



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

Unidad Iztapalapa

Análisis filogenético del género *Mimosa* sect. *Batocaulon*: series *Acanthocarpae*, *Boreales* y *Distachyae* (Leguminosae), basado en datos moleculares.

TESIS

Que para obtener el grado de
Maestro en Biología

PRESENTA

Biól. VICTOR VELÁZQUEZ CASTAÑEDA

Directora: Dra. Rosaura Grether González

Asesora: Dra. Alejandra Serrato Díaz

Asesor: Dr. Luis Manuel Guevara Chumacero

Julio, 2019

La Maestría en Biología de la
Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa
pertenece al Padrón de
Postgrados de Calidad del CONACyT.

División de Ciencias Biológicas y de la Salud

de la Unidad Iztapalapa aprobó la tesis que presentó el:

Biól. Víctor Velázquez Castañeda

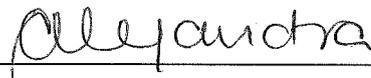
El día 05 de Julio del año de 2019.

Comité Tutorial y Jurado

Tutora: Dra. Rosaura Grether González



Asesora: Dra. Alejandra Serrato Díaz



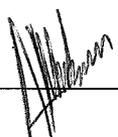
Asesor: Dr. Luis Manuel Guevara Chumacero



Sinodal: Dra. Armida Leticia Pacheco Mota



Sinodal: Dr. Jaime Alejandro Torres Montúfar



Dedicatorias y Agradecimientos

A mi familia por todo su amor y su comprensión.

A mi Directora de tesis la Dra. Rosaura Grether por todo su apoyo y por permitirme trabajar a su lado, por sus revisiones y por su cariño en estos años. Sin su apoyo, no habría sido posible la realización de esta tesis.

A mis asesores la Dra. Alejandra Serrato y al Dr. Luis Manuel Guevara por sus revisiones y su amistad.

A mis sinodales la Dra. Leticia Pacheco Mota y al Dr. Alejandro Torres Montúfar por sus revisiones.

A la Dra. Sara Lucia Camargo, la Dra. Susana Adriana Montaña y al Dr. Noé Manuel Montaña por su apoyo en salidas a campo y su amistad.

A mis amigos: Izcoatl, Iveth, Verónica y Usiel.

A mis amigas y compañeras de laboratorio: Martha, Alejandra, Montserrath, Xóchitl, y Beatriz.

Al Dr. Marcelo F. Simon (EMBRAPA) por las secuencias donadas de la región *rpS16*.

A los curadores de los herbarios IEB, MEXU, TEX y UAMIZ.

A la maestría en Biología de la Universidad Autónoma Metropolitana.

A CONACyT No. de becario: 616283.

Por último, quisiera agradecer a todos aquellos que de alguna manera, contribuyeron a la realización de esta tesis.

Resumen

El género *Mimosa* L. comprende ca. 540 especies, alrededor del 90% está distribuido en América y el resto es de origen africano y asiático. México es el segundo centro de diversificación del género, donde se distribuyen ca. 105 especies. Sin embargo, entre muchos taxa del género presentes en México, existen complejos de especies difíciles de ubicar taxonómicamente, bajo la clasificación de Barneby (1991), debido a su similitud y traslape de caracteres morfológicos. El desconocimiento de la historia evolutiva de estos grupos, así como el descubrimiento y descripción de nuevas especies en los últimos años, ponen en evidencia la necesidad de una nueva clasificación a nivel infragenérico. La clasificación taxonómica de esta tesis se basó en Barneby (1991) y en las relaciones filogenéticas para el género *Mimosa* de acuerdo a Simon *et al.* (2011) quienes obtuvieron un clado no resuelto constituido por especies mexicanas, perteneciente a la sect. *Batocaulon* y formado principalmente por miembros de las series *Acanthocarpae*, *Boreales* y *Distachyae*, que son analizadas en este estudio con el objetivo de esclarecer las relaciones de parentesco en este clado. Para ello, se hizo una selección de 64 taxa, que incluye un grupo externo y especies de diferentes series y secciones del género *Mimosa*, distribuidas principalmente en México, algunas en Sudamérica y otras del sur de Estados Unidos. A partir de muestras de folíolos colectadas en el campo y de ejemplares de herbario, se secuenciaron las regiones *trnD₂-trnT* y *rpS16* de cloroplasto y se obtuvieron para algunas especies, datos de la región ribosomal nuclear *ITS*. Se emplearon secuencias de *trnD₂-trnT* del GenBank. Las relaciones filogenéticas se determinaron mediante análisis cladísticos de Parsimonia y de inferencia Bayesiana. Los resultados principales, obtenidos con un análisis Bayesiano concatenado de las regiones del cloroplasto, confirman la monofilia del género y recuperan como grupos parafiléticos a las series *Acanthocarpae*, *Boreales* y *Distachyae*. Sugieren la aceptación a nivel específico de cinco taxa y la reubicación de siete especies a nivel infragenérico. Se concluye con una nueva delimitación taxonómica de las series *Acanthocarpae*, *Boreales* y *Distachyae* apoyada por las relaciones filogenéticas.

Abstract

The genus *Mimosa* L. comprises ca. 540 species, with about 90% distributed in America and the rest is of African and Asian origin. Mexico is the second center of diversification of the genus, where 105 species are found. However, among many taxa of the genus occurring in Mexico, species complexes are common and of difficult taxonomic assignation under the *Mimosa* classification of Barneby (1991), due to their similarities and overlap of morphological characters. The lack of knowledge of the evolutionary history of these groups, along with the discovery and description of new species in recent years, point toward the need of a new classification at the infrageneric level. The taxonomic classification of this thesis was based on Barneby (1991) and the phylogenetic relationships for the genus *Mimosa* according to Simon *et al.* (2011) who obtained an unresolved clade constituted by Mexican species, belonging to sect. *Batocaulon* and formed mainly by members of the series *Acanthocarpae*, *Boreales* and *Distachyae*, which are analyzed in this study with the aim of clarifying the kinship relationships in this clade. For this, a selection of 64 taxa was made, which includes an external group and species of different series and sections of the *Mimosa* genus, distributed mainly in Mexico, some in South America and others in the southern United States. From samples of leaflets collected in the field and herbarium specimens, the regions *trnD₂-trnT* and *rpS16* of chloroplast were sequenced and data for the nuclear ribosomal region *ITS* were obtained for some species. The *trnD₂-trnT* sequences of GenBank were used. The phylogenetic relationships were determined by cladistic analyzes of Parsimony and Bayesian inference. The main results, obtained with a concatenated Bayesian analysis of the chloroplast regions, confirm the monophyly of the genus and recover the *Acanthocarpae*, *Boreales* and *Distachyae* series as paraphyletic groups. They suggest the validation at a specific level of five taxa and the relocation of seven species at the infragenet level. It concludes with a new taxonomic delimitation of the *Acanthocarpae*, *Boreales* and *Distachyae* series, supported by the phylogenetic relationships

Contenido

	Página
Resumen	ii
Abstract	iii
1. Introducción	1
2. Antecedentes	2
2.1. Antecedentes taxonómicos	2
2.1.1. Familia Leguminosae	2
2.1.2. Nueva clasificación de la familia Leguminosae	3
2.1.3. Subfamilia <i>Mimosoideae</i> DC.	5
2.1.4. Tribu <i>Mimoseae</i>	5
2.1.5. Género <i>Mimosa</i>	6
2.1.6. Historia nomenclatural del género <i>Mimosa</i>	8
2.1.7 Sect. <i>Batocaulon</i> , Series: <i>Acanthocarpae</i> , <i>Boreales</i> y <i>Distachyae</i>	11
2.1.8 Algunos problemas taxonómicos y nomenclaturales a resolver	15
2.2. Antecedentes filogenéticos	22
2.2.1. La familia Leguminosae	23
2.2.2. Nueva filogenia de la familia Leguminosae	25
2.2.3. La subfamilia <i>Mimosoideae</i> DC.: el clado mimosoide	29
2.2.4. El género <i>Mimosa</i>	32
3. Hipótesis y Objetivos	39
3.1. Preguntas de investigación	39
3.2. Hipótesis	40
3.3 Objetivos	40

4. Materiales y Métodos	41
4.1 Selección de especies	41
4.2 Revisión de colecciones de Herbario	44
4.3 Obtención de muestras	44
4.4 Extracción de DNA total	45
4.5 Amplificaciones por PCR, purificación y secuenciación de DNA	47
4.5.1 Amplificaciones por PCR del marcador <i>trnD₂-trnT</i>	47
4.5.2 Amplificaciones por PCR del marcador <i>rpS16</i>	48
4.5.3 Amplificaciones por PCR del marcador <i>ITS</i>	50
4.5.4 Purificación y secuenciación de DNA	51
4.6 Edición y alineamiento de secuencias	52
4.7 Construcción de matrices de datos	53
4.7.1 Matriz del espaciador intergénico de cloroplasto: <i>trnD₂-trnT</i>	54
4.7.2 Matriz del espaciador intergénico de cloroplasto: <i>rpS16</i>	56
4.7.3 Matriz concatenada: <i>trnD₂-trnT + rpS16</i>	59
4.7.4 Matriz concatenada: <i>trnD₂-trnT + rpS16+ ITS</i>	59
4.8 Análisis filogenéticos	61
4.8.1 Análisis de Parsimonia	61
4.8.2 Análisis Bayesianos	65
4.9 Edición de cladogramas	67
5. Resultados	69
5.1 Obtención y amplificación de regiones del DNA	69
5.1.1 DNA del cloroplasto: espaciador intergénico <i>trnD₂-trnT</i>	71
5.1.2 DNA del cloroplasto: espaciador intergénico <i>rpS16</i>	73
5.1.3 Región del DNA ribosomal nuclear <i>ITS</i>	75
5.2 Modelos evolutivos	75
5.2.1 Matriz <i>trnD₂-trnT</i>	75

5.2.2 Matriz <i>rpS16</i>	77
5.2.3 Matriz <i>ITS</i>	78
5.3 Análisis filogenéticos	79
5.4 Análisis filogenéticos de Parsimonia	80
5.4.1 Análisis de Parsimonia región <i>trnD₂-trnT</i>	80
5.4.2 Análisis de Parsimonia región <i>rpS16</i>	83
5.4.3 Análisis de Parsimonia regiones <i>trnD₂-trnT + rpS16</i>	85
5.4.4 Análisis de Parsimonia regiones <i>trnD₂-trnT + rpS16 + ITS</i>	88
5.5 Análisis filogenéticos de Inferencia Bayesiana	90
5.5.1 Análisis Bayesiano región <i>trnD₂-trnT</i>	90
5.5.2 Análisis Bayesiano región <i>rpS16</i>	92
5.5.3 Análisis Bayesiano regiones <i>trnD₂-trnT + rpS16</i>	94
5.5.4 Análisis Bayesiano regiones <i>trnD₂-trnT+ rpS16 + ITS</i>	97
5.6 Nueva delimitación taxonómica de las series: <i>Acanthocarpae</i> , <i>Boreales</i> y <i>Distachyae</i> y aceptación de algunos taxa a nivel específico	99
6. Discusión	105
6.1 Aspectos generales	105
6.2 Análisis filogenéticos de Parsimonia y de Inferencia Bayesiana	109
6.3 Núcleo <i>Acanthocarpae</i> (Clado NA)	113
6.4 Núcleo <i>Boreales</i> (Clado NB)	117
6.5 Núcleo <i>Distachyae</i> (Clado ND)	117
6.6 Grupo <i>Andinae-Bimucronatae-Bahamenses</i> (Clado ABB)	120
6.7 Grupo <i>Rubicaules-Leucaenoideae-Leiocarpae</i> (Clado RLL)	121
6.8 Nueva delimitación taxonómica de las series: <i>Acanthocarpae</i> , <i>Boreales</i> y <i>Distachyae</i>	122
6.8.1 Sect. <i>Batocaulon</i> : Serie <i>Acanthocarpae</i> Benth.	123
6.8.2 Sect. <i>Batocaulon</i> : Serie <i>Boreales</i> Barneby	132
6.8.3 Sect. <i>Batocaulon</i> : Serie <i>Distachyae</i> Barneby	135

7. Conclusiones	144
8. Literatura citada	147
9. Anexo 1	158

1. Introducción

La familia Leguminosae (Fabaceae) es una de las seis familias de angiospermas más diversas que existen, junto con las Compositae (Asteraceae), Orchidaceae, Gramineae (Poaceae), Cactaceae y Rubiaceae (Grether *et al.*, 1996). Las leguminosas poseen una amplia distribución mundial, alto valor ecológico y son de gran importancia económica (LPWG, 2013), debido a que sus productos vegetales son ricos en proteínas (semillas, hojas, raíces, etc.). Asimismo, juegan un papel ecológico muy importante en los ecosistemas, a través de la simbiosis con bacterias fijadoras de nitrógeno y con hongos micorrizógenos (Dugas *et al.*, 2015; Bontemps *et al.*, 2016).

Dentro de la familia Leguminosae se encuentra el género *Mimosa* L., ubicado tradicionalmente dentro de la subfamilia *Mimosoideae* DC. y dentro de la tribu *Mimoseae* Bronn (Lewis *et al.*, 2005).

Las relaciones evolutivas de diversos linajes del género *Mimosa* todavía no se encuentran resueltas (Simon *et al.*, 2011), debido, en parte, a la falta de profundidad en la exploración de caracteres moleculares que contribuyan a esclarecer estas relaciones. Esta falta de claridad acerca de las relaciones de parentesco ha limitado la correcta ubicación taxonómica de diversas especies, bajo criterios morfológicos, en los que se basa la clasificación actual del género (Barneby, 1991). Los caracteres morfológicos no han sido suficientes para agrupar a nivel infragenérico a ciertos taxa de *Mimosa*. En esta tesis, se tratan de resolver con mayor profundidad las relaciones evolutivas de un clado principalmente mexicano, llamado “Clado B” en la filogenia de Simon *et al.*, 2011, que de acuerdo con la clasificación de Barneby (1991), incluye principalmente especies pertenecientes a la sect. *Batocaulon* series: *Acanthocarpae*,

Boreales y *Distachyae*. Con base en los resultados se pretende proponer una nueva delimitación taxonómica de estas series, que actualmente presentan problemas de clasificación a nivel infragenérico. Además, se espera que los resultados apoyen estudios de diversos campos, que necesiten de la filogenia del género.

2. Antecedentes

2.1 Antecedentes taxonómicos

2.1.1 Familia Leguminosae Juss.

En 1825, en su *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*, De Candolle subdividió a las Leguminosae en cuatro subórdenes (=subfamilias), nombrando por primera vez a las tres subfamilias reconocidas de manera tradicional: *Mimosoideae* DC., *Caesalpinioideae* DC. y *Papilionoideae* DC., además de un cuarto suborden (=subfamilia) *Swartzieae* DC., ahora incluido en la subfamilia *Papilionoideae*. Este sistema de clasificación fue trabajado por Bentham (1865), quien reconoció tres grupos principales en el suborden Mimoseae (=subfamilia *Mimosoideae*), suborden Papilionaceae (=subfamilia *Papilionoideae* DC.) y suborden Caesalpinioideae (=subfamilia *Caesalpinioideae* DC.) dentro del Orden Leguminosae (=familia Leguminosae Juss.) y cuya clasificación formó la base para todas las clasificaciones subsecuentes de la familia en los 150 años posteriores (LPWG, 2017).

