepto en *H. culminicola* donde es atenuado, margen liso (Fig. 11m-p). Venación pinnada. Vena primaria recta, moderadamente gruesa o delgada en *H. angustifolia*, poco remarcada. Venación broquidódroma, 5 a 15 pares de venas secundarias, divergiendo de la vena primaria en ángulos agudos de 58 a 86°, ángulos disminuyendo abruptamente de la base al ápice. Curso de venas secundarias curvo, uniéndose entre sí y formando ángulos rectos. Venas intersecundarias libres. Venas terciarias con un patrón de reticulación al azar. Venas de primer a tercer orden no esclerificadas. Venas cuaternarias con un patrón de reticulación al azar, formando areolas. Areolas perfectas e irregulares 2/mm² (Fig. 14d), excepto en *H. cunneatissima* con areolas incompletas. Vénulas una/mm², simples, rectas (Fig. 14g) a ligeramente sinuosas, rara vez una vez ramificadas. Vena última marginal fimbriada. Rafidios en toda la lámina (Fig. 14a) y en la vena primaria. Taninos abundantes en la lámina (Fig. 15g). Tricomas multicelulares de 4 células, paredes delgadas (<2 µm) en la lámina, vena primaria y en margen solo en *H. excelsa*.

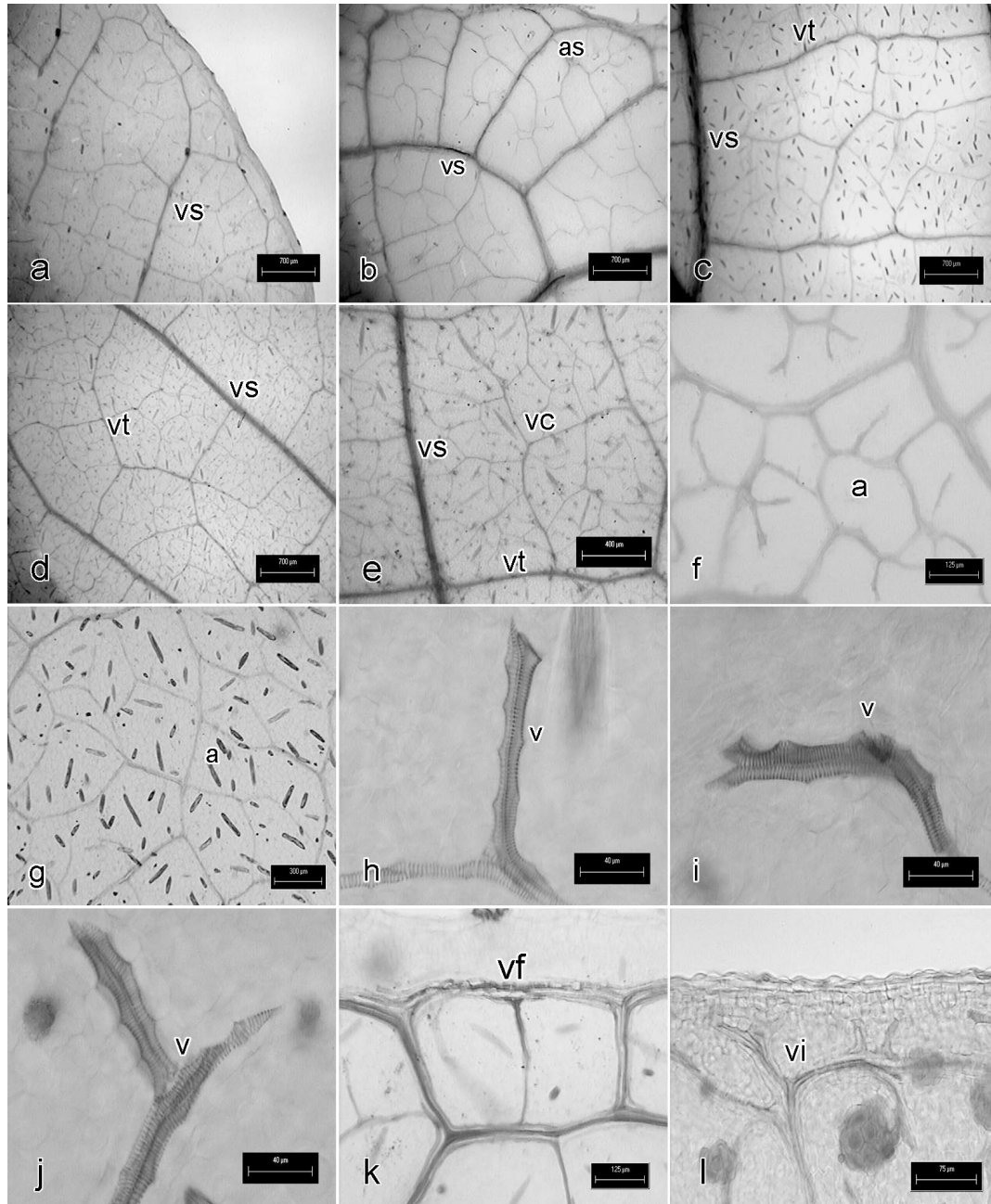


Figura 13. Patrón de venación de los géneros de la tribu Hamelieae (*sensu* Robbrecht, 1993) y otros géneros representativos. **a.** Venación broquidódroma en *Deppea hintonii*. **b.** Arcos secundarios formándose a partir de las venas secundarias en *Hamelia xorullensis*. **c.** Venas terciarias percurrentes en *Deppea grandiflora*. **d.** Venas terciarias con reticulación al azar en *Hamelia versicolor*. **e.** Venas cuaternarias en *Hamelia xorullensis*. **f.** Areolas de forma poligonal en *Bouvardia chrysantha*. **g.** Areolas de forma irregular en *Psychotria faxlucens*. **h.** Vénulas simples y rectas en *Psychotria horizontalis*. **i.** Vénulas simples y curvas *Deppea cornifolia*. **j.** Vénulas ramificadas una vez en *Hamelia versicolor*. **k.** Vena ultima marginal fimbriada en *Omiltemia longipes*. **l.** Vena última marginal incompleta en *Hintonia latiflora*. Escala: a-d = 700 m; e = 400 m, f = 150 m; g,k = 125 m; l = 75 m; h-j = 40 m.

Omitemia. Pecíolo reniforme en la base a ligeramente alado hacia la lámina, desde 2 mm en *O. longipes* hasta 32 mm en *O. filisepala*; lámina simple y cartácea, desde 3.6 cm de largo en *O. filisepala* hasta 12.5 cm en *O. longipes* por 1.4 cm de ancho en *O. filisepala* hasta 4.2 cm en *O. longipes*, elíptica a ovada, base aguda en *O. filisepala* y decurrente y en ocasiones asimétrica en *O. longipes*, ápice agudo a acuminado, margen liso (Fig. 12a-c). Venación pinnada. Vena primaria recta, moderadamente gruesa y remarcada. Venación broquidódroma, 8 a 10 pares venas secundarias, divergiendo de la vena primaria en ángulos agudos 45 a 77°, los ángulos disminuyendo uniformemente de la base al ápice de la lámina. Curso de venas secundarias curvo, uniéndose entre sí y formando ángulos agudos en *O. longipes* o rectos en *O. filisepala*. Venas intersecundarias compuestas. Venas terciarias percurrentes de recorrido sinuoso o recto. Venas de primer a tercer orden no esclerificadas. Venas cuaternarias con un patrón de reticulación al azar en *O. longipes* y ortogonal en *O. filisepala*, formando areolas. Venas de quinto orden con patrón de reticulación al azar, formando areolas. Areolas 5/mm², perfectas y poligonales en *O. filisepala* o irregulares en *O. longipes* (Fig. 14e). Vénulas 3/mm², simples y rectas. Vena última marginal fimbriada (Fig. 13k). Rafidios en toda la lámina. Taninos ausentes en la lámina. Tricomas multicelulares de 6 a 8 células, paredes delgadas (<2 µm) en lámina (Fig. 15a), vena primaria y margen.

Pinarophyllon. Pecíolo alado desde la base hacia la lámina, de 2 a 12 mm; lámina simple y cartácea, de 4.2 a 11 cm de largo por 2 a 4.6 cm de ancho, elíptica a ovada, base y ápice agudos, margen liso (Fig. 12d). Venación pinnada. Vena primaria recta, moderadamente gruesa, ligeramente marcada. Venación broquidódroma, 10 a 12 pares de venas secundarias divergiendo en ángulos agudos de 65 a 85°, los ángulos disminuyendo uniformemente de base al ápice de la lámina. Curso de venas secundarias curvo, uniéndose entre sí y formando ángulos agudos. Venas intersecundarias ausentes. Venas terciarias percurrentes de recorrido ligeramente sinuoso. Venas de primer a tercer orden no esclerificadas. Venas cuaternarias con un patrón de reticulación al azar, formando areolas. Areolas una/mm², perfectas e irregulares. Vénulas una/mm², simples y rectas. Vena última marginal fimbriada.

Rafidios en toda la lámina (Fig. 14c). Taninos ausentes en la lámina. Tricomas multicelulares de 10 a 11 células, paredes delgadas (<math><2\ \mu\text{m}</math>), en la lámina (Fig. 15e), vena primaria y margen.

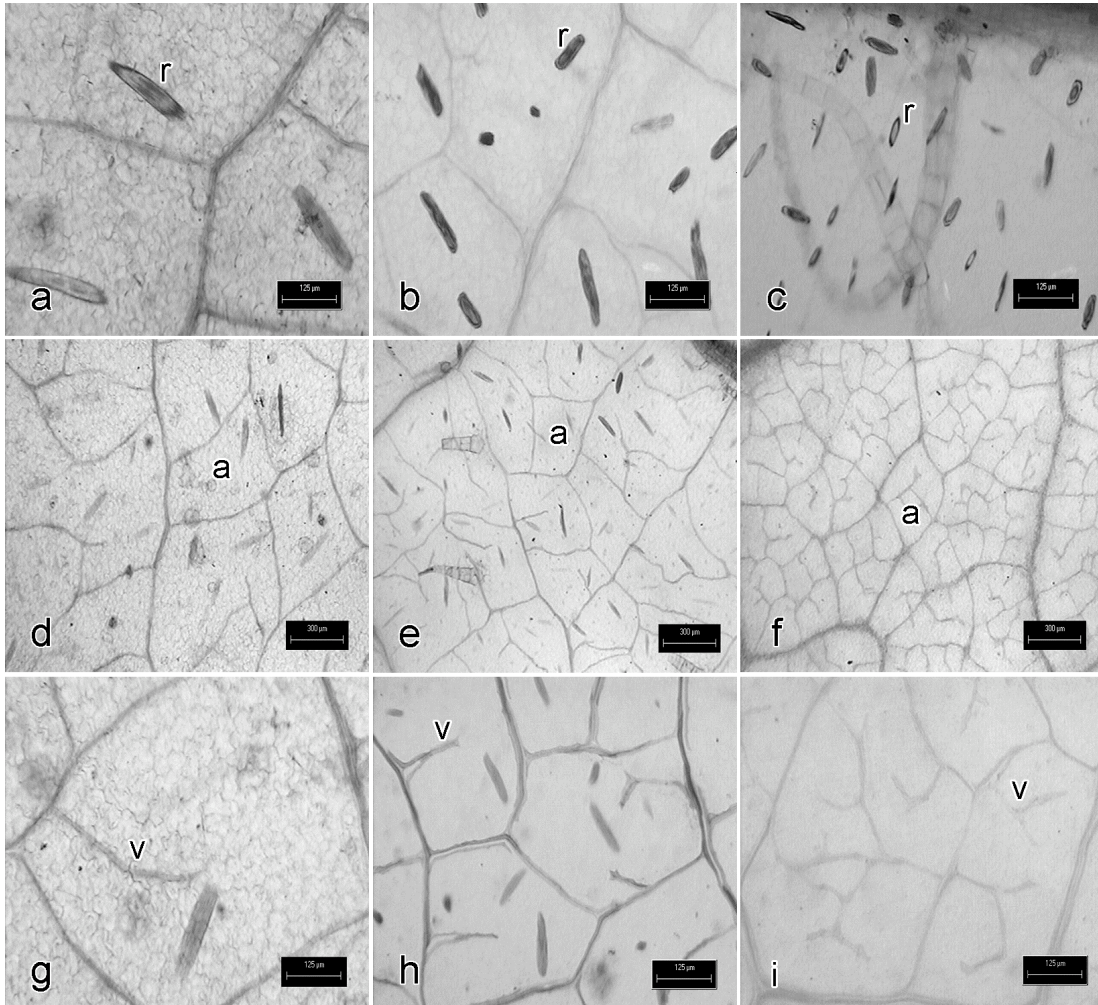


Figura 14. Rafidios y órdenes de venación superior de las especies estudiadas. **a.** Rafidos escasos en *Hoffmannia excelsa*. **b.** Rafidios en *Deppea grandiflora*. **c.** Rafidios abundantes en *Pinarophyllum flavum*. **d.** Areolas formadas de venas cuaternarias en *Hoffmannia conzatii*. **e.** Areolas formadas de venas cuaternarias en *Omiltemia longipes*. **f.** Areolas formadas de venas de quinto orden en *Hintonia latiflora*. **g.** Vénulas escasas y simples en *Hoffmannia excelsa*. **h.** Vénulas abundantes en *Deppea purpusii*. **i.** Vénulas ramificadas en *Exostema mexicanum*. Escala: a-c, g-i = 125 μm ; d-f = 300 μm .

Plocaniophyllon. Pecíolo reniforme en la base y alado hacia la lámina, de 6 a 13 mm; lámina simple y cartácea-coriácea, de 5 a 11 cm de largo por 2 a 3.5 cm de ancho, elíptica a ovada, base aguda y simétrica, ápice agudo y margen liso. Venación pinnada. Vena primaria recta, moderadamente gruesa y remarcada. Venación broquidódroma, 6 a 7 pares de venas secundarias divergiendo en ángulos agudos de 65 a 70°, los ángulos disminuyendo uniformemente de base al ápice de la lámina. Curso de venas secundarias curvo, uniéndose entre sí y formando ángulos agudos. Venas intersecundarias compuestas. Venas terciarias con patrón de reticulación al azar. Venas cuaternarias con un patrón de ramificación admedio y las de quinto orden perpendiculares a las de cuarto orden y formando areolas. Venas de primer a quinto orden esclerificadas. Areolas una/mm², imperfectas e irregulares. Vénulas rara vez presentes, cuando presentes simples y rectas. Vena última marginal fimbriada. Rafidios en toda la lámina. Taninos ausentes en la lámina. Tricomas ausentes.

Syringantha. Pecíolo redondo en la base, y ligeramente alado hacia la lámina, de 3-8 mm; lámina simple cartácea-coriácea de 1.7 a 5.5 cm de largo por 0.5 a 1.7 de ancho, estrechamente elíptica a lanceolada, base y ápice agudos y margen liso (Fig. 12e). Venación pinnada. Vena primaria recta, ligeramente gruesa y poco remarcada. Venación broquidódroma, 4 a 7 pares de venas secundarias divergiendo de la vena primaria en ángulos agudos de 65 a 75°, ángulo disminuyendo uniformemente del base al ápice de la lámina. Curso de venas secundarias curvo, uniéndose entre sí y formando ángulos obtusos. Venas intersecundarias ausentes. Venas terciarias con patrón de reticulación al azar. Venas de primer a tercer orden no esclerificadas. Venas cuaternarias con un patrón de reticulación al azar, formando areolas. Areolas 2/mm², perfectas, poligonales e irregulares. Vénulas 4/mm², rectas, una vez ramificadas. Vena última marginal fimbriada. Rafidios en toda la lámina (Fig. 15h) y vena primaria. Taninos ausentes en la lámina. Tricomas unicelulares de 42 a 97 µm, paredes gruesas (4.5-5.5 µm), sobre la vena primaria.

Psychotria. Pecíolo redondo en la base y alado hacia la lámina, de 3 mm hasta 45 mm en *P. horizontalis*, lámina simple y cartácea, desde 4.9 cm de largo en *P.*

erythrocarpa hasta 10.2 cm en *P. microdon* por 2.1 cm de ancho en *P. horizontalis* hasta 5.3 cm en *P. microdon*, elíptica u obovada en *P. erythrocarpa*, base aguda y decurrente en *P. faxlucens*, ápice agudo o acuminado y el margen liso (Fig. 12f-h). Venación pinnada. Vena primaria recta, moderadamente gruesa y remarcada. Venación secundaria broquidódroma, 7 a 10 pares de venas secundarias divergiendo de la vena primaria en ángulos agudos de 45 a 85°, los ángulos disminuyendo uniformemente de la base al ápice de la lámina, excepto en *P. faxlucens* disminuyendo del centro de la lámina hacia la base y hacia el ápice. Curso de venas secundarias ligeramente curvo, uniéndose entre sí y formando ángulos rectos a obtusos, así como arcos de segundo orden en *P. faxlucens*. Venas intersecundarias ausentes. Venas terciarias percurrentes de recorrido sinuoso, excepto en *P. horizontalis* con reticulación al azar. Venas de primer a tercer orden no esclerificadas. Venas cuaternarias con un patrón de reticulación al azar, formando areolas en *P. faxlucens*. Venas de quinto orden con patrón de reticulación al azar, formando areolas en *P. erythrocarpa*, *P. horizontalis* y *P. microdon*. Aréolas 3/mm², perfectas e irregulares (Fig. 13g). Vénulas 3/mm², simples, rectas (Fig. 13h). Vena última marginal fimbriada, formando arcos. Rafidios en toda la lámina. Taninos ausentes en la lámina. Tricomas multicelulares de 6 a 9 células, paredes moderadamente delgadas (1.8-3.2 µm), sobre la lámina, vena primaria, secundaria y margen.

Bouvardia. Pecíolo redondo en la base y alado con la parte adaxial plana hacia la lámina, de 12-30 mm, lámina simple, cartácea-coriácea, de 1.2 a 3.8 cm de largo por 0.5 a 2.6 cm de ancho, ovada, base obtusa, ápice agudo y margen liso (Fig. 12j, k). Venación actinódroma imperfecta, surgiendo de dos a tres pares de venas cerca de la base. Vena primaria recta, poco remarcada, 3 a 5 pares de venas secundarias divergiendo de la vena primaria en ángulos agudos de 35 a 68°, los ángulo disminuyendo uniformemente de la base al ápice de la lámina en *B. crhysantha* y abruptamente en *B. cordifolia*. Curso de venas secundarias curvo, en ocasiones uniéndose entre sí formando arcos de segundo orden. Venas intersecundarias ausentes. Venas terciarias con un patrón de reticulación al azar. Venas de primer a tercer orden no esclerificadas. Venas cuaternarias y de quinto orden con un patrón de

reticulación al azar, formando areolas. Areolas 4/mm², perfectas y poligonales (Fig. 13f). Vénulas 2/mm², simples, rectas y curvas, o rara vez ramificadas una vez en *B. chrysantha*. Vena última marginal incompleta. Rafidios u otras inclusiones minerales ausentes. Taninos ausentes en la lámina. Tricomas unicelulares y multicelulares; los unicelulares de 43 a 66 µm, de paredes gruesas (4.6-5.8 µm), sobre la lámina, vena primaria y secundarias en *B. cordifolia* y solo en margen en *B. chrysantha*, los multicelulares de 3 a 5 células, paredes gruesas (4.7-5.8 µm), en la lámina, vena primaria y secundarias.

Exostema. Pecíolo redondo con la cara adaxial plana en la base y ligeramente alado hacia la lámina, de 4 a 12 mm; lámina de 2.8 a 13.2 cm de largo por 1.5 a 5.3 cm de ancho, elíptica a ligeramente ovada, base aguda, ápice agudo a ligeramente acuminado (Fig. 12 l, m) y margen liso. Venación pinnada. Vena primaria recta, de moderadamente gruesa o delgada, poco remarcada. Venación broquidódroma, 4 a 8 pares de venas secundarias divergiendo en ángulos agudos de 55 a 70°, los ángulos disminuyendo uniformemente de la base a el ápice de la lámina. Curso de venas secundarias ligeramente curvo, uniéndose entre sí y formando ángulos rectos a obtusos. Venas intersecundarias ausentes. Venas terciarias percurrentes de curso sinuoso. Venas de primer a tercer orden no esclerificadas. Venas cuaternarias y de quinto orden con un patrón de reticulación al azar, formando areolas. Areolas 7/mm², perfectas e irregulares. Vénulas 6/mm², simples, rectas, una vez ramificadas en *E. caribaeum* y de una o dos veces ramificadas en *E. mexicanum* (Fig. 14i). Vena última marginal incompleta. Rafidios u otras inclusiones minerales ausentes. Taninos ausentes en la lámina. Tricomas multicelulares de 2 a 7 células en *E. caribaeum* y con 2 células en *E. mexicanum*, paredes delgadas (<2 µm), sobre las venas secundarias y en el margen (Fig. 15d).

Hintonia. Pecíolo reniforme en la base y alado hacia la lámina, 8-18 mm; lámina simple cartácea de 3.8 a 8.9 cm de largo por 2.1 a 4 cm de ancho, ovada, base aguda a obtusa, ápice agudo a acuminado y margen liso (Fig. 12i). Venación pinnada. Vena primaria recta, moderadamente gruesa, remarcada. Venación secundaria broquidódroma, 5 a 8 pares de venas secundarias divergiendo de la vena primaria en

ángulos agudos de 60 a 70°, los ángulos disminuyendo abruptamente de la base de la lámina al ápice. Curso de venas secundarias ligeramente curvo, uniéndose entre sí y formando ángulos agudos y arcos de segundo orden. Venas intersecundarias ausentes. Venas terciarias percurrentes con curso es sinuoso. Venas de primer a tercer orden no esclerificadas. Venas cuaternarias con un patrón de reticulación al azar. Venas de quinto orden con un patrón reticulado al azar y formando areolas (Fig. 14f). Areolas 12/mm², perfectas y poligonales. Vénulas 10/mm², simples y rectas. Vena última marginal incompleta (Fig. 13l). Rafidios y otras inclusiones minerales ausentes. Taninos ausentes en la lámina. Tricomas multicelulares de 10 a 11 células, paredes delgadas (<2 µm), solo en la vena primaria.

Randia. Pecíolo redondo con la cara adaxial plana en la base y alado hacia la lámina, de 1 a 12 mm de longitud; lámina simple cartácea-coriácea, de 0.7 a 4.5 cm de largo por 0.5 a 2.4 cm de ancho, obovada, base aguda y decurrente, ápice obtuso, margen liso (Fig. 12n). Vena primaria recta, moderadamente gruesa, ligeramente evidente a remarcada. Venación eucamptodroma-broquidódroma, 4 a 6 pares de venas secundarias divergiendo de la vena primaria en ángulos agudos de 36 a 45°, los ángulos disminuyendo uniformemente de la base al ápice de la lámina. Curso de venas secundarias curvo y rara vez uniéndose entre sí y formando ángulos agudos. Venas intersecundarias ausentes. Venas terciarias percurrentes con recorrido sinuoso. Venas de primer a tercer orden no esclerificadas. Venas cuaternarias y de quinto orden con un patrón de reticulación al azar, las de quinto orden, formando areolas. Areolas 3/mm² perfectas e irregulares. Vénulas 5/mm², una a dos veces ramificadas. Vena última marginal incompleta. Drusas en toda la lámina (Fig. 15i). Taninos ausentes en la lámina. Tricomas multicelulares, de 3 a 4 células, paredes delgadas (<2 µm), solamente en la vena primaria.

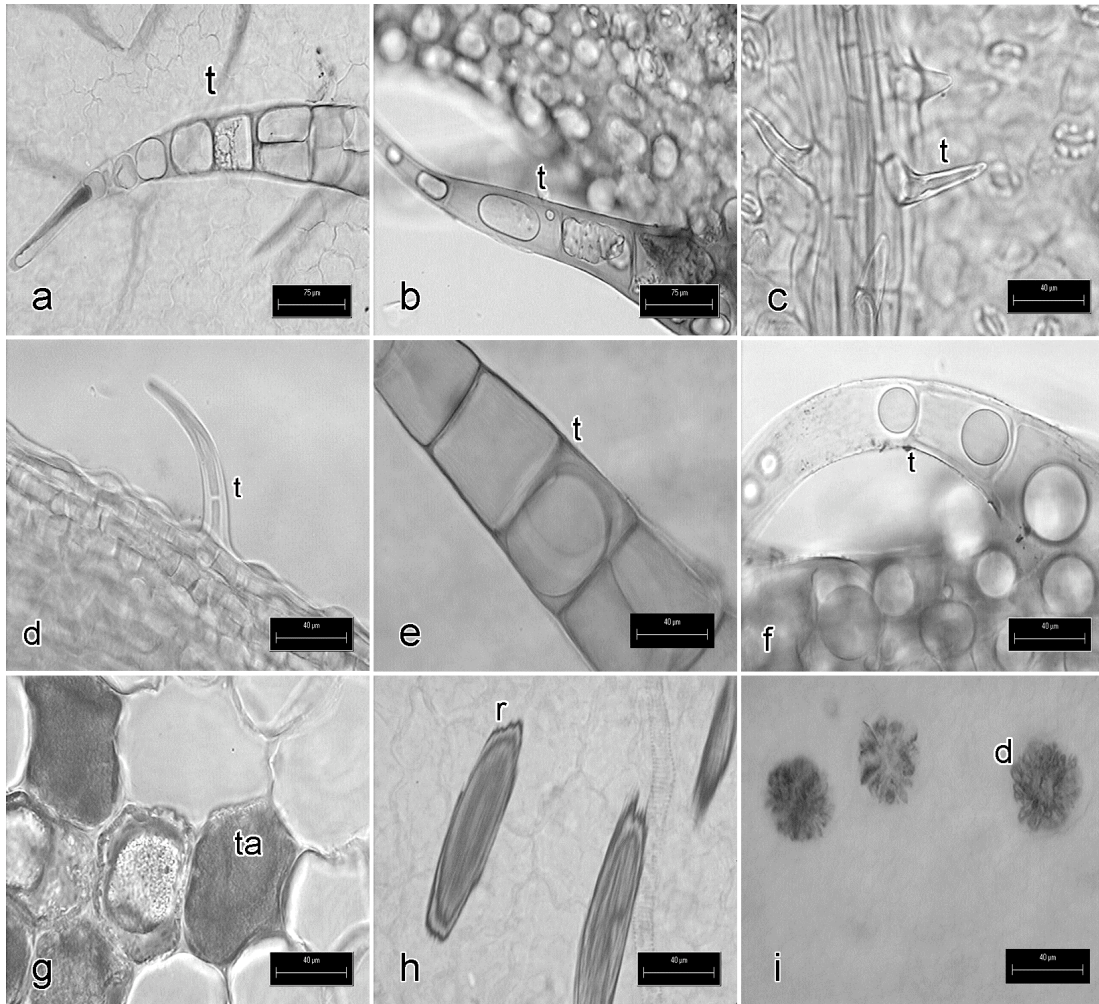
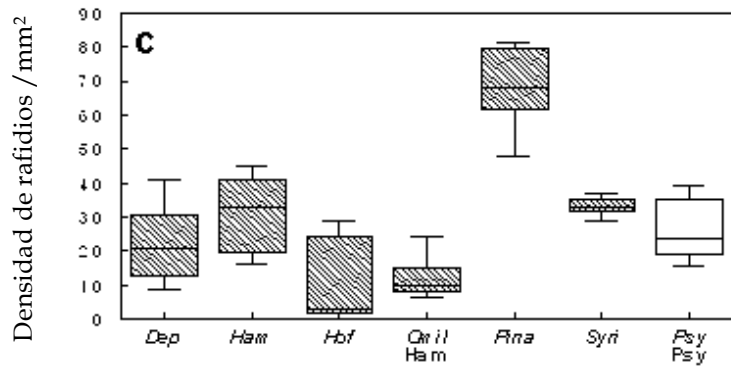
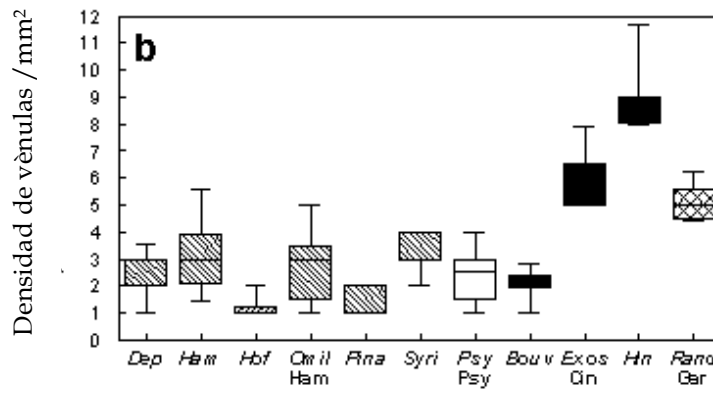
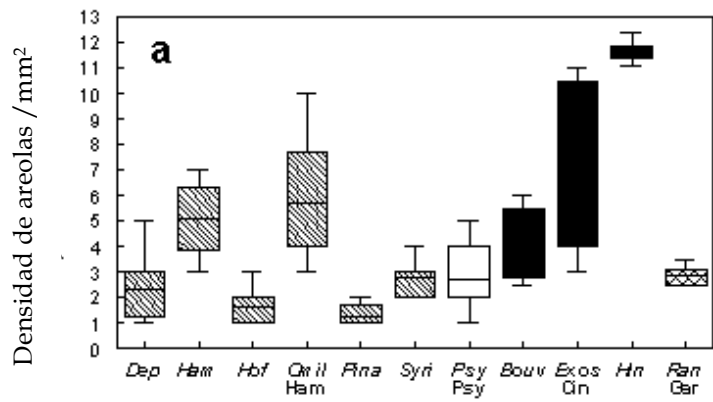


Figura 15. Tipos de tricomas y contenidos en los géneros de Hamelieae y otras Rubiaceae. **a.** Tricoma multicelular en la lámina de *Omiltemia longipes*. **b.** Tricoma multicelular en el margen de *Deppea purusii*. **c.** Tricoma unicelular en venas secundarias en *Hamelia xorullensis*. **d.** Tricomas multicelulares, de dos células en el margen de *Exostema mexicanum*. **e.** Pared de tricoma en *Pinarophyllum flavum*. **f.** Pared del tricoma *Deppea microphylla*. **g.** Taninos en células epidérmicas de *Hoffmannia conzatii*. **h.** Rafidios en *Syringantha coulteri*. **i.** Drusas en *Randia aculeata*. Escala: a, b, d = 75 μm; c, e-i = 40 μm.



Tribus de Rubiaceae

Figura 16. Diagramas de caja para los caracteres densidad de areolas, de vénulas y de rafidios para los géneros de Hamelieae y otras Rubiaceae.

Discusión

Los resultados de esta investigación indican varios de los atributos de la arquitectura foliar tienen potencial taxonómico y sistemático a diferentes niveles jerárquicos dentro de la familia Rubiaceae. Seguramente, esta información es útil en la identificación de material vegetativo dentro de la familia y podría compararse con taxa fósil. Los caracteres macromorfológicos estudiados, como son la forma, base, ápice y margen de la lámina, fueron compartidos por los miembros que integran la tribu Hamelieae (lámina elíptica, base aguda o decurrente, ápice agudo o acuminado y margen liso). Todos ellos, coinciden con el patrón más común descrito en Rubiaceae (Robbrecht, 1988), por lo que sólo son de utilidad si se comparan con ciertos géneros. *Syringantha* puede diferenciarse de los otros géneros de Hamelieae, por las proporciones y la forma de la lámina, estrechamente elíptica a lanceolada. *Randia*, tiene una forma de la lámina característica obovada, con ápice obtuso y base decurrente, que en combinación con otros caracteres (p.e., la presencia de espinas), permite reconocerlo fácilmente.

Aunque la mayoría de las especies en la familia tienen un tipo de venación broquidódroma, algunas variantes han demostrado ser de relevancia taxonómica. Entre los taxones estudiados la venación es broquidódroma, con excepción de *Bouvardia* con venación actinódroma incompleta y de *Randia* con transición entre la venación eucamptódroma-broquidódroma.

Sin embargo, las venas cuaternarias con patrón de reticulación al azar predominan entre los géneros estudiados con excepción de *Plocaniophyllon* con patrón de ramificación admedio.

Los caracteres de la venación apoyan la inclusión de Syringantha en Hamelieae.

Los órdenes de venación superior fueron similares entre los géneros de Hamelieae y *Syringantha*. Las venas secundarias son curvas con un ángulo de divergencia disminuyendo de la base al ápice de la hoja, uniéndose unas con otras o formando arcos de orden secundario. Las terciarias son percurrentes en todos los géneros a

excepción de *Hoffmannia*, *Plocaniophyllon* y *Syringantha*, en los cuales predomina el patrón de reticulación al azar; las venas cuaternarias se presentan en la mayoría de los géneros, excepto en algunas especies de *Deppea* y *Hamelia*, en *Omiltemia* y *Plocaniophyllon* con venas de quinto orden. Es importante resaltar que los órdenes de venación son consistentes sin importar el tamaño de la hoja, por lo que este carácter parece no ser plástico. El orden superior máximo de venación no está tampoco asociado al tamaño de la lámina, como se evidenció en *Deppea purpusii*, *D. tenuiflora* y *D. umbellata*. Los caracteres de los órdenes superiores de venación señalados para Hamelieae y *Syringantha* también se presentaron en los taxones de las otras tribus estudiadas. *Hamelia* y *Syringantha*, tienen un menor número de areolas y vénulas. Sin embargo, los valores se yuxtaponen con los de *Bouvardia*, *Exostema*, *Psychotria* y *Randia* para el número de areolas, pero se diferencian de los de *Hintonia*, con un número de areolas mayor a 7/mm² y se distinguen de *Exostema*, *Hintonia* y *Randia* con más de 6 vénulas/mm².

La vena última marginal es fimbrial en Hamelieae, *Syringantha* y *Psychotria*, mientras que es incompleta en el resto de los taxones. Roth (1996), encuentra la venación última marginal incompleta en los géneros *Faramea* (Rubioideae), *Amaioua*, *Duroia* y *Genipa* (Ixoroideae). El tipo de venación última es un carácter de potencial taxonómico y deberá confirmarse para otros géneros con la finalidad apoyar la delimitación tradicional de las subfamilias.

Otros caracteres foliares de Hamelieae comparados con las otras tribus

Bremekamp (1966), Robbrecht (1988) y Bremer (1987) señalan que la presencia de rafidios es un atributo diagnóstico de la subfamilia Rubioideae. Sin embargo, también mencionan que los rafidios se pueden encontrar ocasionalmente en algunos taxones de Cinchonoideae; por ejemplo Andersson y Rova (1999) los mencionan en los géneros *Bouvardia*, *Hindsia*, *Hillia* y *Manettia*. Las hojas de los miembros de Hamelieae, *Syringantha* y *Psychotria* tienen rafidios, aunque varían en su abundancia. *Bouvardia*, presenta dos formas de cristales, rafidios y drusas, es importante señalar que este es el primer registro de drusas en dicho género. Los rafidios están ausentes en los taxa

estudiados de Cinchonoideae y *Randia*, el único miembro de Ixoroideae estudiado, el cual solamente tiene drusas. Es importante el estudio de otros miembros de Cinchonoidae para confirmar la presencia o ausencia de los rafidios, no solo en la hoja sino en otros órganos de la planta.

Robbrecht (1988), señala que los tricomas en Rubiaceae son relativamente simples y poco diversos, por lo que se han considerado como un carácter taxonómico de utilidad secundaria (Verdcourt, 1958). En Hamelieae, la mayoría de los géneros tienen tricomas multicelulares de paredes delgadas ($<2 \mu\text{m}$) en la lámina, con excepción de *Deppea*, cuyos tricomas tienen paredes moderadamente gruesas (3.1-4.9 μm). *Syringantha* se distingue por presentar tricomas exclusivamente unicelulares, largos y de pared gruesa, mientras las especies de *Hamelia* los tricomas uni y multicelulares son de paredes delgadas. El número de células de los tricomas multicelulares varía de 2 a 11 entre los géneros de Hamelieae, siendo pocas especies de *Hamelia* las que presentan sólo dos células. Los tricomas con el mayor número de células los presenta *Pinarophyllon*. Además, la distribución de los tricomas unicelulares permite reconocer a las especies dentro de un mismo género; por ejemplo, *Hamelia rovirosae* los presenta en la lámina, *H. versicolor* en el margen y *H. xorullensis* en vena primaria y secundarias, mientras que en *H. axillaris* se distribuyen tanto en la vena primaria como en el margen (Martínez-Cabrera, datos sin publicar). Se ha registrado también la presencia de tricomas unicelulares en especies de los géneros *Deppea* y *Hoffmannia* (Robbrecht, 1988; Lorence y Dwyer, 1988), pero solamente se observaron en *Hoffmannia* (*H. excelsa*). Para otros géneros como *Coffea* L. y *Rondeletia* L., la presencia o ausencia de los tricomas en las hojas resultó importante en el reconocimiento de sus especies (Mariani, 1908; Kocsis *et al.*, 2004). A pesar de haber estudiado pocos representantes de las otras tribus, se observa una tendencia en estos, de presentar tricomas multicelulares de paredes delgadas sobre la vena primaria y secundaria. Únicamente *Bouvardia* se distingue por sus los tricomas uni y multicelulares de paredes gruesas.

La arquitectura foliar de las tribus estudiadas es similar. Sin embargo, los caracteres de los patrones de venación, como la vena última marginal fimbrial y la presencia de rafidios, nos permiten diferenciar a las tribus Hamelieae y Psychotrieae, de Cinchoneae y Gardenieae. Sin embargo, la venación percurrente predomina en las venas terciarias, así como los órdenes de venación superior.

Patrón de venación "lineolada" o "fingerprint"

Las venas terciarias percurrentes y los ordenes de venación superior remarcados son reconocidos en Guettardeae (Robbrecht, 1988), este patrón de venación es conocido como "venación lineolada" o "finger-print". La venación lineolada ha sido descrita en *Plocaniophyllon* (Darwin, 1980; Robbrecht, 1988). Sin embargo, en este estudio mostramos que este patrón de venación no es homólogo entre dichas taxa, debido a que difieren en el orden de venación en el que se presentan: venas terciarias en Guettardeae y venas cuaternarias en *Plocaniophyllon*.

Syringantha se distingue por su lámina estrechamente elíptica a lanceolada con trimomas unicelulares largos con paredes gruesas, pero comparte el número de vénulas y rafidios con *Hamelia* y las venas terciarias con un patrón de reticulación al azar con *Hoffmannia*; así como otros caracteres de la arquitectura foliar que confirman la propuesta de MacDowell (1996) quien señala que *Syringantha* debe incluirse en la tribu Hamelieae.

Hamelieae comparte caracteres de la arquitectura con los miembros de Cinchonoideae y Rubioideae aquí estudiados, entre ellos la venación broquidódroma y las venas terciarias percurrentes. Sin embargo, la vena última marginal fimbrial y la presencia de rafidios en todos los miembros de Hamelieae y *Psychotria*, este último de Rubioideae, explica la clasificación tradicional de Hamelieae en Rubioideae, debido a que este tipo de cristales han sido considerados como un marcador taxonómico de esta subfamilia. Sin embargo, la evidencia filogenética de la anidación de esta tribu dentro de un clado con representantes de Cinchonoideae, sugiere que al menos algunos de los marcadores taxonómicos basados en arquitectura foliar, como son la presencia de rafidios, tienen más de un origen independiente en la historia evolutiva

del grupo, por lo que sería interesante estudiar su ontogenia y composición química para evaluar las homologías potenciales entre ellos.

Los resultados de esta investigación muestran que los atributos de la arquitectura foliar tienen potencial taxonómico a nivel específico y genérico en las Rubiaceae.

IV. ANATOMÍA FOLIAR Y DEL PECÍOLO DE LA TRIBU HAMELIEAE Y OTRAS RUBIACEAE

Resumen

Se estudió y comparó la anatomía foliar y de pecíolo de los géneros de Hamelieae, con la finalidad de evaluar si existen caracteres que permitan reevaluar la circunscripción de la tribu y discutir su posición controversial en la familia. El muestreo incluyó un total de 36 especies, las cuales fueron seccionadas usando la microtecnia convencional de inclusión en parafina y tinción. De las cuales 23 especies representan seis de los siete géneros reconocidos en la tribu *sensu* Robbrecht (1993); *Syringantha* se incluyó con la finalidad de reevaluar su inclusión en Hamelieae. Para fines comparativos, en el muestreo también incluyeron representantes de las tribus Psychotrieae (Rubioideae), Cinchoneae, el grupo *Portlandia* (Cinchonoideae) y Gardenieae (Ixoroideae). Los resultados muestran que la anatomía del pecíolo tiene información taxonómica que puede ser utilizada en estudios sistemáticos. Los miembros de Hamelieae, comparten los siguientes caracteres: cutícula $\leq 3 \mu\text{m}$, mesofilo dorsiventral, una capa de parénquima en empalizada, parénquima esponjoso abierto, rafidios, taninos y tejido vascular tipo I, II o III en la vena media y el pecíolo. *Plocaniophyllon* es el único género que tiene fibras asociadas a las venas mayores y menores. El tejido vascular del pecíolo tiene forma de arco abierto en todas las especies estudiadas excepto en *Randia*, con forma de anillo cerrado. Hamelieae, *Syringantha* y *Psychotria* tienen rafidios, una capa de parénquima en empalizada y parénquima esponjosos abierto, mientras que los otros taxa estudiados presentan dos capas de parénquima en empalizada y parénquima esponjoso compacto. *Bouvardia* fue el único género que mostró las dos formas de cristales, rafidios y drusas. Los resultados confirman que la anatomía foliar y del pecíolo proveen caracteres adicionales que deben ser considerados en estudios taxonómicos y filogenéticos en las Rubiaceae. Los caracteres anatómicos apoyan la inclusión de

Syringantha en Hamelieae, mientras que la presencia de rafidios y los atributos de mesofilo explican la clasificación tradicional de la tribu en Rubioideae.

Abstract

In this study, foliar and petiole anatomy of several genera were compared to determine whether there are characteristics that can be use to reevaluate the circumscription and taxonomic position of Hamelieae. Our sample included a total of 36 species, which were sectioned using conventional embedding and staining methods. From these species, 23 represented 6 of the 7 genera of Hamelieae *sensu* Robbrecht (1993); *Syringantha* was included in order to reevaluate its putative inclusion within Hamelieae. For comparative purposes, the sample also included representative species of tribes Psychotrieae (Rubioideae), Cinchoneae, the *Portlandia* group (Cinchonoideae), and Gardenieae (Ixoroideae). Our results indicated that foliar and petiole anatomy contained taxonomic information that can be used in systematic studies. Members of Hamelieae shared the following characters: cuticle $\leq 3 \mu\text{m}$, dorsiventral mesophyll, a single palisade parenchyma cell layer, loose spongy parenchyma, raphides, tannins, and vascular tissue of types I, II or III in the midrib and petiole. *Plocaniophyllon* was unique having fibers associated with major and minor veins. The petiole vascular tissue had an open arc shape in all studied species except in *Randia*, which had a closed arc. Hamelieae, *Syringantha*, and *Psychotria* had raphides, one layer of palisade parenchyma cells, and loose spongy parenchyma, while the other taxa had druses, two layers of palisade parenchyma cells, and compact spongy parenchyma. *Bouvardia* was unique, showing both raphides and druses. Our results show that comparative foliar and petiole anatomy may provide additional characters to be considered in taxonomic and phylogenetic studies within Rubiaceae. There was anatomical support for the inclusion of *Syringantha* within Hamelieae, while the presence of raphides and the mesophyll attributes suggest an understanding of why Hamelieae was morphologically treated in Rubioideae.