La familia Leguminosae comprende en la actualidad ca. 770 géneros a nivel mundial (LPWG, 2017), ordenados sistemáticamente en tres subfamilias tradicionalmente reconocidas: *Papilionoideae* DC., *Mimosoideae* DC. y *Caesalpinioideae* DC. (6

subfamilias establecidas por LPWG, 2017, a libre consideración), las cuales comprenden 36 tribus (Lewis *et al.*, 2005, in: Grether, 2005). Dentro de la familia Leguminosae se ubican ca. 19,325 especies, la gran mayoría de distribución cosmopolita, principalmente en las regiones cálidas y templadas, las cuales comprenden aproximadamente 2,250 especies de la subfamilia *Caesalpinioideae*, 3,270 especies de la subfamilia *Mimosoideae* y ca. 13,800 especies de *Papilionoideae* (LPWG, 2013b). En México, se encuentran presentes alrededor de 140 géneros y 1,850 especies de la familia Leguminosae (Sousa *et al.*, 2004). Las características distintivas de la familia son, con pocas excepciones, un único carpelo súpero con un lóculo, placentación marginal y generalmente dos a muchos óvulos, en dos filas alternas sobre una placenta única, que se transforma en su fruto conocido como legumbre (Lewis *et al.*, 2005).

2.1.2 Nueva clasificación de la familia Leguminosae

Con base en los estudios realizados por el grupo de trabajo de filogenia de las leguminosas [Legume Phylogeny Working Group] (LPWG, 2017), se ha propuesto una nueva clasificación de la familia Leguminosae, la cual representa una visión consenso de la comunidad internacional de sistemática de leguminosas e invoca compromiso y practicidad de cada investigador, quedando la libertad de uso de la misma.

Los cambios señalados por LPWG (2017) incluyen una nueva circunscripción de la subfamilia tradicionalmente conocida como *Caesalpinioideae* DC., la cual contiene ahora a la habitual subfamilia *Mimosoideae* DC. (incluyendo al género *Mimosa*); a su vez, cuatro nuevas subfamilias son segregadas de la tradicional subfamilia *Caesalpinioideae* DC.: ***Cercidioideae*** LPWG (stat. nov.), ***Detarioideae*** Burmeist., ***Dialioideae*** LPWG (stat. nov.) y ***Duparquetioideae*** LPWG (stat. nov.); por último, la tradicional subfamilia *Papilionoideae* DC. no sufre cambios de circunscripción.

La nomenclatura y el género tipo de cada subfamilia, de acuerdo con este grupo de trabajo, quedan de la siguiente manera:

1. Subfam. **Caesalpinioideae** DC., Prodr. 2: 473. 1825 – Tipo: *Caesalpinia* L. = *Mimosoideae* DC., Prodr. 2: 424. 1825 – Tipo: *Mimosa* L. = *Cassioideae* Burmeist., Handb. Naturgesch.: 319. 1837 (“*Cassieae*”) – Tipo: *Cassia* L., nom. cons.
2. Subfam. **Cercidioideae** Legume Phylogeny Working Group, stat. nov. ≡ *Cercideae* Bronn, Form. Pl. Legumin.: 134, 131. 1822 (“*Cerceae*”) – Tipo: *Cercis* L.
3. Subfam. **Detarioideae** Burmeist., Handb. Naturgesch.: 319. 1837 (“*Detarieae*”) – Tipo: *Detarium* Juss.
4. Subfam. **Duparquetioideae** Legume Phylogeny Working Group, stat. nov. ≡ *Duparquetiinae* H.S.Irwin & Barneby, in Polhill & Raven, Adv. Legume Syst. 1: 102. 1981 – Tipo: *Duparquetia* Baill.
5. Subfam. **Dialioideae** Legume Phylogeny Working Group, stat. nov. ≡ *Dialiinae* H.S.Irwin & Barneby, in Polhill & Raven, Adv. Legume Syst. 1: 100. 1981 – Tipo: *Dialium* L.
6. Subfam. **Papilionoideae** DC., Prodr. 2: 94. 1825 ≡ *Faboideae* Rudd, in Rhodora 70: 496. 1968 – Tipo: *Faba* Mill., (≡ *Vicia* L.). = *Lotoideae* Burnett, Outlines Bot.: 643. 1835 (“*Lotidae*”) – Tipo: *Lotus* L.

Cabe señalar, que ésta es una nueva propuesta, quedando a consideración de cada taxónomo, el uso de la nueva clasificación. En este estudio se hace uso de la clasificación tradicional de las tres subfamilias reconocidas por De Candolle (1825), debido a que la nueva clasificación es un primer paso hacia una nueva delimitación taxonómica de la familia y las subfamilias, que no afecta de manera directa el análisis del grupo en estudio, que es a nivel infragenérico. En un futuro se esperaría un posible aumento hasta de 11 subfamilias, si se quisiera mantener a la subfamilia *Mimosoideae* DC., de acuerdo con las conclusiones de LPWG (2017).

2.1.3 Subfamilia *Mimosoideae* DC.

La subfamilia *Mimosoideae* es la segunda subfamilia más rica en especies habitualmente reconocida (LPWG, 2013a) y se divide en cuatro tribus: *Acacieae*, *Ingeae*, *Mimoseae* y *Mimozygantheae*; las tres primeras están representadas en México y la última se restringe a Sudamérica. Comprende alrededor de 83 géneros y 3,270 especies distribuidas en las regiones tropicales, subtropicales y templadas del mundo, incluyendo al género *Mimosa*. Aunque la subfamilia *Caesalpinioideae* contiene más géneros (148) (LPWG, 2017), el gran número de especies en *Mimosoideae* refleja la alta riqueza en varios de sus géneros, especialmente *Acacia* s. str. (1000+ especies, Murphy *et al.*, 2010) y *Mimosa* (ca. 540 spp., Barneby, 1991; Bessega & Fortunato, 2011; Grether & Steinmann 2014; Särkinen *et al.*, 2011; Simon *et al.*, 2011).

En México, la subfamilia *Mimosoideae* está representada por ca. 32 géneros con 386 especies (Grether, 2008).

2.1.4 Tribu *Mimoseae* Bronn

Dentro de las *Mimosoideae*, la tribu *Mimoseae* con ca. 40 géneros, se considera como el grupo más tempranamente divergente (Lewis *et al.*, 2005), mientras que las *Acacieae* y las *Ingeae* presentan mayor grado de especialización y su divergencia es posterior (Grether *et al.*, 1996). Todos los análisis filogenéticos que se han realizado desde hace varios años indican que las tribus dentro de *Mimosoideae* son parafiléticas y que las tribus *Ingeae* y *Acacieae* derivan de *Mimoseae* (Chappill & Maslin, 1995; Käss & Wink, 1996; Luckow *et al.*, 2000; Bruneau *et al.*, 2001; Heredeen *et al.*, 2003; Luckow *et al.*, 2003).

2.1.5 Género *Mimosa* L.

El género *Mimosa* es miembro de la tribu *Mimoseae*, donde es el género tipo y forma parte del grupo informal *Piptadenia* (Lewis & Elias, 1981), el cual está conformado por los géneros: *Anadenanthera* Speg., *Pseudopiptadenia* Rauschert, *Piptadenia* Benth., *Parapiptadenia* Brenan, *Microlobius* C. Presl., *Stryphnodendron* Mart., *Adenopodia* C. Presl., y *Mimosa* L. (Lewis *et al.*, 2005). En el género *Mimosa* se presentan diversas formas biológicas: hierbas anuales o bianuales, sufruticosas, erectas, rastreras o decumbentes; arbustos erectos, trepadores o decumbentes y árboles (Grether *et al.*, 1996). Las ramas son rollizas, estriadas o acostilladas, generalmente armadas con agujones infraestipulares o dispuestos irregularmente en los entrenudos o arreglados a lo largo de las costillas. Las hojas son alternas, pecioladas, provistas de estípulas pequeñas, con un pecíolo eglanduloso, rara vez con una glándula en la base y con láminas generalmente bipinnadas, rara vez pinnadas (Martínez-Bernal *et al.*, 2008). Las flores se pueden agrupar en espigas, en racimos o en capítulos globosos o subglobosos y pueden ser sésiles o pediceladas, todas bisexuales o con flores estaminadas en la base de la inflorescencia, mientras que el fruto, conocido como legumbre, mantiene siempre como carácter diagnóstico, el margen persistente y puede presentar un número variable de artejos (craspedio) o mantener las valvas enteras (Grether *et al.*, 1996). El fruto puede ser de forma linear, lanceolada u oblonga a anchamente oblonga, elíptica o tetragonal, recto a curvado, comprimido o no comprimido entre las semillas, las valvas generalmente son más anchas que el margen, inermes a espinosas, glabras o con diversos tipos de indumento, sésil o estipitado; las semillas son lenticulares con pleurograma (Martínez-Bernal *et al.*, 2008).

Este género comprende en la actualidad más de 540 especies, de las cuales el 92% se encuentra en América (Grether, 2000; Simon *et al.*, 2011; Grether & Steinmann 2014). Se extiende en latitudes de 45°N a 38°S, y en altitudes que van desde 0 a

3,300 m (Barneby, 1991). Las especies de *Mimosa* pueden crecer en una gran variedad de hábitats, incluyendo las tierras bajas tropicales, en selvas, sabanas, bosques secos, espinosos, tropicales y subtropicales, matorrales, desiertos, praderas y bosques de pino-encino (Simon *et al.*, 2011). En México, el género *Mimosa* comprende hasta ahora ca. 105 especies, con alto grado de endemismo; esto representa ca. 22% del total del género, por lo que México es considerado como el segundo centro de diversificación de especies, después de Brasil. El alto porcentaje de endemismos del género para México (ca. 60%) es reflejo de la gama de ambientes existentes, producto de una larga historia geológica, climática y biológica; por otra parte, el descubrimiento de especies nuevas para México y para la ciencia contribuye al conocimiento de la flora, la diversidad biológica y de los recursos naturales reales y potenciales (Grether *et al.*, 1996). Muchas especies de *Mimosa* son económica y socialmente importantes, ya que se utilizan en reforestación, como forraje de caprinos, plantas medicinales y fuente de leña. Su capacidad de fijar nitrógeno y crecer rápidamente, las hacen plantas importantes para el suelo. Se han utilizado especies del género en estrategias de conservación y enriquecimiento, en sistemas agroforestales y de restauración ecológica (Camargo-Ricalde & Dihlion, 2003; Montaña-Arias *et al.*, 2017). Las flores de varias especies de *Mimosa* son también una importante fuente de néctar para la producción de miel (Grether & Camargo-Ricalde, 1993; Simon *et al.*, 2011).

Las especies existentes en México se distribuyen principalmente en regiones tropicales, zonas áridas y semiáridas desde el nivel del mar hasta los 2,250 m y algunas especies crecen en regiones templadas, en elevaciones de 2,000 a 2,850 m (Martínez-Bernal *et al.*, 2008).

2.1.6 Historia nomenclatural del género *Mimosa*

Mimosa fue descrito por Linnaeus en 1753, incluyendo elementos de varios géneros de mimosoideas, actualmente reconocidos, como son: *Inga*, *Calliandra*, *Entada*, *Pithecellobium* s.l. y *Leucaena* (Barneby, 1991).

Una de las principales revisiones del género fue la de Bentham (1875), en su estudio del suborden *Mimoseae* (=subfamilia *Mimosoideae*), donde describió 278 especies del género *Mimosa*, conocidas hasta entonces, 270 de América y ocho especies del Viejo Mundo (dos de Asia y seis de África).

En su tratamiento taxonómico, Bentham (1875) dividió a *Mimosa* en dos secciones:

1) *Habbasia* DC.: caracterizada por tener flores con el doble de estambres que de lóbulos de la corola (especies con flores diplostémonas), donde incluyó un total de 148 especies en 11 grupos menores llamados series.

2) *Eumimosa* Benth.: que se caracteriza por tener flores con el mismo número de estambres que de lóbulos de la corola (especies con flores haplostémonas), donde incluyó 130 especies en 12 series. Tradicionalmente, desde tiempos de Bentham, las secciones se han dividido en series y algunas de éstas en subseries, basadas principalmente en caracteres como la forma biológica, las características de las hojas, el tipo de inflorescencia, morfología floral y en algunas características de la legumbre (Grether *et al.*, 1996).

Posteriormente, Robinson (1898), en su revisión de *Mimosa* en los Estados Unidos y México, dividió al género en tres secciones: *Eumimosa* Benth., *Habbasia* DC. y *Astatandra* B.L. Rob., esta última monotípica, representada por *Mimosa tequilana* S. Watson, única especie conocida hasta entonces, con flores bisexuales y estaminadas en la misma inflorescencia. Otras revisiones del género para América, basadas en el sistema de Bentham, fueron publicadas en la Flora de Norteamérica

por Britton & Rose (1928), quienes segregaron varios géneros de *Mimosa*, como son: *Pteromimosa* Britton, *Neomimosa* Britton & Rose, *Leptoglottis* DC., *Lomoplis* Raf., *Mimosopsis* Britton & Rose, *Acanthopteron* Britton y *Haitimimosa* Britton. Actualmente estos géneros se encuentran incluidos en la sinonimia de *Mimosa*, ya que muchos autores de revisiones posteriores a Britton & Rose (1928), concluyen que las especies segregadas en esos géneros comparten los caracteres diagnósticos de *Mimosa* y por lo tanto pertenecen a este último género.

En la Flora de Cuba, Bässler (1998) describió 10 especies de *Mimosa*, cuatro de ellas son endémicas de la isla.

Brenan (1959) en su tratamiento de la subfamilia *Mimosoideae*, para la flora tropical del este de África y Brenan & Brummitt (1970) en la Flora Zambesiaca, incluyeron seis especies de *Mimosa* de esa región africana, sumando especies nuevas del género, que no han sido tratadas en una monografía hasta la actualidad.

Villiers (2002), reconoce un total de 37 especies de *Mimosa* en la isla de Madagascar, 33 de ellas endémicas de la isla.

Para el continente americano, el trabajo más completo es la revisión del género de Barneby (1991) que incluye 477 especies. En esta revisión taxonómica, Barneby (1991) incrementó, tanto el número de grupos infragenéricos como el número de especies. Los principales cambios respecto al sistema de Bentham (1875) fueron el establecimiento de la sect. *Mimadenia* Barneby, basada en la presencia de nectarios en el pecíolo y raquis de la hoja, la división de la sect. *Habbasia* (sensu Bentham) en dos secciones: (*Habbasia* DC. y *Batocaulon* DC.), y la inclusión del género *Schrankia* Willd., como la serie *Quadrivalves* Barneby dentro de la sect. *Batocaulon*, además de un reordenamiento importante en series y subseries de las especies con flores haplostémonas de la sect. *Eumimosa* (sensu Bentham) que en el sistema de Barneby (1991), conformaron las secciones *Mimosa* Barneby y *Calothamnos* Barneby [= serie *Lepidotae* de Bentham] (Simon *et al.*, 2011).

Posteriormente al trabajo de Barneby (1991), todavía no se ha preparado una monografía, que contenga toda la información del género, pero sí se han descrito nuevas especies bajo su sistema de clasificación y se han hecho algunos cambios nomenclaturales a nivel infragénérico, ya que Barneby (1991), dejó sin resolver algunos complejos de especies y ubicaciones a nivel infragenérico en distintas series que se presentan, no sólo en la sect. *Batocaulon*, sino en las otras secciones del género (Grether, 2000; Borges & Medeiros, 2016; Borges *et al.*, 2017).

A continuación, se mencionan los más importantes:

Grether (2000) hace cambios en algunas series, elevando el estatus de *Lactifluae* (Barneby) R. Grether, de subserie a serie dentro de la sect. *Mimosa* y considerando a la serie *Distachyae* Britton & Rose ex Barneby en la sinonimia de la serie *Leiocarpae* Benth., dentro de la sect. *Batocaulon*; en forma adicional, realiza otros cambios nomenclaturales en *Mimosa*, resolviendo sinonimias, homonimias y proponiendo cambios de estatus a nivel específico e infraespecífico.

Otro caso es el que señalan Borges & Medeiros (2016), de la especie *Mimosa flabellifolia* Barneby. En su estudio presentan una descripción más detallada de la especie para incluir características florales, ya que era una especie previamente conocida sólo por su material en fruto, apoyando la hipótesis de Barneby (1991: 226) quien predijo que la especie tendría flores tetrámeras y compartiría otras similitudes morfológicas con *Mimosa* sect. *Batocaulon* ser. *Filipedes* Barneby (1991: 283), aunque en este último grupo, las flores son trímeras. El estudio de Borges & Medeiros (2016) apoya con más evidencia morfológica, la ubicación taxonómica de la especie, en la serie *Paucifoliae* Benth., hecha por Barneby (1991).

La taxonomía del género *Mimosa* para México ha sido muy trabajada (Grether, 1978; Grether, 1987; Grether & Barneby, 1987; Grether *et al.*, 1996; Grether & Martínez-Bernal, 1996; Grether, 2000; León *et al.*, 2015; Grether & Steinmann, 2014 Grether &

Simon, 2018). Sin embargo, no se han concluido los análisis y las discusiones en torno a diversos complejos de especies, con problemas de delimitación a nivel específico e infraespecífico. Este problema puede deberse a que, en algunos casos, no se designó el ejemplar tipo con suficientes características que permitieran definir ampliamente a la especie o no se conocen completamente las distribuciones de las especies, lo que limita el conocimiento para comprender el proceso de especiación en este género con una rápida radiación. López-Mendoza *et al.* (2018), designan lectotipos para *Mimosa affinis* B.L. Rob., *M. caerulea* Rose y *M. egregia* Sandwith y reportan nuevos registros de once taxa del género en el estado de Guerrero, México. A pesar del amplio esfuerzo en el estudio del género, falta mucho por hacer para concluir la delimitación taxonómica a nivel infragenérico, específico e infraespecífico en *Mimosa*, por lo que los estudios filogenéticos juegan un papel muy importante para llevar a cabo esta tarea.

2.1.7 Sect. *Batocaulon*, Series: *Acanthocarpae*, *Boreales* y

Distachyae

La sect. *Batocaulon* DC., se caracteriza por las hojas sin glándulas peciolares, flores diplostémonas, excepcionalmente haplostémonas, tricomas simples, rara vez setiformes pero no ensanchados en la base y los folíolos ciliados; perianto nunca amarillo. En su concepto de esta sección, Barneby (1991) incluye 25 series con ca. 190 especies y sugiere que *Batocaulon* tuvo una radiación independiente en Norte y Sudamérica, con unas cuantas especies de amplia distribución en todo el continente (Grether, 1997).

Serie *Acanthocarpae* Benth.

La serie *Acanthocarpae* fue ubicada por Bentham (1842) en la sect. *Ameria* y el mismo autor en 1875, reubicó a esta serie en la sect. *Habbasia*, formada por 22 especies de *Mimosa* con frutos de valvas indivisas, conocidas hasta entonces. Actualmente, sólo cuatro especies clasificadas por Bentham dentro de esta serie, mantienen su ubicación taxonómica: *M. acanthocarpa* Benth. [= *M. aculeaticarpa* Ort.], *M. grahamii* A. Gray, *M. biuncifera* Benth. y *M. galeottii* Benth.; el resto de las especies clasificadas dentro de la serie *Acanthocarpae*, según Bentham (1875), han pasado a otras series, otras secciones e incluso a otros géneros. La mayoría de las especies de esta serie: *M. aculeaticarpa* Ort., *M. biuncifera* Benth., *Mimosa pringlei* S. Watson, *M. galeottii* Benth., *M. grahamii* A. Gray y *M. minutifolia* B.L. Rob. & Greenm., fueron segregadas por Britton & Rose (1928) en el género *Mimosopsis* Britton & Rose, donde ellos describieron otras 11 especies, mientras que *Mimosa lacerata* Rose fue transferida al género monotípico *Acanthopteron* Britton. Todas esas especies regresaron más tarde a formar parte de la serie *Acanthocarpae*, pero ubicada ahora en la sect. *Batocaulon*, bajo la clasificación de Barneby (1991).

Otras especies que Bentham (1875) clasificó originalmente en esta serie, se encuentran ubicadas en las series *Boreales* y *Distachyae*, como son: *M. borealis* A. Gray, *M. depauperata* Benth., *M. emoryana* Benth., *M. monancistra* Benth. y *M. zygophylla* Benth., en la serie *Boreales* y *M. mollis* Benth., dentro de la serie *Distachyae*, según la clasificación de Barneby (1991).

La serie *Acanthocarpae*, de acuerdo con la circunscripción de Barneby (1991), se caracteriza por especies arbustivas y arbóreas de 0.5-5(-6) m, armadas con 1-2 aguijones infraestipulares, a veces acompañados de un aguijón infrapeciolar desplazado hacia el entrenudo. El fruto presenta valvas enteras y las inflorescencias en forma de capítulos globosos o subglobosos, comúnmente están arregladas en

pseudoracimos, a veces axilares solitarias y en fascículos, las flores son tetrámeras o pentámeras. La excepción es *M. nanchititlana* R. Grether & Barneby, que posee inflorescencias en espigas, que la asemejan a las especies de la serie *Distachyae* (Grether & Barneby 1987; Barneby, 1991), por lo que se pone a prueba su ubicación taxonómica en este trabajo.

Serie ***Boreales*** Britton & Rose ex Barneby

La serie *Boreales* fue establecida por Barneby en 1991, validando el nombre publicado por Britton & Rose (1928), en la clave de identificación de grupos infragenéricos de *Mimosa*; en esta serie incluyó un total de 10 especies. Anteriormente, *Mimosa zygophylla*, *M. depauperata*, *M. monancistra*, *M. borealis*, *M. emoryana* y *M. purpusii*, se encontraban incluidas dentro de la serie *Acanthocarpae*, en la clasificación de Bentham (1875). Posteriormente, Britton & Rose (1928) separaron a *M. monancistra* y *M. depauperata*, junto con *M. similis* Britton en el grupo *Monancistrae*, que ahora es un sinónimo de la serie *Boreales*. En forma adicional, Britton & Rose (1928) ubicaron a *M. zygophylla* y *M. purpusii* dentro del género *Mimosopsis*, pero Barneby (1991) transfirió estas dos especies, incluyendo además a *Mimosa texana*, junto con siete especies más para conformar la serie *Boreales*.

Serie ***Distachyae*** Britton & Rose ex Barneby

Bentham (1875), describió la serie *Leptostachyae*, donde incluyó cerca de la mitad de las especies de la serie *Distachyae* de Barneby (1991), entre ellas: *M. adenanthroides* (M. Martens & Galeotti) Benth., *M. dysocarpa* Benth., *M. distachya* Cav., *M. guatemalensis* (Hook. & Arn.) Benth. y *M. polyantha* Benth. Por otra parte, Bentham (1875) ubicó a *M. mollis* Benth., dentro de la serie *Acanthocarpae*, basado en ejemplares con flor solamente; más tarde, Britton & Rose (1928) la ubicaron en el

grupo *Molles*, pero Barneby (1991) la incluyó, de manera provisional, dentro de la serie *Distachyae*, aunque posee flores agrupadas en capítulos y no en espigas como las otras especies, sugiriendo su incierta ubicación dentro de esta serie.

La serie *Leptostachyae* fue dividida por Bentham (1875) en cuatro conjuntos (Grether, 2000), uno correspondiente al grupo de especies espinosas y glabras a escasamente pubescentes, que el mismo Bentham había establecido como serie *Leiocarpae* en J. Bot. (Hooker) 4: 391. 1841 y reconocida por Barneby (1991). Los cuatro grupos de la serie *Leptostachyae* estaban basados en el tipo de indumento de las hojas y en la presencia o ausencia de aguijones de los tallos, compartiendo algunas veces, especies con flores tetrámeras, principalmente sudamericanas, que parecen no estar muy relacionadas con las mexicanas.

De acuerdo con Barneby (1991), no hay suficiente evidencia para segregar series discretas de la serie *Leptostachyae* (sensu lato), ya que no se puede encontrar ningún criterio de aplicación universal. Sin embargo, de manera artificial, desde tiempos de Bentham, se consideraba que la serie *Leptostachyae* comprendía grupos distintos, y es Barneby (1991) quien las divide en las series *Distachyae* y *Leiocarpae*, donde las especies mexicanas conforman a la primera serie y las sudamericanas a la última.

El nombre *Distachyae* fue utilizado por primera vez por Britton & Rose (1928), para agrupar un conjunto de especies de *Mimosa*, el cual incluyó a varios miembros de la serie, que posteriormente se formalizó en la clasificación de Barneby (1991). La serie *Distachyae* fue establecida por Barneby (1991), donde clasificó un total de 16 especies con una nueva delimitación, debido a que Britton & Rose (1928), sólo publicaron el nombre del grupo en la clave de identificación (nom. nud.) sin ubicarlo dentro de una sección del género.

2.1.8 Algunos problemas taxonómicos y nomenclaturales a resolver

De acuerdo con las revisiones taxonómicas del género *Mimosa* (Bentham, 1875; Robinson, 1898; Britton & Rose, 1928; Barneby, 1991; Grether, 2001) y cambios nomenclaturales (Grether, 1987; Grether, 2000; Grether & Simon, 2018), se presentan diversos problemas de nomenclatura y sinonimias, que reflejan la problemática para agrupar a algunas especies a nivel infragenérico. Mientras que se encuentran especies bien delimitadas en algunas secciones y series, otros miembros del género conforman complejos de especies, que sufren problemas de clasificación y para los cuales es difícil determinar con mayor objetividad, su ubicación a nivel de series, ya que algunos autores dan mayor peso a ciertos caracteres morfológicos que a otros y por lo tanto, no es posible definir, ni los mismos caracteres ni los estados de carácter como hipótesis de similitud debida a ancestría en común (homología).

Dentro de la sect. *Batocaulon* y particularmente en las series *Acanthocarpae*, *Boreales* y *Distachyae*, así como en otras series relacionadas (*Leiocarpae*, *Leucaenoideae*, *Plurijugae*), se tienen varios problemas de ubicación taxonómica, estatus y sinonimias; entre otros, destacan los siguientes:

Serie *Acanthocarpae*

Mimosa biuncifera Benth., está estrechamente relacionada con *M. aculeaticarpa* Ortega, de manera que Barneby (1991) la incluye como una variedad de esta última especie. Sin embargo, Grether *et al.* (2007), con base en el trabajo de campo y la revisión de numerosos ejemplares de herbario, concluyen que *M. biuncifera* es una especie diferente, que se distingue por presentar una ramificación divaricada, hojas con un menor número de pinnas y folíolos, corola pubescente y legumbre linear. Además, se extiende al suroeste de E.U. creciendo principalmente en matorrales

xerófilos, en altitudes de 1300 a 2450 m, mientras que *M. aculeaticarpa* es endémica de México y se desarrolla con mayor frecuencia en los bosques de *Pinus*, *Quercus* y *Juniperus*, en altitudes de hasta 2850 m. Sin embargo, en ocasiones su identificación es difícil, particularmente en cuanto a la ramificación y al número de pinnas y folíolos de las hojas, principalmente en sitios donde estos dos taxa conviven, debido a la existencia de individuos con caracteres intermedios.

Mimosa galeottii Benth. se relaciona con *M. aculeaticarpa*, de acuerdo con Grether *et al.* (2007), de la cual se distingue por sus ramas hispidas, sus frutos densamente setosos y sus hojas con mayor número de pinnas; sin embargo, se han colectado algunos individuos que presentan frutos no setosos, muy semejantes a los de *M. aculeaticarpa*.

Mimosa nanchititlana R. Grether & Barneby es la única especie de la serie *Acanthocarpae*, que presenta las flores agrupadas en espigas y no en capítulos. Sin embargo, *M. nanchititlana* se asemeja a los miembros de la serie *Acanthocarpae* por poseer frutos no articulados.

Mimosa pringlei S. Wats. es endémica de México y se relaciona con *M. texana* (A. Gray) Small var. *texana*, de la cual se distingue por presentar folíolos de mayor tamaño con 1 o 2 nervaduras prominentes, capítulos densos, axilares y dispuestos en racimos cortos, así como legumbres más grandes; sin embargo, en las ecotonías del matorral xerófilo con el bosque de *Quercus* o *Pinus*, en ocasiones se encuentran individuos con caracteres foliares intermedios. Barneby (1991) reconoce dos variedades, *M. pringlei* (A. Gray) Small var. *pringlei* y *M. pringlei* (A. Gray) Small var. *graminetorum* Barneby, las que distingue por la forma de los botones florales, la posición de los lóbulos de la corola, la longitud del cáliz y la relación entre el tamaño de las hojas y de los entrenudos. Sin embargo, no se observa una diferencia clara en estas características, ya que existe variación de botones florales fusiformes a obovoides, lóbulos de la corola erectos a recurvados en la antesis y la longitud de los

entrenados es igual o menor que la longitud de las hojas, aún en diversos individuos de la misma población. Por lo anterior, no es posible distinguir estas dos variedades (Grether *et al.*, 2007). Sus relaciones están por definirse, ya que no fue incluida en el estudio filogenético de Simon *et al.* (2011).

Mimosa rhodocarpa (Britton & Rose) R. Grether forma parte del complejo de *M. aculeaticarpa*; Barneby (1991) las considera coespecíficas; mientras que Grether *et al.* (2007), concluyen que se trata de especies diferentes. *M. rhodocarpa* se distingue de *M. aculeaticarpa* por presentar una ramificación ascendente, un menor número de pinnas y folíolos, folíolos más grandes, pedúnculos más largos, capítulos de diámetro mayor, axilares y dispuestos en racimos cortos, así como flores con corola glabra; sin embargo, Grether *et al.* (2007) reportan que han observado individuos en los que la ramificación ascendente no es tan notable y el número de pinnas y folíolos de las hojas llega a ser intermedio entre los dos taxa.

Mimosa zimapanensis Britton fue relacionada con *M. borealis* A. Gray por Britton & Rose (1928), por las hojas y las flores arregladas en capítulos, ya que su fruto no se conocía. Barneby (1991) la relaciona con *M. pringlei* var. *pringlei* por la forma de los botones florales, ubicándola provisionalmente en la serie *Acanthocarpae*.

Serie *Boreales*

Mimosa monancistra Benth. está relacionada con *M. similis* Britton & Rose, de la cual se distingue por presentar un mayor número de pares de pinnas y de folíolos, capítulos siempre subglobosos, densos, axilares y en ramas racemiformes más largas. Además, tiene una distribución geográfica amplia, en el norte y en el centro de México y se extiende al sur de E.U. (Grether *et al.*, 2007).

Mimosa purpusii Brandegees se encuentra ubicada dentro de la serie *Boreales*, de acuerdo con Barneby (1991), por el hábito arbustivo, los folíolos y flores seríceas, capítulos globosos muy grandes, estambres muy largos, pero posee un fruto con valvas enteras, característico de la serie *Acanthocarpae*.

Mimosa similis Britton & Rose fue considerada en la sinonimia de *M. monancistra* Benth. por Barneby (1991). Sin embargo, Grether *et al.* (2007) señalan que sus colectas en la región del Bajío y zonas adyacentes en el centro de México, han permitido determinar su área de distribución y observar sus características vegetativas y reproductivas y consideran que *M. similis* es una especie diferente, que se distingue de *M. monancistra* por presentar un número menor de pares de pinnas y de folíolos, éstos separados por segmentos del raquis secundario de 1.5 a 3 mm de largo, capítulos generalmente globosos, laxos, axilares y agrupados en ramas racemiformes cortas. Sus relaciones no fueron resueltas en la filogenia de Simon *et al.* (2011).

Mimosa texana (A. Gray) Small var. *texana* se asemeja a *M. pringlei*, de la cual se distingue por presentar folíolos más pequeños y con nervación reticulada prominente, capítulos laxos, siempre axilares y legumbres de menor tamaño. También se asemeja a *M. biuncifera*, con la que coexiste principalmente en el municipio de Cadereyta, Querétaro; en ocasiones, su distinción es difícil, particularmente en estado vegetativo, debido a la existencia de individuos con caracteres intermedios, en cuanto al número de aguijones, al indumento de las hojas y la nervación de los folíolos (Grether *et al.*, 2007). A pesar de sus similitudes con otras especies de la serie *Acanthocarpae*, Barneby (1991) la ubicó en la serie *Boreales*. Sus relaciones no fueron resueltas en la filogenia de Simon *et al.* (2011).