Introducción

La utilidad de los caracteres anatómicos de la hoja y el pecíolo en el reconocimiento y la circunscripción de los géneros, tribus y familias es bien conocida (Metcalf y Chalk, 1950; Smith y Stern, 1962; Engel, 1992; Mentink y Baas, 1992; Buijsen, 1995; Dickinson, 1989; Dickison y Weitzman 1996; Sandoval-Zapotitla y Terrazas, 2001; Aoyama y Graças-Sajo, 2003; Fariña *et al.*, 2003; dos Reis *et al.*, 2004; Souza *et al.*, 2004; Andrés-Hernández y Terrazas, 2006). Sin embargo en Rubiaceae, la cual incluye aproximadamente 13,100 especies, clasificadas en 611 géneros (World Checklist of Selected Plant Families, 2006), son escasos los estudios que han evaluado la anatomía foliar y del pecíolo, principalmente a nivel específico y genérico (Metcalf y Chalk, 1950; Herman *et al.*, 1986; Kocsis *et al.*, 2004).

La tribu Hamelieae tradicionalmente se clasificó en Rubioideae, principalmente por la presencia de rafidios. Sin embargo, los análisis filogenéticos que incluyen algunas especies representantes de la tribu, indican que es más apropiado clasificarla en Cinchonoideae (Bremer *et al.*, 1995; Andersson y Rova, 1999; Robbrecht y Manen, 2006). La circunscripción de Hamelieae también ha sido controversial. Las clasificaciones han incluido entre dos géneros (*Hamelia* Jacq. y *Hoffmannia* Sw., Verdcourt, 1958, 1976; Bremekamp, 1966; Elias 1976) y once (*Alibertia* A. Rich., *Axanthes* Blum., *Brignolia* DC., *Evosmia* Humb. & Bonpl., *Hamelia* Jacq., *Olostyla* DC., *Patima* Aubl., *Tepesia* Gartn., *Urophyllum* Jack et Wall, *Sabicea* Aubl. y *Schradera* Vahl De Candolle, 1830; Edlicher, 1836). Recientemente, Bremer (1987) redefine a la tribu con base en caracteres morfológicos, los más importantes fueron las inflorescencias ebracteoladas o con muy pocas escamas, estivación de la corola alternativa, contorta a la derecha, quincuncial e imbricada y flores amarillas tetrámeras, e incluyó a *Deppea* Cam. & Schlecht., *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia* Standl. y *Pinarophyllon* Brandege. Esta clasificación fue aceptada por Robbrecht (1988). Posteriormente, Robbrecht (1993) revisó la clasificación de la familia y basado en los comentarios de Lorence y Dwyer (1988), incluyó a los géneros *Eizia* Standl. y *Plocaniophyllon* Brandege. McDowell (1996) revivió el género monotípico *Syringantha* Standl., señalando que está estrechamente relacionado con *Hamelia*, con el que comparte la presencia de rafidios y las características morfológicas de la flor, sugiriendo que debe incluirse en

Hamelieae. Recientemente, Robbrecht y Manen (2006), ampliaron los límites de la tribu e incluyeron a Hillieae (*Cosmibuena* Ruiz & Pav. y *Hillia* Jacq.), *Chione* DC. (formalmente clasificado en Chiococceae = grupo *Portlandia*), y *Cosmocalyx* Standl. Sin embargo, en su estudio no incluyen todos los géneros de la tribu.

Por lo anterior, en este estudio se evalúa la utilidad de la anatomía foliar y del pecíolo en la sistemática de Hamelieae. Se describen seis géneros clasificados en la tribu *sensu* Robbrecht (1993) (*Deppea*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon* y *Plocaniophyllon*). Se examina, *Syringantha* (tribu Chinchoneae, Cinchonoideae *sensu* Robbrecht, 1988; grupo *Portlandia*, Cinchonoideae *sensu* Robbrecht, 1993) para reevaluar su clasificación en Hamelieae. Para propósitos comparativos se incluyeron géneros de otras tribus de la familia.

Materiales y métodos

Para evaluar la utilidad de la anatomía de la hoja y el pecíolo en la clasificación genérica y tribal, se describe la anatomía de 23 especies (Apéndice 4) de seis géneros de los siete reconocidos para Hamelieae *sensu* Robbrecht (1993): *Deppea* (11/27 sp.), *Hamelia* (5/17 sp.), *Hoffmannia* (6/111 sp.), *Omiltemia* (2/2 sp.), *Pinarophyllon* (1 sp.), y *Plocaniophyllon* (1 sp.). Se estudiaron más del 25% de las especies reconocidas para cada género en Hamelieae, excepto para *Hoffmannia*. Sin embargo, se representó la diversidad morfológica descrita dentro de cada género. Con fines comparativos, se consideraron 13 especies de los siguientes géneros: *Exostema*, debido a que en estudios previos se consideró a *Syringantha* como un sinónimo de éste; *Hintonia* Bullock, como un género relacionado con *Exostema*, ambos clasificados en el grupo *Portlandia*, dentro de Cinchonoideae; *Psychotria* L. (Psychotrieae) se incluyó como un miembro estable de Rubioideae; *Randia* como un miembro estable de Ixoroideae y *Bouvardia* Salisb. como un género con posición incierta (Hedyotideae-Rubioideae o Cinchoneae-Cinchonoideae).

Las hojas de las especies recolectadas fueron fijadas en formalina-acido acético-alcohol etílico, FAA- (Ruzin, 1999). De los géneros incluidos en Hamelieae *sensu* Robbrecht (1993), solamente *Eizia* no se incluyó en este estudio debido a que es un

género monotípico, con distribución restringida dentro del estado de Chiapas y no se fue posible recolectarlo en la localidad tipo. Se rehidrató material procedente de ejemplares de herbario de especies representantes de *Cosmibuena*, *Cosmocalyx* y *Hillia*, los cuales fueron considerados en Hamelieae *sensu* Robbrecht y Manen (2006). Pero el material no se rehidrató adecuadamente y por ello no se lograron describir los tejidos.

Los especímenes recolectados fueron depositados en los herbarios MEXU y CHAPA (los acrónimos de acuerdo a Holmgren *et al.*, 2004). En adición al material recolectado, se removieron hojas completas de ejemplares de herbario (Apéndice 4), para incrementar el número de individuos muestreados por especie. En general se incluyeron dos o más individuos por especie. Las hojas removidas fueron colocadas en NaOH al 5% a 60° por una hora, y fijadas en FAA por 24 h. Todas las muestras fueron deshidratadas en un cambiador automático Leica TP 1020 y se incluyeron en parafina. Se seccionaron (en el plano transversal y paradermal) a 14 µm de espesor, la tinción se hizo con safranina y verde rápido y se montaron en resina sintética Euparal. La descripción de la anatomía foliar se realizó siguiendo la terminología propuesta por Metcalfe (1979), y Mentink y Bass (1992) y para el pecíolo se consideró la terminología de Howard (1979).

Resultados

Se presenta primero la descripción de la lamina foliar y después la descripción del pecíolo. En los dos casos se hace mención a las diferencias entre los géneros de la tribu y los otros representantes estudiados.

Indumento. Los tricomas unicelulares y/o multicelulares se presentan en la mayoría de las especies, solamente *Plocaniophyllon* tiene hojas glabras. En Hamelieae los tricomas unicelulares solamente se presentan en *Hamelia* (Fig. 17b), con una longitud de 27 a 48 µm y paredes delgadas (<2 µm), pero este género también presenta tricomas multicelulares. Los otros géneros estudiados como *Syringantha* y *Bouvardia* también tienen tricomas unicelulares, siendo exclusivamente de este tipo en el primer género. Los tricomas multicelulares presentan más de 8 células en la

mayoría de los miembros de la tribu, pero en *Pinarophyllon* tienen de 10 a 11 células (Fig. 17a), este rango también se presenta en *Hintonia*. Los tricomas multicelulares se presentan comúnmente en la lámina, vena media y márgenes (Cuadro 4). La mayoría de ellos tienen paredes gruesas (3-5 μm), pero *Syringantha* y *Bouvardia* presentan las paredes más gruesas (5-6 μm) (Cuadro 4).

Cutícula. La cutícula generalmente es estriada (Fig. 17d-f), pero algunas especies de *Deppea* y *Psychotria*, en *Pinarophyllon* y *Hintonia* presentan cutícula lisa (Fig. 17c). El grosor es menor a 4 μm en Hamelieae, así como en los géneros de las otras tribus; *Bouvardia* y *Syringantha* tienen las cutículas con mayor espesor (Cuadro 4).

Células epidérmicas. Las células epidérmicas no especializadas generalmente tienen paredes anticlinales rectas u onduladas (Fig. 17g-h), variando entre los géneros de Hamelieae y las otras tribus. Las paredes anticlinales rectas son comunes en la superficie adaxial, mientras que las onduladas predominan en las epidermis abaxial en algunos géneros, entre ellos *Hamelia* y *Pinarophyllon* de Hamelieae, *Exostema* y *Hintonia* del grupo *Portlandia* y en *Randia* de Gardenieae. En sección transversal, las células epidérmicas en su mayoría tienen forma cuadrada o rectangular en ambas superficies, o exclusivamente redondas en *Hamelia* y *Pinarophyllon* de Hamelieae y en los otros géneros que no pertenecen a la tribu como *Exostema*, *Hintonia* y *Randia* (Cuadro 4).

Estomas. Los estomas son superficiales y ocurren en la epidermis abaxial. Los estomas paracíticos con 2-3 subsidiarias se presentan en la mayoría de los géneros estudiados (Cuadro 4). Pero los estomas paralelocíticos también se presentan en *Hoffmannia*, *Omiltemia* y *Pinarophyllon*; mientras que en *Plocaniophyllon* son exclusivamente de este tipo. Las células subsidiarias muestran paredes rectas u onduladas (Fig. 17i-j). El tamaño de los estomas varía entre 30 y 45 μm de longitud. Sin embargo, los estomas más grandes están presentes en cuatro géneros de Hamelieae (*Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Plocaniophyllon* y *Pinarophyllon*) y en *Psychotria* (Cuadro 4).

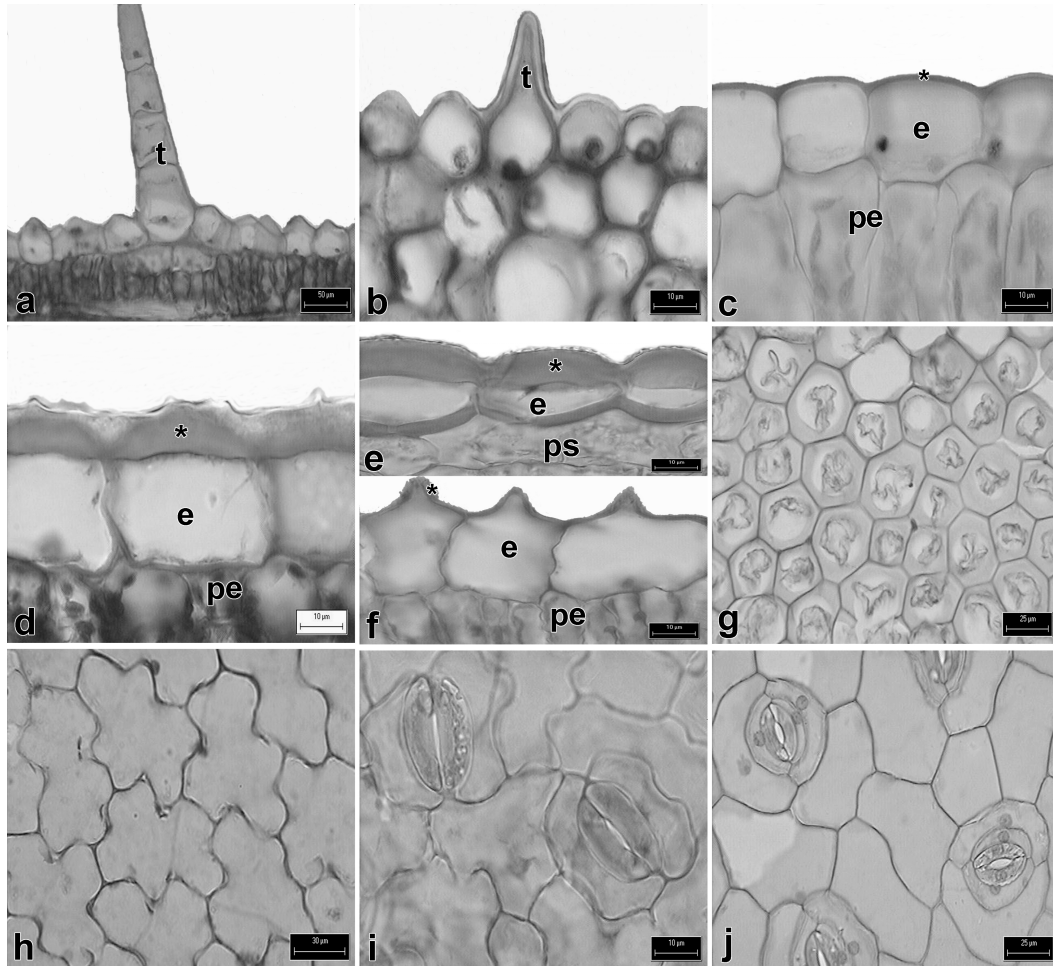


Figura 17. Anatomía foliar de la tribu Hamelieae y otras Rubiaceae. **a.** *Pinarophyllon* (D. Martínez et al. 317, CHAPA), tricomas multicelulares. **b.** *Hamelia* (H.Vibrans 5885, MEXU), tricomas unicelulares. **c.** *Deppea* (H. Ochoterena 335, MEXU), cutícula lisa en epidermis adaxial. **d.** *Syringantha* (D. Martínez 190, CHAPA), cutícula estriada en epidermis adaxial. **e.** *Bouvardia* (J.Rzedowski 39784, MEXU), cutícula estriada en epidermis abaxial. **f.** *Bouvardia* (J.Rzedowski 39784, MEXU), cutícula estriada en epidermis adaxial. **g.** *Hamelia* (D.M. Arias y D. Martínez 2198, MEXU), células de la epidermis adaxial con paredes anticlinales rectas. **h.** *Hoffmannia* (A. Log y M.A. Heath 154, MEXU), células de la epidermis adaxial con paredes anticlinales onduladas. **i.** *Exostema* (H. Ochoterena 289, MEXU), Estoma paracítico. **j.** *Omiltemia* (M.A. Heath y A. Long 1173, MEXU), estoma paralelocítico. Escalas: a = 50 µm, b-f, i = 10 µm, g, j = 25 µm, h = 30 µm. * = cutícula; t = tricoma; e = epidermis; pe = parénquima en empalizada; ps = parénquima esponjoso.

Mesofilo. Todos los géneros estudiados tienen mesofilo dorsiventral. El parénquima en empalizada consiste de una capa en Hamelieae (Fig. 18a) y *Syringantha*, de 1 a 2 capas adaxiales en *Bouvardia* y *Psychotria* y de 2 capas en los otros géneros (Cuadro 4, Fig. 18b). El parénquima esponjoso es abierto en todos los géneros

de Hamelieae, *Syringantha* y *Psychotria*, mientras que en el resto de los taxa es compacto (Cuadro 4).

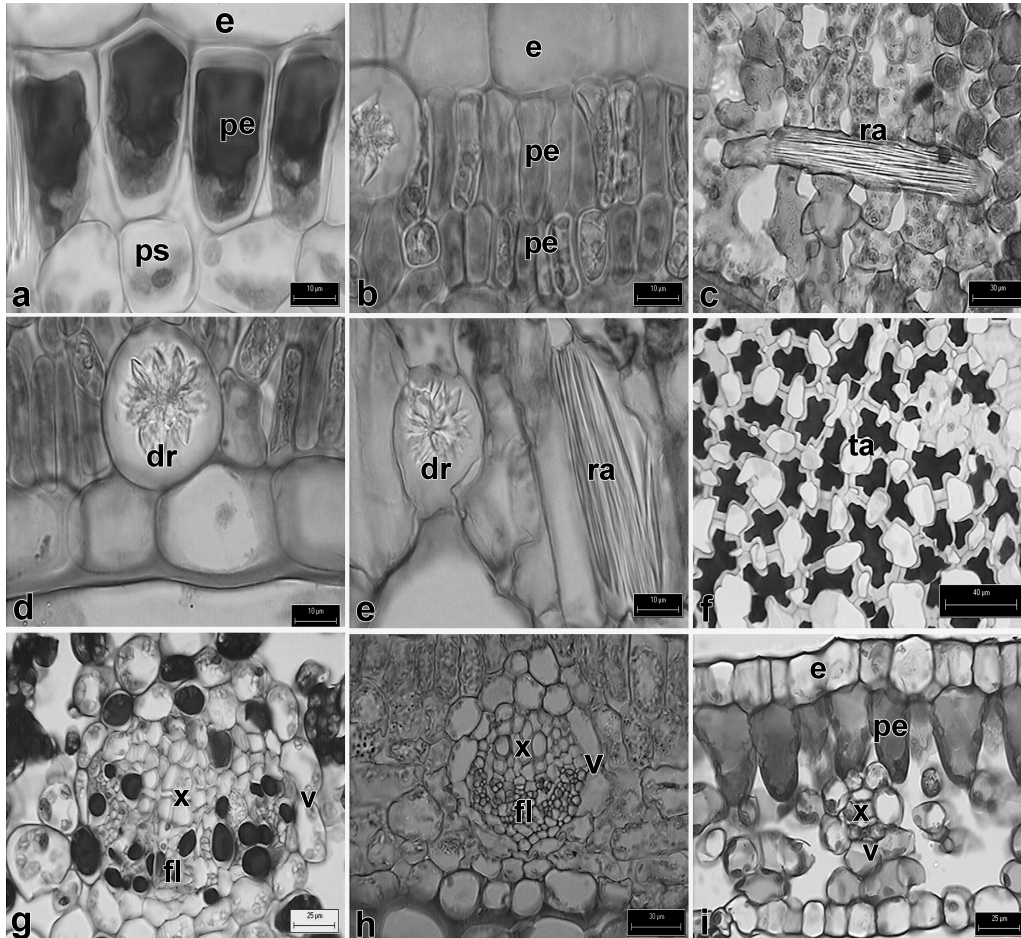


Figura 18. Anatomía foliar. **a.** *Plocaniophyllon* (D. Martínez et al. 312, CHAPA), una capa de parénquima en empalizada. **b.** *Randia* (H. Iltis, 29682, CHAPA), dos capas de parénquima en empalizada. **c.** *Syringantha* (A. Mora 5314, MEXU), rafidios en el mesofilo. **d.** *Randia* (T. Wendt et al. 3131, MEXU), drusas en el mesofilo. **e.** *Bouvardia* (P. Tenorio y C. Romero 1286, CHAPA), rafidios y drusas en el mesofilo. **f.** *Pinarophyllon* (D. Martínez et al. 316, CHAPA), taninos en el parénquima esponjoso. **g.** *Omiltemia* (D. Martínez 236, CHAPA), vena secundaria. **h.** *Hintonia* (H. Ochoterena 224, MEXU), vena terciaria. **i.** *Hoffmannia* (D. Martínez 187, CHAPA), vena cuaternaria. Escalas: a, b, d, e = 10 µm; c, h = 30 µm; f = 40 µm; g, i = 25 µm. e = epidermis; dr = drusas; fl = floema; pe = parénquima en empalizada; ps = parénquima esponjoso; ra = rafidios; ta = taninos; v = vaina; x = xilema.

Contenidos celulares. Los cristales de tipo rafidios se presentan en el mesofilo y la vena media de los géneros de Hamelieae (Fig. 18c), *Syringantha* y *Psychotria*. Las drusas ocurren en idioblastos, en el mesofilo de *Exostema* y *Randia* (Fig. 18d), mientras que las drusas y rafidios están presentes en *Bouvardia* (Fig. 18e). Contenido de color oscuro es común en el mesofilo (Fig. 18f) y en algunas ocasiones se asocia con el

floema de las venas principales y menores en Hamelieae (Cuadro 4), este tipo de contenido es escaso en *Syringantha* y *Psychotria*. La distribución de los cristales y contenidos sugiere que estos caracteres tienen potencial taxonómico. Solamente las hojas de *Hintonia* carecen de contenido obscuro.

Vena media. En Hamelieae, la vena media se encuentra en la superficie abaxial, formando un surco en la cara adaxial vista en sección transversal (Fig. 19). La cutícula muestra características similares a la de la lámina, pero difiere en su espesor ($> 6 \mu\text{m}$) en *Deppea* y *Hoffmannia*; en los otros géneros estudiados como *Psychotria* también es delgada y gruesa o con espesor variable en los miembros de las otras tribus (Cuadro 5). En sección transversal, las células de la epidermis abaxial son de forma redonda y en la adaxial están alargadas periclinalmente, en la mayoría de los géneros y exclusivamente redondas en ambas superficies en *Hoffmannia* y *Pinarophyllon* de Hamelieae, y en *Psychotria* y *Randia*. El colénquima consiste de 2 a 8 capas bajo la epidermis abaxial y de 2 a 10 capas en la epidermis adaxial (Fig. 19, Cuadro 5). La vena media está embebida en tejido parenquimático. Los haces vasculares son colaterales. La variación en el arreglo del tejido vascular de la vena media fue clasificado en cinco tipos (Cuadro 5). En *Deppea*, *Exostema*, *Hintonia* y *Bouvardia*, el tejido forma un arco abierto (Tipo I, Fig. 19a), en *Hamelia* también forma un arco pero con extremos invaginados y un par de haces laterales (Tipo II, Fig. 19b). En el resto de los géneros de Hamelieae, así como en *Syringantha*, el tejido forma un arco con los extremos ligeramente curvos y un par de haces laterales (Tipo III, Fig. 19c). En *Psychotria* el patrón del tejido vascular se encuentra en arco abierto en forma de "V" con los extremos invaginados y de 4-6 haces vasculares bajo o entre los extremos invaginados (Tipo IV, Fig. 19d-e). *Randia* presenta un patrón exclusivo, que es un anillo cerrado (Tipo V, Fig. 19f). El tejido vascular tiene células de xilema en hileras radiales separadas por células de parénquima con contenido rojizo. El tejido vascular está rodeado por un arco de parénquima con contenido de color rojo distintivo en Hamelieae y *Syringantha*, excepto en el caso de *Plocaniophyllon*, donde el arco que rodea parte del tejido está formado por fibras. En los miembros de las otras

tribus, el arco que rodea al tejido vascular es más variable, formado de colénquima o esclerénquima (Cuadro 5).

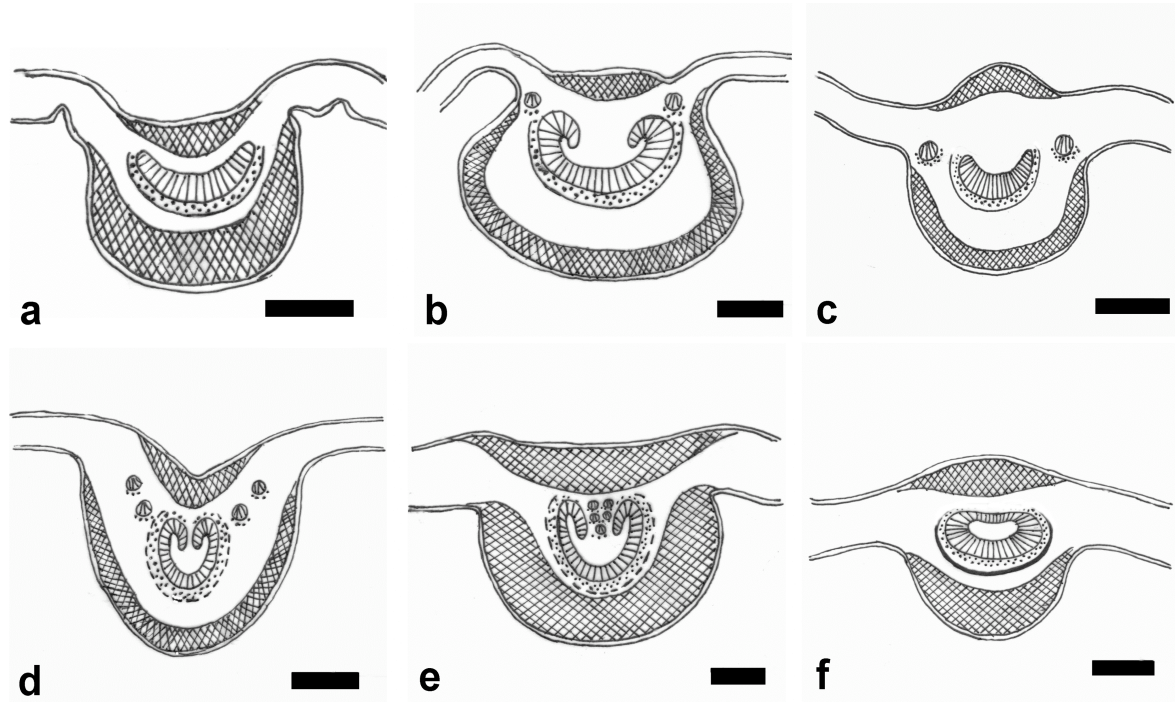


Figura 19. Vena media: tipos de arreglo o distribución del tejido vascular. **a.** *Exostema* (*D. Lorence* 3036, CHAPA), tipo I. **b.** *Hamelia* (*Maya* 1868, CHAPA), tipo II. **c.** *Omiltemia* (*A. Méndez* 285, MEXU), tipo III. **d.** *Psychotria* (*Magallanes* 3687, CHAPA), tipo IV. **e.** *Psychotria* (*S. Maya* 1753, CHAPA), tipo IV. **f.** *Randia*, (*E. Domínguez* y *H. Ochoterena* 1775, MEXU), tipo V. Símbolos: línea negra delgada arriba del floema = parénquima con taninos; línea negra remarcada arriba del floema = esclerénquima; línea punteada = floema; línea doble = xilema; líneas entrecruzadas = colénquima; área blanca = parénquima. Escalas: a-e = 250 μ m; f = 100 μ m.

Venas mayores y menores. Las venas mayores son similares a la vena media en su anatomía, con un una vaina de células de parénquima (Fig. 18g, h). Las venas menores también son colaterales y tienen de 1 a 2 elementos traqueales y una vaina formada por células de parénquima en *Hamelieae*, *Hintonia*, *Psychotria* y *Randia* (Fig. 18i) y fibras en *Plocaniopyllon*.

Pecíolo. En sección transversal, el pecíolo es comúnmente redondo en la base y alado cerca de la lámina, excepto en *Deppea* en el cual el pecíolo es reniforme y en

Pinarophyllon, que tiene forma alada en toda su longitud. El indumento, la cutícula y las células epidérmicas son similares a los de la lámina en los géneros estudiados (Cuadro 5, Fig. 20a-e). El número de capas de colénquima es variable (Fig. 21a-c), pero comúnmente se presentan de 3-5 capas, aunque puede haber hasta 12 capas en *Deppea Pinarophyllon* y *Syringantha*, así como en algunas especies de *Hamelia* y *Randia*.

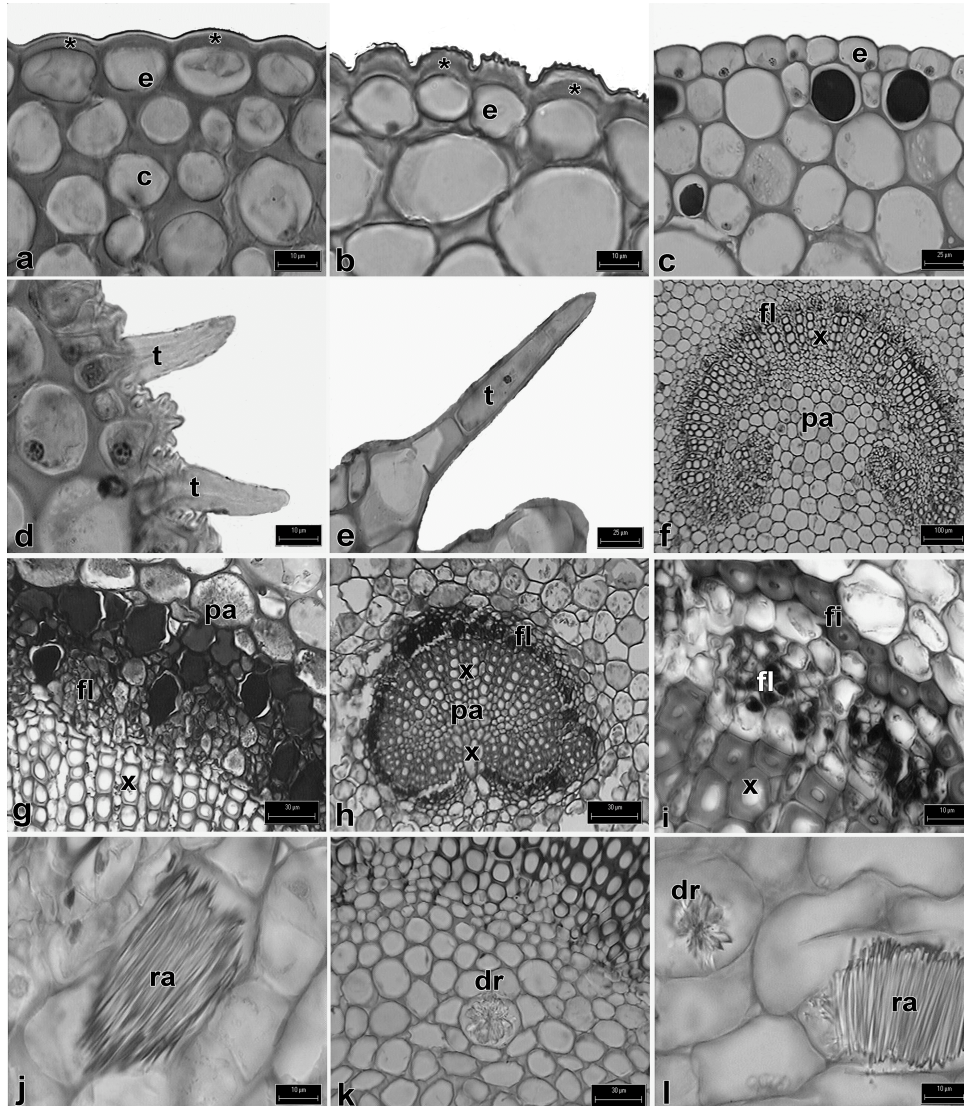


Figura 20. Anatomía del pecíolo. **a.** *Hintonia* (D. Martínez y E. Domínguez 201, CHAPA), Epidermis con cutícula lisa y colénquima. **b.** *Exostema* (E. Carranza 3362, CHAPA), epidermis con cutícula estriada y colénquima. **c.** *Omiltemia* (D. Martínez 275, CHAPA), epidermis y colénquima. **d.** *Syringantha* (F. González Medrano et al. 4659, MEXU), tricomas unicelulares. **e.** *Psychotria* (E. Martínez et al. 27882, MEXU), tricomas multicelulares. **f.** *Hamelia* (D. Martínez 167, CHAPA), traza central formando un arco abierto. **g.** *Randia* (E. Domínguez y H. Ochoterena 1775, MEXU), traza central formando un anillo cerrado. **h.** *Randia* (E. Domínguez y H. Ochoterena 1775, MEXU), vaina de fibras sobre el tejido vascular. **i.** *Deppea* (D. Martínez 254, CHAPA), parénquima con taninos sobre el floema. **j.** *Plocaniophyllon* (D. Martínez et al. 311, CHAPA), rafidios en el parénquima. **k.** *Exostema* (E. Martínez et al. 29719, MEXU) drusas en el colénquima. **l.** *Bouvardia* (J. Rzedowski 38901, CHAPA), rafidios y drusas en el parénquima. Escalas: a, b, d, i, j, l = 10 μ m; c, e = 25 μ m; f = 100 μ m; g, h, k = 30 μ m. c = colénquima; dr = drusas; e = epidermis; fi = fibras; t = tricoma; pa = parénquima; fl = floema; x = xilema; ra = rafidios; * = cutícula.

La variación en el arreglo de la traza foliar del pecíolo se clasificó en seis tipos, que se ilustran esquemáticamente en la Figura 21. En *Deppea* y *Syringantha*, la traza central tiene forma de un arco abierto y un par de haces laterales (Tipo I, Fig. 21a), con una vaina continua de parénquima y el lumen ocluido por contenido de color obscuro (Fig. 20g). En *Hamelia* el arco que forma la traza central tiene los extremos invaginados y un par de haces laterales (Tipo II, Figs. 20f, 21b), hacia la lámina la traza central es más curva que en la base y los haces laterales presentan la misma posición. El patrón más común en la traza foliar de Hamelieae, consiste de un arco abierto en la traza central con los extremos ligeramente curvos y dos pares de haces laterales (Tipo III, Fig. 21c), hacia la lámina, la traza es más curva que en la base y tiene una vaina parenquimatosa con contenidos oscuros ocluyendo el lumen de las células. El arreglo de la traza foliar en los miembros de las otras tribus presentan un arco abierto en forma de "V" con los extremos rectos o invaginados y de 1 a 2 pares de haces laterales (Tipo IV, Fig. 21d-e). La traza central tiene una vaina de esclereidas en *Psychotria*, fibras en *Randia* (Fig. 20i) y está ausente en los otros géneros estudiados (Cuadro 5). Los contenidos oscuros son similares a los del mesofilo y la vena media (Cuadro 4, 5, Fig. 20j-l), excepto en *Hintonia* el cual presenta drusas en el colénquima.

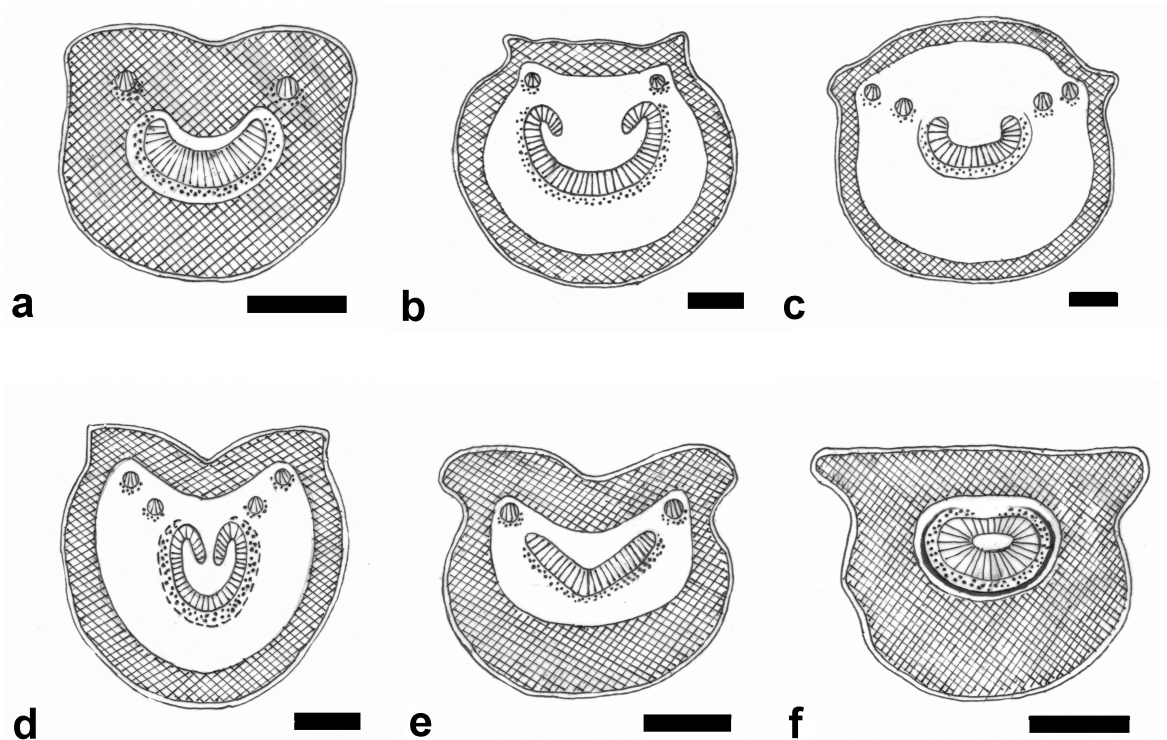


Figura 21. Pecíolo: tipos de arreglo del tejido vascular. **a.** *Deppea* (J.I. Calzada 5470, MEXU), tipo I. **b.** *Hamelia* (D. Martínez 167, CHAPA), tipo II. **c.** *Hoffmannia* (Cuevas y Guzmán 4185, CHAPA), tipo III. **d.** *Psychotria* (D. Martínez y E. Domínguez 200, CHAPA), tipo IV. **e.** *Randia* (E. Domínguez y H. Ochoterena 1775, MEXU), tipo V. **f.** *Bouvardia* (H. Vibrans 4932, CHAPA), tipo VI. Símbolos: línea negra delgada arriba del floema = parénquima con taninos, línea negra remarcada sobre el floema = esclerénquima, línea punteada = floema, línea doble = xilema, líneas entrecruzadas = colénquima, área blanca = parénquima. Escalas: a-f = 250 μ m.

Cuadro 4. Caracteres anatómicos foliares de la tribu Hamelieae, *Syringantha* y otros géneros. **Tricomas:** 1=Tipo, 2=Número de células, 3=Grosor de la pared (µm), 4=Distribución; **Cutícula:** 5=Tipo, 6=Espesor (µm); **Epidermis:** 7=Forma células epidérmicas adaxiales y abaxiales, **Estomas:** 8=Tipo, 9=Longitud; **Mesofilo:** 10=Número de capas de parénquima de empalizada, 11=Parénquima esponjoso; **Contenidos:** 12=Taninos, 13=Cristales, 14=Distribución. M=Tricoma multicelular, U=Tricoma unicelular, l=lamina, vm=vena media, s=venas secundarias, t=venas terciarias, et=estriada, ls=lisa, ma=margen, R=redonda, C=cuadrada, Re=rectangular, Pc=paracítico, Pl=paralelocítico, ab=abierto, co=compacto, me=mesofilo, fl=floema, a=arco, e=epidermis, ra=rafidios, dr=drusas, +=presente; -=ausente, ()=raro.

Género	Tricomas			Cutícula			Epidermis		Estomas		Mesofilo			Contenidos	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
Hamelieae															
<i>Depeya</i>	M	3-6	3-5	l,vm,s,t, ma	et (ls)	< 3	R,c	Pc	38.9 (±3.2)	1	ab	+	ra	me, fl, a	
<i>Hamelia</i>	U, M	2-8	< 2	l, vm, s, ma	et	< 3	R	Pc	34.0 (±3.8)	1	ab	+	ra	me, fl	
<i>Hoffmannia</i>	M	4	< 2	l, vm, ma	et (ls)	≤ 3	Re, C	Pc (Pl)	67.7 (±4.9)	1	ab	+	ra	me, fl, a	
<i>Omittemia</i>	M	6-8	< 2	l, vm, ma	et	< 3	R, C	Pl (Pc)	66.2 (±7.2)	1	ab	+	ra	me, fl, a	
<i>Pinarophyllon</i>	M	10-11	< 2	l, mv, ma	ls	≤ 2	R	Pc (Pl)	49.8 (±3.5)	1	ab	+	ra	me, fl, a	
<i>Plocaimophyllon</i>	-	-	-	-	et	≤ 3	C, Re	Pl	57.3 (±6.8)	1	ab	+	ra	me, fl	
Grupo															
Portlandia															
<i>Syringantha</i> (=Exostema)	U	-	5-6	vm	et	> 7	Re	Pc	39.6 (±3.7)	1	ab	+	ra	me	
<i>Exostema</i>	M	2-7	< 2	vm, ma	et	4-5	R	Pc	33.1 (±5.0)	2	co	-	dr	me	
<i>Hintonia</i>	M	10-11	< 2	vm	ls	3-4	R	Pc	22.4 (±2.7)	2	co	-	-	-	
Psychotriace															
<i>Psychotria</i>	M	6-9	2-3	l, vm, s, ma	ls(et)	3-4	R, C	Pc	44.8 (±7.0)	1	ab	+	ra	me	
Gardenieae															
<i>Randia</i>	M	3-4	2-4	vm	Et, ls	≤ 5	R	Pc	30.5 (±5.2)	2	co	-	dr	me, e	
Cinchoneae / Hedyotideae															
<i>Boucardia</i>	U, M	3-5	5-6	l, vm, s	et	10-12	R, C	Pc	33.4 (±3.2)	1	co	-	ra, dr	me	

Cuadro 5. Características anatómicas de la hoja y el pecíolo de la tribu Hamelieae, *Syringantha* y otros géneros. Ar = arco abierto, C = cerrado, M = tricoma multicelular, U = tricoma unicelular, pa = parénquima, fi = fibras, es = esclerenquima, co = colénquima, me = mesofilo, fl = floema, v = vaina, ra = rafidios, dr = drusas, + = presente, - = ausente, () = raro.

Género	Vena media				Pecíolo							
	Cutícula (µm)	Colénquima (aba-y adaxial)	Arreglo tejido vascular	Tipo de tejido vascular	Arco	Tricoma	Cutícula (µm)	Traza foliar	Vaina	Taninos	Cristales	Distribución
Hamelieae												
<i>Deppia</i>	3-6	3-6, 5-7	Ar	I	pa	M (U)	< 2	I	Pa	+	ra	pa, co, fl, v
<i>Hamelia</i>	< 3	3-5, 5-6	Ar	II	pa	U, M	≤ 3	II	-	+	ra	pa, co, fl
<i>Hoffmannia</i>	3-6	3, 3	Ar	III	pa	M	≤ 2	III	Pa	+	ra	pa, co, fl, v
<i>Omlentia</i>	≤ 3	2-6, 2-6	Ar	III	pa	M	≤ 2	III	Pa	+	ra	pa, co, fl, v
<i>Pinarophyllon</i>	≤ 2	3-4, 10	Ar	III	pa	M	≤ 3	III	Pa	+	ra	pa, co, fl, v
<i>Plocaniophyllon</i>	≤ 3	5, 5	Ar	III	fi	-	≤ 3	III	Pa	+	ra	pa, co, fl, v
Grupo												
<i>Portlandia</i>												
<i>Syringantha</i> (= <i>Exostema</i>)	6-7	8, 10	Ar	III	pa	U	4-6	I	-	+	ra	pa, co, fl
<i>Exostema</i>	5-6	4-7, 10	Ar	I	co	U	5-12	VI	-	-	dr	pa, co
<i>Hintonia</i>	4-5	4-5, 4-6	Ar	I	co	-	4-6	VI	-	-	dr	co
Psychotriaceae												
<i>Psychotria</i>	≤ 3	3-6, 3-6	Ar	IV	es	M (U)	≤ 3	IV	Es	-	ra	pa, fl
Gardenieae												
<i>Randia</i>	4-5	4-5, 6	C	V	fi	M	4-5	V	Fi	-	dr	co
Cinchoneae/ Hedyotideae												
<i>Bouvardia</i>	10-12	4-5, 8	Ar	I	co	-	5-10	VI	-	-	ra, dr	pa, co

Discusión

Todos los miembros de la tribu Hamelieae, presentan epidermis simple con cutícula $\leq 3 \mu\text{m}$, mesofilo bifacial, estomas hipostomáticos, parénquima en empalizada de una capa de células, parénquima esponjoso abierto, rafidios y taninos, así como la distribución del tejido vascular en la vena media y pecíolo de los tipos I, II y III. Los caracteres anatómicos de la hoja y pecíolo son homogéneos entre los géneros de la tribu. Sin embargo, existen excepciones como son los géneros *Hamelia*, que se distingue por presentar estomas paracíticos de 2 subsidiarias, el tejido vascular de la vena media y pecíolo tipo II y la presencia de tricomas unicelulares y multicelulares. El género *Plocaniophyllon* se caracteriza por las células epidérmicas abaxiales y adaxiales con paredes anticlinales rectas, estomas paralelocíticos de 3-4 subsidiarias en forma de "C" con paredes rectas, ausencia de tricomas y vaina de fibras en la vena media y otros órdenes venación. *Deppea* es el único género que presentó el tipo de tejido I en la vena media y pecíolo. *Hoffmannia*, presenta células de la epidermis adaxial y abaxial de forma irregular con paredes anticlinales onduladas.