Mimosa zygophylla Benth. también se encuentra ubicada dentro de la serie *Boreales*, de acuerdo con la clasificación de Barneby (1991), principalmente por el hábito arbustivo y por los caracteres foliares y florales, sin embargo, las descripciones de

Bentham y de Britton & Rose no incluyen las flores ni el tipo de inflorescencia. Además, esta especie posee como carácter intermedio entre la serie *Boreales* y la serie *Acanthocarpace*, un fruto con valvas enteras, característico de esta última serie.

Serie *Distachyae*

Mimosa benthamii J.F. Macbr. comprende dos variedades, la var. *malacocarpa* (B.L. Rob.) J.F. Macbr. y la variedad típica. Barneby (1991) las incluye como variedades de *M. rhododactyla* B.L. Rob.; sin embargo, Grether (2006) y Grether *et al.* (2007), consideran que *M. benthamii* es una especie diferente de *M. rhododactyla*, que se distingue por ser un árbol más robusto, de hasta 6 m de alto, por las ramas cuadrangulares con costillas prominentes y agujijones dispuestos irregularmente a lo largo de las costillas, por sus hojas con mayor número de pinnas y de folíolos, por sus espigas más largas de hasta de 12.5 cm de largo y sus legumbres generalmente curvadas. *Mimosa benthamii* se localiza desde los estados de Zacatecas y Jalisco hasta el centro y sur del país con límite en Oaxaca, en altitudes de 1550 a 2050 m, mientras que *M. rhododactyla* se distribuye de Sonora a la Cuenca del Balsas en Michoacán y crece en elevaciones menores, entre 200 y 1600 m. *Mimosa benthamii* fue originalmente descrita e ilustrada como *Acacia fasciculata* Kunth, con base en un ejemplar aparentemente procedente de cerca de la ciudad de Guanajuato; sin embargo, las colectas recientes de R. Grether y colaboradores, en la región del Bajío, sólo han registrado su presencia en el norte de Michoacán.

Mimosa mollis Benth. es la única especie de la serie *Distachyae* con las flores agrupadas en capítulos y no en espigas. Barneby (1991) la ubica provisionalmente dentro de esta serie, debido a que, taxonómicamente, no encontró hasta ese momento ninguna especie hermana de *M. mollis* fuera de la serie *Distachyae*, señalándola como un miembro técnicamente discordante, debido al tipo de inflorescencia, por lo que deja en claro su dudosa ubicación dentro de esta serie.

Aunque hay razones por las que esta especie podría ubicarse dentro de otra serie, también hay algunos caracteres que la especie comparte con los demás miembros de la serie *Distachyae* y que Barneby (1991) señala, como son: hábito, armamento, indumento lustroso y sedoso y craspedio estipitado.

Serie *Leiocarpae* Benth.

Mimosa puberula ha sido una especie difícil de ubicar a nivel de series, descrita por Bentham en 1846, con base en una colecta de Coulter y no había sido encontrada por más de 150 años. Barneby (1991), la ubica dentro de la serie *Leiocarpae* por la presencia de glándulas en la superficie dorsal de los folíolos y, en general, eso la separa de las especies de la serie *Distachyae*, que no presentan puntos glandulosos en los folíolos. Estas dos series tienen inflorescencias en espigas o en racimos. Sin embargo, las glándulas en el envés de los folíolos, reportadas por Barneby (1991), no son claras en el ejemplar tipo. Colectas recientes (2012) con flores y frutos de *M. puberula* en la cuenca del Río Moctezuma, en el límite entre Querétaro e Hidalgo, cerca de la localidad tipo (Zimapán, Hidalgo), ponen en duda la ubicación taxonómica de esta especie en la serie *Leiocarpae*, ya que por su morfología podría corresponder más claramente a la serie *Distachyae*.

Serie *Leucanoideae* Barneby

Mimosa leucaenoides Benth., conocida del noreste y centro de México, se relaciona con *M. torresiae* R. Grether, endémica del Cerro Guiengola, Oaxaca, por sus folíolos oblicuamente oblongos a obovados, glabros, con nervación reticulada prominente y margen continuo y por sus capítulos globosos, dispuestos en racimos. Por otra parte, *M. leucaenoides* convive con *M. martindelcampoi* González-Medrano, especie restringida al suroeste de Tamaulipas (Grether *et al.*, 2007).

Serie *Plurijugae* Karsten

Mimosa tejupilcana R. Grether & Martínez-Bernal es una especie endémica de la región de Tejupilco en el Estado de México. Fue descrita en 1996, después de la publicación de la revisión del género en América, de Barneby (1991) y fue ubicada taxonómicamente dentro de la sect. *Batocaulon* serie *Plurijugae*, por su hábito arbustivo y flores haplostémonas, bisexuales y estaminadas, agrupadas en espigas. *M. tejupilcana* es similar a *M. adenantheroides*, ubicada dentro de la serie *Distachyae* con la que comparte un hábito arbustivo o arbóreo, flores rosadas dispuestas en espigas, y legumbre tomentosa; sin embargo, *M. adenantheroides* se distingue por las flores diplostémonas, siempre bisexuales.

El análisis filogenético del género a nivel mundial (Simon *et al.*, 2011) pone de manifiesto la necesidad de ampliar el muestreo de especies de algunos clados no resueltos, y de generar análisis filogenéticos más robustos, obtenidos mediante la concatenación de las regiones adicionales del DNA plastidial y nuclear, propuestas en este estudio. Los resultados del análisis filogenético podrían apoyar una propuesta de modificación de la clasificación infragenérica de *Mimosa* a nivel de las series de la sect. *Batocaulon*. Considerando que el género *Mimosa* es el más diverso de la subfamilia *Mimosoideae* en México y que todavía se requiere completar su estudio taxonómico en diferentes regiones del país, el mejor entendimiento de las relaciones filogenéticas de las especies mexicanas de *Mimosa* podría favorecer el desarrollo de otro tipo de estudios del género (biogeografía, genética de poblaciones, filogeografía, ecología, entre otros).

El principal problema de las series señaladas, pertenecientes a la sect. *Batocaulon*, es que, siguiendo la clasificación de Barneby (1991), algunas de sus especies presentan un traslape de los caracteres morfológicos distintivos de cada serie, además de que todavía no se conocen sus relaciones evolutivas. Por ello,

empleando caracteres moleculares, se pretende esclarecer las relaciones de parentesco entre las especies que las conforman, delimitar grupos monofiléticos y validar, en su caso, las series con una nueva circunscripción.

2.2 Antecedentes filogenéticos

El principal argumento en favor de la utilización de caracteres moleculares para estudios filogenéticos, es que son universales. En muchos casos, principalmente cuando se requiere comparar linajes con divergencia temprana, es imposible establecer hipótesis de homología morfológica; en cambio, existen genes presentes en todos los genomas celulares que pueden proveer de información para reconstrucciones filogenéticas, donde los caracteres morfológicos son inaplicables (Avice, 1994) o, en su caso, donde los caracteres morfológicos, por si solos, no han resuelto los problemas taxonómicos (González, 1997). La ventaja de utilizar marcadores moleculares es que se pueden aplicar a cualquier organismo y producto génico. Dependiendo del tipo de marcador que se emplee, se pueden obtener distintas coberturas y resoluciones. La cobertura puede ser tan amplia como la secuenciación del DNA total o tan reducida como la exploración de la sección de un gen en particular (González, 1998). El genoma del cloroplasto es adecuado para estudios de sistemática filogenética, a causa de que el DNA plastidial es un componente relativamente abundante en el DNA total de las plantas, lo que facilita su extracción y análisis (Soltis *et al.*, 1992). De la misma manera, los espaciadores *ETS* e *ITS* de DNA nuclear ribosomal han sido ampliamente utilizados para la inferencia filogenética, debido a que son heredados biparentalmente y presentan altas tasas de sustitución (Baldwin, 1992; Baldwin & Markos, 1998).

2.2.1 La familia Leguminosae

Las leguminosas representan un linaje que está emergiendo como sistema modelo para investigar aspectos de la evolución del plastoma (Dugas *et al.*, 2015) y desde el descubrimiento del DNA, se ha hecho un gran esfuerzo por conocer sus relaciones evolutivas. Los años transcurridos desde la primera Conferencia Internacional de Leguminosas, realizada en los Reales Jardines Botánicos de Kew, Inglaterra, en 1978, han visto una verdadera revolución en la filogenia. Los primeros dos volúmenes de la serie *Advances in Legume Systematics* (1981), basados en esa conferencia, no contenían información sobre la variación del nivel de DNA. El siguiente volumen de la serie, en 1987, tenía un capítulo sobre el potencial de los enfoques de DNA y los resultados de algunos estudios iniciales que utilizaron el mapeo de enzimas de restricción (Lavin & Doyle, 1991; Doyle & Doyle, 1993; Bruneau *et al.*, 1995; Doyle, 2013). Los años 90 vieron la aplicación de la secuencia del gen del cloroplasto en particular, la subunidad de ribulosa bifosfato carboxilasa (*rbcL*), que se convirtió en el foco de estudios en muchas familias de plantas, lo que llevó al desarrollo de cebadores "universales" y a resolver los problemas filogenéticos a nivel familiar, que culminaron en los estudios de la primera década del presente siglo y han proporcionado las hipótesis filogenéticas de trabajo para la familia Leguminosae (Doyle, 2013).

Posteriormente, se inició la búsqueda de genes nucleares, Baldwin (1992) mostró que ciertos cebadores de hongos podrían usarse para amplificar secuencias del espaciador transcrito del gen ribosomal nuclear (*ITS*) de angiospermas, entonces comenzó otra revolución. El gen *ITS* se convirtió en el "loci universal" para estudios filogenéticos moleculares y, para 2003, más del 30% de todas las filogenias vegetales se basaban exclusivamente en el nrDNA *ITS* (Álvarez & Wendel 2003; Doyle, 2013).

Sin embargo, los cebadores para la amplificación por la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR) no son "universales" porque incluso los exones se componen de codones con sitios silenciosos que pueden variar, incluso entre especies estrechamente relacionadas. Además, dada la alta frecuencia de poliploidía en las plantas (Wood *et al.*, 2009; Doyle, 2013) y el nacimiento desenfrenado y muerte de genes (Lynch & Conery, 2003; Nei & Rooney, 2005), un conjunto de cebadores que amplifica una sola copia de un gen en un taxon puede amplificar varios duplicados (parálogos) incluso en un pariente cercano. Por lo anterior, sólo los genes ortólogos deberían usarse para construir árboles de especies (Doyle, 2013).

Actualmente, algunos sistemáticos de plantas no se inclinan hacia la región nuclear *ITS*, debido a que puede ser muy difícil de alinear, a medida que aumenta la divergencia de las secuencias y, a su vez, quienes la utilizan lo han hecho con mayor frecuencia en bajos niveles taxonómicos, aunque en varios géneros de leguminosas se ha utilizado con éxito. De hecho, la región *ITS* sigue siendo el marcador nuclear de elección por la mayoría de los sistemáticos de plantas, incluso Feliner & Rosselló (2007) concluyen que el nrDNA *ITS* sigue siendo una buena opción de un gen nuclear, aunque hoy en día se sabe que este marcador puede presentar paralogía, por lo que se debe ser cuidadoso en su uso.

Estimaciones filogenéticas para la familia Leguminosae a nivel global, con base en datos moleculares, indican el estado actual de la filogenia de este grupo y el interés en su clasificación desde los tiempos de De Candolle (1825) y Bentham (1865, 1875), resaltando los problemas de clasificación y relaciones de parentesco, que se presentan a nivel de subfamilias, debido a la subjetividad que llegan a presentar los caracteres morfológicos, principalmente en la subfamilia *Caesalpinioideae*, que se recuperaba como parafilética, derivada de las subfamilias *Mimosoideae* y *Papilionoideae* (ambas recuperadas como monofiléticas), (LPWG, 2013a).

Los análisis filogenéticos acerca del origen y diversificación de las leguminosas (Lavin *et al.*, 2005) con base en datos moleculares, usando los marcadores *matK* y *rbcL* de DNA del cloroplasto y, apoyados además en el registro fósil, muestrearon 38 de las 40 tribus de leguminosas reconocidas por Polhill (1994) y concluyen en general, la rápida diversificación de esta familia después de su origen, que el gen *matK* tiene una tasa más rápida de «evolución» en las leguminosas (papilionadas) y que el tiempo total de diversificación de las leguminosas es de aproximadamente 60-56 millones de años, lo que coincide con el fósil más antiguo (56 m.a.) perteneciente al Paleoceno tardío.

2.2.2 Nueva filogenia de la familia Leguminosae

La monofilia de la familia Leguminosae siempre ha sido fuertemente apoyada en todos los análisis filogenéticos moleculares, independientemente de los taxones o los genes muestreados (Dickinson, 1981; APG III, 2009; Bello *et al.*, 2009; LPWG, 2013a), la monofilia y el carácter distintivo de las leguminosas nunca han sido cuestionados en términos morfológicos, desde que se estableció la familia (LPWG, 2017).

Sin embargo, la no corroboración de monofilia de muchas tribus y subtribus dentro de las subfamilias, siempre ha sido un problema en todos los análisis filogenéticos. Por lo tanto, los biólogos de leguminosas que estudian clados particulares han propuesto y utilizado nombres de clados “informales” que son biológicamente significativos y apropiados para sus preguntas de estudio. Esto ha resultado en una proliferación de clados informalmente nombrados, que pueden ser inconsistentes y que, a su vez, pueden conducir a una confusión nomenclatural, a menos que estén debidamente definidos (LPWG, 2013a, 2013b; Wojciechowski, 2013).

En el año 2017, el grupo de trabajo de filogenia de leguminosas (Legume Phylogeny Working Group), publicó una nueva clasificación de la familia Leguminosae, usando como marco los análisis filogenéticos más completos de las leguminosas hasta esa fecha, basados en secuencias del gen *matK* del cloroplasto (Figura 1) y 81 regiones codificantes (Koenen *et al.*, in prep., Figura 2) con un muestreo casi completo de géneros (698 de ca. 770) y ca. 20% de especies conocidas (3,696 de ca. 19,500). Los principales cambios a la clasificación tradicional, actualmente manejada por la gran mayoría de los taxónomos, fueron el aumento de subfamilias de tres habitualmente reconocidas a seis subfamilias, debido a la no-monofilia de la subfamilia *Caesalpinioideae* DC., reflejada en todos los estudios filogenéticos anteriores y la cual sufre los principales cambios en esta nueva clasificación, con una circunscripción distinta de la ya descrita subfamilia *Caesalpinioideae*, y de la cual derivan cuatro nuevas subfamilias: *Cercidioideae* LPWG (stat. nov.), *Detarioideae* Burmeist., *Dialioideae* LPWG (stat. nov.), *Duparquetioideae* LPWG (stat. nov.); la subfamilia *Mimosoideae* cae en la sinonimia de *Caesalpinioideae* y, por último, la subfamilia *Papilionoideae* DC., queda sin cambios.

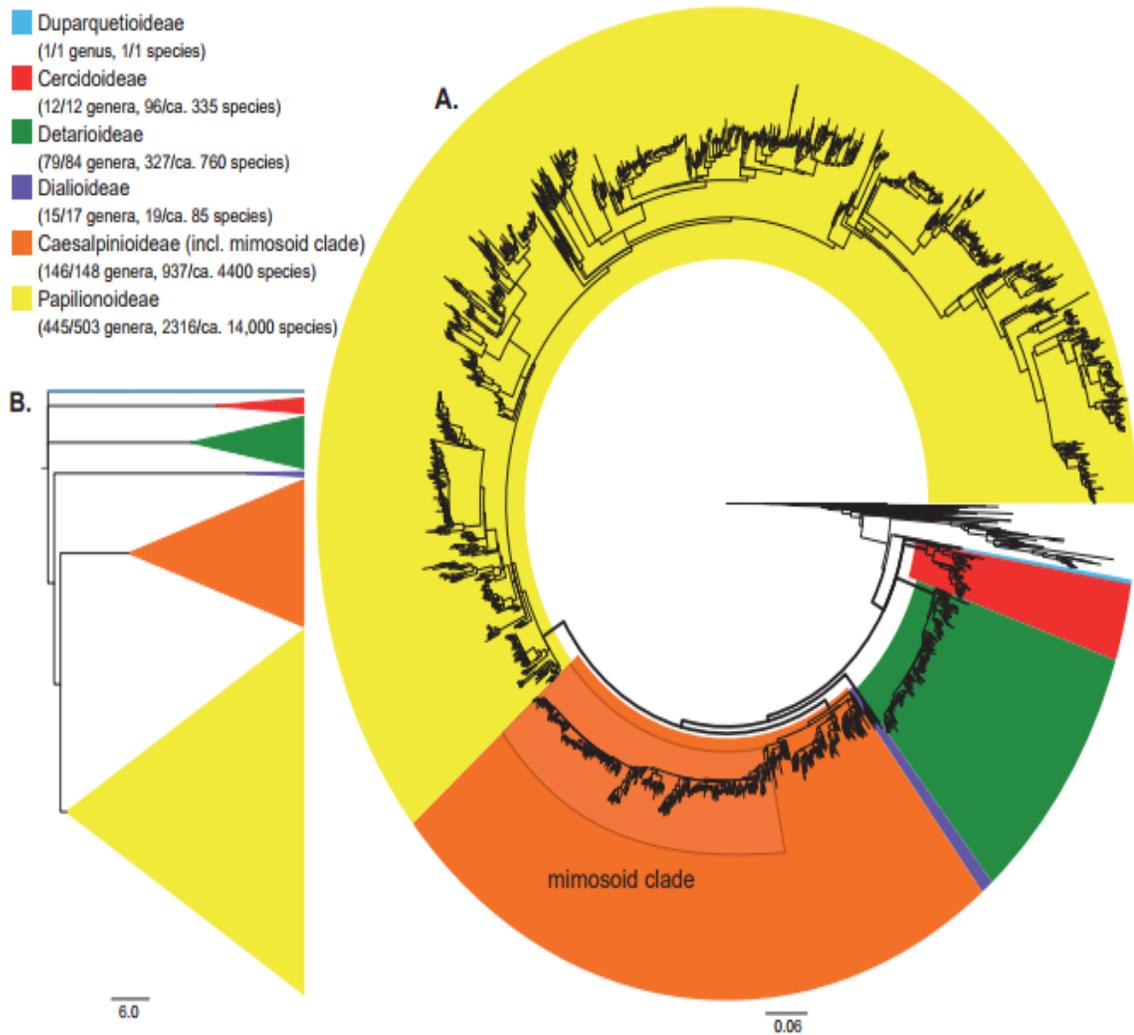


Figura 1. Filogenia de la familia Leguminosae basada en un análisis Bayesiano y secuencias del gen *matK* del DNA de cloroplasto, en el que se rescatan seis subfamilias monofiléticas con valores de 1.0 de probabilidad posterior bayesiana. Cada subfamilia propuesta es indicada por un color distinto. Tomado de LPWG (2017).

2.2.3 La subfamilia *Mimosoideae* DC.: el clado mimosoide

En el caso de la subfamilia *Mimosoideae*, que es donde se ubica al género *Mimosa*, (de acuerdo con la clasificación tradicional) se han elaborado varias filogenias moleculares, basadas en diversos marcadores *rbcl* (Doyle *et al.*, 1997; Kajita *et al.*, 2001) y *matK* (Wojciechowski *et al.*, 2004; Lavin *et al.*, 2005). Aunque los resultados apoyan la monofilia de la subfamilia, arrojan poca luz sobre los soportes de las tribus y de algunos los géneros dentro de ésta, debido al escaso muestreo de los taxa.

Con los recientes avances en técnicas de biología molecular, tales como la secuenciación de nueva generación, se sabe que los plastomas, en especial de esta subfamilia, son los más grandes entre las leguminosas, pero con una tasa generalmente baja de evolución, en especial de los genes codificantes de proteínas (Dugas *et al.*, 2015).

Luckow *et al.* (2003), usando los marcadores del cloroplasto *trnL* y *trnK* y el intrón *matK*, señalan que algunas de las tribus reconocidas en la subfamilia *Mimosoideae*: *Mimoseae*, *Acacieae* e *Ingeae*, reflejan problemas en su delimitación taxonómica, filogenéticamente estas tribus no se recuperan como monofiléticas, lo que complica la delimitación de esta subfamilia en relación con la subfamilia *Caesalpinioideae* (LPWG, 2013a; LPWG, 2017). Sin embargo, la subfamilia ha sido rescatada ampliamente como un grupo monofilético en todos los últimos análisis filogenéticos moleculares (Luckow *et al.*, 2003; Lavin *et al.*, 2005; LPWG, 2013a) excepto en el último análisis filogenético para la familia Leguminosae (LPWG, 2017), en el que la delimitación de la subfamilia queda pendiente y, por ahora, se ubica como el clado mimosoide dentro de la nueva circunscripción de la subfamilia *Caesalpinioideae*. En forma adicional, el establecimiento de una clasificación genérica y de las tribus de la subfamilia debe esperar hasta que los problemas señalados queden resueltos en mayor medida (LPWG, 2013a; LPWG, 2017).

Dentro de las filogenias realizadas para la subfamilia, se encuentran varios grupos delimitados (Figura 3) que comprenden algunos géneros; uno de ellos es el grupo informal *Piptadenia* (Lewis & Elias, 1981; Lewis *et al.*, 2005), el cual comprende a los géneros: *Adenopodia* C. Presl, *Anadenanthera* Speg., *Microlobius* C. Presl., *Mimosa* L., *Parapiptadenia* Brenan, *Piptadenia* Benth., *Pityrocarpa* Britton & Rose, *Pseudopiptadenia* Rauschert y *Stryphnodendron* Mart. Este grupo no ha sido resuelto filogenéticamente dentro de la subfamilia, siendo un grupo donde las relaciones de parentesco entre los géneros que los forman son problemáticas (Jobson & Luckow, 2007; Bouchenak-Khelladi *et al.*, 2010; Simon *et al.*, 2016).

El clado mimosoide:

El clado de la subfamilia *Mimosoideae* en la nueva clasificación de LPWG (2017) o clado mimosoide es reconocido como un grupo monofilético y así ha sido reconocido ampliamente por todos los análisis anteriores a este estudio (Käss & Wink, 1996; Doyle *et al.*, 1997; Kajita *et al.*, 2001; Wojciechowski *et al.*, 2004; Lavin *et al.*, 2005; Bruneau *et al.*, 2008; LPWG, 2013a). Se sabe que es morfológicamente distinto del grupo de las *Caesalpinioideae* y se puede definir como el clado que contiene a todas las leguminosas con flores radialmente simétricas. El clado *mimosoide* comprende todos los géneros previamente asignados a la subfamilia *Mimosoideae* más el género *Chidlowia* Hoyle, anteriormente considerado como miembro de la tradicional subfamilia *Caesalpinioideae* (LPWG, 2017; Koenen *et al.*, in prep.).

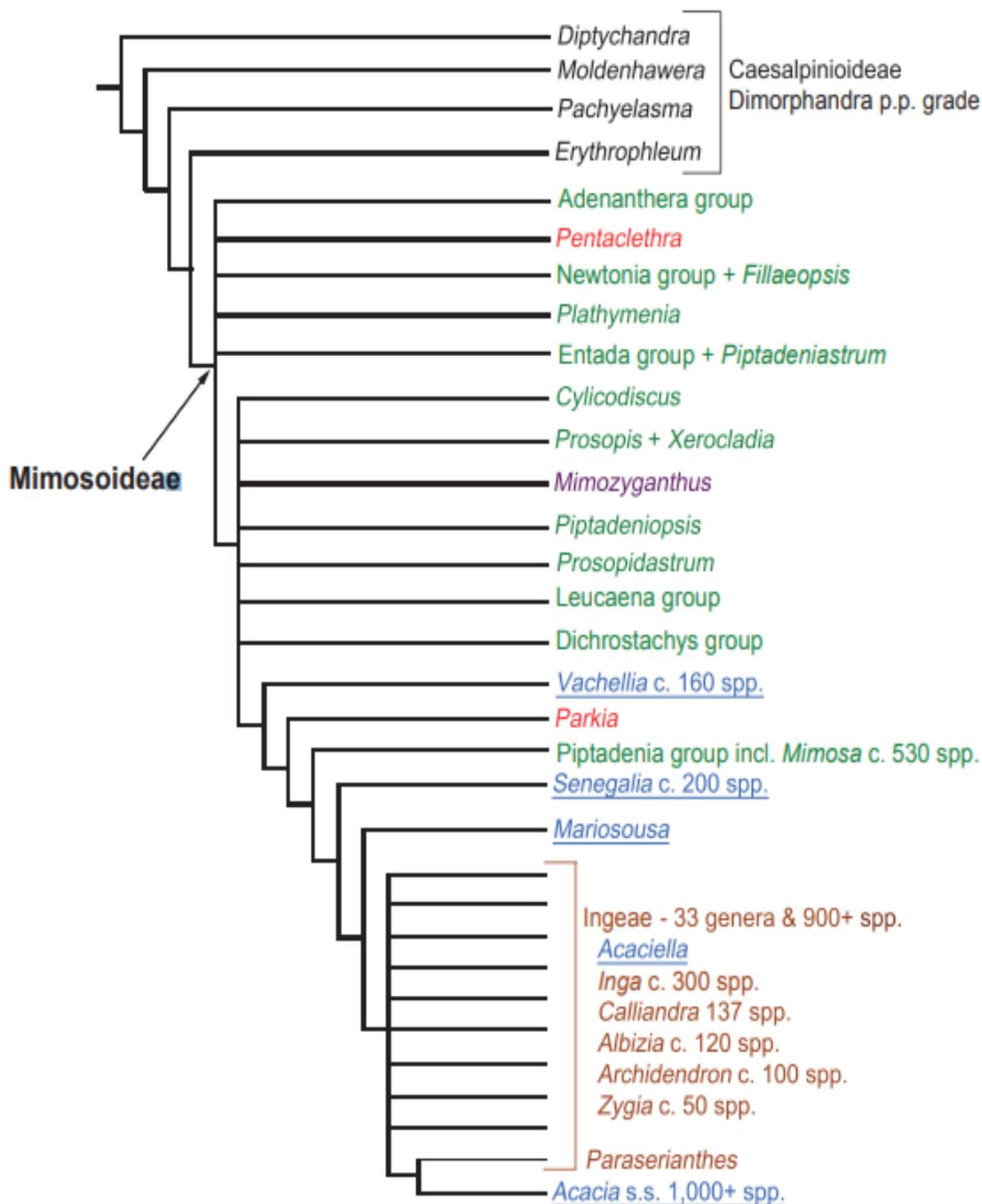


Figura 3. Filogenia consenso de la subfamilia *Mimosoideae*, basada en Luckow *et al.* (2000; 2003; 2005); Simon (2009); Bouchenak-Khelladi *et al.* (2010); Brown *et al.* (2011); y Miller *et al.* (2011). Tomado de: LPWG (2013a).

2.2.4 El género *Mimosa*

La relación cercana del género *Mimosa* con el género *Piptadenia* está ampliamente soportada (LPWG, 2013a; Simon *et al.*, 2011, 2016) y ha sido señalada anteriormente por Jobson & Luckow (2007) quienes realizaron un estudio filogenético de *Piptadenia*, incluyendo 18 de ca. 27 especies reconocidas en este género, con base en secuencias plastidiales de los genes *trnK-matK* y *trnL-trnF*. Se encontró que el género *Piptadenia* es un grupo polifilético y que hay tres linajes independientes; la mayoría de las especies forman un linaje monofilético emparentado estrechamente con *Mimosa*. Las relaciones de parentesco de *Piptadenia*, de acuerdo con la filogenia basada en datos moleculares de Jobson & Luckow (2007), señalan que *Piptadenia* es el grupo hermano de *Mimosa*.

La relación entre *Piptadenia* y *Mimosa* ya había sido reconocida, con base en datos morfológicos por Lewis & Elias (1981), quienes muestran una relación directa y afirman que el límite entre estos dos géneros es difícil de establecer, debido a que son morfológicamente parecidos, especialmente los miembros del género *Piptadenia* y las especies de la sección, que posteriormente se consideró como la más tempranamente divergente del género *Mimosa* (sect. *Mimadenia*), destacando que *Piptadenia* podría ser el ancestro de *Mimosa*. En sus estudios taxonómicos, Barneby (1986) señaló que *Mimosa* puede distinguirse de *Piptadenia* por su fruto, en forma de un craspedio, que generalmente se descompone en artejos, cada uno con una sola semilla; por la falta de una glándula apical en las anteras y, en muchos de sus miembros, por la falta de nectarios en el pecíolo. Barneby (1991) consideró que, dentro de *Mimosa*, la sect. *Mimadenia* es el linaje más tempranamente divergente, ya que las especies de esta sección se caracterizan por poseer nectarios peciolares y se muestran como derivadas directamente de ancestros piptadenioides. Algunas de las especies en *Mimosa* sect. *Mimadenia* también poseen flores arregladas en espiga que se pueden disponer en inflorescencias paniculiformes secundarias y frutos

planos comprimidos; dichos caracteres son similares a los encontrados en *Piptadenia*.

Jobson & Luckow (2007) señalan en sus análisis, que el clado de *Piptadenia* se distingue de *Mimosa* sólo por plesiomorfias, como la presencia de una glándula apical en la antera y las legumbres con dos valvas enteras compartidas con otros piptadenioides. Esta filogenia molecular proporciona evidencia de que las especies *Piptadenia* forman un grupo monofilético relacionado con *Mimosa*, aunque destacan la necesidad de un muestreo más intensivo de este último género. Asimismo, en estudios más recientes, Simon *et al.* (2011, 2016) también los recuperan como grupos hermanos; sin embargo, el soporte en sus análisis es relativamente bajo (0.73 de probabilidad posterior bayesiana) para el clado que comprende a *Mimosa* y *Piptadenia*, reflejando nuevamente la incertidumbre acerca de la relación entre los dos géneros. Ellos sugieren que la presencia de aguijones podría ser una sinapomorfia, que se encuentre uniendo ambos géneros, pero también podría ser una simpliesiomorfia y señalan que se requiere de un muestreo más amplio de las tribus *Ingeae* y *Acacieae* para estudiar la evolución de este carácter. Barneby (1991) indicó que la característica más distintiva de *Mimosa* es su tipo de fruto, en particular el margen persistente.

Análisis moleculares recientes (Bessega & Fortunato, 2011; Simon *et al.*, 2011) sugieren la necesidad de una revisión taxonómica de *Mimosa* a nivel infragenérico (Savassi-Coutinho, 2009; Särkinen *et al.*, 2011; Santos, 2013; Borges *et al.*, 2017). Bessega & Fortunato (2011), basándose en el locus *trnL-trnF*, pusieron a prueba la monofilia del género *Mimosa*, con un muestreo de terminales bajo (36 de ca. 540 especies del género), incluyendo representantes de las cinco secciones reconocidas por Barneby (1991). Las autoras corroboraron la hipótesis propuesta por Barneby (1991), quien planteó que el género *Mimosa* se deriva de un ancestro piptadenioide y que la sect. *Mimadenia* es un grupo morfológico intermedio entre el género *Piptadenia* y las especies restantes de *Mimosa*, además concluyen que la sect.

Mimadenia es hasta ahora, la única sección recuperada como monofilética, lo que coincide con los resultados de Simon *et al.* (2011), cuyo análisis filogenético incluyó 256 de las especies del género.