Se reconocieron algunos tipos de distribución o arreglo del tejido vascular en la vena media y el pecíolo. Los tipos I, II y III fueron observados en diferentes géneros de Hamelieae. *Deppea* presenta el tipo I, en el pecíolo está formado por una traza múltiple, con la traza central formando un arco abierto y un par de haces laterales. En la vena media, las trazas laterales se fusionan a la central. *Hamelia* tiene el tipo II, el cual fue caracterizado por una traza central múltiple, con la traza central formando un arco abierto, cuyos extremos son invaginados y un par de haces laterales. El tejido vascular tuvo la misma distribución tanto en el pecíolo como en la vena media. El tipo III, fue el más común en la tribu, se presenta en los géneros *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon* y *Plocaniophyllon*. En el pecíolo está formado por una traza múltiple con la central formando un arco y dos pares de haces laterales. A diferencia del pecíolo, en la vena media sólo presenta un par de haces laterales. En *Deppea*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia* y *Pinarophyllon*, el tejido vascular presenta un arco formado por células de parénquima con taninos sobre el floema. Este carácter en conjunto con los morfológicos como el tipo de fruto capsular y seco, la placentación

axilar, semillas numerosas, pequeñas y con testa reticulada, apoya que estos géneros están relacionados (Lorence y Dwyer, 1988).

Syringantha comparte caracteres de la lámina y el pecíolo con Hamelieae, entre ellos están el parénquima en empalizada de una capa de células, parénquima esponjoso abierto, la presencia de rafidios con todos los géneros de la tribu y distribución del tejido vascular tipo I en el pecíolo (como en *Deppea*) y también muestra caracteres en común en la vena media con *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon* y *Plocaniophyllon*. Estos caracteres apoyan la propuesta de McDowell (1996), quien sugiere la inclusión de *Syringantha* en la tribu. Además *Syringantha* comparte caracteres con *Hamelia* como lo mencionó McDowell, dichos rasgos son las estípulas caducas, inflorescencias secundifloras, flores amarillas, estambres con filamentos aplanados, dehiscencia introrsa, disco nectarífero subcónico y la exina del polen lisa a reticulada. Sin embargo, *Syringantha* es el único miembro de la tribu que habita ambientes más secos y seguramente sus hojas estrechamente elípticas y las cutículas gruesas son adaptaciones a estos ambientes.

En general, los miembros de Hamelieae comparten algunos caracteres de lámina y pecíolo como son la epidermis simple, mesofilo bifacial y los estomas hipostomáticos con los representantes de Rubioideae, Cinchonoideae e Ixoroideae aquí estudiados. Además, con *Psychotria* (Rubioideae) también comparte los tricomas multicelulares, una capa de parénquima en empalizada, el parénquima esponjoso abierto, los rafidios, taninos y tricomas multicelulares. Aunque *Psychotria* difiere de los integrantes de Hamelieae en la presencia de un arco de células de esclerenquima sobre el floema y el arreglo del tejido vascular tipo IV en la vena media y el pecíolo. A la fecha este tipo es exclusivo de *Psychotria*, dado que no se ha registrado en ningún otro miembro de la familia, por ello el estudio de un mayor número de especies del género y otros miembros de Psychotrieae es fundamental para confirmar su valor diagnóstico.

Los géneros *Exostema* y *Hintonia* del grupo *Portlandia* (Cinchonoideae), comparten la distribución del tejido vascular de tipo I, en la vena media con *Deppea*, pero se diferencian de Hamelieae, por presentar dos capas de parénquima en empalizada,

parénquima esponjoso compacto con drusas y la ausencia de la vaina en el tejido vascular del pecíolo. *Bouvardia*, muestra la distribución de tejido vascular tipo I en la vena media y el tipo VI en el pecíolo, mismos que comparte con *Exostema* y *Hintonia*, pero se diferencia de estos géneros por tener dos tipos de cristales, rafidios y drusas tanto en la lámina como en el pecíolo. *Bouvardia* anteriormente se clasificó en la tribu Hedyotideae (Rubioideae), principalmente por la presencia de rafidios. Sin embargo, la presencia de semillas aladas hizo que Robbrecht (1993), lo considerara como miembro de Cinchoneae (Cinchonoideae). La presencia de rafidios y drusas en las hojas y el pecíolo de este taxón, apoyan la idea de un origen independiente de los rafidios.

El género *Randia* de Ixoroideae, fue el único que presentó una traza foliar cerrada en forma de anillo en la vena media y en el pecíolo (Tipo V). El tejido vascular está acompañado de un arco con una capa discontinua de fibras. Estos caracteres, y la presencia de drusas, forman una combinación única de caracteres que permiten reconocer a este género del resto de los taxa estudiados. Se sugiere aumentar el número de especies para evaluar la utilidad de este carácter y el nivel al que puede ser informativo.

Los atributos observados en los géneros estudiados, tales como la epidermis simple, el mesofilo bifacial y los estomas hipostomáticos presentes en los géneros estudiados, también se han registrado para otros taxa de Rubiaceae (Metcalf y Chalk, 1950). La mayoría de las trazas foliares reconocidas en este trabajo son descritas por primera vez para la familia; por lo tanto, la diversidad en el tejido vascular del pecíolo aumenta la ya registrada por Metcalf y Chalk (1950).

El tejido vascular del pecíolo en los géneros estudiados con excepción de *Randia*, se caracterizó por presentar una traza central en forma de arco abierto. La comparación de las fotos del tejido vascular de *Rondeletia* (Cinchonoideae) y *Pavetta* (Ixoioidae), nos permitió confirmar que su distribución corresponde al tipo I, descrito para *Deppea* de Hamelieae. Las diferencias entre los tipos aquí reconocidos, están relacionadas con la forma de la traza central y la forma en que terminan los extremos de ésta ya sean rectos o curvos, así como el número de haces laterales. Es importante señalar,

que los estudios previos en los que se ha descrito el tejido vascular del pecíolo se han utilizado diferentes términos como, “haz vascular central” y “haz vascular lateral” para referirse a la traza central y a las trazas laterales respectivamente. Sin embargo, la posición del tejido es la misma, por lo que podemos considerarlo como homólogo, en este sentido es conveniente uniformizar la terminología propuesta para su descripción, por ello en este trabajo se consideraron los términos “traza central” y “haces laterales” propuestos por Howard (1979).

Por otra parte, el número de haces laterales disminuye de la base de pecíolo a la vena media en los tipos I, III y IV. Howard (1979) registra que esta reducción en el número de trazas es una modificación común en el tejido vascular del pecíolo. Notablemente no se observaron modificaciones en la traza foliar de los tipos II, V y VI.

Los rafidios han sido considerados como un marcador taxonómico en las Rubiaceae, en particular, en la delimitación de Rubioideae (Bremekamp, 1966). Por ello, entendemos que la tribu Hamelieae tradicionalmente se haya clasificado en esta subfamilia, debido a que todos los géneros que la conforman presentan estos cristales. Sin embargo, los análisis filogenéticos con datos moleculares evidencian que la tribu debe clasificarse en la subfamilia Cinchonoideae (Bremer *et al.*, 1995; Andersson y Rova, 1999; Robbrecht y Manen, 2006). La presencia de rafidios en Rubioideae y Cinchonoideae, nos permiten interpretar que éstos aparecieron en forma independiente en las dos subfamilias. En este sentido, consideramos que es importante estudiar la ontogenia y su composición química para evaluar homologías potenciales dentro de estas subfamilias.

El parénquima en empalizada de una capa, la distribución del tejido vascular de la vena media y el pecíolo (tipo I, II y III) y la presencia de rafidios y taninos son una combinación única de caracteres que permiten circunscribir la tribu Hamelieae incluyendo *Syringantha*. Algunos de estos caracteres también permiten la delimitación taxonómica a nivel genérico dentro de la tribu. Este estudio y otros evidenciaron que los caracteres anatómicos de la hoja y pecíolo tienen potencial taxonómico (Dessein *et al.*, 2001; Herman *et al.*, 1986; Piesschaert *et al.*, 2001; Kocsis *et al.*, 2004).

V. MORFOLOGÍA Y ANATOMÍA FLORAL DE LA TRIBU HAMELIEAE Y OTRAS RUBIACEAE

Resumen

La anatomía floral de seis de los siete géneros de la tribu Hamelieae se comparó con el objetivo de evaluar la contribución de sus caracteres en la circunscripción y posición taxonómica de la tribu. Se estudiaron 21 especies, representando seis géneros de Hamelieae *sensu* Robbrecht y *Syringantha* con la finalidad de reevaluar su clasificación en la tribu. Además, se incluyeron nueve especies representantes de las subfamilias Cinchonoideae, Ixoroideae y Rubioideae. Los miembros de Hamelieae incluyendo *Syringantha*, presentan corolas amarillas o anaranjadas, estambres adnados a la base de la corola, anteras dorsifijas con dehiscencia introrsa, haz vascular de tipo anfigasal en el filamento, un estrato de endotecio, estigma papiloso, placentación axilar, de 10 a 20 óvulos ortótrofos unitégmicos (por lóculo), células del tegumento ocluidas por taninos e idioblastos con rafidios en todos los verticilos. *Exostema* y *Hintonia* (Cinchonoideae), comparten con Hamelieae, los estambres adnados a la base de la corola, la estivación imbricada y la placentación axial, pero se diferencian de la tribu principalmente por tener anteras con dehiscencia latrorsa, filamentos redondos, estilo ovoide con una constricción, óvulos anátropos con orientación basipétala, e idioblastos con drusas y areniscas. Los representantes de Rubioideae e Ixoroideae, a diferencia de Hamelieae y de los otros representantes de Cinchonoideae presentan estivación valvada y contorta a la izquierda, anteras medio-dorsifijas, estambres adnados a la garganta de la corola, tricomas en la garganta del tubo y óvulos anátropos. *Syringantha* comparte los caracteres anatómicos de la flor con Hamelieae. La presencia de rafidios en Hamelieae y otros taxa, sugiere que estos cristales han surgido de forma independiente en Cinchonoideae y Rubioideae. Además, los caracteres de la anatomía floral como la estivación imbricada, los estambres adnados a la base de la corola, y la placentación axilar, apoyan las

relaciones de parentesco entre Hamelieae y los representantes de Cinchonoideae sugeridas por las filogenias moleculares.

Abstract

Floral anatomy of six genera of Hamelieae tribe was compared with the main purpose of evaluating character contribution in the delimitation and taxonomic position of the tribe. Twenty one species representing six of the seven genera of Hamelieae sensu Robbrecht were studied as well as *Syringantha* to re-evaluate its classification in Hamelieae. In addition, nine species representing the subfamilies Cinchonoideae, Ixoroideae and Rubioideae were included and studied with comparative purposes. Members of Hamelieae including *Syringantha*, show yellow or orange corollas, adnate stamens in the corolla base, dorsifixed anthers with introse dehiscence, amphivasal vascular bundle in the filament, endothecium one-layered, papillose stigma, axile placentation with 10-20 orthotropous unitegmic ovules per locule, tegument cells occluded by tannins, and idioblasts with raphides in all verticils. *Exostema* and *Hintonia* (Cinchonoideae) shared with Hamelieae, the adnated stamens to the corolla base, the imbricate aestivation and axile placentation, but both genera are distinctive because of the latrose anther dehiscence, round filaments, ovoide style with a contraction, anatropous unitegmic ovules with basipetal orientation, and idioblasts with druses or sandy crystals. The members of Rubioideae e Ixoroideae studied show valvate or contorte to the left aestivation, mid-dorsifixed anthers, stamens adnated to the corolla throat, trichomes in the tube throat and anatropous ovules. *Syringantha* shares floral anatomical characters with Hamelieae. The occurrence of raphides in Hamelieae and other taxa suggest that they have originated independently in Cinchonoideae and Rubioideae. Moreover, floral characters such as aestivation imbricate, stamens adnated to the corolla base and axial placentation support the molecular phylogenetic relationships of Hamelieae with the members of Cinchonoideae here studied.

Introducción

La familia Rubiaceae, se clasificó en cuatro subfamilias: Antirheoideae, Cinchonoideae, Ixoroideae y Rubioideae (Robbrecht 1988, 1993). Sin embargo, en los análisis filogenéticos basados en datos moleculares, Antirheoideae resulta polifilética, siendo Rubioideae la más estable (Vedcourt, 1958; Bremekamp, 1966; Bremer, 1987; Robbrecht, 1988, 1993; Robbrecht y Manen, 2006). La tribu Hamelieae tradicionalmente se clasificó en Rubioideae, por la presencia de rafidios. No obstante, los análisis filogenéticos que incluyen solamente algunos miembros de Hamelieae, indican que la tribu debe clasificarse en Cinchonoideae (Bremer *et al.*, 1995, Bremer, 1996; Andersson y Rova, 1999; Robbrecht y Manen, 2006).

La propia circunscripción de la tribu Hamelieae también ha sido controversial, con clasificaciones que incluyen desde dos géneros (*Hamelia* Jacq. y *Hoffmannia* Sw., Verdcourt, 1958, 1976; Bremekamp, 1966; Elias, 1976) hasta once (*Alibertia* A. Rich., *Axanthes* Blum., *Brignolia* DC., *Evosmia* Humb. & Bonpl., *Hamelia* Jacq., *Olostyla* DC., *Patima* Aubl., *Tepesia* Gartn., *Urophyllum* Jack et Wall, *Sabicea* Aubl. y *Schradera*, Vahl De Candolle, 1830; Edlicher, 1836). Más recientemente, Bremer (1987) redefine a la tribu con base en caracteres morfológicos entre los que destacan la inflorescencia ebracteolada o con escamas muy pequeñas, estivación de la corola imbricada quincuncial, alternada o rotada a la derecha, flores amarillas y tetrámeras con el pistilo usualmente bicarpelado y reconoce que está integrada por los géneros *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Deppea* Cam. & Schlecht., *Omiltemia* Standl. y *Pinarophyllum* Brandege. Más recientemente, Robbrecht (1993), propone que está conformada por los géneros *Deppea*, *Eizia* Standl., *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Plocaniophyllum* Brandege y *Pinarophyllum*. McDowell (1996) sugiere que *Syringantha* Standl. debe incluirse en Hamelieae dado que comparte caracteres morfológicos de la flor con *Hamelia*.

Los caracteres morfológicos de la flor apoyan la circunscripción de Hamelieae (Bremer, 1987). Sin embargo, el potencial de los caracteres anatómicos de la flor no se ha evaluado en la circunscripción de la tribu. No obstante, la utilidad taxonómica de la anatomía floral en la delimitación genérica o de familias es ampliamente reconocida (Gopal y Puri, 1962; Fallen, 1985; Rudall *et al.*, 2002; González y Rudall, 2003; Strange *et al.*, 2004; Rudall *et al.*, 2005). En la familia Rubiaceae, la cual incluye

aproximadamente 13,100 especies clasificadas en 611 géneros (World Checklist of Selected Plant Families, 2006), los caracteres anatómicos han confirmado su potencial apoyando la posición taxonómica de algunos géneros en las diversas tribus y subfamilias (Fukoka, 1978; Igersheim *et al.*, 1994; De Block, 1995; Piesschaert *et al.*, 2000; De Block y Igersheim, 2001; Piesschaert *et al.*, 2001; Dessein *et al.*, 2001; Martínez-Cabrera *et al.*, en revisión).

En este estudio se describe la anatomía de la flor de seis de los siete géneros de la tribu Hamelieae *sensu* Robbrecht (1993), con el propósito de evaluar la contribución de los caracteres anatómicos de la flor en la circunscripción de la tribu y reconocer si existen caracteres exclusivos de los géneros y caracteres compartidos entre ellos. Se reevalúa también la inclusión de *Syringantha* en Hamelieae y se comparan los atributos de la flor de la tribu con representantes de Cinchonoideae, Ixoroideae y Rubioideae.

Materiales y métodos

Para realizar las descripciones de la anatomía floral, se recolectaron botones florales y flores en antesis de 15 especies de los géneros *Deppea*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omitelia*, *Pinarophyllon* y *Plocaniophyllon* (Apéndice 5), las muestras recolectadas fueron fijadas en formalina-ácido acético-alcohol etílico- FAA (Ruzin, 1999). Se representó la diversidad morfológica descrita dentro de cada género, estudiando de dos a cuatro especies de cada uno. El género *Eizia*, clasificado en la tribu por Robbrecht (1993), no fue incluido en este estudio, debido a que es un género de distribución restringida dentro del estado de Chiapas, con pocos especímenes en herbario, el cual no fue posible recolectar. Con propósitos comparativos se incluyeron nueve especies de los géneros *Bouvardia*, *Exostema*, *Hintonia*, *Psychotria*, *Syringantha* y *Randia*. Los especímenes se depositaron en los herbarios CHAPA y MEXU (acrónimos de acuerdo con Holmgren *et al.*, 2004, Apéndice 5). Además, se removieron flores de varios especímenes de los géneros mencionados de las colecciones de CHAPA y MEXU (Apéndice 5), las cuales fueron hidratadas en NaOH al 5 % por 12 h, y fueron fijadas en FAA por 24 h. Todas las muestras fueron deshidratadas en un cambiador

automático Leica modelo TP1020, se trataron según la microtecnia convencional de parafina, fueron seccionadas (transversal y longitudinalmente) 14 μm de espesor con un micrótopo rotatorio. Se tiñeron con safranina-verde rápido y montaron en resina sintética Euparal (Ruzin, 1999). La descripción se realizó siguiendo la propuesta de Dickison (1986).

Resultados

A continuación, se presenta la descripción morfológica y anatómica por verticilo, para los géneros de Hamelieae, incluyendo *Syringantha* y enseguida los representantes de las otras tribus, se mencionan los nombres de las especies solamente en los casos en los que se presenta variación infragenérica, de lo contrario las descripciones genéricas se basan en las especies estudiadas.

Morfología y anatomía floral de Hamelieae

Flores arregladas en inflorescencias axilares o terminales: las axilares de tipo cincino, dos por nudo en *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon* y *Omiltemia filisepala*, corimbo en *Hoffmannia*; flores axilares solitarias en *Omiltemia longipes*; las inflorescencias terminales generalmente dicasios, en *Hamelia* y *Syringantha*, corimbos en *Deppea*.

Sépalos. Lóbulos del cáliz 4, en la mayoría de los géneros de la tribu con excepción de *Hamelia* y *Syringantha* con 5 lóbulos (Fig. 22a-b); de forma deltoide a triangular en todos los géneros estudiados. Coléteres entre los lóbulos del cáliz en *Deppea* (Fig. 22c) y en la cara adaxial en *Omiltemia* y *Hamelia*. Células epidérmicas de forma ovoide, con cutícula lisa o estriada (Fig. 22d). Estomas hipostomáticos, con excepción de *Omiltemia* y *Plocaniophyllon* con estomas anfigomáticos. Mesofilo de 3 a 8 estratos de células de parénquima no diferenciado, células de forma irregular y compactas (Fig. 22e), con excepción de *Omiltemia* y *Syringantha* con 10 a 12 estratos. Tejido vascular arreglado en 3 o 5 haces colaterales (Fig. 22f). Taninos abundantes en las células subyacentes a la epidermis de *Hoffmannia* y *Plocaniophyllon*; rafidios en idioblastos embebidos en el parénquima de todos los géneros.

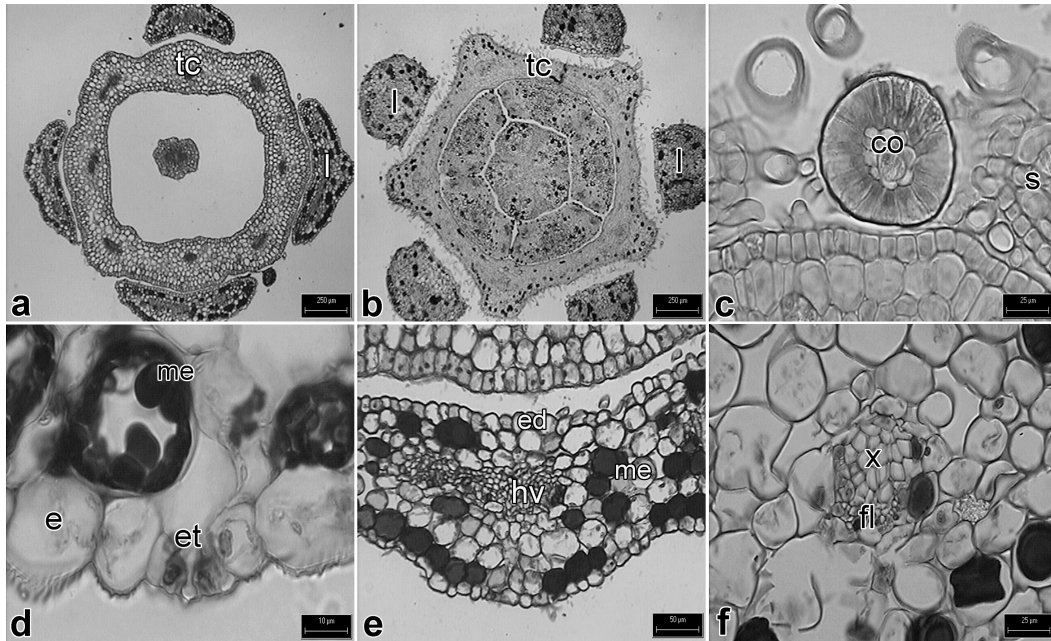


Figura 22. Caracteres anatómicos del cáliz de Hamelieae. **a.** 4 lóbulos en *Deppea*. **b.** 5 lóbulos en *Hamelia*. **c.** Coléteres entre los lóbulos del cáliz en *Deppea*. **d.** Estoma en la epidermis abaxial en *Plocaniophyllon*. **e.** Mesofilo no diferenciado, con células compactas en *Hoffmannia*. **f.** Haz vascular de tipo colateral en *Omiltemia*. Escalas: a, b = 250 μm ; c, f = 25 μm ; d = 10 μm , e = 50 μm . co = coléter; e = epidermis; ed = epidermis adaxial; et = estoma; fl = floema; hv = haz vascular; l = lóbulo de cáliz; me = mesofilo; s = sépalo; tc = tubo de la corola; x = xilema.

Pétalos. La corola amarilla se presenta en los géneros estudiados, con excepción de *Hamelia patens*, *H. versicolor* y *Omiltemia longipes* que tienen corolas anaranjadas con tintes rojizos. Corola de tipo infundibuliforme, excepto en *Hamelia* y *Syringantha*, en los cuales es tubular. La estivación es variable: quincuncial en *Hamelia* y *Syringantha* (dos lóbulos exteriores, dos interiores y uno con el margen de un lado sobre un lóbulo interno y el margen del otro lado cubierto por un lóbulo externo); imbricada en *Omiltemia* (con los márgenes sobrepuestos, con un lóbulo interno y uno externo, dos de ellos imbricados); alternativa en *Hoffmannia*, *Plocaniophyllon* y *Pinarophyllon* (los márgenes de dos lóbulos externos están colocados sobre los márgenes de los dos lóbulos internos); de tipo contorta a la derecha en *Deppea* (los márgenes de los lóbulos se encuentran sobrepuestos uno sobre otro, en sentido contrario a las manecillas del reloj) (Fig 23a-d). La mayoría de los géneros con 4 lóbulos en la corola, con excepción de *Hamelia* y *Syringantha* con 5 lóbulos, de forma ovada o elíptica; las células epidérmicas abaxiales de forma redonda o papilosa y las adaxiales de forma papilosa (Fig. 23g), con excepción de *Pinarophyllon* y

Plocaniophyllon con células redondas; la cutícula estriada en ambas epidermis en todos los géneros. Bajo la epidermis un estrato de células con el citoplasma ocluido con taninos en *Hoffmannia*. Estomas hipostomáticos en *Hamelia*, *Hoffmannia* y *Syringantha* (Fig. 23h), el resto de los géneros carece de ellos. Mesofilo de 6 a 10 estratos de células de parénquima no diferenciado, células de forma irregular y compactas (Fig. 23i). Tejido vascular arreglado en 5 o 9 haces colaterales con excepción de algunas especies de *Deppea* con 12 haces (Fig. 23j). Taninos y rafidios en idioblastos embebidos en el parénquima (Fig. 23k), excepto *Hoffmannia* donde los taninos ocluyen distintivamente un estrato de células bajo la epidermis.

Androceo. Estambres 4, excepto en *Hamelia* y *Syringantha* con 5, adnados a la base de la corola entre los 0.7-6.5 mm en todos los géneros (Fig. 24a). Estambres connados en la base del filamento, formando un anillo en *Hamelia* y *Syringantha*. **Filamentos** exclusivamente de forma triangular en sección transversal, desde la base hasta la antera en *Hoffmannia*, *Plocaniophyllon* y *Pinarophyllon* (Fig. 24e); a elíptica en la base y parte media a triangular cerca de la antera en *Deppea* y *Omiltemia* y oblonga en *Hamelia* y *Syringantha* (Fig. 24f-g). Células epidérmicas redondas o alargadas periclinalmente, con cutícula estriada, de 3 a 8 estratos de células de parénquima y un haz vascular de tipo anfigasal en el centro del filamento. **Anteras** tetrasporangiadas, de forma elíptica, apiculadas solamente en *Hamelia* y *Syringantha*; dorsifijas cerca de la base de la antera y con dehiscencia introrsa en todos los géneros (Fig. 24i); las células epidérmicas ovoides, con cutícula estriada; endotecio de un estrato de células con engrosamientos paralelos a las paredes anticlinales (Fig. 24m). En la parte dorsal, el tejido conectivo de células de parénquima isodiamétricas con escasos rafidios y en el centro de la tétrada un haz vascular (Fig. 24k).

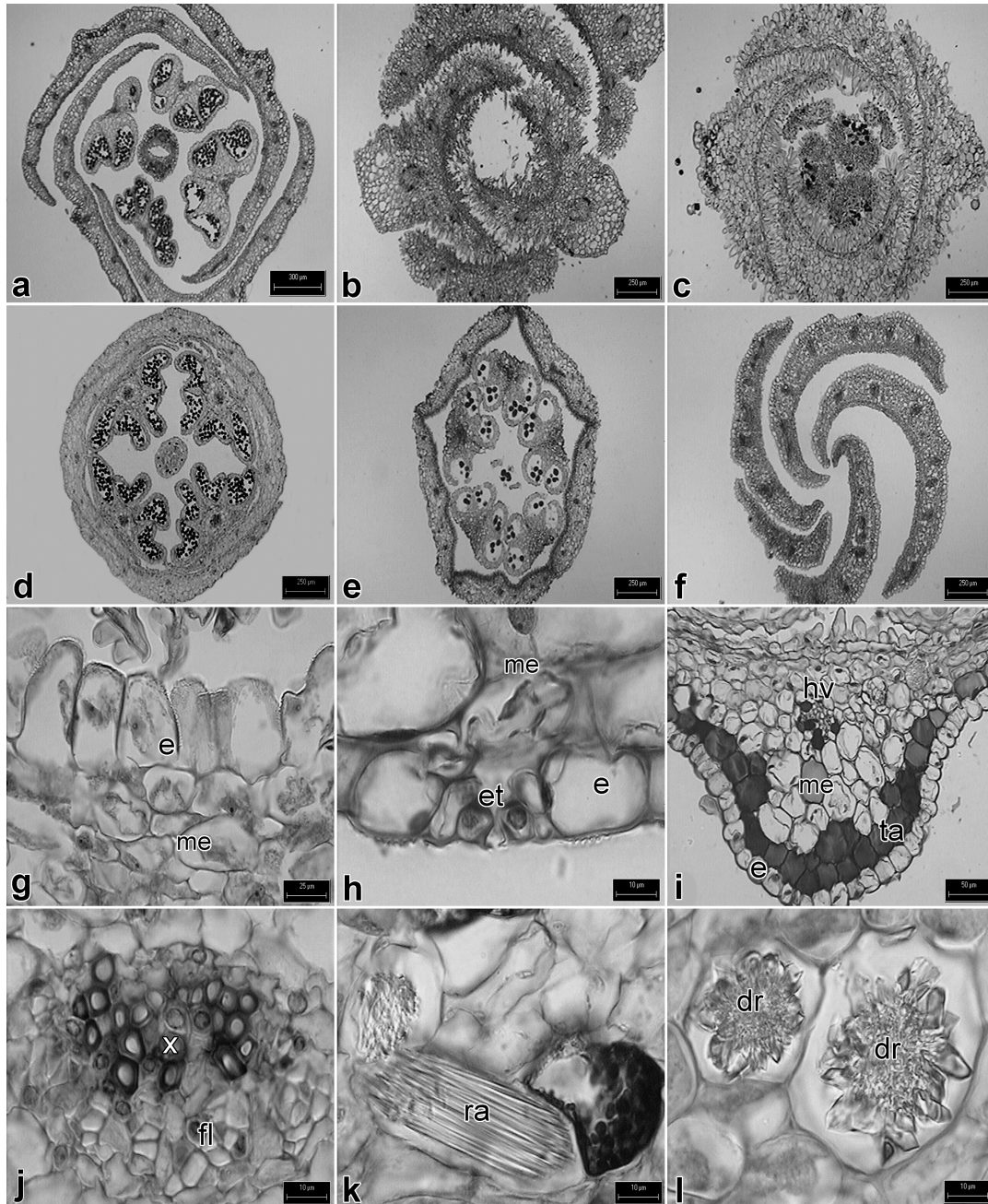


Figura 23. Caracteres anatómicos de la corola de Hamelieae y otras Rubiaceae. **a.** Estivación contorta a la derecha en *Deppea*. **b.** Estivación quincuncial en *Hamelia*. **c.** Estivación imbricada en *Omiltemia*. **d.** Estivación alternativa en *Plocaniophyllon*. **e.** Estivación valvada en *Psychotria*. **f.** Estivación contorta a la izquierda en *Randia*. **g.** Epidermis adaxial papilosa en *Omiltemia*. **h.** Estoma hipostomático en *Hamelia*. **i.** Mesofilo no diferenciado, bajo la epidermis un estrato de parénquima con taninos en *Hoffmannia*. **j.** Haz vascular colateral en *Deppea*. **k.** Rafidios en *Pinarophyllon*. **l.** Drusas en *Exostema*. Escalas: a = 300 µm; b-f = 250 µm; g = 25 µm; h, j-l = 10 µm; i = 50 µm. e = epidermis, me = mesofilo, et = estoma, hv = haz vascular, ta = taninos, x = xilema, fl = floema, ra = rafidio, dr = drusa.

Gineceo. Hipantio con células epidérmicas de forma redonda, con excepción de *Omiltemia* con células de forma ovoide y *Plocaniophyllon* con células cuadradas, vistas en corte transversal y las células de la epidermis interna (del lóculo), de forma rectangular, periclinalmente achatadas. Bajo la epidermis de 7 a 18 estratos de células de parénquima, con excepción de *Pinarophyllon* y *Plocaniophyllon* con 5 a 6 estratos y de 1 a 2 estratos de parénquima con taninos en *Hoffmannia* (Fig. 25a); 20 a 35 haces colaterales (Fig. 25b), con excepción de *Plocaniophyllon* con menos de 15 haces vasculares. **Nectario** de forma subcónica o cónica en la mayoría de los géneros (Fig. 24d-e), con excepción de *Plocaniophyllon* donde está ausente; idioblastos con rafidios o taninos en el parénquima del hipantio y nectario (Fig. 25h). **Ovario** ínfero, bilocular con excepción de *Hamelia* con trilocular o pentalocular (Fig. 26a-b). Placentación axilar, la placenta con forma de "T", vista en corte transversal. La columna formada por células de parénquima donde se encuentran adheridos de 10 a 20 o más óvulos ortótropos por lóculo (Fig. 26c), las células del tegumento externo ocluidas por taninos, funículo corto y orientación de los óvulos horizontal. **Estilo** de forma ovoide o circular (Fig. 26f), con excepción de *Hamelia* y *Syringantha* de forma lobular o poligonal (Fig. 26g); epidermis con cutícula estriada; bajo la epidermis un estrato de células parenquimáticas con taninos en *Hoffmannia* y en algunas especies de *Deppea* y *Omiltemia*; cavidad estilar cerrada por el tejido de transmisión, con células pequeñas con citoplasma denso y núcleo evidente, entre ellas abundantes espacios intercelulares. Tejido vascular formado por 2 haces colaterales en los extremos más distales del cilindro, con excepción de *Hamelia* con 3 a 5 haces colaterales. **Estigma** clavado y bilobado en *Deppea*, *Hoffmannia*, *Omiltemia* y *Pinarophyllon* (Fig. 26i); linear en *Hamelia* y *Syringantha* (Fig. 26j) y capitado en *Plocaniophyllon* (Fig. 26k). Todos los géneros tienen epidermis papilosa y cutícula estriada. Bajo la epidermis de 3 a 5 estratos de células de parénquima; el tejido de transmisión en el centro del estigma y 2 haces vasculares colaterales embebidos en el parénquima y adyacentes al tejido de transmisión, con excepción de *Hamelia* con 3 a 5 haces.

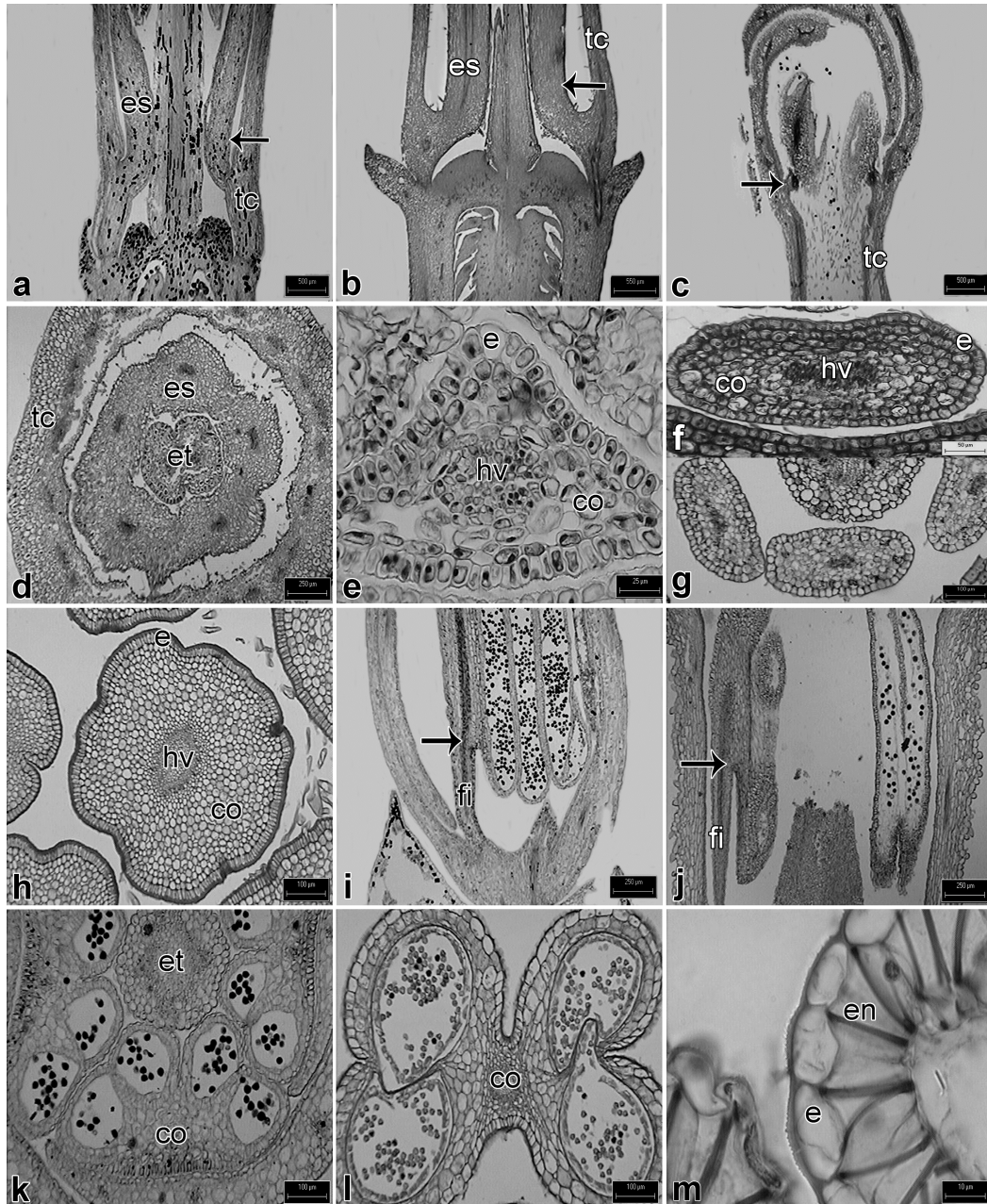


Figura 24. Características anatómicas del androceo. **a.** Estambres adnados a la base de la corola en *Omiltemia*. **b.** Estambres adnados a la base de la corola en *Hintonia*. **c.** Estambres adnados a la garganta del tubo de la corola en *Randia*. **d.** Estambres connados en la base de los filamentos formando un anillo en *Exostema*. **e.** Filamento triangular en *Plocaniophyllon*. **f.** Filamento oblongo en *Hamelia*. **g.** Filamento oblongo en *Syringantha*. **h.** Filamento circular en *Hintonia*. **i.** Filamento adnado cerca de la base de la antera en *Plocaniophyllon*. **j.** Filamento adnado en la parte media de la antera en *Psychotria*. **k.** Anteras con el tejido conectivo en la parte dorsal de la antera en *Deppea*. **l.** Anteras con el tejido conectivo en la parte central de la antera en *Hintonia*. **m.** Epidermis y endotecio en *Hamelia*. Escalas: a-c = 500 μ m; d,i,j = 250 μ m; g,h,k = 100 μ m; f = 50 μ m; e = 25 μ m; m = 10 μ m. co = tejido conectivo; e = epidermis; en = endotecio; es = estambre; et = estilo; hv = haz vascular; tc = tubo de la corola.

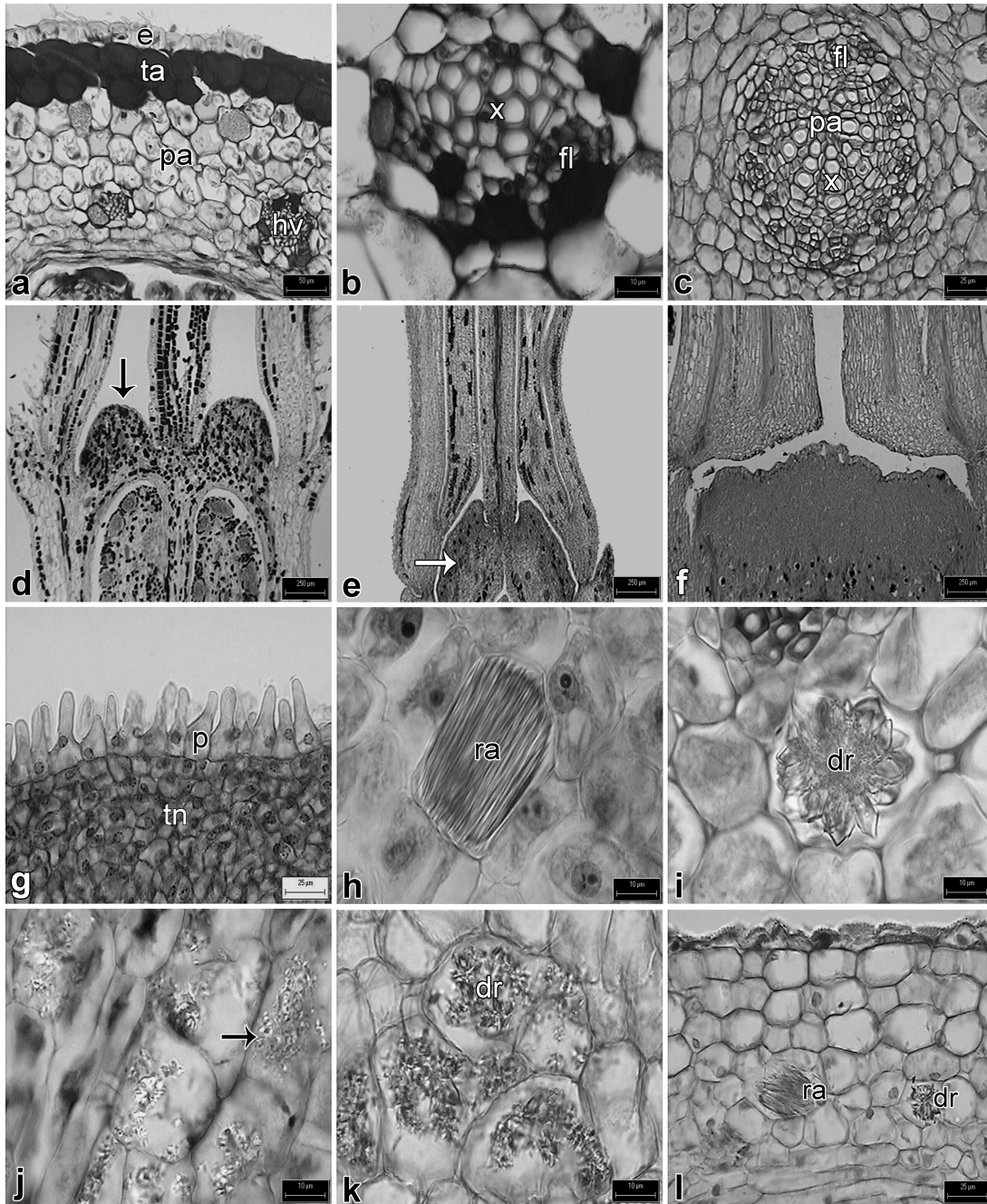


Figura 25. Caracteres anatómicos del gineceo. **a.** Epidermis del hipantio y parénquima con taninos subyacente a la epidermis en *Hoffmannia*. **b.** Haz vascular colateral en el hipantio de *Deppea*. **c.** Haz vascular con crecimiento secundario en *Hintonia*. **d.** Nectario cónico en *Omiltemia*. **e.** Nectario cónico en *Syringantha*. **f.** Nectario discoide en *Exostema*. **g.** Epidermis papilosa del nectario en *Psychotria*. **h.** Rafidios en el nectario en *Syringantha*. **i.** Drusas en el nectario en *Exostema*. **j.** Drusas en el hipantio en *Hintonia*. **k.** Areniscas en el hipantio en *Exostema*. **l.** Drusas y rafidios en el hipantio en *Bouvardia*. Escala: d,e,f = 250 μm ; a = 50 μm ; c,g, l = 25 μm ; b, h,i,j,k = 10 μm . dr = drusas; fl = floema; hv = haz vascular; p = papilas; pa = parénquima; ra = rafidios; ta = taninos; tn = tejido nectarífero; x = xilema.