De acuerdo con la filogenia de Barneby (1991), las secciones restantes de *Mimosa* (*Batocaulon*, *Habbasia*, *Calothamnus* y *Mimosa*), tienen un ancestro común inmediato con la sect. *Mimadenia*; la primera sección en diferenciarse de *Mimadenia* fue la sect. *Batocaulon*, conformada por especies con flores diplostémonas; de *Batocaulon* derivaron las secciones *Habbasia* y *Calothamnus* y la sect. *Mimosa* es derivada a su vez de la sect. *Habbasia*. Esta hipótesis fue posteriormente confirmada por Bessega *et al.* (2008) quienes concluyen que las secciones *Batocaulon*, *Habbasia*, *Calothamnus* y *Mimosa* derivaron de un ancestro en común, seguramente de los miembros de la sect. *Mimadenia*, coincidiendo con Bessega & Fortunato (2011).

Simon *et al.* (2011), basados en técnicas de reloj molecular, sugieren que *Mimosa* surgió hace aproximadamente 28-25 millones de años y demuestran que es un género con diversificación temprana. Sus análisis filogenéticos moleculares, basados en secuencias del gen del cloroplasto *trnD₂-trnT*, incluyeron un total de 259 especies, lo que representa ca. 50% del género. Los resultados reflejaron un total de 24 clados en las 5 secciones del género *Mimosa* reconocidas por Barneby (1991).

Särkinen *et al.* (2011), realizaron análisis filogenéticos donde incluyeron varias especies de *Mimosa* con secuencias de la región *trnD₂-trnT*. En su estudio, realizan un intercalado en la filogenia de *Mimosa* propuesta por Simon (2009) basada en el mismo locus y adicionan dos taxa de *Mimosa* sect. *Batocaulon* serie *Andinae* (*M. jaenensis* Särkinen, Marcelo-Peña & C.E. Hughes, *M. montana* Kunth var. *sandemanii* Barneby) y nuevamente corroboran la monofilia de la serie *Andinae* encontrada por Simon (2009) y Simon *et al.* (2011), junto con las especies incluidas en su estudio filogenético intercalado.

Más recientemente, en el estudio filogenético de Simon *et al.* (2016) se evaluaron las relaciones de parentesco entre *Stryphnodendron* Mart. y los géneros de mimosoideas estrechamente relacionados, incluyendo al género *Mimosa*. Sus análisis filogenéticos con base en secuencias de DNA del cloroplasto y ribosomal nuclear (*matK/trnK*, *trnD₂-trnT*, *trnL-trnF* e *ITS*), recuperan al género *Piptadenia* como polifilético y rescatan a *Microlobius* como género hermano de *Stryphnodendron*. Éste es uno de los análisis más robustos, en cuanto a número de caracteres analizados (6,798 pb) en leguminosas, en combinación de tres regiones de DNA del cloroplasto y una región de DNA ribosomal nuclear, además de ser uno de los dos análisis filogenéticos que, hasta la fecha, contienen especies del género *Mimosa*, usando secuencias de DNA ribosomal nuclear con marcadores como el *ITS*. Otro análisis, donde se ha incluido a *Mimosa*, empleando la región ribosomal nuclear *ITS*, es el realizado por Savassi-Coutinho (2009), donde se estudian las relaciones de especies pertenecientes a la sect. *Calothamnus* Barneby y donde la autora también utiliza la región del cloroplasto *rps16*.

Sin embargo, cabe señalar que *Mimosa* es un género todavía poco estudiado en cuestiones de filogenia molecular, en especial con secuencias de DNA nuclear, en comparación con otros géneros de leguminosas. Aparte de la filogenia de *Stryphnodendron* (Simon *et al.*, 2016) donde se incluyen taxa de *Mimosa* con secuencias de *ITS* como grupo externo y de la filogenia de la sect. *Calothamnus* (Savassi-Coutinho, 2009), no se ha publicado un estudio filogenético de *Mimosa*, usando datos de DNA nuclear. Los marcadores de DNA del cloroplasto han sido empleados en varios estudios filogenéticos del género, siendo el más completo en cuanto a número de especies analizadas, el publicado por Simon *et al.* (2011).

Otro aspecto relevante en el estudio de Simon *et al.* (2016), es que ponen en duda la monofilia del grupo informal *Piptadenia* (sensu Lewis & Elias, 1981), considerando que *Anadenanthera* parece estar relacionado con el género *Parkia* R. Br. Además, el género *Vachellia* Wight & Arn. [segregado de *Acacia* Mill.] y el clado que contiene

taxa de la tribu *Ingeae* más algunos de los miembros de *Acacia*, parecen estar estrechamente relacionados con los géneros del grupo *Piptadenia*. A pesar de un aumento en el número de caracteres, usando varios marcadores del cloroplasto y nucleares, así como un mayor muestreo de los taxa en relación con estudios previos (Jobson & Luckow, 2007; Simon, 2009; Simon *et al.*, 2011), las relaciones entre el grupo *Piptadenia* y otros grupos informales de la tribu *Mimoseae* no son claras. Esta insuficiencia persistente de resolución puede deberse a las bajas y bien documentadas tasas de sustitución de nucleótidos de la subfamilia *Mimosoideae*, en comparación con las otras subfamilias de las leguminosas (Lavin *et al.*, 2005; Dugas *et al.*, 2015).

Sin embargo, se ha confirmado la monofilia de géneros como *Mimosa* (Simon *et al.*, 2011), *Piptadenia* (excepto *P. viridiflora* = *Parapiptadenia* (Jobson & Luckow, 2007; Simon *et al.*, 2011)). Además, los reordenamientos genéricos relacionados con el grupo *Piptadenia*, basados en morfología (Lima & Lima, 1984; Lewis, 1991; Lewis & Lima, 1991) y en datos moleculares (Jobson & Luckow, 2007) son apoyados por Simon *et al.* (2016).

El presente estudio se enfoca principalmente en el clado B (Figura 4), del análisis filogenético más completo hasta ahora, realizado en especies del género *Mimosa* (Simon *et al.*, 2011). En este clado se agrupan especies mexicanas en su mayoría, cuyas relaciones de parentesco reflejan una politomía debido a la poca resolución del marcador *trnD₂-trnT* (politomía). Dicho clado agrupa especies de la sect *Batocaulon*, que corresponden a las series: *Acanthocarpae*, *Boreales*, *Distachyae*, *Acantholobae*, *Leiocarpae*, *Leucaenoideae*, *Rubicaules*, *Fagaracanthae*, *Bahamenses* y *Plurijugae*. Inmerso en este clado, se encuentra el clado C, que agrupa a las especies de la serie *Andinae* y varias especies sudamericanas de las series *Bimucronatae* y *Farinosae*. El presente estudio está enfocado en las series *Acanthocarpae*, *Boreales* y *Distachyae*, que son grupos mexicanos. Con el objetivo de proponer una hipótesis

de las relaciones filogenéticas entre las especies de *Mimosa* agrupadas en el clado B *sensu* Simon *et al.* (2011), con énfasis en las tres series mencionadas, ampliando el muestreo de los taxa y analizando una nueva región del cloroplasto: *rps16* y una región nuclear: *ITS*. Con base en nuestros resultados se pretende reconocer las relaciones de parentesco de grupos infragenéricos y aclarar la ubicación taxonómica de varias especies de *Mimosa* de la sect. *Batocaulon*, que tienen ubicación dudosa en la clasificación de Barneby (1991), o que forman parte de algún complejo de especies.

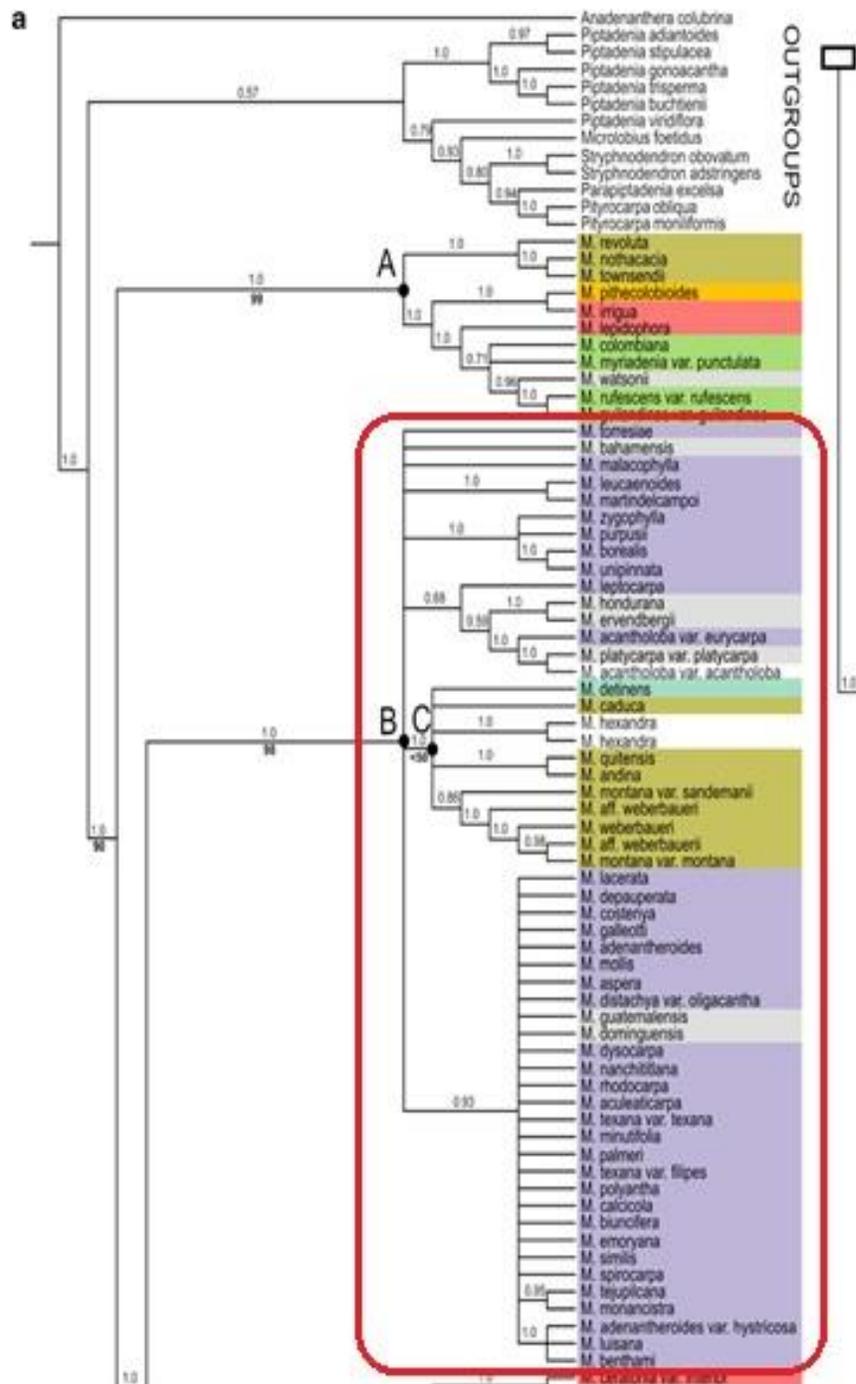


Figura 4. Análisis bayesiano que muestra los clados A, B y C de la filogenia de *Mimosa*, basada en secuencias de DNA plastidial (*trnD₂-trnT*). Tomado de Simon *et al.* (2011).

3. Hipótesis y Objetivos

3.1 Preguntas de investigación

¿Cuáles son las relaciones de parentesco entre las especies del género *Mimosa* actualmente clasificadas en las series *Acanthocarpae*, *Boreales* y *Distachyae*?

¿Se puede esclarecer la ubicación taxonómica de las especies: *Mimosa texana*, *M. purpusii* y *M. zygophylla*, incorporadas en la serie *Boreales* (según Barneby, 1991), para incluirlas en la serie *Acanthocarpae*, con base en los genes *trnD₂-trnT*, *rpS16* e *ITS*?

¿Es posible aclarar la ubicación taxonómica de *Mimosa mollis*, actualmente ubicada en la serie *Distachyae* (según Barneby, 1991), con base en las regiones *trnD₂-trnT*, *rpS16* e *ITS*?

¿Cuáles son las relaciones de parentesco de *Mimosa sotoi* dentro de la serie *Distachyae*, con base en los análisis filogenéticos moleculares?

¿Es posible reubicar a *Mimosa nanchititlana*, actualmente incluida en la serie *Acanthocarpae* (según Grether & Barneby, 1987 y Barneby, 1991), como parte de la serie *Distachyae*, usando las regiones *trnD₂-trnT*, *rpS16* e *ITS*?

¿Es posible reubicar a *Mimosa puberula*, miembro de la serie *Leiocarpae* (según Barneby, 1991), dentro de la serie *Distachyae*, usando los genes *trnD₂-trnT*, *rpS16* e *ITS*?

3.2 Hipótesis

Si se amplía el muestreo de especies del clado B de la filogenia propuesta por Simon *et al.* (2011) y se agregan especies representantes de las otras secciones del género *Mimosa*, según Barneby (1991), concatenando las secuencias resultantes de la región *rpS16* con la región *trnD₂-trnT*, previamente analizada, entonces se espera obtener una mayor resolución de las relaciones de parentesco entre las especies del género *Mimosa*: series *Acanthocarpae*, *Boreales* y *Distachyae*, pertenecientes a la sect. *Batocaulon*.

3.3 Objetivos

Objetivo general

Proponer una hipótesis de las relaciones filogenéticas de las especies de las series del género *Mimosa*: *Acanthocarpae*, *Boreales* y *Distachyae*

Objetivos particulares

Contribuir a la delimitación taxonómica de las series *Acanthocarpae*, *Boreales* y *Distachyae*

Contrastar la información molecular obtenida y proponer hipótesis filogenéticas que contribuyan a esclarecer la problemática taxonómica de *Mimosa texana*, *M. purpusii*, *M. zygophylla*, *M. mollis*, *M. puberula*, *M. sotoi* y *M. nanchititlana*.

Evaluar la señal filogenética y la utilidad de los marcadores *trnD₂-trnT*, *rpS16* e *ITS* en las series *Acanthocarpae*, *Boreales* y *Distachyae*.

4. Materiales y Métodos

4.1 Selección de especies

De acuerdo con la clasificación de Barneby (1991), se elaboró una lista de las especies incluidas en la sect. *Batocaulon* pertenecientes a las series: *Acanthocarpae*, *Boreales* y *Distachyae*. Se incluyeron, además, como grupo de interés, especies representantes de otras series de la sect. *Batocaulon* que se agrupan en el mismo clado B, como son: *Mimosa arenosa* var. *leiocarpa* y *M. puberula* (serie *Leiocarpae*), *M. bahamensis* (serie *Bahamenses*), *M. ervendbergii*, *M. hondurana*, *M. malacophylla*, (serie *Rubicaules*), *M. montana* var. *montana*, *M. quitensis*, *M. weberbaueri* (serie *Andinae*), *M. martindelcampoi* y *M. leucaenoides* (serie *Leucanoideae*), y *M. tejupilcana* (serie *Plurijugae*).

Asimismo, se incorporaron algunos miembros representantes de otras secciones, para realizar análisis que incluyeran individuos representativos de la mayoría de las secciones del género para poner a prueba la monofilia de las secciones: *Batocaulon*, *Habbasia*, *Mimadenia* y *Mimosa* reconocidas por Barneby (1991).

Como grupo externo se seleccionaron varias especies de tres géneros del grupo *Piptadenia*, para poner a prueba la monofilia del género *Mimosa*.

Lista de especies a analizar: A continuación, se muestra la lista de especies a analizar y su ubicación taxonómica, de acuerdo con Barneby (1991).