Morfología y anatomía floral de los representantes de las otras tribus

Flores solitarias o arregladas en inflorescencias terminales. Flores axilares solitarias presentes en *Exostema caribaeum*, *Hintonia* y *Randia*; las inflorescencias terminales en forma de dicasios en *Exostema mexicanum*, corimbos en *Bouvardia* y panículas en *Psychotria*.

Sépalos. Lóbulos del cáliz 4 en *Bouvardia*, 5 en *Exostema*, *Psychotria* y *Randia* y hasta 6 en *Hintonia*, de forma triangular (lóbulos más largos que anchos), excepto en *Exostema* de forma deltoide (lóbulos más anchos que largos). Coléteres presentes en la parte interna de los lóbulos de los sépalos en *Exostema* y *Hintonia*. Células epidérmicas de forma ovoide, con cutícula estriada. Estomas hipostomáticos con excepción de *Bouvardia* con estomas anfistomáticos. Mesofilo de 4 a 8 estratos de células de parénquima no diferenciado, células de forma irregular, compactas. Tejido vascular arreglado en 3 o 5 haces colaterales. Rafidios en idioblastos embebidos en el parénquima de *Psychotria* y drusas en *Exostema* y *Hintonia*.

Pétalos. Corola blanca en *Hintonia* y *Psychotria*, blanca a crema en *Exostema* y roja en *Bouvardia*. Corola de tipo hipocraterimorfa en *Exostema* e infundibuliforme en *Bouvardia*, *Hintonia*, *Psychotria* y *Randia*; el tubo de la corola con abundantes tricomas en *Bouvardia*, *Psychotria* y *Randia*. La estivación es de tipo quincuncial en *Exostema* (dos lóbulos exteriores, dos interiores y uno con el margen de un lado sobre un lóbulo interno y el margen del otro lado cubierto por un lóbulo externo); imbricada en *Hintonia* (con los márgenes sobrepuestos, con dos lóbulos externos, uno interno y dos imbricados); valvada en *Bouvardia* y *Psychotria* (con los márgenes de los lóbulos apenas unidos o en contacto entre sí, pero nunca sobrepuestos) y contorta a la izquierda en *Randia* (los márgenes de los lóbulos se encuentran sobrepuestos uno sobre otro en dirección a la izquierda) (Fig. 23e-f). Comúnmente con cinco lóbulos, excepto *Bouvardia* con 4 y *Hintonia* con 6, de forma oblonga con excepción de *Hintonia* con lóbulos triangulares. Células epidérmicas abaxiales y adaxiales de forma ovoide, con cutícula estriada. Estomas hipostomáticos con excepción de *Psychotria* que carece de ellos. Mesofilo de 6 a 8 (-13) estratos de células de parénquima no diferenciado, células de forma irregular y compactas. Tejido vascular arreglado en 7 o 12 haces colaterales en la mayoría de los géneros con excepción de *Hintonia* con 18 haces.

Rafidios en idioblastos embebidos en el parénquima en *Psychotria*, drusas en *Hintonia* y *Exostema* (Fig. 231), éste último con areniscas (*E. mexicanum*) e idioblastos con rafidios y drusas en *Bouvardia*.

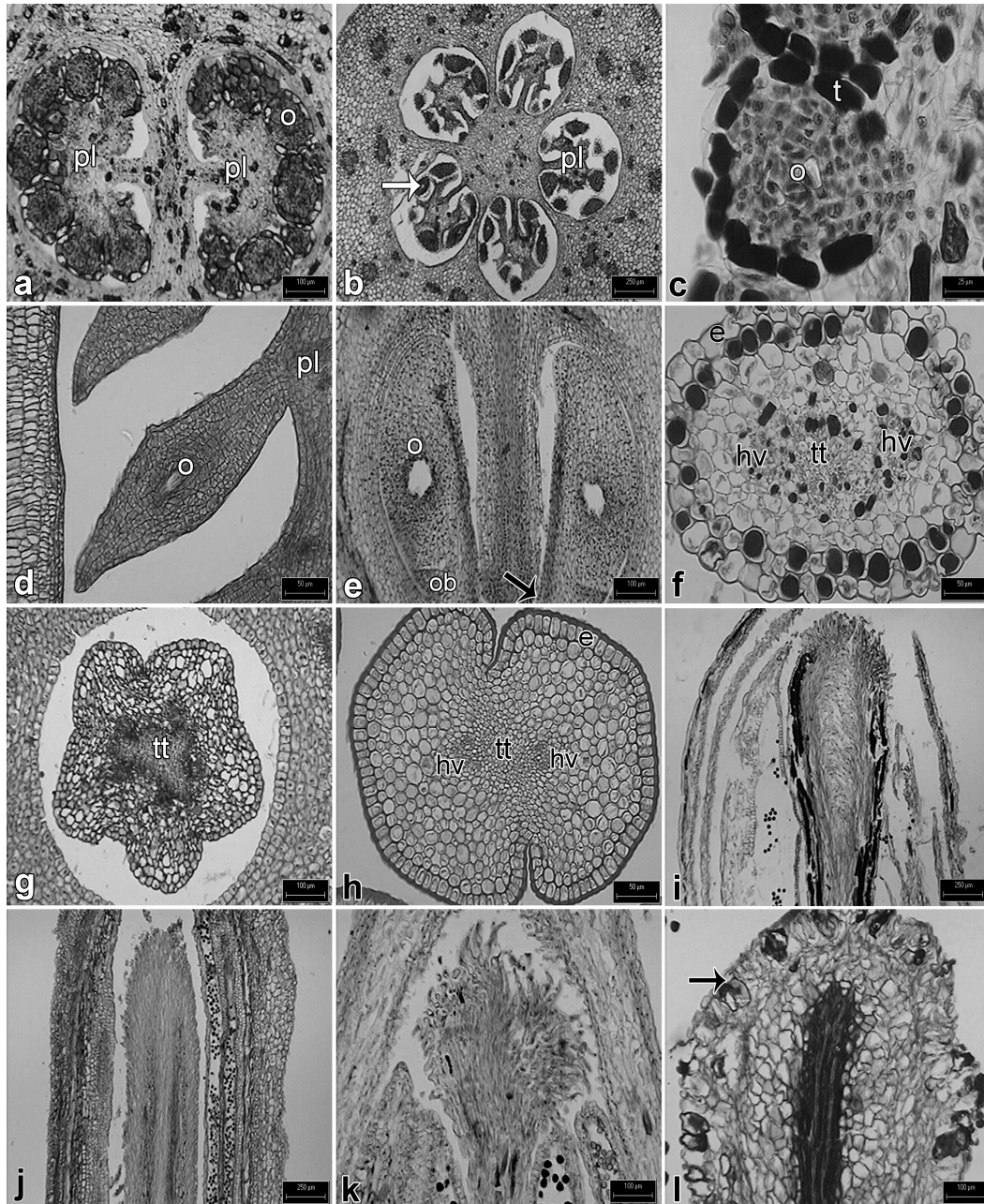


Figura 26. Caracteres anatómicos del gineceo. **a.** Ovario bilocular con placentación axilar y placenta en forma de "T" en *Deppea*. **b.** Ovario pentaloocular en *Hamelia*. **c.** Óvulo ortótropo unitérmico, con las células del tegumento ocluidas por taninos. **d.** Óvulo anátropo con orientación basípetala en *Hintonia*. **e.** Óvulos anátropos con un obturador en la base del funículo en *Psychotria*. **f.** Estilo ovoide con dos haces vasculares y cavidad estilar sólida en *Omiltemia*. **g.** Estilo lobulado con cinco haces vasculares en *Hamelia*. **h.** Estilo ovoide y constreñido en la parte central en *Exostema*. **i.** Estigma clavado y bilobado en *Hoffmannia*. **j.** Estigma lineal en *Syringantha*. **k.** Estigma capitado en *Plocantiophyllon*. **l.** Estigma con presentación secundaria de polen en *Randia*. Escalas: a,e,g,k,l = 100 μm ; d,f,h = 50 μm ; c = 25 μm . hv = haz vascular; o = óvulo; ob = obturador; pl = placenta; t = tegumento; tt = tejido de transmisión.

Androceo. Estambres 4 en *Bouvardia*, 5 en *Exostema*, *Psychotria* y *Randia* y 6 en *Hintonia*; adnados a la base del tubo de la corola (≤ 0.3 mm) en *Exostema* y *Hintonia* (Fig. 24b), mientras que en *Bouvardia*, *Psychotria* y *Randia*, están adnados a la garganta del tubo de la corola (Fig. 24c). Estambres connados en la base del filamento, formando un anillo en *Exostema* y *Hintonia* (Fig. 24d). **Filamentos** de forma circular en corte transversal, con márgenes ondulados en toda la longitud del filamento en *Exostema*, *Hintonia* y *Randia* (Fig. 24h), excepto en *Psychotria* donde tienen forma circular en la base del filamento a elíptica cerca de la antera. Células epidérmicas periclinalmente alargadas con cutícula estriada, de 3 a 7 estratos de células de parénquima, excepto en *Hintonia* con 10 a 11 estratos y un haz vascular de tipo anfigasal en el centro del filamento, con excepción de *Psychotria*, en donde el haz vascular colateral en la base del filamento y cerca de la antera el floema en los polos más distales del filamento. **Anteras** tetrasporangiadas, de forma oblonga y medio-dorsifijas (fig. 24j), con excepción de *Exostema* y *Hintonia* en las que el filamento se une cerca de la base de la antera. Anteras con dehiscencia introrsa, con excepción de *Exostema* y *Hintonia* que presentan dehiscencia latrorsa; las células epidérmicas de forma ovoide con cutícula estriada; endotecio de un estrato de células con engrosamientos paralelos a las paredes anticlinales. Tejido conectivo en la parte dorsal, con excepción de *Exostema* y *Hintonia* en la parte central de la tétrada (Fig. 24l), formado por células de parénquima isodiamétricas con escasos rafidios y hacia la base de la antera, en el centro de la tétrada un haz vascular.

Gineceo. Hipantio con células epidérmicas de forma redonda a cuadrada, vistas en corte transversal, las células de la epidermis interna de forma rectangular, periclinalmente achatadas. Bajo la epidermis de 18 a 30 estratos de células de parénquima, de 10 a 15 haces vasculares colaterales, excepto *Exostema* y *Hintonia* con 30 a 40 haces con crecimiento secundario (Fig. 25c). **Nectario** de forma subcónica o cónica, ligeramente dividido, excepto en *Exostema* y *Hintonia* con nectario discoide (Fig. 25f) y con epidermis papilosa en *Psychotria* (Fig. 25g); idioblastos con rafidios en el parénquima del hipantio y nectario en *Psychotria*, drusas en *Hintonia*, *Randia* y *Exostema* este último con areniscas (*E. mexicanum*) (Fig. 25i-k) y con rafidios y drusas

en *Bouvardia* (Fig. 25l). **Ovario** bilocular ínfero. Placentación axilar, la placenta con forma de "T" vista en corte transversal, excepto *Psychotria* con placentación basal. Columna formada por células de parénquima con 8 a 10 óvulos anátropos por lóculo (Fig. 26d) y las células del tegumento sin taninos u otro contenido mineral. Funículo largo, en *Psychotria* la base del funículo con un obturador; orientación de los óvulos basipétala en *Bouvardia*, *Exostema* y *Hintonia* y vertical o erecta en *Psychotria* (Fig. 26e). **Estilo** de forma ovoide con una constricción marcada en la base y parte media (Fig. 26h), epidermis con células periclinalmente alargadas y cutícula estriada; cavidad estilar cerrada por el tejido de transmisión. Tejido vascular formado por 2 haces colaterales en los extremos más distales del cilindro. **Estigma** clavado y bilobado, epidermis papilosa y cutícula estriada, con excepción de *Randia* con presentación secundaria de polen ("secondary pollen presentation") (Fig. 26l). Bajo la epidermis 4-6 estratos de células de parénquima; tejido de transmisión en el centro del estigma y 2 haces vasculares colaterales embebidos en el parénquima y adyacentes al tejido de transmisión.

Cuadro 6. Caracteres anatómicos de la flor de la tribu Hamelieae y otras Rubiaceae. P=presente, A=ausente, Do=Dorsifija, Hi=Hipostomáticos, Anf=Anfistomáticos, BTC= base del tubo de la corola, GTC= garganta de tubo de la corola.

Género	Inflorescencia	Lóbulos corola	Coléteres	Estivación Corola	Estomas cáliz/corola	Haces vasculares cáliz/corola	Anteras	Dehiscencia	Posición tejido conectivo	Ahdación estambres	Filamento
<i>Deppa</i>	Dicasios corimbiformes a trisiformes	4	P	Contorta a la derecha	Hi / A	3 / 7-12	Do, cerca de la base	Introrsa	Dorsal	BTC	Elíptico a triangular
<i>Hamelia</i>	Dicasios compuestos (secundifloras)	5	P	Quincuncial	Hi / Hi	3 / 5-8	Do, cerca de la base	Introrsa	Dorsal	BTC	Oblongo
<i>Hoffmannia</i>	Corimbos	4	P	Alternativa	Hi / A	3-5 / 5	Do, cerca de la base	Introrsa	Dorsal	BTC	Triangular
<i>Onittemia</i>	Cima helicoidal, flores solitarias	4	P	Imbricada	Anf / A	3-5 / 7-9	Do, cerca de la base	Introrsa	Dorsal	BTC	Elíptico a triangular
<i>Pinarophyllon</i>	Cima escorpioide (cincino)	4	A	Alternativa	Hi / A	3 / 3	Do, cerca de la base	Introrsa	Dorsal	BTC	Triangular
<i>Plocaniophylon</i>	Cima escorpioide (cincino)	4	A	Alternativa	Anf / A	3 / 3	Do, cerca de la base	Introrsa	Dorsal	BTC	Triangular
<i>Syringantha</i>	Dicasios compuestos (secundifloras)	5	A	Quincuncial	Hi / Hi	5 / 5	Do, cerca de la base	Introrsa	Dorsal	BTC	Oblongo
<i>Psychotria</i>	Panicula	5	A	Valvada	Anf / A	3 / 7-12	Do, a la mitad	Introrsa	Dorsal	GTC	Circular a elíptico
<i>Bourardia</i>	Corimbo	4	A	Valvada	Hi / Anf	3 / 7	Cerca de la base	Introrsa	Dorsal	GTC	Elíptico
<i>Exostema</i>	Flores solitarias y dicasios	5	P	Quincuncial	Hi / Hi	3 / 12-13	Cerca de la base	Latrorsa	Central	BTC	Circular
<i>Hintonia</i>	Solitarias	6	A	Imbricada	Hi / Hi	5 / 18	Cerca de la base	Latrorsa	Central	BTC	Circular
<i>Randia</i>	Solitarias	5	A	Contorta a la izquierda	Hi / Hi	3 / 8	Do, a la mitad	introrsa	Dorsal	GTC	Circular

Continuación del cuadro 6. Caracteres anatómicos de la flor de la tribu Hamelieae y otras Rubiaceae. PSP= presentación secundaria de polen, ?= no observado.

Género	Haz vascular filamento	Estilo	Estigma	Haces vasculares estigma	Nectario	Haces vasculares hipantio	Lóculos	Placentación	Óvulos	Orientación de óvulos	Cristales er verticilos
<i>Deppia</i>	Antivasal	Circular a Ovoide	Clavado, capitado y bilobado	2	Subcónico	10-17	2	Axilar	ortótopos	horizontal	Rafidios
<i>Hamelia</i>	Antivasal	Lobulado ⁰	Linear	3-5	Subcónico-cónico	25-35	3-5	Axilar	ortótopos	horizontal	Rafidios
<i>Hoffmannia</i>	Antivasal	poligonal Circular a Ovoide	Clavado y bilobado	2	Subcónico	20-30	2	Axilar	ortótopos	horizontal	Rafidios
<i>Omitenia</i>	Antivasal	Circular a Ovoide	Clavado y bilobado	2	Subcónico-cónico	25-35	2	Axilar	ortótopos	horizontal	Rafidios
<i>Pinacophyllon</i>	Antivasal	Circular a Ovoide	Clavado y bilobado	2	Subcónico	12-15	2	Axilar	ortótopos	horizontal	Rafidios
<i>Plocamiohyllon</i>	Antivasal	Circular a Ovoide	Capitado	2	Subcónico	15	2	Axilar	ortótopos	horizontal	Rafidios
<i>Syringantha</i>	Antivasal	Lobulado ⁰	Linear	2	Cónico	26-30	2	Axilar	ortótopos	horizontal	Rafidios
<i>Psychotria</i>	Colateral	poligonal Circular a Ovoide	Clavado y bilobado	2	Subcónico-cónico dividido	9-15	2	Basal	anátrupo	vertical o erecta	Rafidios
<i>Bourardia</i>	Antivasal	Circular a Ovoide	Clavado y bilobado	2	subcónico	10-15	2	Axilar	anátrupo	basipetala	Rafidios y drusas
<i>Exostema</i>	Antivasal	Circular a Ovoide	Clavado y bilobado	2	Subcónico, discoide	28-35	2	Axilar	anátrupo	basipetala	Drusas y areniscas
<i>Hintonia</i>	Antivasal	Circular a Ovoide	Clavado y bilobado	2	Discoide	40-45	2	Axilar	anátrupo	basipetala	Drusas
<i>Randia</i>	Antivasal	Circular a Ovoide	Clavado com PSP	2	subcónico	17-20	2	?	?	?	Drusas

Discusión

La tribu Hamelieae

Los miembros de la tribu Hamelieae incluyendo *Syringantha*, comparten los caracteres de la flor: corolas amarillas o anaranjadas, estambres adnados a la base de la corola, anteras dorsifijas con dehiscencia introrsa, haz vascular de tipo anfigasal en el filamento, placentación axilar con 10-20 óvulos ortótopos y unitégmicos (por lóculo), células del tegumento ocluidas por taninos, óvulos con orientación horizontal y rafidios en el hipantio, cáliz y corola. Sin embargo, existen caracteres que permiten reconocer a los géneros dentro de la tribu. Por ejemplo, *Hamelia* se diferencia de los otros géneros de la tribu por presentar 5 lóbulos en el cáliz y en la corola, filamentos de forma oblonga, anteras apiculadas, estigma linear, estilo con 3 o 5 haces vasculares y ovario 3 o 5 lóculos. *Deppea* se distingue de los otros géneros por presentar estivación contorta a la derecha y estigma clavado o capitado ligeramente bilobado, estos caracteres concuerdan con los descritos para el género (Lorence y Dwyer, 1988).

Omitelia tiene inflorescencias de tipo cima helicoidal con 1 o 2 flores (-3), corola con 4 lóbulos, estivación imbricada a la derecha y frutos capsulares con dehiscencia septicida. En estudios previos se menciona que el género presenta estivación contorta a la derecha o alternativa modificada (Kirkbride, 1984; Bremer, 1987). Este estudio corrobora que la estivación corresponde al tipo imbricada a la derecha. Además en *O. longipes* el pedicelo se origina en ángulo recto con respecto al tallo y la corola ligeramente zigomórfica, modificada probablemente por un síndrome de ornitofilia (Kirkbride, 1984).

Hoffmannia se diferencia del resto de los géneros por presentar un estrato de células con taninos subyacente a la epidermis en los pétalos, estilo e hipantio y el estigma profundamente bilobado.

Plocaniophyllon se separa de los otros géneros por presentar: estivación alternativa, estigma capitado y ausencia de nectario. Además de tener fruto con dehiscencia loculicida y septicida, venación cuaternaria con ramificación admedia y esclerificación en todos los órdenes de venación (Martínez-Cabrera *et al.*, en revisión). *Pinarophyllon* comparte un mayor número de caracteres florales con *Plocaniophyllon*.

Sin embargo, se diferencia de éste por presentar nectario, estigma clavado y bilobado y fruto capsular con dehiscencia loculicida.

Syringantha, comparte con los otros géneros de la tribu caracteres como corolas amarillas, estambres adnados a la base de la corola, anteras dorsifijas con dehiscencia introrsa, haz vascular de tipo anfigasal en el filamento, un estrato de endotecio, estigma papiloso, placentación axilar, óvulos ortótrofos unitégmicos con células del tegumento ocluidas por taninos y rafidios en los sépalos, pétalos e hipantio. Además *Syringantha* comparte con *Hamelia* las inflorescencias secundifloras, la estivación quincuncial y los filamentos de forma oblonga. Estos caracteres apoyan la propuesta de McDowell (1996), de incluir a *Syringantha* en Hamelieae.

Hamelieae y otras Rubiaceae

Exostema y *Hintonia* del grupo *Portlandia* (subfamilia Cinchonoideae), se han relacionado morfológicamente con Hamelieae (Bremer, 1996), principalmente por presentar estambres adnados a la base de la corola, además comparten la estivación imbricada y la placentación axial (Robbrecht, 1993). En el presente trabajo se confirma que los estambres se encuentran adnados a la base de la corola; sin embargo, la adnación se presenta a ≤ 0.3 mm de la base del tubo de la corola, mientras que en Hamelieae la adnación de los estambres siempre se presenta entre los 0.7 y 6.5 mm de la base del tubo de la corola. Estos géneros, además, se diferencian de los miembros de Hamelieae por tener corolas de color blanco, anteras con dehiscencia latrorsa, filamentos circulares con márgenes ondulados, estilo ovoide con una constricción, óvulos anátropos con orientación basipétala, idioblastos con drusas y areniscas en la corola e hipantio y haces vasculares con crecimiento secundario en el hipantio. *Exostema* también se diferencia por tener corolas hipocraterimorfas.

La tribu Hamelieae comparte con los otros representantes estudiados, la presencia de anteras con dehiscencia introrsa, un estrato de endotecio y las células del estigma papilosas. En particular, con *Psychotria* (subfamilia Rubioideae), tienen en común la presencia de rafidios en el hipantio, cáliz y corola, anteras con dehiscencia introrsa y ovario bilocular o pentalocular (Robbrecht, 1988; obs. per.). Sin embargo, *Psychotria* se diferencia de Hamelieae por presentar corolas blancas, estivación valvada, estambres

adnados a la garganta de la corola, anteras medio-dorsifijas, haz vascular del filamento de tipo colateral, tricomas en la garganta de la corola, placentación basal y óvulos anátropos (uno por lóculo). *Bouvardia* y *Randia*, al igual que *Psychotria*, se diferencian de Hamelieae por tener estambres adnados a la garganta de la corola, anteras medio-dorsifijas y tricomas en la garganta de la corola. Además, *Bouvardia* presenta la estivación valvada y dos formas de cristales, rafidios y drusas, en la corola e hipantio. *Randia* también se distingue del resto de los géneros estudiados por tener estivación contorta a la izquierda y estambres con filamento cortos ≤ 1.5 mm, estigma con presentación secundaria de polen e idioblastos con drusas en las células parenquimáticas del estilo.

Algunos caracteres

La estivación en las Rubiaceae es diversa; de acuerdo con Robbrecht (1988) se presentan tres tipos: contorta, imbricada y valvada, y de éstas la que predomina es la valvada. En Hamelieae se presentan la estivación contorta a la derecha, imbricada o alternativa y aunque se menciona la estivación valvada en *Hoffmannia*, ésta no fue observada en las especies muestreadas. La estivación parece ser un carácter diagnóstico a nivel genérico y en algunos casos a nivel tribal. Los tipos de estivación en algunas ocasiones son difíciles de describir con la revisión de ejemplares de herbario; sin embargo, los cortes transversales permiten confirmarlos con precisión. La estivación para Hamelieae coincide con la registrada para las tribus Isertieae, Naucleaeae y Rondeletieae de Cinchonoideae en la cual se clasifica Hamelieae (Robbrecht, 1993). En *Psychotria*, se registró la estivación valvada, común en los miembros de la tribu Psychotrieae y en la subfamilia Rubioideae. Además, en *Randia* se observó la estivación contorta a la izquierda, típica de las Ixoroideae y descrita para otros miembros de esta subfamilia como el género la *Ixora* de la tribu Pavetteae (De Block, 1998).

La adnación de los estambres en la base de la corola es poco común en Rubiaceae (Robbrecht, 1988). Aquí se confirma su presencia en Hamelieae, pero también se ha registrado en otras tribus de Rubioideae y Cinchonoideae, entre ellas Argostemmatae, Chiococceae, así como el grupo *Portlandia* y algunos géneros de

Condamineae (Bremer, 1987; Robbrecht, 1988, 1993; Delprete, 1996). Este carácter ha sido considerado importante en la delimitación taxonómica de Hamelieae, y aunque se comparte con *Exostema* y *Hintonia* del grupo *Portlandia*, hay caracteres que los separan. La presencia de este carácter en la subfamilia Rubioideae y Cinchonoideae, sugiere que ha evolucionado más de una vez en la familia en forma independiente.

El ovario ínfero y bilocular es el que predomina en la familia. Sin embargo, en Hamelieae el ovario es bilocular a pentalocular, como en Psychotriaceae, Knoxieae, Isertieae, Spermaccoceae (Robbrecht, 1988). El estigma linear es típico de la familia, en Hamelieae además de encontrar este tipo de estigma, hay estigma clavado y bilobado que es el que predomina en la mayoría de los géneros y el capitado. Sin embargo, *Randia* presenta estigma clavado con presentación secundaria de polen (secondary pollen presentation), similar al de *Rutidea* y característico de la subfamilia Ixoroideae (Igersheim, 1993; De Block y Igersheim, 2001).

El disco nectarífero en Hamelieae es de forma cónica y glabro, como en la mayoría de las tribus de la familia. Se presentan algunas excepciones en la forma del nectario, por ejemplo, en *Psychotria* es ligeramente bilobado y con papilas, este último carácter también se presenta en Rondeletieae, Urophyllaeae y Hedyotideae, pero no se había descrito para Psychotriaceae (Robbrecht, 1988).

Los óvulos unitégmicos de tipo anátropos, predominan en la familia. Sin embargo, óvulos ortótropos presentes en todos los miembros de Hamelieae se describen por primera vez para la familia. En las especies estudiadas de *Psychotria* se registraron óvulos anátropos y la placentación es basal, lo que coincide con lo descrito para otras especies de este género y otros miembros de Psychotriaceae como *Colletocema*, *Chassalia*, *Gartnera* y *Palicourea* (Igersheim *et al.*, 1994; Piesschaert *et al.*, 2000), además de presentarse en *Pagameopsis* un género de posición incierta (Piesschaert *et al.*, 2001). Los óvulos anátropos pendulosos, adheridos a la parte superior de la placenta son característicos de Vanguerieae, las especies africanas de *Ixora* y en general de las Ixoroideae (Robbrecht, 1988; Igersheim, 1993; De Block, 1998). Los óvulos campilótropos son descritos en *Rutidea* (Pavetteae) y en *Virectaria* (De Block 1995; Desein *et al.*, 2001).

La presencia de rafidios en la flor es un carácter constante y en los otros órganos de la planta en Hamelieae pueden o no presentarse (Martínez-Cabrera *et al.*, in prep.). Este atributo, explica que tradicionalmente se haya clasificado en Rubioideae, dado que este tipo de cristales se han considerado un marcador taxonómico de dicha subfamilia (Bremekamp, 1966). La presencia de este tipo de cristales y los estambres adnados a la base de la corola son una combinación única en la subfamilia Cinchonoideae, que solo posee la tribu Hamelieae.

Este es el primer estudio en el que se evalúan los caracteres anatómicos de la flor en la circunscripción de Hamelieae. Aquí, se confirma el potencial taxonómico de los caracteres estructurales de la flor en la delimitación de la tribu. Además, los caracteres como el número de lóbulos del cáliz y corola, el tipo de estivación, el número de lóculos del ovario, la forma del estigma, el número de haces vasculares en el estilo y la presencia de nectario tienen valor taxonómico en la delimitación genérica dentro de Hamelieae. En adición, los caracteres: connación de los estambres, la forma de los filamentos y los óvulos ortótropos, se describen por primera vez para la tribu.

VI. ANÁLISIS CLADÍSTICO DE LA TRIBU HAMELIEAE (RUBIACEAE)

Resumen

La tribu Hamelieae tiene una posición controversial en las Rubiaceae. Además, presenta problemas de circunscripción dado que en ella se han clasificado de 2 a 11 géneros dependiendo del autor. Se realizó un análisis de parsimonia con la finalidad de poner a prueba la monofilia de Hamelieae *sensu* Robbrecht (1993) por medio de 13 especies potencialmente pertenecientes a la tribu y 75 caracteres estructurales. Debido a que todos los géneros con más de una especie, están representados por varios terminales se pone a prueba su monofilia y se propone una hipótesis sobre las relaciones de parentesco entre éstos. Además, se evalúa la inclusión del género *Syringantha* en Hamelieae. El análisis también incluyó siete especies representantes de otras tribus (*Bouvardia*, *Exostema*, *Hintonia*, *Psychotria* y *Randia*) y se empleó a *Psychotria* como el grupo externo funcional. El análisis de parsimonia reveló que Hamelieae se apoya como monofilética si se incluye en ella a *Syringantha* y las sinapomorfias que sustentan la tribu son: el arco de la vena media formado por células de parénquima, la traza foliar del pecíolo tipo I, la estivación contorta, la corola amarilla, los estambres adnados a la base del tubo de la corola, >10 óvulos ortótropos por lóculo, con taninos en su tegumento. Se recupera la monofilia de los géneros con base en algunos caracteres ya propuestos por otros autores y con nuevas evidencias tanto morfológicas como anatómicas. *Syringantha* y *Hamelia* son géneros hermanos como se había sugerido en estudios previos; sin embargo, *Omiltemia* y *Deppea* no se recuperan como géneros hermanos. Mientras que *Hoffmania*, *Plocaniophyllon* y *Pinarophyllon* son hermanos de *Omiltemia*.

Abstract

The Hamelieae tribe has a controversial position in the Rubiaceae. In addition, the limits of Hamelieae varied from 2 to 11 genera depending on the author. A parsimony analysis was performed to test the monophyly of Hamelieae *sensu* Robbrecht (1993) through 13 species potentially members of the tribe and 75 structural characters. Since

all genera with more than one species were represented by several terminals, their monophyly was tested and their relationships hypothesized. In addition, *Syringantha* relationship with members of Hamelieae was tested. The parsimony analysis also included seven species representing other tribes (*Bouvardia*, *Exostema*, *Hintonia*, *Psychotria*, and *Randia*) and *Psychotria* was the functional outgroup. The analysis supports the monophyly of Hamelieae if *Syringantha* is included. The synapomorphies which support the Hamelieae monophyly are: midvein with an arc of parenchyma cells, petiole leaf trace type I, contorted aestivation, yellow corolla, stamens adnated to the base of the corolla tube, > 10 orthotropous ovules per locule with tannins in their integument. The monophyly of all genera is recovered based on some morphological characters suggested by other authors as well as by new morpho and anatomical characters. *Syringantha* and *Hamelia* are sister taxa as suggested by previous authors; however, *Omiltemia* and *Deppea* were not recovered as sister taxa. However, *Hoffmania*, *Plocaniophyllon*, and *Pinarophyllon* are sister taxa of *Omiltemia*.

Introducción

Hamelieae tradicionalmente se clasificó en la subfamilia Rubioideae, principalmente por la presencia de rafidios. Sin embargo, los análisis filogenéticos basados en datos moleculares y morfológicos indican que la tribu debe clasificarse en la subfamilia Cinchonoideae (Bremer *et al.*, 1995; Bremer, 1996; Andersson y Rova, 1999; Robbrecht y Manen, 2006).

Además de la posición controversial que Hamelieae tiene en la familia, presenta problemas de circunscripción dado que en ella se han clasificado de 2 a 11 géneros dependiendo del autor. De Candolle (1830), propone la tribu y reconoce a 11 géneros (*Alibertia* A. Rich., *Axanthes* Blum., *Brignolia* DC., *Evosmia* Humb. & Bonpl., *Hamelia* Jacq., *Olostyla* DC., *Patima* Aubl., *Tepesia* Gartn., *Urophyllum* Jack et Wall, *Sabicea* Aubl. y *Schradera* Vahl). Esta clasificación es aceptada por Edlicher (1836). Sin embargo, algunos autores consideran que Hamelieae solo debe incluir dos géneros (*Hamelia* Jacq. y *Hoffmannia* Sw., Verdcourt, 1958, 1976; Bremekamp, 1966; Elias, 1976).

Bremer (1987), reevaluó la circunscripción de la tribu con base en caracteres morfológicos y reconoció cinco géneros: *Deppea* Cam. & Schlecht., *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia* Standl., y *Pinarophyllon* Brandege. La autora propone la monofilia de la tribu apoyada por los caracteres: inflorescencias ebracteoladas, testa tuberculada, estivación imbricada, quincuncial, alternativa o contorta a la derecha y la corola amarilla. La clasificación de Bremer (1987) es aceptada por Robbrecht (1988).

Lorence y Dwyer (1988) sugieren que *Deppea* está estrechamente relacionado con dos géneros endémicos de Chiapas: *Eizia* Standl. y *Plocaniophyllon* Brandege y con *Omiltemia* principalmente por compartir frutos secos. Basado en los comentarios de Lorence y Dwyer (1988), Robbrecht (1993) en la revisión de la clasificación de Rubiaceae, incluyó a dichos géneros en Hamelieae, quedando conformada por *Deppea*, *Eizia*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Plocaniophyllon* y *Pinarophyllon*. McDowell (1996) sugiere que *Syringantha* Standl., debe incluirse en Hamelieae dado que comparte caracteres morfológicos de la flor con *Hamelia*. Más recientemente, Robbrecht y Manen (2006), ampliaron los límites de la tribu e incluyeron a Hillieae (*Cosmibuena* Ruiz & Pav. y *Hillia* Jacq.), *Chione* DC. (formalmente clasificado en Chiococceae = grupo *Portlandia*), y *Cosmocalyx* Standl. Sin embargo, en su estudio no incluyeron todos los géneros de la tribu, consecuentemente, la clasificación más completa y más reciente para la familia sigue siendo la de Robbrecht (1993) y es la que se considera en este estudio.

Debido a la compleja historia taxonómica de la tribu, se realizó un análisis de parsimonia, en el cual se sometieron a prueba los caracteres tanto morfológicos como anatómicos (corteza, madera, pecíolo, hoja y flor), con la finalidad de poner a prueba la monofilia de Hamelieae *sensu* Robbrecht (1993). Además, se pone a prueba la monofilia de los géneros propuestos en la tribu y sus relaciones de parentesco y se reevalúa la inclusión del género *Syringantha* en Hamelieae.

Materiales y métodos

Taxones. Se incluyeron 13 especies de Hamelieae pertenecientes a seis de los siete géneros reconocidos para Hamelieae *sensu* Robbrecht (1993) y *Syringantha*, para

evaluar las relaciones de parentesco de este género con los miembros de Hamelieae. Debido a la clasificación controversial de la tribu en las subfamilias Cinchonoideae y Rubioideae, se incluyeron representantes de dichas subfamilias, los géneros *Exostema* (Pers.) Rich. ex Homb. et Bonpl. y *Hintonia* Bullock., del grupo *Portlandia*, debido a que comparten caracteres morfológicos con Hamelieae y son representantes estables de Cinchonoideae; además se pone a prueba su relación con *Syringantha*, quien fue excluido de *Exostema*. El género *Randia* como un miembro estable de la subfamilia Ixoroideae y *Bouvardia* como un taxón de posición incierta. Se seleccionó *Psychotria* como el grupo externo funcional, con base en las propuestas de clasificación de la familia más recientes, en las que Rubioideae se recuperan como el grupo hermano del resto de las Rubiaceae (Robbrecht y Manen, 2006).

Caracteres. Los caracteres morfológicos utilizados se obtuvieron, en la mayoría de los casos, de muestras procedentes del campo, complementando y corroborando la información con observaciones de ejemplares de herbario. La lista de los ejemplares estudiados y examinados se presenta en el apéndice 6. Los caracteres anatómicos se obtuvieron de individuos procedentes de poblaciones nativas y el método de fijación y microtecnica para hojas, tallo y flor se presenta en Martínez-Cabrera *et al.*, (2007, en revisión). La descripción anatómica de cada órgano permitió generar los estados de carácter para 45 caracteres (Apéndice 7).

Análisis de los datos. Se construyó una matriz de datos, con 21 especies y 75 caracteres (30 morfológicos y 45 anatómicos) usando el programa MacClade 3.08 (Maddison y Maddison, 1992). La matriz tuvo un total de 0.5 % de valores desconocidos y 3.8 % de estados inaplicables. La mayoría fue de tipo binario, pero 28 % fue multiestado (15 caracteres con tres estados, tres con cinco estados, uno con cuatro y uno con seis). Los caracteres multiestado fueron tratados como no ordenados. Los caracteres autapomórficos fueron incluidos en el análisis, dado que se realizó un análisis previo en el que dichos caracteres fueron excluidos y en ambos casos se conserva la misma topología de los árboles. Por ello, se presentan los valores del índice de consistencia (ic), excluyendo los caracteres no informativos y el índice de retención reescalado (ir). Algunos caracteres o estados de carácter se incluyeron

con el propósito de proveer resolución dentro del grupo externo (Nixon y Carpenter, 1993).

La matriz se sometió a un análisis de máxima parsimonia, mediante el programa PAUP* versión 4.0b4a (Swofford, 1999). Se utilizó la opción heurística con 1000 repeticiones aditivas, aleatorias e intercambio de ramas mediante árbol de bisección y reconexión (TBR); las opciones COLLAPSE y STEEPEST DESCENT apagadas, las opciones MULTREES y ACCTRAN en efecto. Se obtuvo el árbol de consenso con base en los árboles igualmente parsimoniosos generados por PAUP. Como medidas de apoyo para conocer el soporte de los clados se calculó el índice de Bremer (br) (Bremer, 1994), así como la prueba de confianza mediante bootstrap (bts), usando los métodos heurísticos con cinco repeticiones de secuencias aditivas aleatorias, así como TBR en 1000 réplicas.

Resultados

Se obtuvieron cuatro árboles igualmente parsimoniosos, con una longitud de 177, el ic de 0.56 y el ir de 0.44. La figura 27 muestra uno de los árboles más parsimoniosos y la figura 28 muestra el árbol de consenso. La tribu Hamelieae se recupera como un grupo monofilético con valores de soporte de 97% bts y 3 br (Fig. 28), el clado contiene a seis géneros representantes de la tribu *sensu* Robbrecht (1993) y a el género *Syringantha*. La monofilia de Hamelieae se sustenta en los siguientes sinapomorfías: el arco de la vena media formado por células de parénquima (24), la traza foliar del pecíolo tipo I (27), vaina de del tejido vascular del pecíolo formado por células de parénquima (29), estivación contorta (38), corola amarilla (41), óvulos orientados horizontalmente (59), más de diez óvulos por lóculo (60), óvulos ortótropos (61) y células del tegumento del óvulo con taninos (62). Además de los caracteres homoplásicos: la endodermis presente (1), una capa de parénquima en empalizada (22) y la adnación de los estambres a la base de la corola (43).

Los siete géneros pertenecientes a la tribu se recuperan como grupos monofiléticos en dos subclados. En un subclado se recuperan como géneros hermanos *Hamelia* y *Syringantha* y el otro agrupa a *Deppea*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon* y

Plocaniophyllon. La relación de parentesco entre *Hamelia* y *Syringantha* se recupera con un valor de 100% de bts y 1 br, se apoya por las sinapomorfías: filamentos oblongos (45), el estigma linear (50) y las ramas secundifloras (33), así como por los caracteres homoplásicos: corola tubular (35), estivación quincuncial (38) y el fruto en forma de baya (65).

Syringantha se reconoce por los caracteres autapomórficos: semillas con alas en los extremos (67) y la testa reticulada (70), además del carácter homoplásico: venas terciarias reticuladas al azar (15). La monofilia de *Hamelia* se recupera con un valor de 90 % bts y 4 br, apoyado por los caracteres sinapomórficos: arreglo del tejido vascular de la vena media tipo II (26), traza del pecíolo tipo II (27), estilo de forma lobulada a poligonal (51), 3-5 haces vasculares en el estilo (54), ovario con 3-5 lóculos (57) y por los caracteres homoplásicos: hojas verticiladas (10), venas de quinto orden presentes (16), estambres connados (44) y el fruto de tipo baya (65).

El subclado hermano de *Syringantha* y *Hamelia* está apoyado por los caracteres: inflorescencias axilares (30), inflorescencia en forma de corimbo (32), cuatro lóbulos en la corola (37) y estomas de la corola ausentes (42). Este subclado de flores tetrámeras, recupera como géneros hermanos a *Omiltemia*, *Plocaniophyllon*, *Pinarophyllon* y *Hoffmannia* apoyado por los caracteres: ornamentación de punteaduras tipo III (8), cutícula lisa en la lámina (20), traza foliar del pecíolo tipo III (27), estivación imbricada (38) y filamentos triangulares (45). *Deppea* se recupera como el género hermano de *Omiltemia*, *Plocaniophyllon*, *Pinarophyllon* y *Hoffmannia* (Fig. 27).

Se recupera la monofilia de *Omiltemia*, con un valor de 80 % de bts, sustentada por la sinapomorfías: punteaduras con ornamentación tipo III (8) y cima helicoidal (32). Además de los caracteres homoplásicos: hojas verticiladas (11), venas de quinto orden presentes (17) y fruto con la dehiscencia septicida (66).

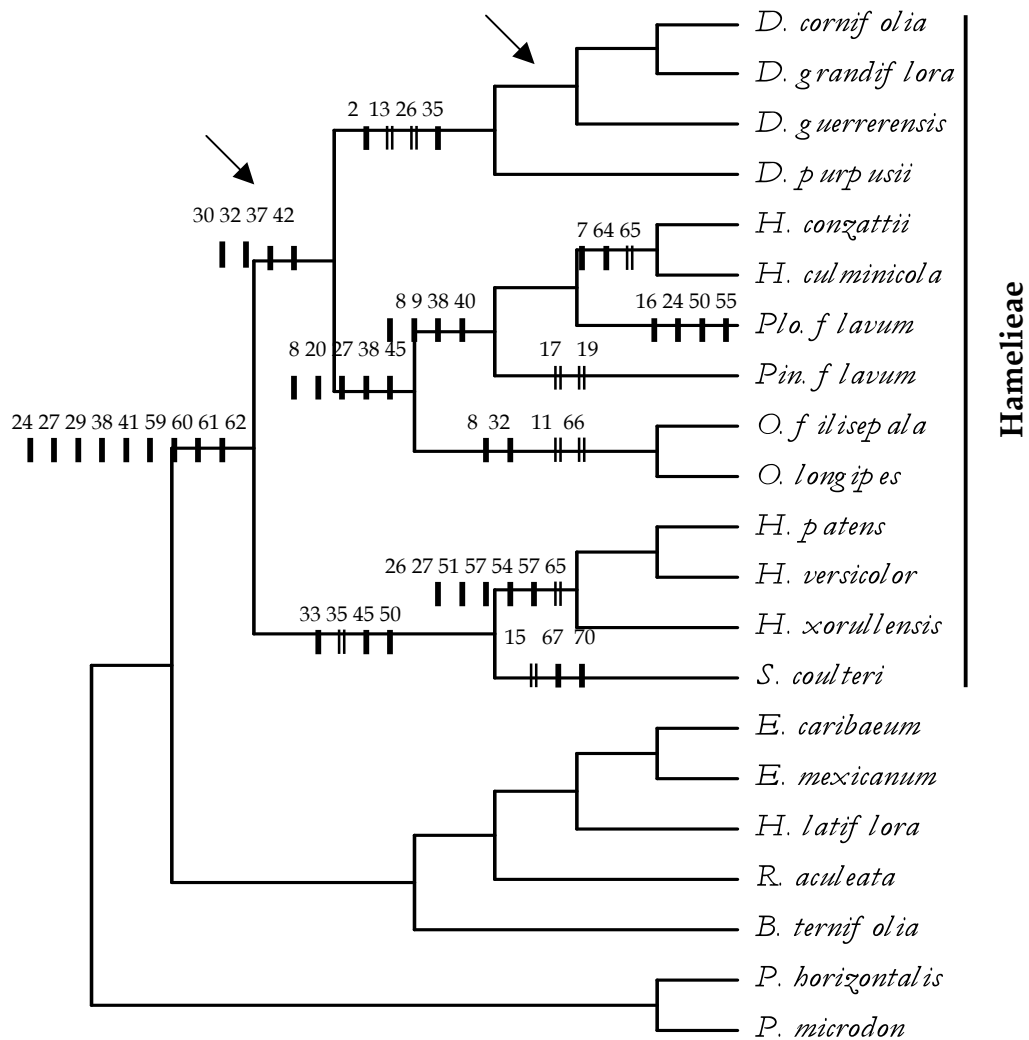


Figura 27. Uno de los cuatro árboles más parsimoniosos con una longitud de 177, un índice de consistencia (ic) de 0.56 y un índice de retención (ir) de 0.44. Las líneas sencillas indican las sinapomorfías y las líneas dobles las homoplasias. Las flechas indican las ramas que se colapsan en el cladograma de consenso.

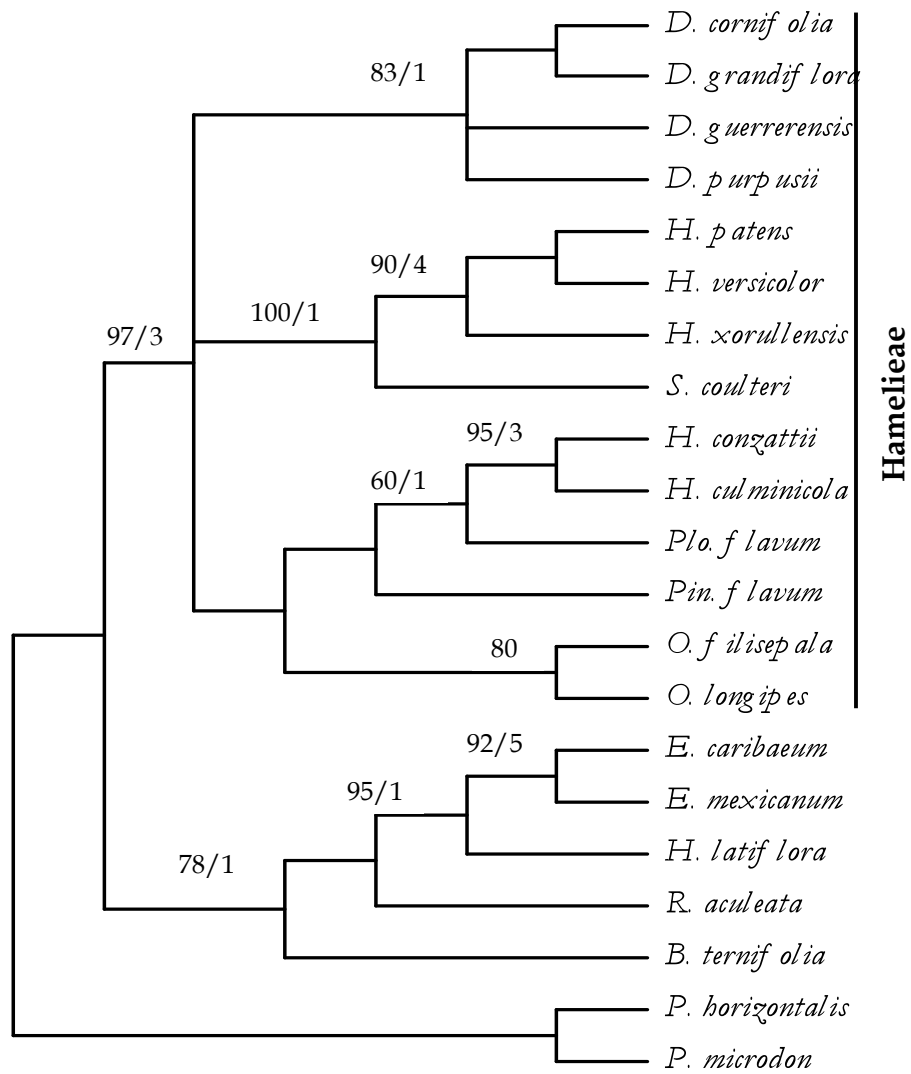


Figura 28. Cladograma de consenso estricto, que muestra los valores de Bootstrap y de Bremer sobre las ramas.

Plocaniophyllon se reconoce por los caracteres autapomórficos: venas cuaternarias con ramificación admedia (16), arco de la vena media formado por esclerénquima (24), estigma capitado (50) y nectario ausente (55). *Pinarophyllon* está débilmente apoyado por los caracteres homoplásicos: venas de quinto orden ausentes (17) y tricomas multicelulares de >10 células (19).

Hoffmannia presenta un valor de 95% de bts y 3 br, y la monofilia de este género se sustenta en las sinapomorfías: placa de perforación doble (7), hipodermis del hipantio con taninos (64) y los caracteres homoplásicos: inflorescencias en forma de corimbo (32), lóbulos de la corola lineares u oblongos (40) y el fruto en forma de baya (65). *Deppea* tiene un valor de 83 % de bts y 1 br, las sinapomorfías que apoyan su monofilia son: la madera color rosa (2), los coléteres entre los lóbulos del cáliz (35), así como los caracteres homoplásicos: estípulas deltoides (13) y el arreglo del tejido vascular de la vena media tipo I (26).

Discusión

La tribu Hamelieae se recupera como un grupo monofilético solo si se amplía la propuesta de Robbrecht (1993) y se incluye el género *Syringantha*. Estos resultados apoyan la hipótesis de Bremer (1987), respecto a la monofilia de la tribu. Sin embargo, dicha autora incluye en su análisis cladístico únicamente cinco géneros, *Deppea*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia* y *Pinarophyllon*, poniendo a prueba 31 caracteres morfológicos. Bremer (1987), sustenta la monofilia de Hamelieae con los caracteres: inflorescencias ebracteoladas, testa tuberculada, estivación imbricada, quincuncial, alternativa o contorta a la derecha y la corola amarilla. De estos caracteres, la corola amarilla y la estivación contorta a la derecha, son los únicos que se recuperan como sinapomorfías de la tribu. En adición a estos caracteres, los atributos anatómicos que por primera vez se ponen a prueba, aportan nuevas evidencias de la monofilia de la tribu entre ellos, el arco que rodea el tejido vascular de la vena media y la traza foliar del pecíolo, así como los óvulos ortótopos con las células epidérmicas del tegumento ocluidas por taninos.

Relaciones de parentesco entre los géneros de Hamelieae y la monofilia de éstos

En trabajos previos, se menciona la estrecha relación entre algunos miembros de Hamelieae. En este sentido, varios autores propusieron a Hamelieae como un grupo natural conformado únicamente por *Hamelia* y *Hoffmannia*, reconociendo la estrecha relación entre éstos géneros, principalmente por la presencia de estivación imbricada, placenta axilar con óvulos numerosos y fruto de tipo baya (Bremekamp, 1966; Dwyer, 1969; Standley y Williams, 1975; Elias, 1976). En este análisis no se recupera a *Hamelia* y *Hoffmannia* como géneros hermanos, pero si corrobora que *Hamelia* es el grupo hermano de *Syringantha* como fue sugerido McDowell (1996), quien menciona que estos géneros tienen en común caracteres morfológicos de la flor, entre ellos las inflorescencias en dicasios, inflorescencias con ramas secundifloras, filamentos laciniados u oblongos, nectario subcónico, así como la presencia de rafidios, de éstos caracteres solamente las inflorescencias con ramas secundifloras y los filamentos oblongos se recuperan como caracteres sinapomórficos. Además, se encontraron nuevas evidencias que apoyan la relación de parentesco entre ellos, como la corola tubular, el estigma linear y la estivación quincuncial.

Las relaciones de parentesco de *Hoffmannia*, *Plocaniophyllon*, *Pinarophyllon*, *Omiltemia* y *Deppea*, se apoyan por una reducción en el número de partes florales y por las inflorescencias axilares. Dichos caracteres también fueron recuperados como sinapomorfías de este subclado por Bremer (1987). Sin embargo, no se recuperan las relaciones de parentesco propuestas por dicha autora. Las flores tetrámeras son un carácter informativo dentro de la tribu, que separa a este subclado de *Hamelia* y *Syringantha* quienes presentan flores pentámeras.

Bremer (1987), apoya el parentesco de *Deppea* y *Omiltemia* con base en el carácter de la estivación contorta a la derecha. En este trabajo la interpretación de la estivación se basa en la revisión de los cortes anatómicos transversales con los que se confirma que *Deppea* efectivamente presenta estivación contorta a la derecha, pero en *Omiltemia* la estivación es de tipo imbricada a la derecha. La misma autora, menciona que *Hoffmannia* y *Pinarophyllon* se relacionan por presentar tallos sin ramificar. Los resultados aquí presentados, confirman la relación de parentesco entre estos géneros,

apoyada por nuevas evidencias: la ornamentación de punteaduras tipo I, los radios de la madera paedomórficos y la estivación alternativa.

Por otra parte, Lorence y Dwyer (1988), sugieren que existe una estrecha relación entre los géneros *Deppea*, *Omiltemia* y *Plocaniophyllon* principalmente por la presencia de frutos secos tipo cápsula, proponiendo que la dehiscencia del fruto y otros caracteres de la hoja y flor permiten separar a estos géneros. Los resultados confirman que *Omiltemia* y *Plocaniophyllon* están más cercanamente relacionados, mientras que *Deppea* está menos relacionado a dichos géneros.

La monofilia de los géneros

Hamelia, tradicionalmente se reconoció por la presencia de inflorescencia terminales, flores pentámeras, ovario 4-5 locular y fruto abayado. Bremer (1987), sustenta la monofilia del género por la presencia de ovario 5-locular, testa con espinas largas, anteras lineares, fruto carnoso y la corola tubular. Sin embargo, el ovario en algunas especies es penta-locular y en otras es tri-locular y el tipo de testa que la autora describe no corresponde a la observada en el género. De los caracteres propuestos, solamente el fruto en baya apoya la monofilia del género; sin embargo, este carácter se presenta en forma paralela en *Hoffmannia*. En adición a estos caracteres, encontramos otros rasgos morfológicos y anatómicos que apoyan la monofilia de *Hamelia*, como el arreglo del tejido vascular de la vena media tipo II, la traza del pecíolo tipo II, el ovario 3-5 locular y el estilo de forma lobulada o poligonal. La monofilia de *Hoffmannia* se apoya por nuevas evidencias: elementos de vaso con placa de perforación doble, inflorescencia tipo corimbo e hipodermis del hipantio con taninos y así como el fruto en forma de baya, aunque éste se obtiene en forma paralela.

Deppea se reconoce por la estivación contorta a la derecha, fruto con dehiscencia loculicida y madera color rosa que lo distinguen de los otros miembros de Hamelieae (Lorence y Dwyer, 1988). Los resultados corroboran que la monofilia de *Deppea* se sustenta en los caracteres propuestos en los estudios previos. En este estudio se recuperan otros caracteres que apoyan la monofilia del género el arreglo del tejido vascular de la vena media tipo I y los coléteres entre los lóbulos del cáliz.

En *Omiltemia* la dehiscencia del fruto septicida y hojas verticiladas apoyan la monofilia del género, aunque este último carácter aparece en forma paralela en *Hamelia*. Además, se proponen por primera vez nuevas evidencias que apoyan la monofilia del género como las punteaduras intervasculares con ornamentación tipo III y las venas de quinto orden presentes. Sin embargo, la estivación que presenta el género es imbricada a la derecha y no contorta o alternativa modificada como se había descrito (Kirkbride, 1984; Lorence y Dwyer, 1988; Robbrecht, 1993). *Plocaniophyllon* tradicionalmente se reconoció por la venación lineolada, la estivación alternativa y los frutos en cápsula con dehiscencia primero loculicida y después septicida (Kirkbride, 1984; Lorence y Dwyer, 1988; Robbrecht, 1993). En adición a estos, se aportan nuevas evidencias que apoyan el reconocimiento del género como: la cutícula estriada en la lámina, las venas cuaternarias con ramificación admedia, el arco de la vena media formado por esclerénquima, el estigma capitado y el nectario ausente. La venación lineolada, en el presente estudio se reconoce como un patrón de ramificación admedia en las venas cuaternarias, con base en la propuesta de Hickey (1973), resultando un carácter importante en la separación del género con respecto a los otros miembros de la tribu, en los que este tipo de venación está ausente.

Los caracteres y sus estados

El tejido vascular de la vena media y del pecíolo resultaron filogenéticamente informativos en Hamelieae y los otros representantes estudiados. El tejido vascular tipo IV resultó ser la condición plesiomórfica, que derivó en los tipos I, II y III, dentro de Hamelieae. El tipo I es homoplásico dado que aparece en los géneros *Exostema* y *Hintonia* y dentro de la tribu en *Deppea*. Mientras que el tipo III aparece como una novedad evolutiva en *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon* y *Plocaniophyllon*.

La traza foliar del pecíolo presenta una transformación similar al tejido de la vena media. Sin embargo, en este caso la condición plesiomórfica es el tipo IV y dentro de la tribu el tipo I, derivó en los tipos II y III, el primero aparece como la novedad evolutiva en *Hamelia* y el último aparece en *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon* y *Plocaniophyllon*.

El arco que rodea la vena media, formado por esclerénquima, se recupera como la condición plesiomórfica, que deriva en colénquima en *Bouvardia* y *Exostema* y el parénquima aparece como una novedad evolutiva en Hamelieae. Sin embargo, el esclerénquima es homoplásico ya que aparece en forma independiente como una convergencia de *Randia* y *Plocaniophyllon*.

Las flores pentámeras son la condición plesiomórfica en los géneros estudiados, que deriva en flores tetrámeras, condición que aparece como novedad evolutiva dentro de Hamelieae en los géneros *Deppea*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon* y *Hoffmannia*,

La estivación es un carácter importante en la familia (Robbrecht, 1988). La estivación valvada predomina en Rubioideae, mientras que la imbricada se considera que predomina en Cinchonoideae. En este estudio la forma valvada aparece como la condición plesiomórfica, que deriva en la estivación contorta, quincuncial, imbricada y alternativa. En Hamelieae la estivación contorta a la derecha aparece como una novedad evolutiva de la tribu que deriva en quincuncial, imbricada y alternativa. Esta última condición aparece en los géneros *Hoffmannia*, *Pinarophyllon* y *Plocaniophyllon*.

Los estambres adnados a la garganta de la corola son el estado plesiomórfico, que derivó en los estambres adnados a la base del tubo de la corola en *Exostema*, *Hintonia* (grupo *Portlandia*) y en la tribu Hamelieae. Esta condición se ha originado varias veces en forma independiente dentro de Cinchonoideae, en el grupo *Portlandia* aquí estudiado y las tribus como Chiococceae y Condamineae (Robbrecht, 1988, 1993; Delprete, 1996).

El ovario bilocular es la condición plesiomórfica y el tri-pentalocular es la novedad evolutiva en *Hamelia*. Esta última condición ha aparecido en otras tribus de Cinchonoideae (Isertieae). Los óvulos anátropos son la condición plesiomórfica, y los óvulos ortótropos aparecen como una novedad evolutiva en Hamelieae.

El fruto carnoso en baya ha evolucionado dos veces en forma paralela dentro de Hamelieae, en *Hamelia* y *Hoffmannia*. Esta característica ha evolucionado de forma independiente dentro de Cinchonoideae, apareciendo en Catesbaeeae y Chiococceae (Ochoterena, 2000). Bremer y Eriksson (1992), también corroboran que los frutos

carnosos se han originado al menos cinco veces en forma independiente en Rubioideae.

Los caracteres anatómicos y morfológicos tienen valor filogenético a diferentes niveles jerárquicos, dado que apoyan la monofilia de la tribu Hamelieae y sus géneros. Sin embargo, es necesario incorporar un mayor número de especies de cada género, particularmente aquellas que han sido segregadas de géneros como *Deppea*, que permitan confirmar la monofilia de los géneros con base en caracteres estructurales.

Finalmente, sería relevante incorporar los datos moleculares para realizar un análisis combinado que sustenten las relaciones de parentesco dentro de Hamelieae. Además, de recuperar la relación de la tribu con otros miembros de Cinchonoideae y Rubioideae, bajo evidencia total.

CONCLUSIÓN

Los caracteres morfológicos y anatómicos apoyan la delimitación genérica y clasificación de *Plocaniophyllon* en la tribu Hamelieae. Tradicionalmente el género se reconoce por la venación lineolada, la estivación alternativa de la corola y la dehiscencia loculicida y septicida en el fruto (Lorence y Dwyer, 1988). Los resultados confirman que dichos caracteres son distintivos de *Plocaniophyllon* y proveen evidencias de otros rasgos morfológicos y anatómicos que contribuyen en la delimitación del género como son: las venas con una vaina de fibras sobre el floema en todos los órdenes de venación y las venas cuaternarias formando un patrón de ramificación admedio. *Plocaniophyllon* comparte de los miembros de Hamelieae la presencia de rafidios en todos los órganos, endodermis en el tallo, madera tipo II *sensu* Koek-Noorman, los atributos del mesofilo, estambres adnados a la base de la corola y semillas con testa microfoveolada. Sin embargo, la vaina de fibras sobre el floema y el patrón de ramificación admedio de las venas cuaternarias son atributos exclusivos de *Plocaniophyllon*. Por lo que, sugerimos el estudio de los caracteres

anatómicos vegetativos y reproductivos en otros géneros de la familia con problemas de delimitación y/o posición taxonómica.

Este es el primer estudio en el que se evalúa el potencial taxonómico y/o filogenético de los caracteres anatómicos en la circunscripción de Hamelieae. Los atributos de la arquitectura foliar resultaron importantes en el reconocimiento de las especies y géneros de la tribu. Los órdenes de venación son consistentes a nivel genérico independientemente del tamaño de la hoja. Además, la vena última marginal es un carácter con potencial taxonómico que deberá evaluarse en otros miembros de Rubiaceae.

Los caracteres de la anatomía foliar y del pecíolo tienen valor diagnóstico a nivel genérico en Hamelieae, además separan a los miembros de la tribu de los otros representantes de Rubiaceae, aquí estudiados. La configuración del tejido vascular de la vena media y el pecíolo, son los principales caracteres con información taxonómica, dado que se reconocieron cinco tipos de arreglo del tejido vascular en la vena media y seis en el pecíolo, que apoyan el reconocimiento de los géneros de la tribu. La mayoría de estos, se describen por primera vez para la familia.

Respecto a la anatomía de la corteza y la madera, este es el primer estudio en el que se describen y comparan los caracteres de la corteza de la tribu y se confirman los caracteres de la madera tipo II *sensu* Koek Norman en todos los géneros de Hamelieae. Este tipo de madera se había descrito para la tribu en estudios previos en los que solamente se incluía un representante. Los atributos de la corteza y la madera confirman su utilidad en la delimitación a nivel genérico y tribal como lo señalan Jansen *et al.* (2002), para la familia.

Se corroboran los caracteres morfológicos tradicionales de la flor, con los que se reconoce a Hamelieae. Sin embargo, en el presente estudio los caracteres anatómicos de la flor, principalmente el tipo de óvulos y el tegumento de los mismos, aportan nuevas evidencias que permiten distinguir a Hamelieae de otras Rubiaceae y apoyan la delimitación de los géneros de la tribu. Los atributos morfológicos y anatómicos de la flor se comparten con *Exostema* y *Hintonia* miembros estables de Cinchonoideae,

brindando evidencias que apoyan la clasificación de la tribu en esta subfamilia como lo evidencian las filogenias moleculares.

Los caracteres morfológicos y anatómicos apoyan la monofilia de Hamelieae incluyendo *Syringantha*, sustentada por los caracteres: arco de la vena media formado por células de parénquima, vaina de del tejido vascular del pecíolo formado por células de parénquima, estivación contorta a la derecha, corola amarilla, estambres adnados a la base del tubo de la corola, anteras dorsifijas en la base de la antera, más de diez óvulos por lóculo, óvulos ortótropos y las células del tegumento con taninos. Los rasgos estructurales permitieron recuperar las relaciones de parentesco dentro de la tribu, así como la monofilia de los géneros. Se proponen también hipótesis sobre la transformación de los caracteres, que consisten principalmente en la modificación del tejido vascular de la vena media y el pecíolo, la estivación y la reducción de las partes florales.

Los caracteres morfológicos de la inflorescencia y flor, apoyan la inclusión de *Syringantha* en Hamelieae como los propuso McDowell (1996). Estos caracteres y los de la arquitectura foliar y anatómicos de la corteza, la madera, la hoja y la flor, fueron sometidos a prueba en el análisis cladístico, sustentando la posición del género en la tribu.

Se confirma el potencial filogenético de los caracteres estructurales, en particular el de los anatómicos que brindan nuevas evidencias que apoyan la circunscripción de la tribu Hamelieae y permiten formular hipótesis de las relaciones de parentesco dentro de la tribu. Proporcionan elementos para discutir la posición controversial de la tribu en la familia. En este sentido, los caracteres de la arquitectura foliar y los anatómicos de la hoja, la corteza y la madera, así como la presencia de rafidios en los miembros de Hamelieae, se comparten con los miembros de la subfamilia Rubioideae estudiados, lo que explica la clasificación tradicional de la tribu ésta subfamilia. Sin embargo, en la flor existen caracteres en común entre la tribu y los miembros de Cinchonoideae que apoyan su clasificación en ésta subfamilia.

Se sugiere incluir un mayor número de especies de cada género, así como caracteres moleculares y realizar un análisis combinado, con la finalidad de

corroborar bajo evidencia total la monofilia de los géneros de Hamelieae y las relaciones de parentesco de la tribu con otros representantes de la familia.

LITERATURA CITADA

- Andersson, L. y J. H. Rova. 1999. The *rps16* intron and the phylogeny of the Rubioideae (Rubiaceae). *Plant Systematics and Evolution* 214: 161-186.
- Andres-Hernández R. y T. Terrazas. 2006. Anatomía foliar y del pecíolo de especies del género *Rhus* s. str. (Anacardiaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 78: 95-106.
- Aoyama, E. M. y M. das Graças Sajo. 2003. Estructura foliar de *Aechmea* Ruiz & Pav. Subgénero *Lamprococcus* (Beer) Baker e espécies relacionadas (Bromeliaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 26: 461-473.
- Berlyn, G. P. y J. P. Miskische. 1976. *Botanical microtechnique and cytochemistry*. Iowa State University Press.
- Borhidi, A. 2006. *Rubiaceae de México*. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Bremekamp, C. E. B. 1966. Remarks on the position, the delimitation and the subdivision of the Rubiaceae. *Acta Botanica Neerlandica* 15: 1-33.
- Bremer, B. 1987. The sister group of the paleotropical tribe Argostemmatae: a redefined neotropical tribe Hamelieae (Rubiaceae). *Cladistics* 3: 35-51.
- Bremer, B. 1996. Combined and separated analyses of morphological and molecular data in the plant family Rubiaceae. *Cladistics* 12: 21-40.
- Bremer, B. y O. Eriksson. 1992. Evolution of fruit characters and dispersal modes in tropical family Rubiaceae. *Biological Journal of the Linnean Society* 47: 75:95.
- Bremer, B., K. Andreasen y D. Olson. 1995. Subfamilial and tribal relationships in the Rubiaceae based on *rbcL* sequence data. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82: 383-397.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* 10: 295-304.
- Bridson, D. 1978. A short revision of *Rutidea* (Rubiaceae). *Kew Bulletin* 33: 243-278.

- Buijsen, J. R. M. 1995. Leaf anatomy of *Harpullia*, *Majidea*, and *Conchopetalum* (Sapindaceae). *Blumea* 40: 345-361.
- Carlquist, S. 2001. Comparative wood anatomy. Springer-Verlag, Berlín.
- Darwin, P. S. 1980. Habroneuron Standley, a little-known genus of Mexican Rubiaceae. *Brittonia* 32: 343-347.
- De Block, P. 1995. Ovary, seed and fruit of *Rutidea* (Rubiaceae, Pavetteae). *Plant Systematics and Evolution* 196: 1-17.
- De Block, P. 1998. The African species of *Ixora*. National Botanical Garden.
- De Block, P. y A. Igersheim. 2001. Stigma of the African genera *Rutidea* and *Nichallea* (Rubiaceae-Ixoroideae-Pavetteae); highly modified receptive surfaces. *International Journal of Plant Sciences* 162: 567-578.
- De Candolle, A. P. 1830. *Prodromus systematais naturalis regni vegetabilis*. Paris.
- Delprete, G. P. 1996. Evaluation of the tribes Chiococceae, Condamineae and Catesbaeeae (Rubiaceae) based on morphological characters. *Opera Botanica Belgica* 7: 165-192.
- Dessein, S., H. Ochoterena, P. De Block, F. Lens, E. Robbrecht, P. Schols, E. Smets, S. Vinckier, y S. Huysmans. 2005. Palynological characters and their phylogenetic signal in Rubiaceae. *Botanical Review* 71: 354-414.
- Dessein, S., S. Jansen, S. Huysmans, E. Robbrecht y E. Smets. 2001. A morphological and anatomical, survey of *Virectaria* (African Rubiaceae), with a discussion of its taxonomic position. *Botanical Journal of the Linnean Society* 137: 1-29.
- Dickison, W. C. 1975. Leaf anatomy of Cunoniaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 71: 275-294.
- Dickison, W. C. 1986. Floral morphology and anatomy of Staphyleaceae. *Botanical Gazette* 147: 312-326.
- Dickison, W. C. 1989. Stem and leaf anatomy of the Alseuosmiaceae. *Aliso* 3: 567-578.
- Dickison, W. C. 2000. *Integrative Plant Anatomy*. Academic Press, San Diego.
- Dickison, W. C. y A. L. Weitzman. 1996. Comparative anatomy of the young stem, node, and leaf of Bonnetiaceae, including observations on a foliar endodermis. *American Journal of Botany* 83: 405-418.

- Dwyer, J. 1969. The genus *Hoffmannia* (Rubiaceae) in Panama. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 56:269-286.
- Edlincher, S. 1836-1940. *Genera Plantarum secundum ordines naturalis disposita*. Apud Fr. Beck Universitatis Bibliopolam, Vinclobonae.
- Elias, T. S. 1976. A monograph of the genus *Hamelia* (Rubiaceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 26: 81-144.
- Engel, T. 1992. Petiolar anatomy of North American *Astragalus* species (Fabaceae) with persistent petioles. *Aliso* 2: 339-345.
- Fallen, E. M. 1985. The gynoecial development and systematic position of *Allamanda* (Apocynaceae). *American Journal of Botany* 72: 572-579.
- Fariña A., D. Arrieche, A. Boada-Sucre y D. Velásquez. 2003. Anatomía comparada de la lámina foliar de las especies de *Heliotropium* L. (Boraginaceae) presentes en Venezuela. *Interciencia* 28: 68-74.
- Flores-Cruz, M., H. D. Santana-Lira, y S. D. Koch. 2004. Taxonomic significance of leaflet anatomy in *Mimosa* series *Quadrivalves* (Leguminosae, Mimosoideae). *Systematic Botany* 29: 892-902.
- Fukoka, N. 1978. Studies in the floral anatomy and morphology of the Rubiaceae II. Hedyotideae (*Hedyotis*). *Acta Phytotaxonomica Geobotanica* 29:179-185.
- Gandolfo, M. A. y E. J. Romero. 1992. Leaf morphology and key to species of *Nothofagus* Bl. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 119: 152-166.
- González, F. y P. J. Rudall. 2003. Structure and development of the ovule and seed in Aristolochiaceae, with particular reference of *Saruma*. *Plant Systematics and Evolution* 241: 223-224.
- Gopal, K. G. y V. Puri. 1962. Morphology of the flower of some Gentianaceae with special reference to placentation. *Botanical Gazette* 124: 42-57.
- Herman, P. P. J., P. J. Robbertse y N. Grobbelaar. 1986. Leaf anatomy of some southern African *Pavetta* species. *South African Journal of Botany* 56: 489-500.
- Hickey, L. J. 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany* 60: 17-35.

- Hickey, L. J. y J. A. Wolfe. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 62: 538-569.
- Holmgren, P. K., W. Keuken y E. K. Schofield. 2004. *Index herbariorum*. International Association for Plant Taxonomy. The New York Botanical Garden, New York.
- Howard, R. A. 1979. The petiole. Pp. 88--96. En: Metcalfe C. R. y L. Chalk (Eds). *Anatomy of the Dicotyledon*. Vol. I, 2a ed. Clarendon Press, Oxford.
- IAWA Committee. 1989. List of microscopic features for hardwood identification. *International Association of Wood Anatomists Bulletin* n. s. 10: 219-332.
- Igersheim, A. 1993. Gynoecium with particular reference to the "stylar head"-complex and secondary pollen presentation. *Plant Systematics and Evolution* 187: 175-190.
- Igersheim, A., C. Puff, P. Leins y C. Erbar. 1994. Gynoecial development of *Gaertnera* Lam. And of presumably allied taxa of the Psychotrieae (Rubiaceae): secondary "superior" vs. inferior ovaries. *Botanische Jahrbucher fur Systematik* 116: 401-414.
- Jansen, S., E. Robbrecht y E. Smets. 1997. Wood anatomy of the predominantly African representatives of the tribe Psychotrieae (Rubiaceae, Rubioideae). *International Association of Wood Anatomists Journal* 18: 169-196.
- Jansen, S., E. Robbrecht, H. Beeckman y E. Smets. 2002. A survey of the systematic wood anatomy of the Rubiaceae. *International Association of Wood Anatomists Journal* 23: 1-67.
- Jansen, S., F. Lens, S. Ntore, F. Piesschaert, E. Robbrecht y E. Smets. 2001. Contributions of the systematic wood anatomy of the Rubioideae (Rubiaceae). *Journal Plant Research* 114: 269-289.
- Kirkbride, H. J. 1984. Review of *Omittemia* (Rubiaceae). *Systematic Botany* 9: 410-414.
- Kocsis, M., J. Darók y A. Boridhi. 2004. Comparative leaf anatomy and morphology of some neotropical *Rondeletia* (Rubiaceae) species. *Plant Systematics and Evolution* 248: 205-218.
- Koek-Noorman, J. 1969a. A contribution of the wood anatomy of South American (chiefly Suriname) Rubiaceae I. *Acta Botanica Neerlandica* 18: 108-123.

- Koek-Noorman, J. 1969b. A contribution of the wood anatomy of South American (chiefly Suriname) Rubiaceae II. *Acta Botanica Neerlandica* 18: 337-395.
- Koek-Noorman, J. 1970. A contribution of the wood anatomy of Cinchoneae, Coptosapelteae and Naucleaeae (Rubiaceae). *Acta Botanica Neerlandica* 19: 154-164.
- Koek-Noorman, J. 1977. Systematische Holzanatomie einiger Rubiaceae. *Berichte Deutschen Botanischen Gesellschaft* 9: 183-190.
- Koek-Noorman, J. y C. Puff. 1983. The wood anatomy of the Rubiaceae tribes Anthospermeae and Paederieae. *Plant Systematics and Evolution* 143: 17-45.
- Koek-Noorman, J. y P. Hogeweg. 1974. The wood anatomy of Vanguerieae, Cinchoneae, Condamineae and Rondeletieae (Rubiaceae). *Acta Botanica Neerlandica* 23: 627-653.
- Kribs, D. A. 1935. Salient lines of specialization in the wood rays of dicotyledons. *Botanical Gazette* 96: 547-557.
- Lens, F., S. Jansen, E. Robbrecht y E. Smets. 2000. Wood anatomy of the Vanguerieae (Ixoroideae-Rubiaceae) with special emphasis on some geofrutices. *International Association of Wood Anatomists Journal* 21: 443-445.
- Levin, G. A. 1986. Systematic foliar morphology of Phyllanthoideae (Euphorbiaceae). I. Conceptus. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 73: 29-85.
- Lorence, H. D. y J. D. Dwyer. 1988. A revision of *Deppea* (Rubiaceae). *Allertonia* 4: 389-436.
- Mabberley, D. J. 1990. *The plant-book- a portable dictionary of the higher plants*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Maddison, W. P. y D. R. Maddison. 1992. *MacClade: analysis of phylogeny and character evolution*. Versión 3.08. Sinauer Associates, Sunderland.
- Malla, L. M., L. Gallego, S. Villamil y M. B. Mujica. 1998. Arquitectura foliar de tres géneros monotípicos sudamericanos de Fabaceae. *Darwiniana* 35: 1-8.
- Mariani, J. 1908. Les cafeiesrs. Structure anatomique de la feuille. Thésé. Lons-le-Saunier, L. Declume, 140 p.

- Martínez-Cabrera, D., T. Terrazas y F. Zavala. 2003. Arquitectura foliar y anatomía de la corteza y madera de *Quercus sartorii* y *Q. xalapensis* (Fagaceae). Boletín de la Sociedad Botánica de México 73: 63-72.
- Martínez-Cabrera, D., T. Terrazas y H. Ochoterena. (aceptado). Leaf architecture of Hamelieae (Rubiaceae). Feddes Repertorium
- Martínez-Cabrera, D., T. Terrazas y H. Ochoterena. (en revisión). Foliar and petiole anatomy of tribe Hamelieae and other Rubiaceae. Annals of the Missouri Botanical Garden.
- Martínez-Cabrera, D., T. Terrazas, H. Flores y H. Ochoterena. (aceptado). Morphology, anatomy, and taxonomic position of *Plocaniophyllon* Brandege (Rubiaceae): a monotypic genus endemic to Mesoamerica. Taxon.
- McDowell, T. 1996. *Syringantha coulteri* (Hooker f.) McDowell, and new combination and remarks on the relationships of the monotypic Mexican genus *Syringantha* Standley (Rubiaceae). Novon 6: 273-279.
- Media Cybernetics. 1997. Image Pro-Plus. Versión 3.0 for windows. Media Cybernetics Inc., Silver Spring.
- Melville, R. 1976. The terminology of leaf architecture. Taxon 25: 549-561.
- Mentink, H. y P. Baas. 1992. Leaf anatomy of the Melastomataceae, Memecylaceae and Cryptoniaceae. Blumea 37: 189-225.
- Metcalf C. R. y L. Chalk. 1950. Anatomy of the Dicotyledons. 1st ed., Clarendon Press, Oxford.
- Metcalf, C. R. 1979. The leaf: general topography and ontogeny of the tissues. Pp. 63-75. En: Metcalfe C.R. & L. Chalk (Eds). Anatomy of the Dicotyledon. Vol. I, 2nd ed., Clarendon Press, Oxford.
- Moreno, P. N. 1987. Glosario botánico ilustrado. Instituto Nacional de Invetigaciones sobre Recursos Bioticos. México D. F.
- Motley, T. J., K. J. Wurdack y P. Delprete. 2005. Molecular systematics of the Catesbaeeae-Chiococcea complex (Rubiaceae): flower and fruit evolution and biogeographic implications. American Journal of Botany 92: 316-329.

- Nixon, K. C. y J. M. Carpenter. 1993. On outgroups. *Cladistics* 9: 413-426.
- Ochoterena, B. H. 2000. Systematics of *Hintonia* Bullock and *Portlandia* complex (Rubiaceae). Ph. D. dissertation, Faculty of Graduate School of Cornell University.
- Piesschaert, F., L. Andersson, S. Jansen, S. Dessein, E. Robbrecht y E. Smets. 2000. Searching for the taxonomic position of the African genus *Collectoecema* (Rubiaceae): morphology and anatomy compared to an *rps16*-intron analysis of the Rubioideae. *Canadian Journal of Botany* 78: 288-304.
- Piesschaert, F., S. Jansen, I. Jaimes, E. Robbrecht y E. Smets. 2001. Morphology, anatomy and taxonomic position of *Pagameopsis* (Rubiaceae-Rubioideae). *Brittonia* 53: 490-504.
- Reis, C., S. L. Proença y M. Graças Sajo. 2004. Vascularização foliar e anatomia do pecíolo de Melastomataceae do cerrado do Estado de São Paulo, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 18: 987-999.
- Robbrecht, E. 1988. Tropical woody Rubiaceae. *Opera Botanica Belgica* 1: 1-271.
- Robbrecht, E. 1993. Supplement to the 1988 outline of classification of the Rubiaceae. *Opera Botanica Belgica* 6: 173-193.
- Robbrecht, E. y J. F. Manen. 2006. The major evolutionary lineages of the coffee family (Rubiaceae, angiosperms). Combined analysis (nDNA and cpDNA) to infer the position of *Coptosapelta* and *Luculia*, and supertree construction based on *rbcL*, *rps16*, *trnL-trnF* and *atpB-rbcL* data. A new classification in two subfamilies, Cinchonoideae and Rubioideae. *Systematic and Geography Plants* 76: 85-146.
- Roth, I. 1981. Structural patterns of tropical barks. *Encyclopedia of plant anatomy IX*, part 3. Gebruder Borntraeger, Berlín.
- Roth, I. 1996. Microscopic venation patterns of leaves. Berlin.
- Rudall, J. P., R. M. Bateman, M. F. Fay y E. Eastman. 2002. Floral anatomy and systematics of Alliaceae with particular reference of *Gilliesia*, a presumed insect mimic with strongly zigomorphyc flowers. *American Journal of Botany* 89: 1867-1883.

- Rudall, P. J., J. Cunniff, P. Wilkin y L. R. Caddic. 2005. Evolution of dimery, pentamery and the monocarpellary condition in the monocot family Stemonaceae (Pandanales). *Taxon* 54: 701-711.
- Rury, P. M. y W. C. Dickison. 1977. Leaf venation patterns of the genus *Hibbertia* (Dilleniaceae). *Journal of the Arnold Arboretum* 58: 209-256.
- Ruzin, E. S. 1999. *Plant microtechnique and microscopy*. Oxford University Press, New York.
- Sandoval-Zapotitla, E. y T. Terrazas. 2001. Leaf anatomy of 16 taxa of the *Trichocentrum* clade (Orchidaceae: Oncidiinae). *Lindleyana* 16: 81-93.
- SAS, Institute. 1989. *SAS procedure guide*. Release 6.03. Institute, Cary, North Carolina.
- Smith, A. y W. Stern. 1962. Leaf anatomy as an aid in the identification of two Fijian plant species. *Brittonia* 14: 237-247.
- Souza, L. A., I. S. Moscheta y J. H. G. Oliveira. 2004. Comparative morphology and anatomy of the leaf and stem of *Peperomia dahlstedtii* C. DC., *Ottania martiana* Miq. and *Piper diospyrifolium* Kunth (Piperaceae). *Gayana Botanica* 61: 6-17.
- Standley, P. C. 1918. Rubiaceae Part 1. In: *North American Flora*. The New York Botanical Garden 32: 39-94.
- Standley, P. C. 1921. Rubiaceae Part 2. In: *North American Flora*. The New York Botanical Garden 32: 86-157.
- Standley, P. C. y L. O. Williams. 1975. *Flora of Guatemala- Part XI*. *Fieldiana Botany* 24: 1-242.
- Strange, A., P. J. Rudall y C. J. Prychid. 2004. Comparative floral anatomy of Pontederiaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 144: 395-408.
- Swofford, D. L. 1999. PAUP*. *Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods)*. Versión 4.0b4a. Sinauer Associates, Sunderland.
- Taylor, C. M. 2001. Rubiaceae. Pp. 2206--2284 in: Stevens, W.D., Ulloa, C., Pool, A. y Montiel, O. M. (eds.) *Flora de Nicaragua: Angiospermas*. Tomo III. *Monographs in Systematic Botany* 85. Missouri Botanical Garden Press.

- Ter Welle, B. J. H., A. A. Loureiro, P. L. B. Lisboa y J. Koek-Noorman. 1983. Systematic wood Anatomy of the tribe Guettardeae (Rubiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 87: 13-28.
- Terrazas, T. 1994. Wood anatomy of Anacardiaceae: ecological and phylogenetic interpretatio. Ph. D. Dissertation, University of North Carolina-Chapel Hill.
- T. Terrazas, S. Aguilar-Rodríguez y L. López-Mata. (aceptado). Wood anatomy and its relation to plant size and latitude in *Buddleja* L. (Buddlejaceae). *Interciencia*.
- Terrazas, T. y S. Loza-Cornejo. 2003. Anatomía de la madera y alometría de 20 especies de *Stenocereus* (Cactaceae). *Anales del Instituto de Biología. UNAM. Serie Botánica* 74: 195-208.
- Trockenbroodt, M. 1990. Survey and discussion on the terminology used in bark anatomy. *International Association of Wood Anatomists Bulletin* n. s. 11: 141-166.
- Valencia, A. S. y A. Delgado. 1995. Arquitectura de hojas como una herramienta taxonómica en el reconocimiento de individuos de encinos pertenecientes a *Quercus affinis* Scheidw. y *Q. laurina* Humb. & Bonpl. En: Marroquín de la F. J. S. Ed. Seminario Nacional sobre utilización de encinos, pp. 850-859, Universidad Autónoma de Nuevo León Linares.
- Vedcourt, B. 1958. Remarks on the classification of the Rubiaceae. *Bull. Jard. Bot. Bruxelles* 28: 209-290.
- Vedcourt, B. 1976. Rubiaceae Part 1. In: R. M. Polhill (ed.). *Flora of tropical East Africa*. Royal Botanical Garden Kew.
- Wilkinson, H. P. 1979. Cuticle. Pp. 140-155. En: Metcalfe C.R. y L. Chalk (eds.) *Anatomy of the Dicotyledons*. Vol. 1, 2nd ed., Clarendon Press, Oxford.
- Wing, S. 1999. Manual of leaf architecture-morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms. Leaf Architecture Working Group. Washington DC.
- World Checklist of Selected Plant Families. 2006. The Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet; <http://www.kew.org/wcsp/>. Accessed 07 February 2006; 16:30 GMT.