1. *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan
2. *Piptadenia buchtienii* Barneby
3. *Piptadenia viridiflora* (Kunth) Benth.
4. *Stryphnodendron adstrigens* (Mart.) Coville
5. *Stryphnodendron microstachyum* Poepp.
6. *Stryphnodendron roseiflorum* (Ducke) Ducke
7. *Mimosa aculeaticarpa* Ort. Sect. *Batocaulon* serie *Acanthocarpae*
8. *M. adenantheroides* (M. Martens & Galeotti) Benth. var. *hystricosa* (Brandege) R. Grether, ined. Sect. *Batocaulon* serie *Distachyae*
9. *M. affinis* B.L. Rob. Sect. *Mimosa* serie *Mimosa* subserie *Affines*
10. *M. albida* Humb. & Bonpl. ex Willd. var. *albida*. Sect. *Mimosa* serie *Mimosa* subserie *Mimosa*
11. *M. albida* Humb. & Bonpl. ex Willd var. *strigosa* (Willd.) B.L. Rob. Sect. *Mimosa* serie *Mimosa* subserie *Mimosa*
12. *M. albolanata* Taub.
13. *M. arenosa* (Willd.) Poir. var. *leiocarpa* (DC.) Barneby. Sect. *Batocaulon* serie *Leiocarpae*
14. *M. bahamensis* Benth. Sect. *Batocaulon* serie *Bahamenses*
15. *M. benthamii* J.F. Macbr. Sect. *Batocaulon* serie *Distachyae*
16. *M. biuncifera* Benth. Sect. *Batocaulon* serie *Acanthocarpae*
17. *M. boliviana* Benth. Sect. *Mimosa* serie *Mimosa* subserie *Bolivianae*
18. *M. borealis* A. Gray. Sect. *Batocaulon* serie *Boreales*
19. *M. calcicola* B.L. Rob. Sect. *Batocaulon* serie *Boreales*
20. *M. candollei* R. Grether. Sect. *Batocaulon* serie *Quadrivalves*
21. *M. costenya* McVaugh. Sect. *Batocaulon* serie *Distachyae*
22. *M. ctenodes* Barneby. Sect. *Mimosa* serie *Mimosa* subserie *Pectinatae*
23. *M. depauperata* Benth. Sect. *Batocaulon* serie *Boreales*
24. *M. distachya* Cav. var. *oligacantha* (DC.) Barneby. Sect. *Batocaulon* serie *Distachyae*
25. *M. dysocarpa* Benth. Sect. *Batocaulon* serie *Distachyae*
26. *M. egregia* Sandwith. Sect. *Batocaulon* serie *Distachyae*
27. *M. ervendbergii* A. Gray Sect. *Batocaulon* serie *Rubicaules*
28. *M. galeottii* Benth. Sect. *Batocaulon* serie *Acanthocarpae*
29. *M. grahamii* A. Gray var. *grahamii* Sect. *Batocaulon* serie *Acanthocarpae*
30. *M. guatemalensis* (Hook. & Arn.) Benth. Sect. *Batocaulon* serie *Distachyae*
31. *M. hexandra* Micheli. Sect. *Batocaulon* serie *Bimucronatae*
32. *M. hondurana* Britton. Sect. *Batocaulon* serie *Boreales* Sect. *Batocaulon* serie *Rubicaules*
33. *M. lacerata* Rose. Sect. *Batocaulon* serie *Acanthocarpae*
34. *M. leucaenoides* Benth. Sect. *Batocaulon* serie *Leucaenoideae*

35. *M. luisana* Brandegee. Sect. *Batocaulon* serie *Distachyae*
36. *M. malacophylla* A. Gray. Sect. *Batocaulon* serie *Rubicaules*
37. *M. martindelcampoi* González Medrano. Sect. *Batocaulon* serie *Leucaenoideae*
38. *M. minutifolia* B.L. Rob. & Greenm. Sect. *Batocaulon* serie *Acanthocarpae*
39. *M. mollis* Benth. Sect. *Batocaulon* serie *Distachyae*
40. *M. monancistra* Benth. Sect. *Batocaulon* serie *Boreales*
41. *M. montana* Kunth var. *montana* Sect. *Batocaulon* serie *Andinae*
42. *M. nanchititlana* R. Grether & Barneby. Sect. *Batocaulon* serie *Acanthocarpae*
43. *M. pectinatipinna* Burkart. Sect. *Mimosa* serie *Mimosa* subserie *Pectinatae*
44. *M. pigra* L. var. *dehiscens* (Barneby) Glazier & Mackinder. Sect. *Habbasia* serie *Habbasia*
45. *M. polyantha* Benth. Sect. *Batocaulon* serie *Distachyae*
46. *M. pringlei* S. Watson. Sect. *Batocaulon* serie *Acanthocarpae*
47. *M. puberula* Benth. Sect. *Batocaulon* serie *Leiocarpae*
48. *M. pudica* L. Sect. *Mimosa* serie *Mimosa* subserie *Pudicae*
49. *M. purpusii* Brandegee. Sect. *Batocaulon* serie *Boreales*
50. *M. quitensis* Benth. Sect. *Batocaulon* serie *Andinae*
51. *M. revoluta* Benth. Sect. *Mimadenia* serie *Revolutae*
52. *M. rhodocarpa* (Britton & Rose) R. Grether. Sect. *Batocaulon* serie *Acanthocarpae*
53. *M. similis* Britton & Rose. Sect. *Batocaulon* serie *Boreales*
54. *M. sotoi* R. Grether & V.W Steinm. Sin clasificación.
55. *M. spirocarpa* Rose Sect. *Batocaulon* serie *Distachyae*
56. *M. tejupilcana* R. Grether & Martínez-Bernal Sect. *Batocaulon* serie *Plurijugae*
57. *M. texana* (A. Gray) Small var. *filipes* (Britton & Rose) Barneby. Sect. *Batocaulon* serie *Boreales*
58. *M. texana* (A. Gray) Small var. *texana*. Sect. *Batocaulon* serie *Boreales*
59. *M. turneri* Barneby. Sect. *Batocaulon* serie *Boreales*
60. *M. unipinnata* B.D. Parfitt & Pinkava. Sect. *Batocaulon* serie *Boreales*
61. *M. virgula* Barneby. Sect. *Mimosa* serie *Mimosa* subserie *Polycephalae*
62. *M. weberbaueri* Harms. Sect. *Batocaulon* serie *Andinae*
63. *M. woodii* Atahuachi & C.E. Hughes. Sect. *Mimosa* serie *Mimosa* subserie *Polycarpae*
64. *M. zygophylla* Benth. Sect. *Batocaulon* serie *Boreales*

4.2 Revisión de colecciones de Herbario

Se revisaron los ejemplares de las especies a analizar existentes en las colecciones del Herbario Metropolitano, Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa (UAMIZ), del Herbario del Centro Regional del Bajío, Instituto de Ecología, A.C. (IEB) y del Herbario Nacional de México, Instituto de Biología, UNAM (MEXU).

La revisión de ejemplares permitió el reconocimiento de las especies del género *Mimosa* de manera más profunda, tanto en el herbario como en el campo y también la determinación de sitios de colecta para la obtención de muestras.

4.3 Obtención de muestras

Con base en la revisión de los herbarios y después de conocer las especies para el análisis, se seleccionó en las colecciones revisadas un ejemplar existente para cada especie perteneciente a la lista de especies a analizar, que presentara buenas condiciones y fecha de colecta reciente, de donde se tomaron muestras de folíolos. Todo este proceso se hizo conforme a las reglas de uso de los herbarios, tomando solamente el material necesario para el análisis (folíolos sueltos, en sobre o como parte del ejemplar montado). Los folíolos fueron colocados y etiquetados en sobres de papel manila y conservados en bolsas de plástico con sílica gel. Posteriormente, fueron registrados y guardados en contenedores, para realizar la extracción de DNA total y las amplificaciones por PCR de los marcadores del cloroplasto y del núcleo, con el fin de obtener las secuencias nucleotídicas.

En el caso de *Mimosa borealis*, las muestras de folíolos se solicitaron y obtuvieron de ejemplares que fueron enviados por el Curador del Herbario de la Universidad de Austin, Texas (LL, TEX).

Para las especies no obtenidas en los herbarios revisados, se hizo una selección de sitios importantes para completar el muestreo de las especies de la lista a analizar, que no fueron obtenidas en los herbarios. Los sitios seleccionados fueron principalmente en los estados de Morelos, Puebla, Querétaro y Michoacán. Se realizaron cinco salidas de campo con el objetivo de obtener muestras de folíolos y ejemplares de respaldo de las especies que, por falta de representación o material fresco, no habían sido tomadas de las colecciones de herbario. Se visitaron los sitios de colecta y se obtuvieron muestras de folíolos frescos, que fueron guardados en sílica gel para su deshidratación. Los ejemplares de herbario de respaldo de las especies colectadas, fueron depositados en el Herbario Metropolitano (UAMIZ) (Anexo 1).

4.4 Extracción de DNA total

El procesamiento de las muestras se llevó a cabo en el Laboratorio de Biosistemática de Leguminosas del Departamento de Biología y en el Laboratorio Divisional de Biología Molecular (LDBM), División de Ciencias Biológicas y de la Salud, UAM-Iztapalapa.

El conjunto de muestras a trabajar, que contenía folíolos de cada especie y variedad, en su caso, fue observado a detalle en el microscopio estereoscópico Marca: Motic modelo: SMZ-140, con el fin de corroborar la identificación de las especies y hacer una limpieza de los folíolos para seleccionar los más conservados, antes de empezar la técnica de extracción.

De acuerdo con la lista de especies elaborada previamente y con las colectas realizadas por el equipo de trabajo de biosistemática de leguminosas en años previos al inicio de esta tesis, se hicieron las extracciones de DNA total de las especies de

Mimosa y las especies de otros géneros de *Mimosoideae*, para usarlas como grupo externo.

Una vez que se seleccionaron las muestras, se pesaron aproximadamente 20 g de tejido de cada una y se colocaron en morteros estériles y fríos o previamente congelados; se utilizó Nitrógeno líquido para romper las paredes celulares de los tejidos, realizando una lisis celular. El lisado fue transferido a tubos colectores de 2 μ L. Se utilizó el protocolo y el kit de extracción QIAGEN: Dneasy Plant Mini Kit, aumentando el tiempo de incubación a 3 horas, ya que se observó un mejoramiento de la concentración de DNA obtenido. Para lograr mejores concentraciones de DNA total, algunas muestras se procesaron en un concentrador de DNA, aumentando la cantidad de DNA por microlitro y obteniendo un mayor éxito en las amplificaciones de los genes a analizar. Esto fue necesario, porque usando el kit de extracción QIAGEN: Dneasy Plant Mini Kit, en la mayoría de las muestras se obtuvo un promedio de 10 ng/ μ L en un volumen de 100 μ L, a pesar de incubar por más tiempo en la extracción. Se observó que, para obtener una amplificación exitosa de los genes, resultó mejor concentrar las muestras a ca. 20 ng/ μ L a un volumen de 50-60 μ L. Los productos de extracción fueron visualizados en un gel de agarosa al 1% y revelados en una cámara con luz UV.

Por cada muestra, se recuperaron aproximadamente 50 μ L de DNA, los cuales fueron almacenados en tubos eppendorf de 1.5 mL, a -4°C . Con el fin de mantener un control de las muestras procesadas, se llevó una bitácora con los registros de todas las muestras y los procedimientos.

Cabe señalar que, se extrajo DNA de algunas especies de *Mimosa* que no pertenecen a la lista de especies en estudio. Sin embargo, se pueden utilizar a futuro, como representantes de otras series para completar los análisis filogenéticos del género.

4.5 Amplificaciones por PCR, purificación y secuenciación de DNA

Se amplificaron y secuenciaron tres regiones de DNA: *trnD₂-trnT*; *rpS16* e *ITS*. Todas las reacciones de PCR fueron preparadas a un volumen de 25 µL y visualizadas en un gel de agarosa al 1% revelado en una cámara con luz UV.

4.5.1 Amplificaciones por PCR del marcador *trnD₂-trnT*

Se amplificó esta región para siete especies, ampliando el muestreo de especies no incluidas previamente en la filogenia de Simon *et al.* (2011) y que fueron necesarias en los análisis. El marcador *trnD₂-trnT* se amplificó usando los cebadores: *trnD₂*: GTGTACAGCATGCATATTCTTACG y *trnT*: GACGTATCGCCGAGTAATTCC. Sin embargo, las secuencias de las especies *M. turneri*, *M. sotoi* y *M. grahamii* var. *grahamii*, requirieron el uso de cebadores intermedios para la amplificación del marcador completo, haciendo una PCR anidada con los cebadores: *trnE*: AGGACATCTCTCTTTCAAGGAG y *trnY*: CCGAGCTGGATTTGAACCA. Todos ellos, descritos por Simon *et al.* (2011).

Las condiciones de amplificación del cebador *trnD₂-trnT* para las especies que fueron obtenidas, estuvieron basadas en las reportadas por Simon *et al.* (2011) y fueron parcialmente modificadas para nuestras muestras, hubo una variación muy amplia en la temperatura, en la etapa de hibridación de algunas especies, de 52 a 63°C y se aumentaron los ciclos de 30 a 35 en los cebadores *trnD₂-trnT*. Para los cebadores *trnY-trnE* se estandarizaron condiciones de amplificación para el conjunto de especies en el que fue requerido su uso.

1. *trnD₂-trnT*: 80°C, 5 min; 35 ciclos (94°C, 45 segundos; **52-63°C**, 30 segundos; 72°C, 1 min); 72°C, 5 min.

2. *trnY-trnE*: 85°C, 5 min; 35 ciclos (94°C, 30 segundos; **54°-56°C**, 30 segundos; 72°C, 1 min;) 72°C, 5 min.

Las amplificaciones por PCR fueron realizadas con Betaína al 1%, BSA al 0.4% y MgCl₂ al 1%, en gradientes de 0.5-1.5 µL en el volumen total de la PCR, probando por separado cada aditivo. Se encontró, que sólo la Betaína al 1% y BSA al 0.4% funcionaron en la amplificación de este gen, adicionando como máximo 1 µL por aditivo a cada reacción, pues un volumen mayor inhibía la enzima de la PCR. Además, se observó que ninguna muestra amplificó exitosamente, sin la adición de Betaína o BSA en su preparación.

En los casos de *Mimosa puberula* y *M. sotoi*, se requirió la combinación de 2 aditivos para una amplificación exitosa. Estos fueron Betaína al 1% y BSA al 0.4%. De cada aditivo se agregó 1 µL a la reacción total de 25 µL.

Reacción de PCR de la región de cloroplasto *trnD₂-trnT* en el orden de preparación:

- 1) PCR MasterMix: 12.5 µL
- 2) Primer *trnD₂*: 0.7 µL [20 ng/ µL].
- 3) Primer *trnT*: 0.7 µL [20 ng/ µL].
- 4) DNA total: 2 µL [10-20 ng]
- 5) Betaína/BSA: 1.0 µL /1.0 µL
- 6) H₂O ultrapura: 8.1 µL ó 7.1 µL cuando fueron agregados los dos aditivos.

4.5.2 Amplificaciones por PCR del marcador *rpS16*

Para el segundo marcador del cloroplasto, se amplificaron las secuencias de la lista de las especies a analizar y un conjunto de siete especies adicionales, que no fueron utilizadas en los análisis. Para la amplificación de este marcador fueron utilizados los

cebadores descritos por Simon (2009): *rpS16F*: AAACGTGTGGTARAAAGCAAC y *rpS16R*: AACATCWATTGCAASGATTTCGATA a una concentración de 20 ng/μL, preparados en alícuotas con un volumen total de 50 μL.

Todas las secuencias obtenidas, fueron amplificadas bajo las siguientes condiciones, habiendo una variación de 8.5°C en la etapa de hibridación y un aumento a 35 ciclos:

rpS16: 94°C, 4 min; 35 ciclos (95°C, 30 segundos; **52- 60.5°C**, 1 min; 72°C, 1.5 min), 72°C, 10 min.