Zhang, S. Y. 1992. Wood anatomy of the Rosaceae. Rijsherbarium Hortus Botanicus.
Leiden.

Apéndices

Apéndice 1. Ejemplares revisados para la descripción morfológica y anatómica de *Plocaniophyllon*. * = hoja y peciolo, ** = madera, corteza, peciolo, hoja y flor.

Colector y número	Herbario	Localidad
D. Martínez <i>et al.</i> 312**	CHAPA, MEXU, UNICACH	Chiapas. Mpio. Pijijiapan, Ejido el Rosario, 300 m antes de llegar al poblado del ejido, orillas del arroyo, 15° 48'N 93° 01'W, 23/iv/2006.
D. Martínez <i>et al.</i> 313**	CHAPA, MEXU, UNICACH	Chiapas. Mpio. Pijijiapan, Ejido el Rosario, 300 m antes de llegar al poblado del ejido, orillas del arroyo, 15° 48'N 93° 01'W, 23/iv/2006.
D. Martínez <i>et al.</i> 314**	CHAPA, MEXU, UNICACH	Chiapas. Mpio. Pijijiapan, Ejido el Rosario, 300 m antes de llegar al poblado del ejido, orillas del arroyo, 15° 48'N 93° 01'W, 23/iv/2006
E. Matuda 17763	MEXU	Chiapas. Mpio. Escuintla, Mt. Ovando, 15° 25' N 92° 32' W.5/v/1948.
E. Matuda 4183	MEXU	Chiapas. Mpio. Escuintla, Mt. Ovando, 15° 25' N 92° 32' W, 1-16/vii/1940.
E. Matuda 418	MEXU	Chiapas Mpio. Escuintla, Mt. Ovando, 15° 25' N 92° 32' W, 16/xii/1936.
E. Matuda 1836*	MEXU	Chiapas Mpio. Escuintla, Mt. Ovando, 15° 25' N 92° 32' W, 9-12/iv/1937
M. Heath & A. Long. 899 *	MEXU	Chiapas Mpio. de Mapastepec. Reserva del triunfo, Pligono 1, cañada Honda 15° 39'N 92° 48' W23/iv/1990.
M. Martínez <i>et al.</i> 66	MEXU	Chiapas. Mpio. de Jitotol, 11 km. Al este de Rayón, rumbo a Tuxtla Gutiérrez, Selva Negra. 30/iv/84.
C. A. Purpus 7019 (ISOTIPO)	MO (http://mobot.mobot.org/W3T)	Chiapas. Finca Mexiquito 15° 06' N16°W, vi/1913

Apéndice 2. Lista de especímenes estudiados en la anatomía de la corteza y la madera, se presentan por tribu y subfamilia *sensu* Robbrecht (1993). Ejemplares depositados en CHAPA y MEXU.

Subfamilia/ tribu	Especies
Rubioideae,	<i>Deppia cornifolia</i> (Benth.) Benth., D. Martínez 241, 242, 243 (CHAPA); <i>D. grandiflora</i> Schlechtendal Bullock H. Ochoterena y C. Gallardo 374 (MEXU). <i>D. guerrensis</i> Dwyer & Lorence, D. Martínez 192, 193, 194 (CHAPA); <i>D. purpusii</i> Standl., D. Martínez 252, 253, 254 (CHAPA).
Hamelieae	<i>Hamelia longipes</i> Standl., J. Barajas M. 197, 203 (MEXU); <i>H. patens</i> Jacquin, D. Martínez 261, 268, 271 (CHAPA); <i>H. versicolor</i> Gray, D. Martínez 302, 303, 304 (CHAPA); <i>H. xorullensis</i> Humb. & Bonpland & Kunth, D. Martínez 298, 299, 300 (CHAPA). <i>Hoffmannia conzathii</i> B. L. Robinson, D. Martínez 177, 178, 179 (CHAPA); <i>H. culminicola</i> Standl. et L.O. Williams, D. Martínez 184, 186, 187 (CHAPA). <i>Omitelia filsepala</i> (Standley) C. Morton, D. Martínez 175, 177, 178 (CHAPA); <i>O. longipes</i> Standley, D. Martínez 236, 237, 238 (CHAPA). <i>Pinarophyllon flavum</i> Brandg., D. Martínez et al., 316, 317, 318 (CHAPA). <i>Plocanophyllon flavum</i> Brandg., D. Martínez et al. 311, 312, 313, 314 (CHAPA). <i>Psychotria chiapensis</i> Standl., I. Manríquez G. 1341, 1507 (MEXU); <i>P. flava</i> Oerst. ex Standl., I. Manríquez G. 1616 (MEXU); <i>P. horizontalis</i> Swartz, D. Martínez y E. Domínguez L. 198, 199, 200 (CHAPA); <i>P. microdon</i> (DC.) Urban, D. Martínez y E. Domínguez L. 205, 206 207 (CHAPA); <i>P. papulensis</i> , I. Manríquez G. 1600 (MEXU), <i>P. sinniarum</i> Standl., I. Manríquez G. 1479, 1258 (MEXU) <i>P. vernacruzensis</i> Lorence & Dwyer, I. Manríquez G. 2508 (MEXU). <i>Bouvardia longiflora</i> , J. Barajas M., P. Solís & A. Salinas 449 (MEXU). <i>B. terrifolia</i> (Cav.) Schltdl., D. Martínez C. 283, 284, 285 (CHAPA).
Cinchonoideae,	
Cinchoneae	<i>Exostema caribaeum</i> (Jacq.) J. Barajas M. y A. Magallanes 136 (MEXU), L. Gómez C. 63 (MEXU), E. Martínez 30587 (MEXU), D. Martínez y E. Domínguez L. 213, 217 (CHAPA); <i>E. mexicanum</i> A. Gray J. I Calzada 2331 (MEXU), E. Martínez 30557 (MEXU), D. Martínez y E. Domínguez L. 195, 197 (CHAPA).
Cinchonoideae,	
grupo <i>Portlandia</i>	<i>Randia aculeata</i> L., E. Martínez 1655 (MEXU), <i>R. capitata</i> DC., L. Abundiz B. 824 (MEXU); <i>R. pterocarpa</i> Lorence & Dwyer, I. Manríquez 1329, 2389 (MEXU); <i>R. tetraacantha</i> , J. Barajas M. 239 (MEXU), L. Gómez C. 92 (MEXU); <i>R. thurberi</i> , J. Barajas M. 229 (MEXU).
Ixoroideae,	
Gardenineae	<i>Hintonia latiflora</i> (Sessé & Moc.) Bullock, J. Barajas M. 111 (MEXU), L. Gómez C. 21 (MEXU); <i>H. Ochoterena</i> y D. Bailey 235 (MEXU). <i>D. Martínez</i> y E. Domínguez L. 201, 202 (CHAPA).
<i>Incerta sedis</i>	<i>Syringantha coulteri</i> (Hooker f. ex Hemsl.) McDowell, D. Martínez 189, 190, 191 (CHAPA).

Apéndice 3. Lista de especímenes que se utilizaron para la diafanización de hojas. La lista de especies se presenta indicando la tribu y subfamilia en la que se clasifican *sensu* Robbrecht (1993). (ver Apéndice 6 para la referencia completa).

Subfamilia / tribu	Especies
Rubioideae, Hamelieae	<i>Deppia cornifolia</i> (Benth.) Benth., D. Martínez 241; <i>D. grandiflora</i> Schlechtendal, F. Ventura A. 19394, Torres C. 2663; <i>D. hintonii</i> Bullock, R.E. Gereau 1075, Torres 5248; <i>D. hamelioides</i> Standl., R. Bye 7362; <i>D. microphylla</i> Greenman, D. Gold 223; <i>D. obtusiflora</i> (Benth.) Benth., D. E. Breedlove 66838; <i>D. purpusii</i> Standl., J.L. Calzada 5470, Hernández-M. 5767; <i>D. tenuiflora</i> Benth., I.A. Vargas 189; <i>D. umbellata</i> Hemsl., J. Fay y Calzada 734. <i>Hamelia axillaris</i> Swartz, M.A. Magaña 3136; <i>H. patens</i> Jacquin, D. Martínez 271, Téllez & Villaseñor 6676; <i>H. rovirosae</i> Wernham, M.G. González-Espinoza 9649; <i>H. versicolor</i> Gray, C. Catalán 3, R. Torres 10017; <i>H. xorrullensis</i> Humb. & Bonpland & Kunth, H. Vibrans 5885, Vega 1738. <i>Hoffmania angustifolia</i> Standley, D. E. Breedlove 33293; <i>H. conzattii</i> B. L. Robinson, T. Wendt <i>et al.</i> 4956; <i>H. culminicola</i> Standl. et L.O. Williams, S. Maya 1173; <i>H. cuneatissima</i> Robinson, R. Cuevas & L. Guzmán. 4185; <i>H. excelsa</i> (Kunth) K. Schum, F. Ventura A. 11095, S. Maya 3305. <i>Omitemia flisepala</i> (Standley) C. Morton, M. Health & A. Long 1173, D. Martínez 175; <i>O. longipes</i> Standley, A. Méndez 285, D. Martínez 136. <i>Pinarophyllon flavum</i> Brandg., E. Matuda 4177, Ventura & López 2053. <i>Plocantophyllon flavum</i> Brandg., D. Martínez <i>et al.</i> 312, E. Matuda 1836, M. Heath y A. Long 899. <i>Psychotria erythrocarpa</i> Schlecht., S. Maya 1735; <i>P. faulucens</i> Lorence & Dwyer, R. Cedillo 3587; <i>P. horizontalis</i> Swartz, D. Martínez- 198; <i>P. microdon</i> (DC.) Urban, D. Martínez 206.
Rubioideae, Psychotrieae	
Cinchonoideae, Cinchonae	<i>Bouvardia chrysanthak</i> Mart., P. Tenorio 1286; <i>B. cordifolia</i> DC., J. Rzedowski 39784, Romero y Tenorio 1286.
Cinchonoideae, grupo Portlandia	<i>Exostema caribaeum</i> (Jacq.) R. & S., E. Carranza 3362 (CHAPA); <i>E. mexicanum</i> A. Gray, H. Hernández 2718(CHAPA).
Ixoroideae, Gardenineae	<i>Randia aculeata</i> L., Castañeda 3996 (CHAPA), Téllez 12663(CHAPA).
Uncariales, Syringaceae	<i>Hintonia latiflora</i> (Sessé & Moc.) Bullock, A. Flores M. 3655(CHAPA), E. Guizar 2812(CHAPA). <i>Syringantha coulteri</i> (Hooker f. ex Hemsl.) McDowell, F.G. Medrano <i>et al.</i> 4659, D. Martínez 191 (CHAPA).

Apéndice 4. Lista de especímenes que se utilizaron para el estudio de la anatomía foliar y del pecíolo. La lista de especies se presenta indicando la tribu y subfamilia en la que se clasifican *sensu* Robbrecht (1993) (ver Apéndice 6, para la referencia completa).

Subfamilia / tribu	Especies
Rubioideae,	<i>Deppaea cornifolia</i> (Benth.) Benth., D. Martínez 241 (CHAPA), J. Rzedowski 16049 (MEXU). R. Hernández <i>et al.</i> 6119 (MEXU), J. Reyes 419 (MEXU); <i>D. grandiflora</i> Schlechtendal, González <i>et al.</i> 1015 (CHAPA, MEXU), S. Maya 4346 (MEXU), F. Ventura 19572 (MEXU), H. Ochoterena y C. Gallardo 374 (MEXU); <i>D. hintonii</i> Bullock, T. B. Croat 47234 (CHAPA), A. Campos 1840 (MEXU), T. B. Croat 46153 (MEXU), R.E. Gereau 1075; <i>D. microphylla</i> Greenman, D. Lorence 4895 (MEXU), J. Rzedowski 23429 (MEXU); <i>D. Gold</i> 223; <i>D. obtusiflora</i> (Benth.) Benth., D. Lorence 4200 (MEXU), D. Lorence 4338 (MEXU), J. Rivera 0965 (MEXU); <i>D. purpusii</i> Standl., J.R. Hernández 5767 (MEXU), D. Martínez 254 (MEXU), J. I. Calzada 5470 (MEXU); <i>D. tenuiflora</i> Benth., I.A. Vargas 189 (MEXU), I. A. Vargas 243 (MEXU); <i>D. umbellata</i> Hensl., J. Fay y Calzada 734 (MEXU), R. Torres 6546 (MEXU), H. Ochoterena <i>et al.</i> 370 (MEXU), M. G. Zola 0390 (MEXU).
Hamelieae	<i>Hamelia axillaris</i> Swartz, E. Martínez 14707 (MEXU). Tabasco: R. H. Magaña y C. Cowan 3136 (CHAPA, MEXU); T. Wendt <i>et al.</i> 4231 (CHAPA, MEXU), O. Zambrano 1026 (CHAPA); <i>H. patens</i> Jacquin, F. Ventura 90 (CHAPA), D. Martínez 167 (CHAPA), S. Maya 1868 (CHAPA); <i>H. rovirosae</i> Wernham, González <i>et al.</i> 796 (CHAPA), M. González <i>et al.</i> 797 (CHAPA); H. Hernández 1508 (CHAPA); <i>H. versicolor</i> Gray, C. Catalán 3 (CHAPA), H. Ochoterena y D. Bailey 217 (MEXU), D. M. Arias y D. Martínez 2198 (MEXU); <i>H. xorullensis</i> Humb. & Bonpland & Kunth, H. Ochoterena y D. Bailey 220 (MEXU); D. Martínez 298 (CHAPA), H. Vibrans 5885 (MEXU).
	<i>Hoffmania angustifolia</i> Standley, D. E. Breedlove 24801 (MEXU), D. E. Breedlove 35293 (CHAPA), A. Log y M. Heath 154 (MEXU); <i>H. conzattii</i> U. Bachem y R. Rojas 891 (CHAPA), E. Martínez <i>et al.</i> 5070 (MEXU), J. Rzedowski 12341 (CHAPA), T. Wendt y M. Ishiki 4956 (CHAPA); <i>H. culminicola</i> Standl. <i>et al.</i> L.O. Williams, D. Martínez 171 (CHAPA); S. Maya 1173 (CHAPA), P. Tenorio y R. Torres 11059 (MEXU); <i>H. cuneatissima</i> Robinson, E. Martínez 5471 & F. Barrie (CHAPA). R. Cuevas & L. Guzmán. 4185 (CHAPA, MEXU), D. Lorence y D. Tejero 4887 (MEXU); <i>H. excelsa</i> (Kunth) K. Schum., S. Maya 3305 (CHAPA). D. Lorence 3890 (MEXU), G. Castillo 12149 (MEXU); <i>H. nicotianaefolia</i> (Mart. & Gal.) L. O. Williams. M. González <i>et al.</i> 1718 (CHAPA), E. Martínez 18864 (MEXU), T. Wendt <i>et al.</i> 4661 (CHAPA).
	<i>Omlentia filisepala</i> (Standley) C. Morton, M. Heath & A. Long 771 (MEXU), M. Heath Y A. Long 1173 (MEXU), D. Martínez 275 (CHAPA). <i>O. longipes</i> Standley. F. Lorea 2048 (MEXU), D. Martínez 236 (CHAPA), A. Méndez 285 (MEXU).
	<i>Pinarophyllon flacuum</i> Brandg., D. E. Breedlove 30795 (MEXU), D. Martínez 317, 318 (CHAPA), E. Ventura y E. López 2053 (MEXU).
	<i>Plocamiohyllon flacuum</i> Brandg., M. Heath y A. Long. 899 (MEXU), D. Martínez 312,313, 314 (CHAPA), E. Matuda 17763 (MEXU).

- Rubioideae,**
Psychotrieae
Psychotria erythocarpa Schlecht. C. Catalán y F. Terán 709 (CHAPA). S. Maya 1691 (CHAPA). S. Maya 1753 (CHAPA); *P. faxluceus* Lorence & Dwyer. R. Cedillo 3587 (CHAPA), S. Sinaca 579 (CHAPA). *P. horizontalis* Swartz. E. Martínez 9030 (MEXU). D. Martínez 200 (CHAPA), J. A. S. Magallanes 3687 (CHAPA); *P. microdon* (DC.) Urban. E. Martínez 27882 (MEXU), E. Palacios 1995 (CHAPA, MEXU), D. Martínez 205 (CHAPA).
- Cinchonoideae,**
Cinchoneae
Bouvardia cordifolia DC. H. Vibrians 4932 (CHAPA), J. Rzedowski 39784 (MEXU), A. Campos & L. Cortés 2203 (MEXU); *B. chrysantha* Mart. P. Tenorio et al. 1286 (CHAPA), R. Torres 9951 (MEXU); J. A. López y S. E. Hernández 1277 (CHAPA); *B. tenuifolia* (Cav.) Schlttdl. M. Martínez 58 (CHAPA), D. Martínez 284 (CHAPA), J. Rzedowski 38901 (CHAPA).
- Cinchonoideae,**
grupo *Portlandia*
Exostema caribaeum (Jacq.) C. Chan 7698 (CHAPA), D. Lorence 3036 (CHAPA), E. Carranza 3362 (CHAPA); *E. mexicanum* A. Gray. E. Martínez 29166 (CHAPA), E. Martínez 29719 (MEXU), A. Chamé et al. 159 (CHAPA), H. Ochoterena et al. 289 (MEXU).
- Ixoroideae,**
Gardenineae
Randia aculeata L. E. Domínguez y H. Ochoterena 1775 (MEXU), O. Téllez 12663 (CHAPA), T. Wendt et al. 3131 (CHAPA); *R. tetraacantha* (Cav.) DC. D. Martínez 309 (CHAPA), H. Iltis et al. 29682 (CHAPA).
- Incerta sedis***
Hintonia latiflora (Sessé & Moc) Bullock. A. Flores 3655 (CHAPA), D. Martínez y E. Domínguez 201 (CHAPA), H. Ochoterena y D. Bailey 224 (MEXU), A. Flores y O. Gutiérrez 511 (CHAPA); *H. octomeria* (Hemsl.) Bullock. H. Ochoterena e H. Flores 168 (MEXU).
- Syringantha coulteri* (Hooker F. ex Hemsl.) McDowell. D. Martínez 190 (CHAPA), F. G. Medrano et al. 9631 (MEXU). E. Ventura y E. López 7989 (MEXU), Mora 5314 (MEXU).
-

Apendice 5. Lista de especímenes estudiados en la anatomía floral, se presentan por tribu y subfamiliae *sensu* Robbrecht (1993). Ejemplares depositados en CHAPA y MEXU.

Subfamilia / tribu	Especies
Rubioideae, Hamelieae	<i>Deppia cornifolia</i> (Benth.) Benth., D. Martínez 241, 242, 243 (CHAPA); <i>D. grandiflora</i> Schlechtendal Bullock; <i>D. guerrerensis</i> Dwyer & Lorence, D. Martínez 192, 193, 194 (CHAPA); <i>D. purpusii</i> Standl., D. Martínez 252, 253, 254 (CHAPA). <i>Hamelia longipes</i> Standl., D. Alvarez y G. Aguilar 6213 (MEXU); <i>H. patens</i> Jacquin, D. Martínez 261, 268, 271 (CHAPA); <i>H. versicolor</i> Gray, D. Martínez 302, 303, 304 (CHAPA); <i>H. xorullensis</i> Humb. & Bonpland & Kunth, D. Martínez 298, 299, 300 (CHAPA). <i>Hoffmannia conzattii</i> B. L. Robinson, D. Martínez 177, 178, 179 (CHAPA); <i>H. culminicola</i> Standl. et L.O. Williams, D. Martínez 184, 186, 187 (CHAPA). <i>Omittemia flisepala</i> (Standley) C. Morton, D. Martínez 175, 177, 178 (CHAPA); <i>O. longipes</i> Standley, D. Martínez 236, 237, 238 (CHAPA). <i>Pinarophyllon flavum</i> Brandg., D. Martínez 316, 317, 318 (CHAPA). <i>Plocaniophyllon flavum</i> Brandg., D. Martínez et al. 311, 312, 313, 314 (CHAPA).
Rubioideae, Psychotriaceae	<i>Psychotria horizontalis</i> Swartz, D. Martínez y E. Domínguez L. 198, 199, 200 (CHAPA); <i>P. microdon</i> (DC.) Urban, D. Martínez y E. Domínguez L. 205, 206 207 (CHAPA).
Cinchonoideae, Cinchoneae	<i>Bourardia tenuifolia</i> (Cav.) Schltdl., D. Martínez 283, 284, 285 (CHAPA).
Cinchonoideae, grupo <i>Portlandia</i>	<i>Exostemma caribaeum</i> (Jacq.) L. Gómez C. 63 (MEXU), E. Martínez 30587(MEXU); <i>E. mexicanum</i> A. Gray J. I Calzada 2331 (MEXU), E. Martínez 30557 (MEXU).
Ixoroideae, Gardenineae	<i>Randia aculeata</i> L., E. Domínguez y H. Ochoterena, 1779 (MEXU); E. Martínez 1655 (MEXU).
<i>Uncerta sedis</i>	<i>Hintonia latiflora</i> (Sessé & Moc.) H. Ochoterena, 224 (MEXU); H. Ochoterena y D. Bailey 235 (MEXU). D. Martínez y E. Domínguez L. 201 (CHAPA). <i>Syringantha coulteri</i> (Hooker f. ex Hemsl.) McDowell, D. Martínez 189-191 (CHAPA).

Apéndice 6. Especímenes examinados para el estudio de los caracteres morfológicos. Acrónimos de acuerdo a Holmgren *et al.* (2004).

Bouvardia chrysantha. GUERRERO: Mpio. Zirándaro, los Parajes, 14/v/94, Calónico *et al.* 15393 (MEXU); Mpio. Eduardo Neri, cañada Carrizalillo, a 2 km al Ede Amatitlán, 11/viii/94, Cruz 95 (MEXU); Mpio. Chichihualco, El carrizal 9 km al E de Iyotla, carr. a Filo de Caballo, 12/viii/82, Romero & Tenorio 1286 (CHAPA); Mpio. La Unión, en el Bálsamo, 32 km NE del Vallecito de Zaragoza, 24/vii/85, Soto *et al.* 9712 (MEXU); Mpio. Chilpancingo, 18 km al NW de Chilpancingo, Téllez 4545 (MEXU); Mpio. Taxco, Cerro Casallas, las Martelas 1.5 km al NE de Taxco, 13/vii/87, Torres 9951 (MEXU). MEXICO: Mpio. Ixtapan de la Sal, Barranca de Nenetzingo, carr. libre Toluca-Ixtapan, 10/i/99, López & Hernández 1277 (CHAPA); Cerro de los capulines Palmar Chico, 26/viii/54, Matuda 31342 (MEXU); Cerro de Ixtapan de la Sal, 26/ix/54, Matuda 31711 (MEXU). JALISCO: Mpio. Bolaños, arroyo del Estafiate, 1 km al SW de las Berenjenas o a 6 km del crucero Bolaños-los Amoles, 3/vii/96, Flores-F. & Calónico 4626 (MEXU); Mpio. Tapalpa, 15.5 km al S de Tapalpa, 29/vi/81, Lott 410 (MEXU). ***B. cordifolia***. MEXICO: Mpio. Tejupilco, Reserva Estatal de la sierra de Nanchititla, 3/ix/94, Vibrans 4932 (CHAPA). MICHOACÁN: Mpio. Morelia, Filtros Viejos, camino a San José de las Torres, 9/vi/86, Martínez 1393 (MEXU); Mpio. Puruándiro, 5 km al N de Puruándiro carretera a Huipana, 19/vii/91, Pérez & García 2177 (MEXU); Mpio. Morelia, Filtros Viejos, aproximadamente a 2 km de Morelia, 20/vii/91, Pérez *et al.* 2199 (MEXU); Mpio. Morelia, Filtros Viejos cerca del Rincón, 3/vi/86, Rzedowski 39784 (CHAPA, MEXU); Cerca de Puerto de los Copales, 8 km al E de Morelia sobre la carretera a Mil Cumbres, 17/vii/86, Rzedowski 39907 (MEXU). OAXACA: Mpio. San Jerónimo Coatlán, 11.5 km al Sw de San Jerónimo brecha a Piedra larga, 17/viii/88, Campos & Cortés 2203 (MEXU); La cueva, 0.5 km al N de la Barranca del Pájaro o 20 km al N de Putla, 9/vi/85, Torres & García 6710 (MEXU). ***B. longiflora***. VERACRUZ. Mpio. San Andrés Tuxtla, Estación de Biología los Tuxtlas, J. Barajas M., P. Solís & A. Salinas 449 (MEXU). ***Bouvardia ternifolia*** (Cav.) Schltld. HIDALGO. Mpio. Pachuca, 3 km al SE de Pachuca, 20° 07'N 98° 44'W, 16/oct./83, M. Martínez 58 (CHAPA); Mpio. de Molango, carr. Molango-Tlanchinol, D. Martínez-Cabrera 283, 284 (CHAPA). MICHOACÁN. Colonia Lázaro Cárdenas, cerca de Tzintzuntzan, 19° 42'N 101° 11'W, 6/aug./85, J. Rzedowski 38901 (CHAPA).

Deppea cornifolia (Benth.) Benth. GUERRERO. Mpio. Chilpancingo, Portrerillo, 2 km el E de Omiltemi camino a Chilpancingo, 17° 33'N 99° 40'W, 23/jul./05, D. Martínez 241, 242, 243 (CHAPA); 2 km al E de Omiltemi, camino a Chilpancingo, 17° 33'N 99° 40'W, 2/nov./62, J. Rzedowski 16049 (MEXU). HIDALGO. Mpio. Molango, 9 km al N de Ismolintla, 20° 45'N 98° 45'W, 11/apr./81, R. Hernández *et al.* 6119 (MEXU); OAXACA. Mpio. San Juan Mixtepec, 17° 18' N 97° 47' W , 13/jul./88. J. Reyes 419 (MEXU). ***D. grandiflora***. Schlechtendal. CHIAPAS. Mpio. Huixtán, Monte Bonito (Pitank'in), 18/vi/89, González- E. *et al.* 685 (CHAPA); Mpio. San Cristóbal, estación biológica Huitepec-Pronatura, 23/iv/91, González *et al.* 1015 (CHAPA, MEXU). OAXACA. Mpio. San Miguel Chimalapa: Cima del cerro Salomón al NO de Benito

Juárez ca. 44 km en línea recta al N de San Pedro Tapanantepec, 7/iv/86, *Ishiki* 1439 (CHAPA); Dto. Ixtlán, Sierra de Juárez ruta 175 a Tuxtepec, 16/iv/82, *Lorence* 4044 (CHAPA, MEXU); Mpio. San Miguel Chimalapa, cerro Guayabitos al NO de Benito Juárez ca. 41 km en línea recta al N de Tapanantepec, 5/IV/86, *Maya* 3096 (CHAPA); Mpio. San Miguel Chimalapa, cerro Sabinal ca. 1.5 km al SO del cerro Guayabitos, ca. 3 km en línea recta al NNO de Díaz Ordaz, ca. de 40 km en línea recta al N de San Pedro Tapanantepec 4/iv/87, *Maya* 4346 (MEXU); Mpio. San Miguel Chimalapa, Arroyo el Faisán al NO del cerro Sabinal, ca. 4-5 km en línea recta al NE de Díaz Ordáz, 3/iii/87, *Maya* 4229 (CHAPA); 9.6 km al SO del Cerro el vidrio, carr. Oaxaca-Puerto Escondido, 1/viii/94, *Torres* 5826 (MEXU); Dto. Mixe. 43 km al W de la desviación a Zacatepec, 23/iv/83, *Torres & Cedillo* 2663 (MEXU). VERACRUZ. Mpio. Las Minas, acueducto donde baja el Río Frío, 7/vii/, *Durán & Garibay* 473 (MEXU); Mpio. Chocomán, 3.2 km al SW de Chocomán y la disyunción con Fortín-Huatusco, camino a Xocotla, 18/xi/81, *Nee* 23329 (MEXU); Mpio. Banderilla, 3 km al S de las Piletas, 29/i/77, *Márquez* 933 (MEXU); Mpio. Acajete, Mazatepec, 15/ii/82, *Ventura* 19394 (MEXU); Mpio. San Andrés, a orillas del río que está a 800 m de Agüita Fría, en la comunidad de Rancho Viejo, Tlalnehuayocan, 1440 msnm, 19° 31' 21"N 96° 59'19"W, 25/feb./05, *H. Ochoterena & C. Gallardo* 374 (MEXU). *D. guerrerensis* Dwyer & Lorence. GUERRERO. Mpio. Chilpancingo, Omiltemi, Cañada de Agua Fría 1 km al O de Omiltemi, 17° 33' N 99° 40' W, 20/may/05, *D. Martínez* 192, 193, 194 (CHAPA); Ladera con encinos y mesófilos a 2 km W de Omiltemi, 2175 msnm, 17° 33' 14.6''N 99° 41' 55.3''W, 25/mar./03, *H. Ochoterena & D. Bailey* 335 (MEXU). *D. hamelioides*. CHIHUAHUA. Mpio. Batopilas arroyo la Bufa, al S de Barranca de Batopilas, 29/xii/ 76, *Bye* 7362 (MEXU). NAYARIT. Mpio. Ahuacatlán, 10 km al S de Ahuacatlán camino a Amatlán, 19/x/86, *Téllez* 9869 (MEXU). *D. hintonii* Bullock. CHIAPAS. Along Highway between Huixtla and Motozintla de Mendoza in vicinity of El Rosario, ca. 6 miles SW of Motozintla, 10/ii/89, *Croat* 47234 (CHAPA). OAXACA: Mpio. San Jerónimo Coatlán, 17.9 km al SW de San Jerónimo Coatlán, 17/v/80, *Campos* 1840 (MEXU); Along Highway 175, in the vicinity of the Galera (ca. 500 m south), 2.1 miles N of turn-off to Pluma Hidalgo, 9.6 miles S of Puente Jaltenango, *Croat* 46153 (CHAPA); Mpio. de Mixistlán, 1 km al N de Mixistlán sobre el camino a Totontepec, 4/iv/84, *Gereau et al.* 2075 (MEXU); Cerro Espino, Finca Montecristo entrando por Chacalapa, 5 km al N de Pochutla, 31/v/ 84, *Torres* 5248 (MEXU). *D. miahuatlana* Lorence. OAXACA. Mpio. San Jerónimo Coatlán 19 km al SW de San Jerónimo brecha a Piedra Larga 16° 12' 00"N 96° 57' 00"W, 13/aug./91, *A. Campos & L. Cortés* 2260 (MEXU); Dto. De Miahuatlán 17.9 km al SO de san Jerónimo Coatlán carr. Miahuatlán-Piedra Larga 16° 12' 00"N 96° 57' 00"W, 13/dec./87 *R. Torres & A. Campos* 10847 (MEXU); Camino de San Gabriel Mixtepec a Miahuatlán, 20 km al SW de San Jerónimo Coatlán, rumbo a Piedra Larga, 2 km después de pasar la desviación a Honduras, 1770 msnm, 16° 12' 12.8"N 96° 56' 49.2"W, 22/mar./03, *H. Ochoterena & D. Bailey* 331 (MEXU). *D. microphylla*. Greenman. HIDALGO: Mpio. Tenango de Doria, el Cirio 8 km al E de Tenango de Doria, 20/v/82, *Hernández-M.* 7321 (MEXU); Mpio. Tenango de Doria, camino de Tenango de Doria al Cirio, 9/xi, *Lorence* 4895 (MEXU); Mpio. Tulancingo, 9 km al W de Huauchinango,

1/xi/66, *Rzedowski* 23429 (MEXU). PUEBLA: Mpio. Huauchinango, 5/v/52, *Gold* 223 (MEXU); Mpio. Huauchinango, 5/v/52, *Gold* 216 (MEXU); Mpio. Huachinango, 25/iii/45, *Miranda* 3397 (MEXU); Mpio. Huauchinango, el Paraíso, 8 km al N de Huauchinango, 1/iv/73, *Moreno* 91 (MEXU); Mpio. Huauchinango, 6/iv/14, *Salazar s/n* (MEXU). ***D. obtusiflora*** (Benth.) Benth. OAXACA: Mpio. San Juan Juquilla, 4 km al S del entronque Juquilla-Talea, cerro Virgen de los Pobres, 29/x/96, *Aguilar* 895 (MEXU); Mpio. San Juan Yalina, Pto. Villa Alta, 10 km al NE de Maravillas hacia Juquilla, 12/i/98, *Blanco* 426 (MEXU); 35 km al N de Ayutla al camino de Mitla Choapán, al N del Cerro Zempoaltepetl, *Breedlove* 65903 (MEXU); Dto. Ixtlán, Sierra de Juárez camino de Calpulalpan a Llano Verde ca. de 12 km al NW de Calpulalpan, 18/iv/82, *Lorence & Cedillo* 4201 (MEXU); Dto. Villa Alta, camino a Xiacui a Talea de Castro, 18 km al S de Talea, 29/v/83 *Lorence & Cedillo* 4090 (CHAPA, MEXU); Dto. Mixe cerca de la desviación a Mixistlán de Mitla a Totontepec, 10/xi/83, *Lorence* 4338 (MEXU); Dto. De Ixtlán, Sierra de Juárez, camino Calpulalpan a Llano Verde ca. de 12 km al NW de Calpulalpan, 17° 20'N 96° 33'W, 29/may/83, *D. Lorence* 4200 (MEXU); Dto. Mixe detrás del cerro de la Mitra a 6 km de Totontepec, 23/i/83, *Ramírez* 77 (CHAPA); Mpio. Totontepec. Totontepec, 1/iii/98, *Rivera* 0956 (MEXU); About of 58 mi NE of Mitla on road to Totontepec, along roadside, 11/i/89, *Woodruff et al.* 238 (CHAPA). ***D. purpusii*** Standl. HIDALGO: Mpio. Tianguistengo, 4 km al oeste de Tianguistengo, 25/iv/85, *Hernández-M.* 5767 (MEXU); Mpio La Misión al NE de Jacala, 27/x, *Breedlove* 59387 (MEXU); Mpio. Tepehuacán de Guerrero, Zacatlamaya, 12/iv/67, *Puig* 2075 (MEXU); Mpio. Zacualtipán, en los alrededores de Zacualtipán, 10/vii/60, *Rzedowski* 12508 (MEXU); Mpio. Zacualtipán, Ejido la mojonera a 8 km de Tlahuelompa, Paraje el Hayal, 20° 37'N 98° 36''W, 28/jul./05, *D. Martínez* 252, 253 254 (CHAPA); Mpio. Jacala, la caseta, 0.5 km al E de Rancho Viejo, 4/vi/82, *Tenorio* 554 (MEXU). QUERÉTARO: Mpio. Landa, 1 km al NE del Humo, 23/xi/88, *Rubio* 313 (MEXU); SAN LUIS POTOSÍ: Mpio. Xilitla, iii/53, *Paray* 329 (MEXU); Mpio. Xilitla, 5 km al NE de Aguacatlán, 30/viii/57, *Rzedowski* 9253 (MEXU). VERACRUZ: Mpio. Huayacocotla, Agua de la Calabaza, carr. Huayacocotla-Chicontepepec, 20/vii/79, *Calzada* 5470 (MEXU); Mpio. Huayacocotla, la Barranca a un lado del rancho Helechales, en el arroyo Helechales, 10/ii/80, *García* 179 (MEXU); Mpio. Huayacocotla, 1 km al E de Viborillas, 16/i/84, *Nee & Taylor* 29043 (MEXU); Mpio. Huayacocotla, Agua de la Calabaza entre Helechales y el Ocote, 10/ii/80, *Palma* 28 (MEXU). ***D. pubescens*** Helms. OAXACA. Mpio. San Jerónimo Coatlán. Dto. Miahuatlán, 16° 11'N 97° 00'W., *A. Campos & J. Reyes* 1333 (CHAPA); Camino de San Gabriel Mixtepec a Miahuatlán, rumbo a Piedra Larga, sobre la desviación a Progreso, 11 km SE de Piedra Larga, 1285 msnm, 16° 10' 23.7''N 96° 59' 49''W, 22/mar./03, *H. Ochoterena & D. Bailey* 333 (MEXU); 17 km al SE de Piedra Larga, camino a Progreso, 16° 20'N 96° 35'W, *R. Torres* 1403 (MEXU). ***D. tenuiflora*** Benth. VERACRUZ. Mpio. Huayacocotla, entre los Ocotes y Agua de la calabaza, 20° 39'N 98° 26'W, 17/feb./80, *I. A. Vargas* 189 (MEXU). Mpio. Huayacocotla, entre Helechales y Agua de la calabaza, 20° 36'N 98° 28'W, 2/may/80, *I. A. Vargas* 243 (MEXU). ***D. umbellata*** Helms. OAXACA: Mpio. Valle Nacional, cerro el Mirador 15 km al NW de Valle Nacional, 27/iv/93, *Ibarra et al.* 3841 (MEXU); Mpio. Huautla, 5 km al

NW de Huautla hacia Teotitlán, 12/iii/85, *Torres 6546* (MEXU). VERACRUZ: Mpio. Tonayán, 5/i/93, *Avendaño & Durán 3038* (MEXU); Ladera sobre la carretera Xalapa-Naolinco, entre la desviación a Nisantla y la desviación a Tonayán, 15 km E de Naolinco, 1310 msnm, 19° 37' 24.7"N 96° 56' 22.6"W, 24/feb./05, *H. Ochoterena et al. 370* (MEXU); Mpio. Juchique, cerro de Villa Rica, 6/v/81, *Castillo et al. 1736* (MEXU); Mpio. Huayacocotla, Sierra de Chiconquiaco, 29/vi/77, *Fay & Calzada 734* (MEXU); Mpio. Misantla, Cañada el Huerfano, 6 km al NW de Santa Rita, 30/iv/82, *Fernández 1086* (MEXU); Mpio. Yecuatla, *Nee et al. 26337* (MEXU); Mpio. Banderilla, Banderilla, 27/iii/70, 20/iv/83, *Ventura 739* (MEXU); Mpio. Xalapa, cerro Macuiltepec, 8/v/96, *Zola et al. 0390* (MEXU).

Exostema caribaeum (Jacq.). CAMPECHE: Mpio. de Calakmul Calakmul, *E. Martínez 30587* (MEXU), GUERRERO: Mpio. Eduardo Neri, El Palmar, 1 km al N, 14/v/94, *Calónico 1118* (MEXU). JALISCO: Mpio. La Huerta, Estación Biológica de Chamela, 17/xi/82, *Magallanes 3892* (CHAPA); Mpio. La Huerta, Estación de Biología Chamela, *J. Barajas M. & A. Magallanes 136* (MEXU). OAXACA: Mpio. Asunción, Ixtaltepec, 30/vii/95, *Gallardo & Pérez García 1507* (MEXU); Distrito de Juchitán, Ruta 185 La Ventosa a Matías Romero, ca, de 10 km al N de la Ventosa, 10/xii/80, *Lorence 3036* (CHAPA); Mpio. Santa María Huatulco, Distrito de Pochutla, Bahía Conejos, 0.5 km al NE del arroyo que cruza la carretera costera, 18/ix/99, *Salas 2359* (CHAPA); Mpio. Buenos Aires, rumbo al cerro el arena, 18/viii/85, *Martínez 74* (MEXU); Mpio. Sta. María Guienagati, 3 km al N de Santa María, 27/viii/91, *Campos 3844* (MEXU). MORELOS: Mpio. Jojutla, El Higueron, Campo Lagartos, *García 130* (MEXU). OAXACA: Distrito de Juchitán, Ruta 185 La Ventosa a Matías Romero, ca, de 10 km al N de la Ventosa, 16° 32'N 94° 50'W, 10/dec./80, *D. Lorence 3036* (CHAPA). QUERETARO: Mpio. Cadereyta, arroyo carneros, 3.6 km al NW de la Mora por la carretera a San Joaquín 29/ix/96, *Zamudio & Pérez 10040* (CHAPA), Mpio. Jalpan, 3 km al E de Tanchanaquito, 7/viii/91, *Carranza 3362* (CHAPA). QUINTANA ROO: Mpio. Felipe Carrillo Puerto, km 3.5 carr. Vieja Vigía Chico-F. Carrillo Puerto, 13/xi/85, *Villanueva 497* (CHAPA). YUCATÁN: Mpio. Celestum, Reserva estatal el Palmar, rumbo a rancho amigos, 23/iv/92, *Chan 7667* (CHAPA); Mpio. Celestum, Reserva estatal el Palmar, rumbo a rancho amigos, 13/v/92, *Chan 7698* (CHAPA). *E. mexicanum* A. Gray. CAMPECHE: Mpio. de Calakmul Calakmul, *E. Martínez 30557* (MEXU), Mpio. Calakmul, 9 km al E de ley de Fomento agropecuario, camino a dos naciones, 5/viii/97, *Martínez 28090* (CHAPA, MEXU); Mpio. Calakmul, 10 km al SE de Ley de Fomento Agropecuario, camino a Dos Naciones, 23/x/97, *Martínez-S. 29166* (CHAPA). CHIAPAS: Mpio. Ocozocoautla de Espinoza, Rio de la Venta at the Chorreadero near Derna, 16/xii/72, *Breedlove 30343* (CHAPA); Mpio. Trinitaria, orilla de la laguna Colón, 12 km de la car. Comalapa-Comitán, 23/vii/94, *Chamé et al. 159* (CHAPA); Mpio. Tuxtla, el Zapotal al S de Tuxtla, 30/vii/91, *Palacios 1954* (MEXU); Mpio. Ocosingo, zona arqueológica de Yaxchilán, 25/viii/98, *Rincón 1025* (MEXU). OAXACA: Mpio. Sta. María Chimalapa, *Medina et al. 430* (CHAPA); Terracería hacia San Luis del Río, 21 km SE de San Pedro Totolapan (carretera Oaxaca - Santo Domingo Tehuantepec), 1105 msnm, 16°42'09.8"N, 96°11'39.6"W, 16/nov./01, *H. Ochoterena et al. 289* (MEXU). QUINTANA ROO: Mpio. Othón P. Blanco, 18

km al NO de estero Franco, *Cabrera* 6655 (MEXU). TAMAULIPAS: Mpio. Tula, Ejido Allende (Aniceto Medrano), 30 km al NW de Ocampo, 19/vi/85, *Hernández* 1395 (CHAPA); Mpio. Gómez Farías, ca. 2 km de Gómez Farías, *Hernández* 2718 (CHAPA). VERACRUZ: Puente Nacional de Veracruz, Barranca Pachuquilla, 21/vi/82, *Valiente & Viveros* 218 (CHAPA). YUCATÁN: Mpio Tzucacab, 3 km al SW de Noh Bec, *Feliciano & Yam* 412 (MEXU).

Guettarda combosii Urban. CAMPECHE: Mpio. de Calakmul, a 6 km al SE del nuevo centro de población ejidal Ley Fomento Agropecuario. 5/viii/97, *E. Martínez et al.*, 28055 (CHAPA). CHIAPAS: Mpio. de Ocosingo, Boca Chajul, 500 m al SE del poblado. 22 x/92, *G. Domínguez* 534 (CHAPA), *S. Sinaca* 2720 (CHAPA). Yucatán: *E. Hernández* X. 296 (CHAPA). *G. elliptica* Swartz. CAMPECHE: Mpio. de Calakmul, 4 km al N de Xpujil camino a Dzibalchen. 11/viii/97, *E. Martínez et al.*, 28358 (CHAPA). YUCATÁN: *E. Hernández* X. 251 (CHAPA), Mpio. de Yaxcabá, 1 km al N de Yaxcabá, 20/ix/81, *C. Illsley* 1215 (CHAPA), Mpio. de Abalá, 4 km al E de Tenozón, *G. Pérez* 333 (CHAPA). *G. filipes* Standley.. CAMPECHE: Mpio. de Calakmul, 6 km al S de la entrada a Calakmul, 16/x/97, *E. Martínez et al.*, 28842 (CHAPA). OAXACA: Dto. De Juquila a 6 km al N del entronque de la carr. Pinotepa a Puerto Escondido, camino a San Pedro Tutotepec, 22/vi/82, *R. Cedillo* 1513 (CHAPA). *G. gaumeri* Standley. CAMPECHE: Mpio. de Calakmul, 34 km al S de la caseta de entrada a Calakmul. 9/ix/97, *E. Martínez et al.*, 28255 (CHAPA), *E. Martínez & D. Alvarez* 27492 (CHAPA), *E. Martínez* 27102 (CHAPA). *G. macrosperma* J. D. Smith. OAXACA: El Vado a 1 km al W del entronque a San Sebastián carr. Oaxaca- Puerto Escondido, 16 v/82, *R. Torres et al.*, 420 (CHAPA); VERACRUZ: Mpio. de Santa María Chimalapa, cañada al N de Paso de la Garza del río Portamonedas ca. de 42 km en línea recta al N de San Pedro Tapanantepec, 30/vii/85. *S. Maya* 1947 (CHAPA).

Hamelia axillaris. Swartz. CHIAPAS: Mpio. Rayón, en la Selva Negra 10 km al arriba de Rayón Mezcalapa, 13/vii/72, *Breedlove* 26120 (CHAPA, MEXU); Mpio. Ocosingo, en Lacanja-Chanzayab a 25 km al NW de cruceo Corozal por el camino Palenque-Boca Lacantum, 7/ix/85, *Martínez-S.* 13419 (MEXU); Mpio. Ocosingo, 2 km al SE de Nuevo Guerrero, camino Palenque-Boca Lacantum, 27/ix/85, *Martínez-S.* 14707 (MEXU); Mpio. Ocosingo, en la Sierra Cojolite ca. de 8 km al W del cruceo Corozal y a 7 km al E de Bonampak, 20/ix/84, *Martínez-S.* 7664 (MEXU). OAXACA: Mpio. Santa María Chimalapa, Río Milagro al S de Santa María Chimalapa, 5/vii/84, *Hernández* 192 (CHAPA); Mpio. Santa María Chimalapa, Loma al E de Paso Antonio del Río Chimalapilla, ca. de 16 km al E de Santa María, 27/vii/85, *Hernández* 1392 (CHAPA); Mpio. Santa María Chimalapa, 13 km al SE de Santa Rita, 26/ix/85, *Hernández* 1618 (MEXU); Mpio. Santa María Chimalapa, Cerro Azul Escalopa ca. De 8 km al SO de Santa María, al S del camino Lázaro Cárdenas, 19/x/85, *Hernández & González* 1682 (CHAPA). TABASCO: Mpio. Tacotalpa cerro arriba del ejido Zunú, 24/vii/80, *Magaña* 3136 (CHAPA, MEXU). VERACRUZ: Mpio. Minatitlán, Lomas bajas 2-4m al sur de Uxpanapan, 20/x/83, *Wendt et al.* 4231 (CHAPA, MEXU); Veracruz, mpio. Jesús Carranza, 1.5 km al N del poblado F. J. Mina, 31/x/83, *Zambrano & Vázquez* 1042 (CHAPA, MEXU); Mpio. Jesús Carranza, 15 km al N del poblado 2, F. J. Mina, 31/x/86, *Zambrano* 1026 (CHAPA); Mpio.

Jesús Carranza, 15 km al N del poblado 2, F. J. Mina, 23/vi/84, *Zambrano* 1277 (CHAPA). *H. patens*. CAMPECHE. Mpio. Champotón 8 km después de Yohaltún, *Chan & Burgos* 292 (MEXU). CHIAPAS: Mpio. Amatenango del Valle, Pueblo Viejo, *Gómez* 572 (MEXU); 17 km al SE de Chiapa de Corzo, rumbo a San Cristóbal de las Casas, *Téllez & Villaseñor* 6676 (MEXU); Mpio. Cacahoatlán, Monte Bello, 19/iv/85, *Ventura* 1540 (CHAPA); Mpio. Tapachula, San Diego, 1/viii/84, *Ventura* 90 (CHAPA); Mpio. Cacahoatlán, la Soledad, *Ventura & López* 1303 (MEXU); Mpio. Tapachula, el Roble, *Ventura & López* 1358 (MEXU). GUERRERO: Mpio. Quechultenango, comunidad Coscadilla, orillas del Río Azul, 3/vii/05, *Figueroa* 27 (CHAPA). HIDALGO: Mpio. SW de Tamazunchale, 3,1 km al SW de la carr. 85 of San Luis Potosí, 26/x/85, *Bartholomew* 3469 (MEXU); Mpio. Huejutla, Tehuetlán, carr. Huejutla-Tlanchinol, *Martínez* 171 (CHAPA). OAXACA. Mpio. Santa María Chimalapa, Río Milagro, ca. de la desembocadura del Arroyo Sangre, ca. de 2 km al SE de Sta. María, 31/viii/85, *González* 5 (CHAPA); Mpio. Santa María Chimalapa, ca. de 5 km al NE de Sta. María por la vereda al Paso Lagarto del Río del Corte, 18/vii/85, *Hernández* 1344 (CHAPA); Mpio. Santa María Chimalapa, Arroyo Piedras Anchas, afluente del Río Portamonedas que desemboca ca. de 6 km en línea recta al NE de Benito Juárez, aguas abajo del arroyo Chirimoyal, 5 /vii/85, *Maya* 1868 (CHAPA). QUINTANA ROO: Chetumal Zoológico y Jardín Botánico Payo Obispo, 27/v/88, *Herrera* 125 (MEXU); Mpio. Felipe Carrillo Puerto, 7 km carr. Vigía Chico-F. Carrillo Puerto, 25/v/85, *Villanueva* 312 (CHAPA). TABASCO: Mpio. Tacotalpa km. 18 de la desviación hacia Oxolotlán de la carr. a Tapijulapa, 9/x/85, *Magaña* 1282 (MEXU). YUCATAN: Mpio. Tekom alrededor del poblado de Xochachua, *Chan et al.* 1836 (MEXU); En huertas familiares del Ejido Yaxcabá, ubicado en el Centro-Sur de Yucatán, viii/81, *Vara* 2 (CHAPA). *H. versicolor*. GUERRERO: Mpio. Iguala, Cañón de la Mano entre los Amates y el Naranja, 10 km al N de Iguala, 19/vii/86, *Catalán* 3 (CHAPA); Mpio. Tecpan, terracería a Santa María y la Hacienda, 3-6 km al N de Techan, 12/xi/79, *Koch et al.* 79274 (CHAPA); Mpio. Eduardo Neri, Axaxcoalco 8 km al Sur, 4/vii/94, *Valencia* 1123 (MEXU); Mpio. San Marcos Tecomate, Manchal a 6 km al NW de Cortéz, Brecha a el Tamarindo, 31/i/83, *Tenorio* 3148 (MEXU); Mpio. Huitzuco, 4 km al E de Huitzuco, por la carretera a Atenango, 13/ix/85, *Soto* 10526 (MEXU). JALISCO: Mpio. Guadalajara al E del camino a la Hidroeléctrica, *Carvajal* 291 (MEXU); Estación Biológica de Chamela, lecho del río, 18/ix/86, *Delgado et al.* 107 (CHAPA); Mpio. Tonalá, Barranca de Colimilla, rumbo a puente de Arcediano, 19/vii/86, *Huerta & Guerrero* 263 (CHAPA); 27.4 millas al W de la Magdalena, 6/ix/67, *Oliver et al.* 837 (MEXU); San Cristóbal de la Barranca, 5 km al W de Escalón, 16/viii/82, *Santana* 2749 (CHAPA); Mpio. Zapopan, camino a los Pueblitos por la carretera a San Cristóbal de la Barranca, 29/v/ 88, *Reyna* 635 (MEXU). MICHOACAN: Mpio. Aquila, cerro de la Ticla, 28/viii/79, *Guerrero et al.* 105 (MEXU). *H. rovirosae*. CHIAPAS: Mpio. Ocosingo, 1 km antes de Bonampak viniendo de San Javier, 23/ ix/89, *González et al.* 797 (CHAPA); Mpio. Ocosingo, 1 km antes de Bonampak viniendo de San Javier, 23/ix/89, *González et al.* 798 (CHAPA); Mpio. de Ocosingo, 4.5 km al E del poblado del ejido Fco. León, zona Norte, 17/xii/85, *López* 15 (CHAPA). OAXACA: Mpio. Sta. María Chimalapa, arroyo Concha, 2 km

al O de Sta. María Chimalapa, 9/ix/85, *Hernández 1508* (CHAPA). TABASCO: Mpio. Cárdenas, km 19 carr. Cárdenas-Coatzacoalcos, 8/v/79, *Cowan 2054* (CHAPA). *H. xorullensis* COLIMA: Mpio. Villa de Álvarez, 21-24 km al W de Colima entre Pueblo nuevo y Mixcoate, 1/viii/84, *Santana 438* (MEXU); Mpio. Comalá, El Remudadero, 10 km al W de Cofradía de Suchitlán, 22/viii/84, *Santana & Cervantes 561* (MEXU). GUERRERO: Mpio. La Unión, 10 km al SO de Vallecitos por carr. Zihuatanejo-Cd. Altamirano, 17/viii/90, *Koch & Koch 901* (CHAPA). JALISCO: Mpio. Talpa de Allende, el Texcalame orilla del Río Toledo, 11/viii/94, *Cházaro & Lomelí 7372* (CHAPA); Mpio. Entre el Tuito y Puerto Vallarta, a 20 km de Puerto Vallarta y 20 km del Tuito, 19/vii/76, *Delgado 371* (CHAPA). MÉXICO: Mpio. Tejupilco, Proximidad a Puerto del aire, Cerro la Muñeca, 26/viii/78, *Guizar 150* (MEXU); Mpio. Tejupilco, camino a Sultepec hacia el sur (a Teololoapan, Gro. Pasando por Salinas y San Miguel Totolomaloya) aproximadamente 1 km antes del cruce del Río Sultepec, 28/viii/96, *Vibrans 5885* (MEXU); MICHOACÁN: Mpio. 6 km al S de Coalcomán sobre el camino a Villa Victoria, 257v/63, *Rzedowski 16678* (MEXU); Mpio. El Chacotaz, 30 km al NE de Coalcomán, camino a Tepalcatepec, 16/10/95, *Soto10943* (MEXU); Mpio. Nocupétaro, en el puerto de la Limonera, 4 km al N de San Antonio de las Huertas, 11/10/85, *Soto 10690* (MEXU); Mpio. Chinicuila, 2 km al O de Villa Victoria, *Soto 11124* (MEXU); Mpio. Azueta, (Zihuatanejo) Vallecito de Zaragoza, 11/xii/85, *Soto 11618* (MEXU); Carr. Coalcomán-Pihuamo, en la desviación a Villa Victoria, 27/viii/80, *Soto & Cortés 2525* (CHAPA). NAYARIT: Mpio. Ruíz, Barranca de Río San Pedro 2-3 km al E de el Venado, 9/viii/80, *Breedlove 45227* (MEXU); Mpio. Bahía de Banderas, entre Punta Mita e Higuera Blanca, 24/vii/90, *Castillo et al. 5666* (MEXU); Mpio. Sta. María del Oro, 6 km al NE de Sta. María del Oro camino a la laguna, 6/ix/85, *Téllez & Dávila 8990* (CHAPA, MEXU). SINALOA: Mpio. Concordia, La Guayanera, car. Mazatlán-Duarango, 9/viii/85, *Vega 1738* (CHAPA).

Hoffmannia angustifolia. CHIAPAS: Mpio. Ocozocuatla de Espinoza, al N de Ocozocuatla, 18-20 km al N 18-20 km N of Ocozocoautla along road to Mal Paso, 20/xii/71, *Breedlove 20979* (CHAPA); Mpio. Berriozábal, 13 km al N de Berriozábal cerca de Pozo Turipache y Finca el Suspiro, 21/iv/72, *Breedlove 24801*(MEXU); Mpio. Berriozábal, 13 km N of Berriozábal near Pozo Turipache and Finca El Suspiro, 15/v/73, *Breedlove 35293* (CHAPA); Mpio. Jaltenango, Reserva del Triunfo, cañada Honda, *Log & Heath 154* (MEXU). *H. konzattii*. CHIAPAS: Mpio. Villa Corzo, Paraje el Ocote, predio particular Peñaflor, 9/vi/89, *Bachem & Rojas 891* (CHAPA); Mpio. Cintalapa, SE of Cerro Baúl on the border with state of Oaxaca, 16 km al NW of Rizo de Oro along logging road to Colonia Figueroa, 21/iv/72, *Breedlove 24748* (CHAPA); Mpio. de Rayón, 10 km above of Rayón Mezcalapa along road to Jitotal, 13/vii/72, *Breedlove 26123* (CHAPA). GUERRERO: Mpio. Atoyac de Álvarez, las Golondrinas, 29 km al NE del Paraíso, 15/vi/83, *Martínez et al. 5210* (MEXU); Mpio. Atoyac. 9 km al SW de Puerto el Gallo, camino a Atoyac, 20/x/83, *Martínez-S. et al. 5070* (MEXU). HIDALGO: Mpio. Chapulhuacán, 3 km al NNE de Chapulhuacán, 9/iv/60, *Rzedowski 12341* (CHAPA). OAXACA: San Miguel Chimalapa, cerro Baúl 2.3 km en línea recta al N de San Pedro Tapanontepec, 18/vii/85, *Wendt & Ishiki 4956* (CHAPA); Mpio. San Miguel Chimalapa, 3 km

al N de Colonia Rodolfo Figueroa, camino a Díaz Ordaz, en cañada, ca. de 1 km al W del camino, ca. de 23 km en línea recta a san Pedro Tapanantepec, 23/xii/84, *Wendt et al.* 4709 (CHAPA). PUEBLA: Mpio. Zacapoaxtla, 20 km al N de Zacapoaxtla, sobre la carr. Zacapoaxtla-Cuetzalan, 6/iii/77, *Koch & Fryxell* 7732 (MEXU); Barranca al Sur de Huauchinango, *Sharp y Miranda* 3481 (MEXU); Mpio. Zacapoaxtla, arroyo Tenaxatena al W de Apulco, 12/iv/785, *Tenorio et al.* 8665 (MEXU); Mpio. Hueytamalco, el Millón, 31/iii/1970, *Ventura* 774 (CHAPA). SAN LUIS POTOSÍ: Mpio. Xilitla, 3 km al E de Ahuacatlán, 10/iv/60, *Rzedowski* 12370 (MEXU). VERACRUZ: Mpio de Yecuatlala, Plan de Almanza, 20/iii/90, *Gutierrez* 3956 (MEXU). **H. culminicola**. HIDALGO: 3 km al S de San Bartolo, río Beltrán, 1/iv/73, *Gimate* 950 (CHAPA). OAXACA: Mpio. San Miguel Chimalapa, Cresta del Cerro la División al S de Chocomanantlán, ca. de 5 km al E de Benito Juárez, ca. 35 km en línea recta al NNE de San Pedro Tapanantepec, 26/xii/84, *Maya* 1173 (CHAPA); Mpio. Totontepec, atrás del cerro Mitra, 6 km al O de Totontepec, 23/i/86, *Ramírez* 78 (CHAPA); Mpio. Totontepec, Rancho la Garrapata, 6 km al E de Totontepec, 26/xii/84, *Ramírez* 413 (CHAPA); Mpio. San Felipe Usila, 6.5 km en línea recta al S de Santa Cruz Tepetotutla, 22/vii/92, *Rincón et al.* 221 (CHAPA, MEXU); Mpio. San Felipe Usila, 8 km en línea recta al S de Santa Cruz Tepetotutla, 14/ix/94, *Rincón & Gallardo* 470 (CHAPA); Mpio. Santiago Comaltepec, 3 km en línea recta al SO de La Esperanza, 8/i/95, *Rincón & Gallardo* 535 (CHAPA); Mpio. Comaltepec, Puerto Antonio, 5.3 km al N de Vista Hermosa, 11/iii/83, *Tenorio* 11031 (CHAPA); Dto. Mixe, 3 km al SW de Totontepec atrás del cerro la Mitra a 6 km al O de Totontepec, 11/iii/786, *Tenorio & Torres* 11059 (MEXU). **H. cunneatissima**. COLIMA: Mpio. Comalá, rancho el Jabalí, 29/vi/91, *Vázquez* 958 (MEXU); Rancho el Jabalí a 22 km al N de Colima, 29/vii/91, *Vázquez* 631 (MEXU). DURANGO: 4-6 km al NE del Palmito, 7/iv/88, *Breedlove* 66489 (MEXU). GUERRERO: Mpio. La Unión, 86.5 km al NE de Zihuatanejo, camino a Altamirano, 20/xi/83, *Martínez-S.* 5471 & *Barrie* (CHAPA). JALISCO: Mpio. Autlán, 1 km al E del Zarzamoro, Cañada el Tlacuache, 23/vi/92, *Cuevas & Guzmán* 4275 (CHAPA); Mpio. Autlán, estación Biológica Las Joyas, 1 km al E del Zarzamoro, Cañada el Tlacuache, 19/xii/92, *Cuevas* 4500 (CHAPA); Mpio. Autlán, estación Biológica Las Joyas, Cañada que sube a Filo de la Vaca por la toma de agua el Zamorano, 22/vii/92, *Cuevas & Guzmán* 4185 (CHAPA, MEXU); Mpio. Autlán, estación Biológica Las Joyas, cañada Laurelito, 21/xii/92, *Cuevas & Guzmán* 4582 (CHAPA). MÉXICO: Mpio. Ocuilán, 7 km al O de Cuernavaca, por terracería a Chalma, 1/vi/97, *Koch* 7939 & *Sánchez* (CHAPA); Mpio. Ocuilán, SE de lagunas de Zempoala, km 18 de la car. Ocuilán-Cuernavaca, Barranca de Ocuilán, 1/11/85 *Lorence & Tejero* 4887 (MEXU); Mpio. Tejupilco, cañada de Nanchititla, 4/12/54, *Matuda* 31974 (MEXU); Mpio. Ocuilán, SE de lagunas de Zempoala, km 18 de la carr. Ocuilán-Cuernavaca, Barranca de Ocuilán, 15/11/83, *Martínez-S.* 5289 (MEXU). OAXACA: Dto. Putla, Barranca del Pájaro 30 km al N de Putla, 1/1/85, *Torres* 7648 (MEXU). **H. excelsa** OAXACA: Mpio. San Miguel Chimalapa, cabecera del Cañón Hierba Santa, al S del cerro Guayabitos, 28/iv/86, *Maya* 3239 (CHAPA); Mpio. Santa María Chimalapa, paraje el Palmero, cerca del parteaguas continental, 11/v/86, *Maya* 3303 (CHAPA); Mpio. Santa María Chimalapa, paraje el Palmero, cerca del parteaguas

continental, 11/v/86, *Maya* 3305 (CHAPA). VERACRUZ: Mpio. Xalapa, Jardín Botánico Fco. Javier Clavijero 3 km al SW de Xalapa, 11/ii/94, *Castillo* 12149 (MEXU); orillas del Río Jamapas junto al puente San Bernardo, 12/iv/70, *Lot 840* (MEXU); Mpio. Orizaba, vertiente E del Pico Orizaba camino de Cocomastepec a Cacahualco, 10/iii/82, *Lorence* 3890 (MEXU); Mpio. Xico, Pandura camino del ingenio el Rosario a Ocio, *Narave* 347 (MEXU); Mpio. Chocomán, 3 km al SW de Chocomán y la desviación a Hustusco, camino a Xocotla, 18/xi/81, *Nee* 23328 (MEXU); Mpio. Totutla, el Encinal, 12/iii/79, *Ventura* 15858 (MEXU). ***H. nicotanaefolia***. CHIAPAS: Mpio. Villa Flores, Paraje Chimipipi, Ejido Tierra y Libertad, 3/vi/89, *Bachem & Rojas* 800 (CHAPA); Mpio. Rayon, Selva Negra 10 km above Rayón, Mezcalapa along road to Jitotal, 27/v/71, *Breedlove* 35401 (CHAPA); Mpio. Cintalapa, SE of cerro Baúl on the vorder of the state of Oaxaca, 27/iv/72, *Breedlove* 24930 (CHAPA); Mpio. Ocosingo, rumbo a Palenque, 1/xii/91, *González et al.* 1718 (CHAPA); Mpio. Ocosingo, laguna Ocotolito a 12 km al NE de Monte Líbano, 16/vi/86, *Martínez-S. & Soto* 18864 (MEXU). OAXACA: Mpio. Santa María Chimalapa, 5-7 km al S de Santa María or Paso Sanate, 11/xii/84, *Hernández* 638 (CHAPA); Mpio. San Miguel Chimalapa, cerro Sabinal 2 km al SO de Guayabitos, 20/xii/84, *Wendt et al.* 4661 (CHAPA). TAMAULIPAS: Mpio. Gómez Farías, rancho el Cielo, *Gómez-Pompa* 2035 (MEXU). VERACRUZ: Zapopan de Cabaña, 1953, *Bravo* 56 (MEXU); Mpio. San Andrés Tuxtla, piso del cráter del Volcán San Martín Tuxtla, 17/vii/72, *Beaman & Álvarez* 6383 (MEXU); Mpio. San Andrés Tuxtla, Sierra de los Tuxtlas, 6/iv/85, *Calzada* 11973 (MEXU); Mpio. Soteapa, al lado del camino por Santa Marta, 17/3/00, *Leonti* 388 (MEXU).

Hintonia latiflora. GUERRERO: Mpio. La Unión, tramo del amino de terracería El Entronque- El Petatillo, 11/iii/93, *Guizar* 2812 (CHAPA). JALISCO: Mpio. Guadalajara, Barranca Huentitán cerca de la casa Colorada, 28/vi/96, *Acevedo et al.* 1592 (CHAPA); Mpio. Huejuquilla, Rancho los Arroyos del Agua 15 km al NW de Huejuquilla, 4/viii/90, *Flores* 1967 (CHAPA); Mpio. La Huerta, Rancho Tecuastitlán, 18 km al O de la Huerta, 26/x/91, *Flores et al.* 3010 (CHAPA); Mpio. Huejuquilla el Alto, Rancho Vallecitos, 30 km al W de Huejuquilla brecha a San Capistrano, 23/xi/91, *Flores* 3655 (CHAPA); Ejido la Fortuna, 10 km al N de Chamela, 14/viii/96, *Puga* 13156 (CHAPA); Mpio. Tuxcacuesco, 7 km al E de Tuxcacuesco, 7/x/82, *Lott* 1368 (MEXU); Mpio. Bolaños, 10 km al N de Bolaños, 29/xi/97, *Puga et al.* 17037 (MEXU); Mpio. Tuxcacuesco, 500 km al SW del Rancho el Alcoste, 8/viii/88, *Robles* 588 (MEXU). PUEBLA: Mpio. Izúcar de Matamoros, Parteaguas de la cuenca Vista Hermosa, Raboso, 2/vi/84, *Guizar* 1291 (CHAPA); SINALOA: Mpio. Mazatlán, Rancho los Cannobio, 10/iv/94, *Guizar* 3142 (CHAPA). SONORA: Mpio. Guaymas, Sierra el Aguaje, 10 km al N de San Carlos, 29/xi/97, *Flores* 5111 (CHAPA). ZACATECAS: Mpio. Moyahua, cerro la Cantarilla, 8.5 km al S de Moyahua, 5/vii/96, *Enríquez et al.* 928 (MEXU); Mpio. Moyahua, carr. 54 Zacatecas-Guadalajara, km 113 al Sur de Moyahua, 20/x/92, *Enríquez* 319 (CHAPA).

Omiltemia filisepala. CHIAPAS: Mpio. Motozintla de Mendoza, SW of junction of the road to Motozintla along the road to El Porvenir and Siltepec, 27/vi/72, *Breedlove* 25773 (MEXU); Mpio. Motozintla de Mendoza, SW of junction of the road to Motozintla along the

road to El Porvenir and Siltepec, 30/i/82, *Breedlove* 58104 (MEXU); Mpio. Motozintla, al SW del cerro Mozotal, 30/i/82, *Breedlove* 58104 (MEXU); Mpio. Jaltenango al SE de la Reserva el Triunfo del campamento al cupresal, 15/v/82, *Calzada et al.* 8967 (MEXU); Mpio. Jaltenango, SE de la Reserva el Triunfo, tramo para el Cupresal, 15/v/82, *Calzada et al.* 8967 (MEXU); Mpio. Jaltenango, El Triunfo Reserve Trail, SE from el Triunfo Camp, between el Triunfo Camp and Deslave, 28/ii/90, *Hampshire et al.* 569 (MEXU); Mpio. Jaltenango, Cañada Honda, v/89, *Heath & Long* 98 (MEXU); Mpio. Jaltenango, Reserva El Triunfo, Polígono 1, cerca de Palo Gordo sobre la ruta a Paval, xii/89, *Heath & Long* 500 (MEXU); Mpio. Jaltenango, Reserva de la Biosfera El Triunfo, 28/ ii/ 90, *Heath & Long* 771 (MEXU); Mpio. La Concordia, camino entre la Finca Custepec y San Antonio Miramar, 4/iv/90, *Heath & Long* 842 (MEXU); Mpio. Jaltenango, Reserva El triunfo, Polígono 1, deslave-Cipresal, 21/vi/90, *Heath & Long* 1173 (MEXU); Mpio. Jaltenango, Reserva El Triunfo, Polígono 1, Campamento-Cipresal, 8/viii/04, *D. Martínez-C.* 175 (CHAPA); Along incomplete dirt road to Motozintla, Hills above Unión Juárez, slopes of Volcán Tacaná, 5/v/87, *Miller et al.* 2708 (MEXU); Mpio. Motozintla, track from Ejido Boqueron to Cerro Boqueron, 9/ii/90, *Stttaford et al.* 349 (MEXU). **O. longipes.** GUERRERO: Mpio. Chilpancingo, cañada de Agua Fría, 1 km al O de Omiltemi, 7/vi/85, *Contreras & Thomas* (CHAPA); Mpio. Chichihualco, aproximadamente 3 km al NE de Cruz de Ocote, 27/v/88, *Lorea* 2048 (MEXU); Mpio. Chilpancingo, 1 km al N de Omiltemi camino de Omiltemi a Socomanatlán, 18/vii/04, *D. Martínez* 235,236 (CHAPA); Mpio. Chilpancingo, Omiltemi, Barranca la Perra, 17/xii/93, *Méndez* 285 (MEXU); Sierra Madre del Sur a lo largo de Milpillas, Atoyac camino Puerto el Gallo, 47 km al SE de la carr. a México, Sw de Filo de Caballo, 17/x/75, *Reveal et al.* 4271 (MEXU). OAXACA: Mpio. San Jerónimo Coatlán, 34 km al SE de Cruz de Honduras, brecha a San Jerónimo Coatlán, 10/vii/92, *Campos* 4729 (MEXU).

Pinarophyllon flavum. CHIAPAS: Mpio. Huixtla, 6 a 8 km al NE de Huixtla camino a Motozintla, 6/x/72, *Breedlove* 28578 (MEXU); Mpio. Huixtla, río Huixtla, 12/vi/47, *Matuda* 16437 (MEXU); Mpio. Acacoyagua, La Libertad 25/vi/48, *Matuda* 17947 (MEXU); Mpio. Escuintla, Salto del Agua, 5/vii/ 48, *Matuda* 18119 (MEXU); Mpio. Escuintla, Monte Ovando, 1-16/vii/40, *Matuda* 4177 (MEXU); Mpio. La Unión de Juárez, Santa María, 24/viii/85, *Ventura & López* 2295 (MEXU); Mpio. Huixtla, río Huixtla, 8/vii, *Ventura & López* 2053 (MEXU); Mpio. Pijijiapan, Ejido el Rosario, 300 m antes de llegar al poblado del ejido, orillas del arroyo, 23/iv/06, *Martínez et al.* 318 (CHAPA).

Plocaniophyllon flavum. CHIAPAS. Mpio. Pijijiapan, Ejido el Rosario, 300 m antes de llegar al poblado del ejido, orillas del arroyo, 23/iv/06, *Martínez et al.* 312, 313, 314 (CHAPA, MEXU); Mpio. Escuintla, Mt. Ovando, *Matuda* 17763 (MEXU); Mpio. Escuintla, Mt. Ovando, 1-16/vii/40, *Matuda* 4183 (MEXU); Mpio. Escuintla, Mt. Ovando, 16/xii/36, *Matuda* 418 (MEXU); Mpio. Escuintla, Mt. Ovando, 9-12/iv/37, *Matuda* 1836 (MEXU); Mpio. Mapastepec. Reserva de el triunfo, Pligono 1, cañada Honda 15° 39'N 92° 48' W 23/iv/90, *Heath & Long* 899 (MEXU); Mpio. Jitotol, 11 km. Al este de Rayón, rumbo a Tuxtla Gutiérrez, Selva Negra, *Martínez et al.* 66 (MEXU).

Psychotria erythrocarpa. GUERRERO: Mpio. Iguala, Cañón de la Mano entre los Amates y el Naranjo, 10 km al N de Iguala, 11/vii/87 *Catalán & Terán* 709 (CHAPA). OAXACA: Mpio. Santa María Chimalapa, vereda de Santa María a Paso del Río Corte, ca. 4 km al N de Santa María, 1/vi/84, *Hernández* 41 (CHAPA); Mpio. Santa María Chimalapa, al S del cañón del Río el Corte a 4 km al N de Santa María, 26/vii/84, *Hernández* 256 (CHAPA); Mpio. Santa María Chimalapa, Río Negro en vereda al Paso, 26/ii/85, *Hernández* 906 (CHAPA); Mpio. Santa María Chimalapa, Arroyo Chirimoya, afluente del Río Portamonedas, 28/v/85, *Maya* 1691 (CHAPA); Mpio. San Miguel Chimalapa, Cerros al S del Trébol, ca. 1 km al SE de Benito Juárez, ca. 37 km en línea recta al N de San Pedro Tapanantepec, 7/vi/85, *Maya* 1753 (CHAPA); Mpio. Santa María Chimalapa, Loma de las Yeguas 3 km al NE de Benito Juárez, 19/ix/86, *Maya* 3923 (CHAPA). QUERETARO: Mpio. Landa de Matamoros, 10 km al SE de Agua Zarca, 25/v/89, *Fernández* 4619 (CHAPA). *P. faxlucens*. CHIAPAS: Mpio. Palenque, cerca de las ruinas, 8/vii/81, *Ramamoorthy* 2543 (MEXU). OAXACA: 1.5 km al N de el Rosario y 13 km al N de Jimaltepec, 22/x/82, *Torres* 1646 (CHAPA). TABASCO: Mpio. Macuspana, cerca de la frontera con Chiapas, 8/vii/81, *Ramamoorthy et al.* 2561 (MEXU). VERACRUZ: Mpio. San Andrés Tuxtla, Estación Biológica Tropical Los Tuxtlas, 11/iv/86, *Cedillo* 3587 (CHAPA); Mpio. San Andrés Tuxtla, Estación Biológica Tropical Los Tuxtlas, 30 km al N de Catemaco camino a Monte Pío, 15/iv/84, *Cedillo & Sinanca* 2714 (CHAPA); Mpio. San Andrés Tuxtla, cerro Lázaro Cárdenas, Estación Biológica Tropical de Los Tuxtlas, 10/iv/86, *Sinaca* 579 (CHAPA). *P. horizontalis*. CHIAPAS: Mpio. Ocosingo, 2.5 km al NW de Lacanjá-Chasayab, 21/ix/91, *González et al.* 1476 (CHAPA); Mpio. Ocosingo, 5 km al S de la Frontera Echeverría, sobre la orilla del río Usumacinta, *Martínez*, 4/xii/84, 9030 (MEXU); Mpio. Ocosingo, 4 km al W del cruceo Corozal, sobre la orilla del río Usumacinta, 4/xii/84, *Martínez* 9030 (MEXU); JALISCO: Mpio. La Huerta, Estación Biológica de Chamela, 5/viii/82, *Magallanes* 3687 (CHAPA); Mpio. La Huerta, Estación Biológica Chamela, camino antiguo S en el río Zarco, 6/vii/04, *Martínez-C.* 198 (CHAPA). TABASCO: Ejido Soberano, a 7 km del ejido el Palmar, Blancan, 10/xii/75, *Novelo et al.* 204 (MEXU). *P. microdon*. CHIAPAS: 2 km al E de la desviación a la cascada de Chorreadero, cerca del km 27 de la carr. Tuxtla-San Cristóbal, 30/ix/84, *Cabrera* 7491 (MEXU); Mpio. Ocosingo, 3 km al S de Campamento Cofolasa, a 24 km del Crucero Corozal, 23/ix/84, *Martínez-S.* 7793 (MEXU); Mpio. Ocosingo, 5 km al S del campamento COFOLASA, a 24 km al SE del cruceo Corozal, 24/ix/84, *Martínez-S.* 7843 (CHAPA); Mpio. Ocosingo, 15 km al N de Boca Lacantum, camino a Palenque, 13/ix/85, *Martínez-S.* 13710 (MEXU); Mpio. Tuxtla Gutiérrez, El Zapotal al SE de Tuxtla, 30/vii/91, *Palacios* 1995 (CHAPA, MEXU). JALISCO: Mpio. La Huerta, Estación Biológica Chamela, Cuenca 2, 8/vii/04, *Martínez* 206 (CHAPA). QUINTANA ROO: Mpio. Othon P. Blanco, a 15 km al N de Tomás Garrido, *Cabrera* 6590 (MEXU); Mpio. Felipe Carrillo Puerto, 7/vi/89 *Serralta* 44 (MEXU). YUCATÁN: Sobre el camino a Yalcón a 6 km al E de Valladolid, 21/vii/86, *Cabrera* 11541 (MEXU).

Randia aculeata. CAMPECHE: km 125, carr. Campeche- Mérida, Acahuales a la orilla de la carretera, 15/xii/72, *García et al.* 283 (CHAPA). GUERRERO: Mpio. Chilpancingo, Rincón

de la Vía, 1/vi/68, *Kruse 1757* (MEXU); Mpio. Tuxtla de Guerrero, Tuxtla ladera del cerro la Laguna, 29/vi/98, *Ludow & Diego 116* (MEXU); Mpio. Ometepec, Zocoalpan, aproximadamente a 2 km de Xochistlahuaca, 23/vi/85, *Peláez 32* (MEXU). JALISCO: Mpio. Casimiro Castillo, en el Cerro la Petaca, 25/ix/88, *Cházaro et al. 5688* (CHAPA); Mpio. Zapotlanejo, 2 km al E de San Cristóbal de la Barranca, cañada del Río Juchipila, 7/vii/01, *Cházaro & Serratos 8131* (CHAPA); Camino a Concepción de Buenos Aires, Sierra del Tigre, 4/iv/76, *Puga 8491* (CHAPA). MICHOACÁN: Mpio. Aquila, 5 km camino a de Aquila-C. de Ostula, 4/xii/80, *Guerrero 824* (MEXU). NAYARIT: Mpio. Compostela, Bahía del poblado Platanitos, 12/xi/83, *Calzada et al. 18968* (MEXU); Mpio. Tepic km 20 carr. Tepic- Aguamilpa, *Benítez-P. 3883* (MEXU); 15 millas al S de Tepic, camino a Compostela, 14/vii/51, *Gentry 10861* (MEXU); Mpio. Tuxpan Peñitas, camino a la estación de microondas Peñitas, en el entronque a la carr. Tepic-Mazatlán a Tuxpan, 1/11/90, *O. Téllez 12663* (CHAPA). OAXACA: Dto. Juchitán, alrededores de Niltepec, 11/xii/80, *Lorence 3060* (MEXU). SINALOA: Mpio. San Ignacio, La Mina, 16/x/92, *Reyes 1603* (CHAPA); Mpio. Culiacán, orilla de la carretera a Culiacán, 17/i/91, *Vega 39801* (CHAPA). TAMAULIPAS: Mpio. Villa Mainero, las Peñitas 1 km al O de la Oveja, camino a Camarones, 13/ix/82, *González-M. 12960* (MEXU). VERACRUZ: Mpio. Actopan, *Acosta 458* (MEXU); Mpio. Totutla, Barranca 3 km al Se del Mirador, 5/ii/93, *Avendaño & Durán 3084* (MEXU); carr. Tamarindo-Cardel, 5/vii/72, *Dorantes 1247* (MEXU); Isla Verde, 12/vii/67, *Lot 2* (MEXU). **R. capitata** D. C., PUEBLA: Mpio. de Tehuacán, Valle de Tehuacan L. Abundiz B. 824 (MEXU); **R. pterocarpa** Lorence & Dwyer, VERACRUZ: Mpio. de San Andrés Tuxtla, Estación de Biología los Tuxtlas, I. Manríquez 1329, 2389 (MEXU); **R. tetracantha**. JALISCO: Mpio. La Huerta, Estación de Biología Chamela, En las instalaciones de la estación, 19° 31'N, 105° 04'W, 23/sep./05, D. Martínez 309 (CHAPA); Reserva de la Biosfera de Manantlán, on old (brecha) road from Terrero to Campo Cuatro, 19° 25'N 103° 52'W, 15/mar./87, *H. Iltis et al. 29682* (CHAPA), Mpio. La Huerta, Estación de Biología Chamela, J. Barajas M. 239 (MEXU), Mpio. La Huerta, Estación de Biología Chamela, L. Gómez C. 92 (MEXU); **R. thurberi**, Mpio. La Huerta, estación de Biología Chamela, J. Barajas M. 229 (MEXU).

Syringantha coulteri. GUANAJUATO: El Charco, 12 km al SE de Atarjea *Ventura & López 6364* (MEXU); Mpio. Atarjea, cerro de Veracruz, 16/v/90, *Ventura & López 7989* (CHAPA, MEXU). HIDALGO: Mpio. Actopan, Milpa grande a 600 m al N del poblado, 8/v/04, D. Martínez. 191 (CHAPA); Mpio. Jacala cerca del km 275-276, sobre la carr. a Jacala, 1/vii/ 48, *Moore 3676* (MEXU); Mpio. Cardonal, Barranca de Tolantongo, 31/ Vii/76, *Medrano et al. 9631* (MEXU). QUERETARO. Mpio. Landa, 3 km de la vuelta, camino a Xilitla, 16/iii/89, *Carranza 1601* (MEXU); Mpio. Jalpan, cerro la Borrada al W de el Saucito, 10/ viii/89, *Carranza 1958* (MEXU); Mpio. Matamoros, 8 km al W del Madroño, 9/vi/80, *Fernández 654* (MEXU); Mpio. Jalpan 7 km al SE de Tancoyol, 10/vi/86, *Fernández 3492* (MEXU). TAMAULIPAS: 1 km al N de Felipe Angeles, en la brecha que va a Bustamante, *González 251* (MEXU); Mpio. Bustamante, 6 km al SO de Bustamante, 15/viii/72, *Medrano et al. 4659* (MEXU); Mpio. Jaumave, 3 km al W de La Unión, al NW de Jaumave, 15/ix/76, *Medrano 9657* (MEXU);

Mpio. Palmillas, 14 km al S de Palmillas, al W de el Rancho el Balcón, 10/vii/83, *Medrano* 9671 (MEXU); 4 km al W de el Capulín, 25 km al N de Tula en la desviación a Bustamante, *Medrano & Hiriart* 13191 (MEXU); Mpio. Bustamante 3.5 km al E. del ejido Felipe Angeles, 3/vi/94, *Mora* 5314 (MEXU).

Apéndice 7. Caracteres y estados de carácter utilizados en el análisis cladístico.

Caracteres anatómicos de la corteza y la madera.

1. Endodermis en la corteza. La endodermis con banda de Caspari, en forma de engrosamientos en las paredes anticlinales, se conserva como parte de los tejidos secundarios de algunos géneros estudiados. Este es el primer estudio en la familia en el que se registra la presencia de endodermis en tallos adultos, en estudios previos se menciona solamente en tallos juveniles de pocos géneros de Rubiaceae (Metcalf y Chalk, 1950).

Ausente = 0. *Bouvardia*, *Exostema*, *Hintonia*, *Psychotria* (*P. microdon*) y *Randia*..

Presente = 1. La endodermis se conserva en los todos los géneros de la tribu Hamelieae, desde los géneros que presentan menor tamaño como *Hoffmannia*, *Pinarophyllon* y *Plocaniophyllon* (≤ 1.5 m), hasta los de mayor altura como *Deppea*, *Hamelia*, *Omiltemia* y *Syringantha* (1.5-4 m). También está presente en *Psychotria* (*P. horizontalis*).

2. Madera color rosa. Jansen *et al.* (2002) mencionan que la madera de algunas especies se torna de color rosa, cuando es expuesta al aire y es distintiva de *Deppea*, *Hamelia* y el género monotípico *Syringantha*. En los materiales recolectados en campo, la madera color rosa solo se presentó en las especies estudiadas de *Deppea*. Jansen *et al.* (2002) tomaron muestras de tres especies de *Hamelia* provenientes de xiloteca, entre ellas *H. patens* la cual también fue incluida en el muestreo de este trabajo. Sin embargo, esta y las otras especies de *Hamelia* estudiadas no presentaron esta coloración en la madera. Por lo que, sería importante corroborar la identidad de los materiales utilizados por Jansen y colaboradores.

Ausente= 0. La madera no sufre ningún cambio de coloración cuando es expuesta al aire. Todas las especies estudiadas de *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon* y *Plocaniophyllon* y *Syringantha*. Tampoco esta ocurre en los representantes de las otras tribus, *Bouvardia*, *Exostema*, *Hintonia* y *Randia*.

Presente = 1. La madera se torna de color rosa después de unos minutos de exposición al aire, en todas las especies estudiadas de *Deppea*.

3. Porosidad de la madera. Se reconocieron tres tipos de porosidad en los géneros estudiados.

Semianular= 0 Los anillos de crecimientos están marcados por 1-3 hileras de vasos de mayor diámetro en la madera temprana y hay un cambio gradual de la madera temprana a la tardía. *Deppea* (*D. guerrerensis*), *Exostema*, *Hintonia* y *Randia*.

Anular = 1. Los anillos de crecimiento están distintivamente marcados por 1-2 hileras de vasos de mayor diámetro y el cambio de la madera es abrupto. Presente en *H. versicolor*.

Difusa= 2. Los vasos no se encuentran formando parte de los anillos de crecimiento, sino que en la mayoría de los casos éstos solo se distinguen por tener fibras periclinalmente achatadas

y por el grosor de la pared de las fibras. *Bouvardia*, *Deppea*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon*, *Psychotria* y *Syringantha*.

4. Distribución de los vasos. Se observó el arreglo que presentan los vasos en sección transversal, reconociéndose dos tipos.

Solitarios = 0. La mayoría de los vasos son solitarios. *Exostema*, *Hintonia* y *Randia*.

Hileras radiales = 1. La mayoría de los vasos se agrupan en hileras radiales de 2-6 vasos y pocos vasos son solitarios. *Bouvardia*, *Deppea*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon*, *Psychotria* y *Syringantha*.

5. Parénquima apotraqueal. Este tipo de parénquima no está asociado a los vasos. Aquí se reconocieron dos tipos que son constantes a nivel genérico. En los miembros de *Hamelieae* predomina el parénquima apotraqueal difuso.

En agregados = 0. El parénquima apotraqueal está distribuido en hileras tangenciales cortas o agregados. *Exostema*, *Hintonia* y *Randia*.

Difuso = 1. Presente en *Bouvardia*, *Deppea*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon*, *Psychotria* y *Syringantha*.

6. Fibras. Las fibras son células con crecimiento intrusivo.

Fibras no septadas = 0. Estas fibras no presentan septos y tienen abundantes punteaduras areoladas tanto en la cara tangencial como radial. *Exostema*, *Hintonia* y *Randia*.

Fibras septadas = 1. Este tipo de fibras se identifican por presentar comúnmente de 4 a 5 septos y tener punteaduras semiareoladas. Jansen *et al.* (2002) mencionan que las fibras septadas se presentan en 25% de los géneros de *Rubiaceae*. En este estudio se confirma su presencia en todos los géneros de *Hamelieae* y *Psychotrieae*, como se registra en trabajos previos en los que se incluyen pocos representantes del género *Hamelia*.

Presentes en *Bouvardia*, *Deppea*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon*, *Psychotria* y *Syringantha*.

7. Placa de perforación. La mayoría de los géneros estudiados presentan placa de perforación simple. Sin embargo también encontramos la placa de perforación doble en *Hoffmannia*. Los dos tipos de placa coinciden con los descritos en la familia, por Jansen *et al.*, (2002). El mismo autor menciona que en la familia hay grupos que presentan placas de perforación reticular y escalariforme.

Placa de perforación simple = 0. La placa de perforación es simple, de forma circular a ovoide e inclinada. *Bouvardia*, *Deppea*, *Exostema*, *Hamelia*, *Hintonia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon*, *Psychotria*, *Syringantha* y *Randia*

Placa de perforación doble = 1. Presente en las especies estudiadas de *Hoffmannia*.

8. Ornamentación de las punteaduras. Se describen tres tipos de ornamentación en las punteaduras intervasculares, en función de su distribución en la apertura y membrana de la punteadura (Ver capítulo II). Estos tipos coinciden con los descritos para la familia (Jansen *et al.*, 2002).

Tipo II = 0. La ornamentación se distribuye en la apertura de la punteadura. *Bouvardia*, *Deppea*, *Exostema*, *Hamelia*, *Hintonia*, *Psychotria* y *Randia*

Tipo III= 1. La ornamentación está distribuida en la apertura y en el borde de la punteadura. *Omiltemia*.

Tipo I= 2. La ornamentación está restringida a la pared interna de la punteadura. *Hoffmannia*.

9. Tipos de radios. Se describen tres tipos de radios con base en la clasificación de Kribs (1935) y Carlquist (2001). Los radios paedomórficos se describen por primera vez para las Rubiaceae (ver capítulo II).

Tipo IIA= 0. Radios con el cuerpo de células procumbentes y cuadradas y los márgenes de células erectas. *Deppea, Hamelia, Hintonia, Omiltemia, Psychotria, Randia* y *Syringantha*

Tipo IIB= 1. Radios formados por células procumbentes en el cuerpo y cuadradas en el margen. *Exostema*.

Tipo III= 2. Radios tipo paedomórficos formados por células exclusivamente erectas. *Bouvardia, Hoffmannia, Pinarophyllon* y *Plocaniophyllon*.

Caracteres mofo-anatómicos del pecíolo y la lámina foliar

10. Braquiblastos. Son ramitas de entrenudos muy cortos y, por tanto, con las hojas aproximadas entre sí que dan la impresión de formar fascículos en *Randia*. Este carácter es potencialmente informativo para el género mencionado.

Ausentes= *Bouvardia, Deppea, Exostema, Hamelia, Hintonia, Hoffmannia, Omiltemia, Psychotria, Randia* y *Syringantha*.

Presentes= 1. *Randia*.

11. Filotaxia de las hojas. Aunque en la familia Rubiaceae predominan las hojas opuestas, también existe variación en el número de éstas por nudo (Robbrecht, 1988).

Verticiladas= 0. Las hojas se presentan en verticilos, conformados por tres hojas. *Bouvardia, Hamelia* y *Omiltemia*.

Opuestas = 1. Son las más comunes en la familia y se presenta en la mayoría de los géneros de Hamelieae. *Deppea, Exostema, Hoffmannia, Hintonia, Pinarophyllon, Plocaniophyllon, Psychotria* y *Syringantha*.

12. Tipo de estípulas. Las características de las estípulas son de importancia taxonómica importante en las Rubiaceae y se consideran como diagnósticas de ella (Robbrecht, 1988). Se reconocieron dos tipos de estípulas interpeciolares, las divididas y las enteras, estas últimas predominan en los géneros estudiados.

Divididas = 0. Se presentan únicamente en *Bouvardia*.

Enteras = 1. Se presentan en todos los géneros de Hamelieae y los otros géneros estudiados. *Deppea, Exostema, Hamelia, Hintonia, Hoffmannia, Omiltemia, Pinarophyllon, Plocaniophyllon, Psychotria, Randia* y *Syringantha*.

13. Forma de la estípula. Se codificaron dos categorías en la forma de la estípula.

Triangular =0. La estípula es más larga que ancha y se presenta en *Exostema, Hamelia, Hintonia, Omiltemia, Pinarophyllon, Psychotria* y *Randia*

Deltoide=1. La estípula es más ancha que larga. Presente en *Deppea, Hoffmannia* y *Plocaniophyllon*.

14. Tipo de venación. La venación broquidódroma predomina en las Rubiaceae (Hickey y Wolfe 1975; Robbrecht, 1988). Sin embargo, se reconocieron tres tipos de venación en los géneros estudiados con base en la clasificación de Hickey (1973).

Eucampto-broquidódroma = 0. Algunas venas secundarias se unen formando arcos y otras quedan libres sin tocar el margen. *Randia*

Actinodroma = 1. 2 o 3 pares de venas secundarias cerca de la base de la lámina en *Bouvardia*.

Broquidódroma = 2. Las venas secundarias se unen en arcos antes de llegar al margen de la lámina. *Deppea, Exostema, Hamelia, Hintonia, Hoffmannia, Omiltemia, Pinarophyllon, Plocaniophyllon, Psychotria* y *Syringantha*.

15. Patrón de las venas terciarias. Se describieron dos patrones de distribución las venas terciarias en los géneros estudiados.

Percurrentes = 0. Las venas terciarias presentan orientación opuesta a las venas secundarias y se anastomosan entre sí. *Deppea, Exostema, Hintonia, Omiltemia, Pinarophyllon* y *Randia*.

Reticulado al azar = 1. Las venas terciarias se anastomosan con otras venas terciarias. *Bouvardia, Hamelia, Hoffmannia, Plocaniophyllon* y *Psychotria*.

16. Patrón de las venas cuaternarias. Se identificaron tres patrones de distribución de las venas cuaternarias, de los cuales predomina el patrón reticulado al azar. Con base en Hickey (1973) se describe por primera vez el patrón de ramificación admedio para las venas cuaternarias, que ha sido denominado en trabajos previos como venación lineolada o reticulopaxilado, presente en algunos géneros de la familia (Robbrecht, 1988; Darwin, 1980; Melville, 1976; Martínez et al., en revisión)

Reticuladas al azar= 0. Orientadas al azar en *Bouvardia, Deppea, Exostema, Hamelia, Hintonia, Hoffmannia, Pinarophyllon, Psychotria* y *Randia*.

Ortogonales= 1. Se originan en ángulo recto con respecto a las venas terciarias. *Omiltemia (O. longipes)*.

Ramificación admedia = 2. Las venas cuaternarias se encuentran orientadas hacia la vena media. *Plocaniophyllon*.

17. Venas de quinto orden. En algunos géneros estudiados, este es el último orden de venación forma las areolas de tipo perfectas o imperfectas. Sin embargo, algunos géneros carecen de este último orden de venación y su presencia o ausencia es consistente a nivel genérico en los taxa estudiados.

Ausentes = 0. *Bouvardia, Deppea, Hoffmannia, Pinarophyllon* y *Syringantha*.

Presentes= 1. *Exostema, Hamelia, Hintonia, Omiltemia, Plocaniophyllon, Psychotria* y *Randia*.

18. Venación última marginal. Se identificaron dos tipos de vena última marginal en los géneros estudiados.

Fimbrida =1. Todas las vénulas se fusionan y forman una vena continua que corre en el margen, se presentan en *Deppea, Hamelia, Hoffmannia, Omiltemia, Pinarophyllon, Plocaniophyllon, Psychotria* y *Syringantha*.

Incompleta = 0. Las vénulas terminan libres en el margen de la lámina en *Bouvardia*, *Exostema*, *Hintonia* y *Randia*.

19. Tricomas multicelulares. Se registra variación en el número de células que presentan los tricomas multicelulares. Este carácter se codificó como inaplicable en *Syringantha* y *Plocaniophyllon*, los cuales presentan tricomas multicelulares.

< 10 células. Presentes en *Bouvardia*, *Deppea*, *Exostema*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia* y *Psychotria* y *Randia*.

> 10 células. Presentes en *Pinarophyllon* y *Hintonia*.

20. Ornamentación de la cutícula. La morfología de la ornamentación que presenta la cutícula ha sido considerada de valor diagnóstico (Wilkinson, 1979). En el presente estudio se describen dos tipos de cutícula: la estriada para la mayoría de los géneros y la cutícula lisa se restringe a pocos géneros.

Estriada = 0. Capa continua de cutina con pequeños pliegues. *Bouvardia*, *Deppea*, *Exostema*, *Hamelia*, *Hintonia*, *Plocaniophyllon*, *Psychotria* y *Syringantha*.

Lisa = 1. Sin capa continua de cutina sin pliegues. *Hoffmannia*, *Omiltemia* y *Pinarophyllon*.

21. Tipo de estomas. Los estomas paracíticos, denominados por algunos autores como tipo Rubiaceos predominan en la familia (Metcalf y Chalk, 1950).

Paracíticos = 0. Se distinguen por presentar 2 células subsidiarias con paredes anticlinales onduladas, las subsidiarias cubriendo los polos del poro estomático. *Bouvardia*, *Deppea*, *Exostema*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Hintonia*, *Pinarophyllon*, *Psychotria*, *Randia* y *Syringantha*.

Paralelocíticos = 1. Presentan 3-4 células subsidiarias en forma de "C", con paredes anticlinales lisas y paralelas a las células guarda. *Omiltemia* y *Plocaniophyllon*.

22. Parénquima de empalizada: Dickison (2000), menciona que el espesor del mesofilo, en particular, el número de capas y posición de capas tipo isobilateral del parénquima de empalizada, se atribuye a la exposición continua a grandes cantidades de luz. Sin embargo, en los miembros de Hamelieae presentan una capa de parénquima de empalizada, desde los que tienen amplia distribución en zonas templadas y secas como *Hamelia*, a exclusivamente secas como *Syringantha*, hasta los de zonas templadas. Este carácter es consistente en Hamelieae, aunque también se presenta en otras especies.

Dos capas = 0. *Bouvardia*, *Exostema*, *Hintonia*, *Psychotria* (*P. horizontalis*) y *Randia*.

Una capa = 1. *Deppea*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon*, *P. microdon* y *Syringantha*.

23. Parénquima esponjoso: Se reconocieron dos tipos de parénquima esponjoso: el abierto con numerosos espacios intercelulares y el compacto sin espacios intercelulares. El abierto es común para los géneros de Hamelieae.

Abierto = 0. *Deppea*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon*, *Psychotria* y *Syringantha*.

Compacto = 1. *Bouvardia*, *Exostema*, *Hintonia* y *Randia*.

24. Tejido que rodea la vena media. La vena media está rodeada por un arco de células distintivas al resto del tejido. Se registró una variación en el tipo de tejido que conforma el

arco. La mayoría de los géneros de Hamelieae presentan un arco de parénquima (ver capítulo IV).

Esclerénquima = 0. Una banda de fibras sobre el floema de la vena media en *Plocaniophyllon*, *Psychotria* y *Randia*.

Colénquima = 1. De uno a tres estratos de colénquima sobre el floema de tejido vascular fueron observados en *Bouvardia*, *Exostema* y *Hintonia*.

Parénquima = 2. Un estrato de parénquima sobre el tejido vascular. *Deppea*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon* y *Syringantha*.

25. Forma del tejido vascular de la vena media. El tejido vascular de la vena media en los géneros estudiados forma un arco abierto, excepto en *Randia* en el cual el tejido es cerrado, formando un cilindro.

Cerrado= 0. En forma de anillo o cilindro. *Randia*.

Abierto= 1. El tejido vascular forma un arco abierto. *Bouvardia*, *Deppea*, *Exostema*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Hintonia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon*, *Psychotria* y *Syringantha*,

26. Arreglo del tejido vascular de la vena media. La variación en el arreglo del tejido vascular se ha registrado como variable en la familia (Metcalf y Chalk, 1950), aquí se reconocen cinco tipos, predominando el tipo III en Hamelieae (Martínez *et al.*, en revisión).

Tipo V= 0. Tejido vascular cerrado formando un anillo, presente en *Randia*.

Tipo I= 1. El tejido vascular forma un arco abierto sin haces vasculares laterales. *Bouvardia*, *Bouvardia*, *Deppea*, *Exostema* y *Hintonia*.

Tipo IV= 2. El tejido vascular tiene forma de un arco abierto en forma de "V", con los extremos invaginados y de 4-6 haces vasculares laterales, bajo o entre los extremos invaginados del arco. *Psychotria*.

Tipo III= 3. El tejido vascular forma un arco abierto con los extremos ligeramente curvos y un par de haces vasculares laterales. *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon* y *Syringantha*.

Tipo II= 4. El tejido vascular forma un arco abierto con los extremos invaginados y un par de haces vasculares laterales. *Hamelia*.

27. Traza foliar del pecíolo. Metcalf y Chalk (1979) mencionan que el arreglo del tejido vascular del pecíolo tiene valor diagnóstico a diferentes niveles taxonómicos. Howard (1979), describe su variación en el arreglo del tejido vascular desde la base del pecíolo hasta la lámina; con base en esta propuesta reconocimos seis tipos de trazas. La mayoría de estos tipos se describen por primera vez para la familia (Metcalf y Chalk, 1950). La traza tipo III predomina en Hamelieae (ver capítulo IV).

Tipo VI = 0 La traza forma un anillo o cilindro cerrado. *Randia*.

Tipo V = 1. La traza central forma un arco en "V" sin los extremos invaginados y un par de haces laterales. *Bouvardia*, *Exostema* y *Hintonia*

Tipo IV = 2. La traza central forma un arco en V con los extremos invaginados y dos pares de haces laterales. *Psychotria*.

Tipo III = 3. La traza central en forma de arco abierto con los extremos ligeramente curvos y dos pares de haces vasculares laterales. *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon* y *Plocaniophyllon*.

Tipo II= 4. La traza central en forma de arco abierto con los extremos invaginados y un par de haces vasculares laterales. *Hamelia*.

Tipo I = 5. La traza central en forma de arco abierto sin los extremos curvos y con un par de haces laterales. *Deppea* y *Syringantha*.

28. Vaina del tejido vascular del pecíolo. En la mayoría de los géneros estudiados, el tejido vascular se encuentra rodeado por un estrato de células distintivas al resto del tejido (vaina).

Ausente= 0. *Bouvardia*, *Exostema* y *Hintonia*.

Presente=1. *Deppea*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon*, *Psychotria*, *Syringantha* y *Randia*.

29. Células de la vaina del pecíolo. Las células que conforman la vaina presentan en la mayoría de los taxa no están lignificadas, con excepción de algunos géneros en los que las células se lignifican (ver capítulo IV). En los taxa que no presentan vaina, este carácter se codificó como inaplicable.

Esclerénquima= 0. La vaina puede esta formada por esclereidas o fibras. *Psychotria* y *Randia*.

Parénquima= 1. Presente en *Deppea*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon* y *Syringantha*.

Caracteres morfo-anatómicos de la flor

30. Posición de las estructura de reproducción sexual (inflorescencias o flores solitarias).

Estudios previos mencionan que Hamalieae se caracteriza por presentar inflorescencias terminales (Robbrecht, 1993; Dessein et al., 2005). Sin embargo, las revisión del material de campo y herbario nos permitieron reconocer la presencia de inflorescencias y flores solitarias axilares en algunos géneros de la tribu.

Axilar= 0. Inflorescencias axilares se presentan en *Hoffmannia*, *Deppea* (*D. purpusii*), *Hintonia* *Exostema* (*E. caribaeum*), *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon* y *Randia*.

Terminal = 1. Las inflorescencias terminales están presentes en *Bouvardia*, *Deppea*, *Exostema* (*E. mexicanum*), *Hamelia*, *Psychotria* *Randia* y *Syringantha*.

31. Flores arregladas en ramas compuestas. La flores en los géneros estudiados son solitarias o pueden arreglarse en ramas compuestas con diversas formas.

Ausentes=0. En *Omiltemia* (*O. longipes*), *Exostema* (*E. caribaeum*), *Hintonia* y *Randia*.

Presentes=1. En *Bouvardia*, *Deppea*, *E. mexicanum*, *Hamelia*, *Hofmannia*, *Omiltemia* (*O. filisepala*), *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon* y *Syringantha*.

32. Forma de la inflorescencia. Se reconocieron cinco tipos de inflorescencia. Ochoterena (2000) menciona que la flores solitarias y los monocasios (cima escorpiode o helicoidal), deben ser considerados como patrones básicos y las inflorescencias compuestas como los dicasios, corimbos y panículas como estados derivados. Por ello, los tipos identificados se

reconocen como hipótesis de homología primaria. En los taxa con flores solitarias, este carácter se codificó como inaplicable.

Dicasio= 0. *Hamelia*, *Syringantha* y *Exostema* (*E. mexicanum*).

Corimbo = 1. *Bouvardia*, *Deppea* y *Hoffmannia*.

Panícula = 2. *Psychotria*.

Cima escorpióide= 3. *Pinarophyllon* y *Plocaniophyllon*

Cima helicoidal= 4. *Omiltemia* (*O. filisepala*).

33. Inflorescencia con ramas secundifloras. Este tipo de ramas se caracteriza por presentar las flores en el mismo lado la rama, se describen para *Hamelia* y *Syringantha* (Elias, 1976; McDowell, 1996). Aquí se confirma su presencia en dos especies estudiadas de *Hamelia* y en *Syringantha*. En los taxa que presentan flores solitarias, este carácter se codificó como inaplicable.

Ausentes= 0. *Bouvardia*, *Deppea*, *Exostema*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon* y *Psychotria*.

Presentes=1. *Hamelia patens*, *H. xorullensis* y *Syringantha*.

34. Forma de los lóbulos del cáliz. La forma de los lóbulos del cáliz presentó variación, por lo que se reconocieron dos estados.

Triangular= 0. Lóbulos más largos que anchos. Presentes en *Bouvardia*, *Exostema*, *Hintonia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Psychotria* y *Randia*.

Deltoide= 1. Lóbulos más anchos que largos. Presentes en *Deppea*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Plocaniophyllon* y *Syringantha*.

35. Coléteres en el cáliz. Estructuras pluricelulares secretando mucílago que ocurren en el interior de las estípulas y/o el cáliz; pueden variar con respecto a su forma y posición (Robbrecht, 1988). La presencia y posición de los coléteres es difícil de apreciar en ejemplares de herbario (Ochoterena, 2000). Sin embargo, los cortes anatómicos nos permitieron definir ambas condiciones. En los géneros que no presentan coléteres, éste carácter se codificó como inaplicable.

En la parte interna de los lóbulos =0. Los coléteres se encuentran en la parte interna de los lóbulos del cáliz (cara adaxial). Presentes en *Hamelia*, *Omiltemia*, *Exostema* y *Hintonia*.

Entre los lóbulos = 1. Los coléteres se encuentran siempre entre los lóbulos de cáliz, en las especies estudiadas de *Deppea*.

36. Forma de la corola. Las corolas hipocrateriformes son las que predominan en la familia Rubiaceae; en los géneros estudiados se reconocieron además de ésta, las formas tubular e infundibuliforme. Bremer (1987) codificó todas estas formas como un carácter con doble estado (ausente o presente). Sin embargo, la variación que aquí se reconoce es consistente a nivel genérico, algunos de los estados aquí descritos también fueron reconocidos por Ochoterena (2000) y de acuerdo con la misma autora, se codificaron como una hipótesis de homología primaria.

Hipocraterimorfa= 0. Corola con un tubo angosto y los lóbulos abiertos. *Exostema*.

Tubular =1. El tubo de la corola es estrecho en toda su longitud (desde la base hasta los lóbulos de la corola). *Hamelia*, *Omiltemia* y *Syringantha*

Infundibuliforme = 2. En forma de embudo, el tubo de la corola es estrecho en la base y se dilata de forma gradual hacia los lóbulos. *Deppea*, *Hoffmannia*, *Hintonia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon*, *Psychotria* y *Randia*.

37. Lóbulos de la corola. El número de lóbulos de la corola es un constante a nivel générico, reconociéndose tres estados.

Seis lóbulos= 0. *Hintonia*.

cinco lóbulos= 1. *Hamelia*, *Exostema*, *Psychotria*, *Randia* y *Syringantha*.

cuatro lóbulos= 2. *Bouvardia*, *Deppea*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon* y *Plocaniophyllon*.

38. Estivación de la corola. Hamelieae presenta todos los tipos de estivación que se reconocen para la familia, incluyendo la contorta (Robbrecht, 1988). Con base en la revisión de los cortes anatómicos transversales, se reconocieron cinco tipos según la disposición de los lóbulos en la prefloración (ver capítulo V).

Valvada= 0. Con los márgenes de los lóbulos apenas unidos o en contacto entre sí, pero nunca sobrepuestos. *Bouvardia* y *Psychotria*.

Contorta =1. Presente en *Deppea* y *Randia*.

Quincuncial = 2. Con cinco lóbulos, dos exteriores, dos interiores y uno con el margen de un lado sobre un lóbulo interno y el margen del otro lado cubierto por un lóbulo externo. *Exostema*, *Hamelia* y *Syringantha*.

Imbricada= 3. Con los márgenes sobrepuestos, con un lóbulo interno y uno externo, dos de ellos imbrincados. *Hintonia* y *Omiltemia*.

Alternativa= 4. Los márgenes de dos lóbulos externos están colocados sobre los márgenes de los dos lóbulos internos. *Hoffmannia*, *Pinarophyllon* y *Plocaniophyllon*.

39. Estivación contorta. La estivación es un carácter importante en la clasificación de la familia y se presentan tres tipos: contorta, imbricada y valvada, esta última es la que predomina en la familia (Robbrecht, 1988).

Contorta a la izquierda = 0. Los márgenes de los lóbulos se encuentran sobrepuestos uno sobre otro (dirección a la izquierda). *Randia*

Contorta a la derecha = 1. Los márgenes de los lóbulos se encuentran sobrepuestos uno sobre otro, en sentido contrario a las manecillas del reloj. *Deppea*.

40. Forma de los lóbulos de la corola. Se describen tres formas de los lóbulos de la corola, con base en Moreno (1987). Este carácter es consistente en los géneros estudiados.

Lineares u oblongos = 0. Lóbulos más largos que anchos, en forma más o menos rectangular. *Exostema*, *Hoffmannia*, *Psychotria* y *Randia*.

Elípticos= 1. Lóbulos en forma de elipse; redondeado o curvado y más ancho en la parte central. Presentes en *Bouvardia*, *Deppea*, *Pinarophyllon* y *Plocaniophyllon*.

Ovados = 2. Lóbulos con la base más amplia que el ápice. Presentes en *Hamelia*, *Hintonia*, *Omiltemia* y *Syringantha*.

41. Color de la corola. Este carácter es consistente en las especies y en algunos géneros estudiados. El color de la corola ha sido utilizado en un análisis cladístico que incluyó a Hamelieae (Bremer, 1987). Sin embargo, la autora lo codificó la corola amarilla presente en la mayoría de los miembros de la tribu como un carácter doble estado (presente o ausente). En otros análisis el carácter se codifica como multiestado asignando el "0" al color blanco o crema (Ochoterena, 2000).

Blanco- crema = 0. *Exostema, Hintonia, Psychotria* y *Randia*

Anaranjada = 1. *Hamelia, Omiltemia (O. longipes)*

Amarilla = 2. *Deppea, Hamelia (H. xorullensis), Hoffmannia, Omiltemia (O. filisepala), Plocaniophyllon* y *Pinarophyllon*.

42. Estomas en la corola. La presencia de estomas en la corola es un carácter constante a nivel genérico, pero pocos géneros de la tribu los presentan.

Ausentes= 0. *Deppea, Hoffmannia, Pinarophyllon, Plocaniophyllon* y *Psychotria*.

Presentes= 1. *Hamelia, Hoffmannia, Exostema, Hintonia, Randia* y *Syringantha*.

43. Adnación de los estambres. Este carácter es constante en los miembros de Hamelieae, que presentan estambres adnados a la base del tubo de la corola, mientras que algunos representantes de las otras tribus los estambres se encuentran adnados a la garganta del tubo de la corola (ver capítulo V). En trabajos previos se registra la adnación de los estambres en la base de la corola para Hamelieae y para los representantes del grupo *Portlandia* (Bremer, 1987; Robbrecht, 1988, 1993; Ochoterena, 2000).

Garganta del tubo de la corola= 0. *Bouvardia, Psychotria* y *Randia*.

Base del tubo de la corola = 1. *Deppea, Exostema Hamelia, Hoffmannia, Hintonia Omiltemia, Pinarophyllon, Plocaniophyllon* y *Syringantha*.

44. Connación de los estambres. Los estambres se fusionan entre sí en la base de los filamentos, formando un anillo, este carácter es consiste a nivel genérico en algunos miembros de Hamelieae y en los representantes del grupos *Portlandia*.

Ausente = 0. *Bouvardia, Deppea, Hoffmannia, Omiltemia, Pinarophyllon, Plocaniophyllon, Psychotria* y *Randia*.

Presente = 1. *Exostema, Hintonia, Hamelia* y *Syringantha*.

45. Forma de los filamentos. En cortes anatómicos transversales se revisaron las formas de los filamentos, lo que permitió reconocer cuatro tipos o formas con base en Moreno (1987). Se confirma la presencia de filamentos oblongos o casi aplanados en *Hamelia* y *Syringantha*, como lo señaló McDowell (1996).

Circulares= 0. Presentes en *Bouvardia, Exostema, Hintonia* y *Randia*

Oblongos= 1. Presentes en *Hamelia* y *Syringantha*.

Elípticos= 2. Presente en *Deppea, Omiltemia* y *Psychotria*.

Triangulares= 3. Presentes en *Hoffmannia, Pinarophyllon* y *Plocaniophyllon*.

46. Haz vascular del filamento. Se observaron dos tipos de haces vasculares en el filamento, el anfigasal en Hamelieae y otros géneros que no pertenecen a la tribu, con excepción de *Psychotria* que presenta haz de tipo colateral. El tipo anfigasal el xilema se encuentra

rodeando completamente al floema, mientras que en el colateral el floema se encuentra sobre un lado o extremo del xilema.

Colateral= 0. Presente únicamente en las especies estudiadas de *Psychotria*.

Anfivasal =1. Se presenta en *Bouvardia*, *Deppea*, *Exostema*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon*, *Randia* y *Syringantha*.

47. Adnación de filamento a la antera. Se definieron dos tipos de antera, con base en la posición en la que se fusionan al filamento, éstos son consistentes a nivel genérico y tribal.

Medio-dorsifijas = 0. El filamento se fusiona en la parte media de la antera. Presente en *Bouvardia*, *Psychotria* y *Randia*

Dorsifijas cerca de la base= 1 El filamento se fusiona en cerca de la base de la antera. *Deppea*, *Exostema*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Hintonia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon* y *Syringantha*,.

48. Posición del tejido conectivo. Existe variación en la posición del tejido conectivo en la antera en los géneros estudiados, por lo que se reconocieron dos tipos que son consistentes en los géneros muestreados.

Central= 0. El tejido conectivo se encuentra localizado en la parte central de la tétrada en *Exostema* y *Hintonia*.

Dorsal= 1. El tejido conectivo se encuentra localizado en la parte dorsal de la tétrada en *Deppea*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon*, *Psychotria* *Randia* y *Syringantha*.

49. Dehiscencia de la antera. En *Hamelieae* la dehiscencia de las anteras es exclusivamente introrsa, mientras que en *Exostema* y *Hintonia* es latrorsa. Este último tipo es común en los miembros del grupo *Portlandia* (McDowell, 1996; Ochoterena, 2002).

Latrorsa = 0. Presente en *Exostema* y *Hintonia*

Introrsa = 1. Presente en *Bouvardia*, *Deppea*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon*, *Psychotria*, *Randia* y *Syringantha*.

50. Forma del estigma. Bremer (1987) consideró este carácter en el análisis cladístico en el que incluyó a *Hamelieae*, determinó a la forma entera o bilobada como doble estado (presente-ausente). Sin embargo, aquí se reconocieron tres formas del estigma con base en la revisión de ejemplares de herbario y con ayuda de los cortes anatómicos longitudinales, resultando un carácter consistente a nivel genérico (ver capítulo V). Las formas se describen con base en Moreno (1987).

Clavado= 0. Presente en la mayoría de los géneros de *Hamelieae*. *Deppea*, *Exostema*, *Hoffmannia*, *Hintonia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Psychotria* y *Randia*

Capitado= 1. Es exclusiva de *Plocaniophyllon*.

Linear=2. Presente en *Hamelia* y *Syringantha*.

51. Forma del estilo. Con base en la revisión de los cortes anatómicos transversales, se reconocieron tres formas del estilo (ver capítulo V).

Ovoide constreñido= 0. *Exostema*, *Hintonia*, *Psychotria* y *Randia*.

Circular u ovoide =1. *Deppea*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon* y *Plocaniophyllon*.

Lobulado o poligonal=2. *Hamelia* y *Syringantha*.

52. Presentación secundaria de polen. Este carácter es distintivo de varios taxa de la subfamilia Ixoroideae (Robbrecht, 1988; De Block, 1998). Aquí se confirma su presencia en *Randia* clasificado en dicha subfamilia.

Ausente= 0. *Bouvardia*, *Deppea*, *Exostema*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Hintonia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon*, *Psychotria* y *Syringantha*.

Presente= 1. Distintivo de *Randia*.

53. Hipodermis del estilo con taninos. En algunos géneros se reconoció la hipodermis del estilo ocluida por taninos, este carácter es constante a nivel específico o genérico.

Ausente= *Deppea*, *Hamelia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon*, *Syringantha*, *Bouvardia*, *Psychotria* y *Randia*

Presente= *Deppea* (*D. guerrerensis*), *Hoffmannia*, *Omiltemia* (*O. filisepala*).

54. Haces vasculares en el estilo. Se reconoció la variación en el número de haces del estilo en los géneros estudiados, predominando en la mayoría dos haces vasculares.

2 haces= 0. *Bouvardia*, *Deppea*, *Exostema*, *Hoffmannia*, *Hintonia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon*, *Psychotria*, *Randia* y *Syringantha*

3-5 haces= 1. Presente en las especies estudiadas de *Hamelia*.

55. Nectario. El nectario está presente en la mayoría de los géneros estudiados, excepto en *Plocaniophyllon*.

Ausente = 0. *Plocaniophyllon*.

Presente = 1. *Bouvardia*, *Deppea*, *Exostema*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Hintonia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Psychotria*, *Randia* y *Syringantha*.

56. Forma del nectario. Se identificaron dos formas del nectario, la forma cónica- subcónica es la que predomina en los taxa muestreados. Se confirma la forma discoide en *Exostema*, como lo describe McDowell (1996), para dicho género. Este carácter se codificó como inaplicable en *Plocaniophyllon*.

Discoide= 0. *Exostema* y *Hintonia*

Cónico-subcónico= 1 *Deppea*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Psychotria*, *Randia* y *Syringantha*

57. Lóculos en el ovario. La mayoría de los taxa estudiados presentan ovario bilocular, con excepción de *Hamelia* quien presenta ovario tri o pentalocular. Dwyer (1969), en la revisión que hace de *Hoffmannia*, menciona que género presenta de 2-4 lóculos, sin embargo en las especies estudiadas solamente se observaron dos lóculos. La variación en el número de lóculos (2-5) en el ovario de Hamelieae se reconoce en estudios previos (Elias, 1976; Bremer, 1987; Robbrecht, 1993; Dessein *et al.*, 2005).

2 lóculos = 0. Presente en *Bouvardia*, *Deppea*, *Exostema*, *Hoffmannia*, *Hintonia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon*, *Psychotria*, *Randia* y *Syringantha*.

3-5 lóculos = 1. Presente en las especies estudiadas de *Hamelia*.

58. Tipo de placentación. En las Rubiaceae predomina la placentación axial (Robbrecht, 1988), misma que se confirma en todos los miembros de Hamelieae y que previamente se

reconoció en *Hamelia* y *Hoffmannia* (Elias, 1974; Dwyer, 1969). Sin embargo, en la familia también se registra la placentación parietal y la basal, esta última en miembros de Psychotriaceae (Igersheim et al., 1994; Piesschaert et al., 2000), y aquí se corrobora su presencia en los representantes de *Psychotria*.

Axilar= 0. Presente en *Bouvardia*, *Deppea*, *Exostema*, *Hintonia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon* y *Syringantha*.

Basal= 1. Presente en *Psychotria*.

59. Orientación de los óvulos. Ochoterena (2000), propone cuatro tipos de orientación de los óvulos, en los géneros estudiados se presentan tres de los tipos que dicha autora describe.

Vertical o erecta= Presente en *Psychotria*.

Basipetala = Presente en *Bouvardia*, *Exostema* y *Hintonia*.

Horizontal= Presente en *Deppea*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon* y *Syringantha*.

60. Óvulos por lóculo. La variación en el número de óvulos es consistente a nivel genérico. Por lo que se asignaron tres estados para este carácter. En los géneros de Hamelieae se confirma la presencia de óvulos numerosos.

1 óvulo= 0. *Psychotria* y *Randia*.

2-8 óvulos= 1 *Bouvardia*, *Exostema* y *Hintonia*

> 10 óvulos=2 *Deppea*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon* y *Syringantha*.

61. Tipo de óvulo. Las Rubiaceae se caracterizan por presentar óvulos anatropos, aunque también se han descrito los óvulos campilótropos. Los cortes anatómicos transversales nos permitieron reconocer dos tipos de óvulos. Los óvulos ortótropos presentes en todos los géneros de Hamelieae, se describen por primera vez para la familia y se confirma la presencia de óvulos anátropos en los otros géneros que no pertenecen a la tribu. Ver capítulo V.

Anátropo= 0. Presente en *Bouvardia*, *Exostema*, *Hintonia* y *Psychotria*.

Ortótropo= 1. *Deppea*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon* y *Syringantha*.

62. Tegumento con taninos. El tegumento de los óvulos se encuentra ocluido por taninos en todos los géneros de Hamelieae.

Ausente= 0. *Bouvardia*, *Exostema*, *Hintonia* y *Psychotria*.

Presente= 1. En *Deppea*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon* y *Syringantha*.

63. Haz vascular del hipantio. La revisión del material de los cortes anatómicos permitió reconocer dos tipos de haces vasculares: el colateral, que es el predomina en la mayoría de los géneros estudiados y el circular con crecimiento secundario que se presenta en pocos géneros. Estos tipos son constantes a nivel genérico.

Circular=0. *Exostema* y *Hintonia*.

Colateral= 1. *Bouvardia*, *Deppea*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon*, *Psychotria*, *Randia* y *Syringantha*.

64. Hipodermis con taninos en el hipantio. Bajo la epidermis, hay una hipodermis distintiva por la presencia de taninos. Este carácter es consistente en las especies de *Hoffmannia*. Es la primera vez que se registra este carácter, debido a que los estudios previos no se describen los tejidos del hipantio (ver capítulo V).

Ausente= 0. *Bouvardia*, *Deppea*, *Exostema*, *Hamelia*, *Hintonia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon*, *Psychotria*, *Syringantha* y *Randia*.

Presente= 1. Presente en las especies de *Hoffmannia*.

Caracteres morfológicos del fruto y semilla

65. Tipo de fruto. Se reconocieron tres tipos de frutos basados en las características del pericarpio. El fruto abayado se confirma para *Hamelia* y *Hoffmannia* como se ha descrito en estudios previos (Dwyer, 1969; Elias, 1976). Lorence y Dwyer (1988) en la clave que proponen para Hamelieae, señalan que en la tribu hay frutos carnosos (*Hamelia* y *Hoffmannia*) y frutos secos (*Deppea*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon* y *Plocaniophyllon*). En el presente estudio se confirman los tipos de frutos para Hamelieae.

Baya=0. *Hamelia*, *Hoffmannia* y *Randia*.

Drupa=1. Presente en *Psychotria*.

Cápsula=2. *Bouvardia*, *Deppea*, *Exostema*, *Hintonia*, *Omiltemia*, *Plocaniophyllon*, *Pinarophyllon*, y *Syringantha*.

66. Dehiscencia del fruto. La dehiscencia del fruto se ha considerado un carácter importante para el reconocimiento de los géneros estrechamente relacionados de Hamelieae (Lorence y Dwyer, 1988), confirmando su valor taxonómico en la circunscripción de los géneros. Aquí reconocemos tres tipos con base en la revisión del material recolectado en campo y en los especímenes de herbario. Ochoterena (2000), menciona que la dehiscencia septicida y loculida se han codificado como hipótesis de homología independiente. Sin embargo, la misma autora señala que es una simple hipótesis de homología con series de transformación, por lo tanto se codificó de forma similar a su propuesta. En los géneros que presentan frutos abayados y drupas, los estados de este carácter se codifican como inaplicables.

Loculicida= 0. Dehiscencia a través de los lóculos en *Deppea* y *Pinarophyllon*.

Septicida= 1. Dehiscencia a través de los septos en *Omiltemia*, *Exostema* y *Hintonia*.

Loculicida y septicida= 2. Este tipo de dehiscencia mediante una combinación de los dos tipos anteriores loculicida y septicida. *Plocaniophyllon*.

67. Ala en semilla. Las semillas aladas han sido un carácter importante en la clasificación de Rubiaceae, con valor diagnóstico a nivel de tribus principalmente en miembros de Cinchonoideae (Robbrecht, 1988).

Ausente= 0. *Deppea*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon*, *Psychotria* y *Randia*.

Presente= 1. Presente en *Bouvardia*, *Exostema*, *Hintonia* y *Syringantha*.

68. Alas de la semilla. Las semillas aladas en la familia tienen valor taxonómico a nivel de tribu, la morfología del ala es diversa puede ser regular o irregular rodeando el margen de la

semilla (Robbrecht, 1988). Se reconocieron dos formas en la que se distribuye el ala en la semilla, que son consistentes a nivel genérico.

Circundante= 0. Rodea todo el margen de la semilla. Presente en *Bouvardia*, *Exostema* y *Hintonia*.

En los extremos =1. La distribución del ala es desigual y se restringe a los extremos o polos de la semilla. *Syringantha*.

69. Testa lisa. Sin ornamentación.

Ausente=0. *Deppea*, *Exostema*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Hintonia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon* y *Syringantha*.

Presente= 1. *Psychotria* y *Randia*.

70= Testa no lisa. La revisión de semillas en el microscopio de luz permitió reconocer dos tipos de testa, los cuales son consistentes a nivel genérico.

Reticulada= 0. Simulando una redcilla, de escaso relieve. *Exostema*, *Hintonia* y *Syringantha*.

Foveolada= 1. Se caracteriza por presentar pequeñas marcas em forma de huecos. *Bouvardia*, *Deppea*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon* y *Syringantha*.

Contenidos inorgánicos

71. Rafidios. Los rafidios se han considerado como um marcador de la familia, de la subfamilia Rubioideae (Bremekamp, 1966). Sin embargo, esta forma de cristales se presenta en algunos miembros de Cinchonoideae incluyendo Hamelieae y Hillieae, lo que sugiere que se originaron más de una vez en la familia. La presencia de los cristales puede variar dependiendo del órgano de la planta, por lo que es importante revisar todos los órganos para asegurar su presencia o ausencia. En el caso de Hamelieae se confirma su presencia en casi todos los órganos, con excepción de la xilema secundario, dado *Hamelia* y *Omiltemia* son los únicos géneros que tienen que rafidios en la madera.

Ausente= 0. *Exostema*, *Hintonia* y *Randia*

Presente=1. *Bouvardia*, *Deppea*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon*, *Psychotria* y *Syringantha*.

72. Drusas. Estos cristales tienen forma de estrella.

Ausentes= 0. *Deppea*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon*, *Psychotria* y *Syringantha*.

Presentes=1. *Bouvardia*, *Exostema*, *Hintonia* y *Randia*

73. Estiloides. Se corrobora la presencia de este tipo de cristales en la corteza de *Psychotria* y *Exostema*. En el primer género se había registrado su presencia en las hojas (Jansen et al., 1997).

Ausentes= 0. *Deppea*, *Hamelia*, *Hoffmannia*, *Omiltemia*, *Pinarophyllon*, *Plocaniophyllon*, *Randia* y *Syringantha*.

Presentes=1. *Exostema* y *Psychotria*.

74. Cristales prismáticos. Este tipo de cristales son característicos de la madera de Ixoroideae, pero también se presentan en pocos géneros de Rubioideae (Jansen et al., 2002).

Ausentes= 0. *Deppea, Hamelia, Hoffmannia, Omiltemia, Pinarophyllon, Plocaniophyllon, Psychotria* y *Syringantha*.

Presentes=1. *Exostema* y *Randia*.

75. Areniscas. Son acumulaciones de cristales pequeños de diversas formas prismáticas.

Ausentes= 0. *Bouvardia, Deppea, Hamelia, Hoffmannia, Omiltemia, Pinarophyllon, Plocaniophyllon, Psychotria, Randia* y *Syringantha*.

Presentes=1. *Exostema* y *Hintonia*.