Se probó la amplificación de este marcador sin ningún aditivo y con Betaína al 1%, BSA al 0.4% y MgCl₂ al 1%, en gradientes de 0.5-1.5 μL. Las amplificaciones para la región *rpS16* fueron exitosas para algunas muestras sin ningún aditivo y, en otros casos, con un gradiente de: 0.5-1.2 μL del aditivo BSA al 0.4%. Sin embargo, se observó con base en los electroferogramas, que para las especies que amplificaron este marcador del cloroplasto sin ningún aditivo, las secuencias obtenidas eran de baja calidad. Por lo anterior, se repitieron usando BSA al 0.4% en la reacción de PCR, obteniendo una mejora significativa en la calidad de la secuencia. Cabe señalar que, para esta región intergénica, funciona mejor este aditivo en el género *Mimosa*.

Reacción de PCR del gen de cloroplasto *rpS16* en el orden de preparación, en el que se logró su amplificación:

- 1) DNA total: 2 μL ([10-20 ng])
- 2) PCR Green MasterMix: 12.5 μL
- 3) Primer *rpS16F*: 1.0 μL [20 ng/ μL].
- 4) Primer *rpS16R*: 1.0 μL [20 ng/ μL].
- 5) BSA: 0.5-1.2 μL

6) H₂O libre de nucleasas: 8.0-7.3 µL

4.5.3 Amplificaciones por PCR del marcador *ITS*

Para la región del DNA ribosomal nuclear *ITS* (región espaciadora transcrita interna, incluidos *ITS1* e *ITS2* y la región codificante 5.8S intermedia). Se amplificaron con una PCR anidada, terminales de la lista de especies a analizar, haciendo uso de los cebadores: 1) *ITS5P-ITS8P*: *ITS5P*: GGAAGGAGAAGTCGTAACAAGG e *ITS8P*: CACGCTTCTCCAGACTACA (Möller & Cronk, 1997) y 2) *ITS1-ITS4*: *ITS1*: TCCGTGGTGAACCTGCGG e *ITS4*: TCCGTAGGTGAACCTGCGG (White *et al.*, 1990), descritos por Simon *et al.* (2016).

Las condiciones de amplificación estuvieron basadas en las reportadas por Simon (2009, 2016), que lograron la amplificación exitosa en diversas especies de *Mimosa*, realizando la PCR con los cebadores *ITS5P-ITS8P*, seguida de los cebadores *ITS1-ITS4*. Al igual que para las regiones del cloroplasto, las condiciones previamente reportadas, fueron parcialmente modificadas para nuestras muestras, en particular, la temperatura de amplificación de algunas especies, de 52 a 56.2°C para *ITS5P-ITS8P*:

1. *ITS5P-ITS8P*: 94°C, 5 min; 35 ciclos (94°C, 1 min; **52-56.2°C**, 1 min; 72°C, 2 min); 72°C, 5 min.
2. *ITS1-ITS4*: 94°C, 1 min; 30 ciclos (55°C, 1min; 72°C, 1.5 min; 72° C, 5 min) 72°C 3 min.

Las reacciones de PCR fueron realizadas con DMSO al 2%, en gradientes de 0.5-1.5 µL. Para todas las especies se hizo una PCR anidada, realizando primero la PCR con los cebadores *ITS5P-ITS8P*, seguida de los cebadores *ITS1-ITS4*. Las amplificaciones de la PCR anidada para este marcador mostraron una considerable

inespecificidad en los cebadores *ITS1-ITS4*. Por lo anterior, fue mejor obtener las secuencias de este marcador a partir de las amplificaciones de los cebadores *ITS5P-ITS8P*, logrando una secuencia de mayor longitud.

Reacciones en cadena de la polimerasa (PCR) del espaciador *ITS*, en el orden de preparación en el que se logró su amplificación:

- 1) DNA total: 2 μ L ([10-20 ng])
- 2) PCR Green MasterMix: 12.5 μ L
- 3) Primer *ITS5P*: 1.0 μ L [20 ng/ μ L].
- 4) Primer *ITS8P*: 1.0 μ L [20 ng/ μ L].
- 5) DMSO 2%: 0.5-1.5 μ L
- 6) H₂O libre de nucleasas: 8.0-7.0 μ L

4.5.4 Purificación y secuenciación de DNA

Después de obtener de manera exitosa las secuencias de las regiones de DNA para los análisis filogenéticos, se purificaron las reacciones de amplificación en columnas de SEPHADEX y/o ExoSap. Los productos de purificación de DNA fueron visualizados en un gel de agarosa al 1% y revelados en una cámara con luz UV.

En los casos de las muestras que fueron purificadas con ExoSap, se realizó una nueva reacción en el termociclador, agregando 1 μ L de ExoSap a cada muestra que contenía un volumen de 25 μ L, bajo las siguientes condiciones:

- ExoSap: 1 ciclo (37°C, 30 min); 1 ciclo (80°C, 1.5 min); 1 ciclo (10°C, 1 min).

Posteriormente, se realizó la reacción de secuenciación con BigDye Terminator, y se analizaron en un equipo automático ABIPRISM 3130XL.

4.6 Edición y alineamiento de secuencias

Una vez obtenidas las secuencias, se editaron en el programa SEQUENCHER (Gene Codes Corporation, 2007). Se editó cada uno de los sentidos obtenidos para cada secuencia con base en los electroferogramas y se creó una secuencia consenso para cada terminal analizado.

Las secuencias de consenso de cada una de las especies y las regiones fueron exportadas en formato fasta al programa PhyDE v.0.997 (Müller *et al.*, 2010) donde fueron alineadas para construir una matriz de datos, utilizando cada una de las regiones de manera individual y concatenada.

Las secuencias de los marcadores: *trnD₂-trnT*, *rpS16* e *ITS* fueron alineadas manualmente siguiendo los criterios de Löhne & Borsch (2005) para conseguir mejores hipótesis de homología en los alineamientos y con la finalidad de reconocer eventos microestructurales, como repeticiones simples de secuencias (SSR), repeticiones en tándem (STR), inversiones, microsátélites o gaps (Borsch & Quandt, 2009) y con ellos, codificar la matriz de datos únicamente para los análisis de Parsimonia. En el caso de los gaps anidados, éstos fueron codificados de acuerdo con Ochoterena (2009).

En el alineamiento manual, se siguieron los siguientes criterios para la matriz de datos, de acuerdo con Löhne & Borsch (2005):

1. En caso de alineamientos ambiguos (aquellos que implican el mismo número de indels o mutaciones o eventos potenciales), las mutaciones entre

nucleótidos se prefieren sobre los indels (o viceversa). En el alineamiento para este análisis se prefirieron los gaps.

2. Se aceptaron las inserciones de gaps, si de lo contrario, se implicaban más de dos mutaciones en las posiciones adyacentes.
3. Los gaps de la misma longitud fueron alineados de forma que tuvieran el mismo principio y un mismo final.
4. Los gaps anidados se alinearon de manera que tuvieran un mismo principio y/o mismo final.
5. Repeticiones simples de diferente tamaño, pero en posiciones comparables, se consideraron como dos eventos independientes.

4.7 Construcción de matrices de datos

Se construyeron en total ocho matrices de datos para realizar los análisis filogenéticos. Las matrices para los análisis de Parsimonia y Bayesianos fueron distintas para cada marcador. En los casos de los análisis de Parsimonia, las matrices analizadas contenían solamente los caracteres informativos y las codificaciones de caracteres microestructurales, que aportaron información filogenética bajo los criterios de la Parsimonia.

Los patrones microestructurales reconocidos después del alineamiento manual en cada matriz, fueron etiquetados en PhyDE v.0.997 (Müller *et al.*, 2010) para su codificación en WinClada ASADO V1.61 (Nixon, 1999-2004). Los datos obtenidos con la región ribosomal nuclear *ITS*, se alinearon de forma manual, pero no se codificaron caracteres microestructurales. Para esta última región del DNA, las secuencias obtenidas se analizaron junto con las regiones del cloroplasto, las conclusiones de los análisis con esta región son tratadas de manera preliminar.

Las matrices de los análisis Bayesianos contenían toda la información de los datos obtenidos para cada marcador. Se analizaron matrices de mayor cantidad de caracteres sin la concatenación de la codificación de caracteres microestructurales de cada marcador.

4.7.1 Matriz del espaciador intergénico de cloroplasto: *trnD₂-trnT*

Parsimonia

Después del alineamiento y el reconocimiento de patrones microestructurales en las secuencias, la matriz para el análisis de Parsimonia incluye 29 etiquetas de caracteres microestructurales, mostrados en la siguiente lista ordenada como: Tipo de patrón, secuencia y posición de bases en la matriz alineada, en la que fueron encontrados para su codificación. En todas las codificaciones de esta matriz, se recuperó información filogenética para los análisis de Parsimonia.

- 1) SSR: CTATTT (37-42)
- 2) SSR: TATA (98-101)
- 3) SSR: TATA (111-114)
- 4) SSR: ATAT (120-123)
- 5) SSR: ATAT (126-129)
- 6) GAP: (194)
- 7) MICROSATÉLITE: A (229-237)
- 8) MICROSATÉLITE: T (245-251)

- 9) SSR: TTTATAC (260-266)
- 10) SSR: TTTATACTTA (270-279)
- 11) SSR AAATAG (353-358)
- 12) INVERSIÓN: GG-CC (465-468)
- 13) SSR: TTTA (563-566)
- 14) SSR: CCTA (613-616)
- 15) SSR: ACCCTA (617-622)
- 16) SSR: CTA (623-625)
- 17) INVERSIÓN: TACT-AGTA (702-705)
- 18) SSR: CCATAG (823-828)
- 19) SSR: CATT TT (852-857)
- 20) SSR con modificaciones: TTGTTCACTCCAATT (880-894)
- 21) SSR: TATAT (908-912)
- 22) SSR doble: TTCTAA (919-930)
- 23) MICROSATÉLITE: A (944-959)
- 24) GAP anidado: (1038-1044)
- 25) SSR: TGTTAA (1069-1074)
- 26) GAP: (1104-1108)
- 27) GAP anidado: (1196-1199)
- 28) SSR: TATCAAAT (1387-1393)

29) SSR: TATACCG (1407-1413)

Después de codificar los 29 caracteres microestructurales (20 SSR, 4 gaps, 3 microsatélites y 2 inversiones), todos resultaron informativos. Al concatenar la matriz de secuencias más las codificaciones, la matriz de este gen suma 1555 caracteres (1393 no informativos; 162 informativos). Se mapeó la matriz de 1555 caracteres y se eliminaron los caracteres no informativos, para encontrar los árboles más cortos, evaluando finalmente una matriz de 162 caracteres para este análisis, que incluye los datos de las codificaciones de los patrones microestructurales.

Inferencia Bayesiana

Para realizar este análisis fue evaluada la matriz construida en PhyDE v.0.997 (Müller *et al.*, 2010) después de realizar únicamente el alineamiento manual de las secuencias de datos, que comprendió un total de 1526 caracteres, después de eliminar regiones ambiguas en los extremos 3' y 5'. Para realizar el análisis, la matriz fue exportada a formato Nexus.

4.7.2 Matriz del espaciador intergénico de cloroplasto: *rpS16*

Parsimonia

La matriz de secuencias alineada manualmente contenía un total de 854 pares de bases, en la cual se encontraron 23 patrones microestructurales (8 SSR, 1 STR, 8 gaps, 5 microsatélites y 1 inversión). De los patrones microestructurales encontrados, 18 aportaron información filogenética al análisis de Parsimonia, después de su codificación y fueron concatenados con la matriz alineada. Esto sumó un total de 872 caracteres para la matriz concatenada de este marcador, incluyendo caracteres

informativos y no informativos, de las secuencias alineadas y patrones microestructurales.

Los patrones encontrados en la matriz de secuencias alineadas para este gen son mostrados en la siguiente lista ordenada como: Tipo de patrón, secuencia y posición de bases en la matriz alineada, en la que fueron encontrados para su codificación:

- 1) MICROSATÉLITE: T (63-73)
- 2) SSR: GAT (98-100)
- 3) SSR: TATA (208-211)
- 4) GAP: (241)
- 5) GAP: (241)
- 6) MICROSATÉLITE: A (242-251)
- 7) GAP: (268)
- 8) GAP: (300)
- 9) MICROSATÉLITE: G (301-306)
- 10) MICROSATÉLITE: A (349-356)
- 11) SSR: AAT (403-405)
- 12) SSR: TACTGACTGAAGACGAAAAA (510-531)
- 13) SSR: TAGATT con modificaciones (538-544)
- 14) SSR: TGGACT (545-550)
- 15) SSR: CTAAAG (560-565)
- 16) STR: AGAGA (587-591)

- 17) GAP: (632)
- 18) GAP: (637)
- 19) MICROSATÉLITE: T (695-704)
- 20) GAP: (717)
- 21) GAP: (719)
- 22) INVERSIÓN: AA-TT (761-764)
- 23) SSR: GAT (773-775)

Para el análisis de Parsimonia realizado en TNT V1.1 (BETA) (Goloboff *et al.*, 2003), se mapeó la matriz de 872 caracteres y se eliminaron los caracteres no informativos (761). Después de mapear los caracteres no informativos, se evaluó una matriz de 117 caracteres que incluían 99 caracteres informativos de las secuencias y 18 de las codificaciones de los caracteres microestructurales.

Inferencia Bayesiana

La matriz del intrón del cloroplasto *rpS16* comprende un total de 854 caracteres de las secuencias alineadas manualmente, después de los cortes de las regiones ambiguas en los extremos 3' y 5', que fue transformada a formato Nexus.

4.7.3 Matriz concatenada: *trnD₂-trnT + rpS16*

Parsimonia

Para el análisis de Parsimonia, se concatenaron las matrices utilizadas en los análisis de Parsimonia de cada gen individual, donde sólo se contenía la información filogenética de las secuencias y sus codificaciones. La matriz concatenada para este análisis comprende un total de 279 caracteres.

Inferencia Bayesiana

En el caso del análisis Bayesiano, se concatenaron las matrices de secuencias de ambos genes, usadas en cada análisis de Inferencia Bayesiana de manera individual, construyendo una matriz de 2380 caracteres en formato Nexus, que contenía únicamente los datos de las secuencias alineadas. La región *trnD₂-trnT* tuvo una longitud en la matriz de datos de: 1526 pb y la región *rpS16* una longitud de: 854 pb, quedando la partición de caracteres de la matriz de la siguiente manera: Ale = 1:1-1526, 2:1527-2380.

4.7.4 Matriz concatenada: *trnD₂-trnT + rpS16+ ITS*

Se construyó la matriz concatenada de todos los datos obtenidos durante este estudio, incluyendo las secuencias obtenidas de la región ribosomal nuclear *ITS* (*ITS1* e *ITS2* y la región codificante *5.8S* intermedia). Con la finalidad de realizar análisis de Parsimonia e inferencia Bayesiana, esperando resolver a mayor profundidad el interior de los principales clados formados que arrojaron falta de resolución con los marcadores del cloroplasto y visualizar perspectivas a futuro.

Parsimonia

A partir de la matriz de secuencias *trnD₂-trnT + rpS16* de cada análisis de Parsimonia, se sumó una matriz con el marcador *ITS*, que fue construida con 17 secuencias obtenidas. De aquellos terminales, de los cuales no se obtuvieron datos para este último marcador, las secuencias fueron construidas manualmente, como “missing data” sobre la matriz alineada de 17 secuencias, hasta completar la lista de 64 terminales, para concatenarla con la matriz *trnD₂-trnT + rpS16*.

La matriz concatenada de los tres marcadores para el análisis de Parsimonia suma en total 358 caracteres y contiene los caracteres informativos de las secuencias de los tres marcadores y las codificaciones que aportaron información filogenética de los caracteres microestructurales de los genes del cloroplasto: *trnD₂-trnT* y *rpS16*. Ya que las secuencias del marcador *ITS* no pudieron ser completadas para todas las especies estudiadas, no se codificaron caracteres microestructurales de las secuencias de esta región. De esta manera, la información filogenética obtenida para las 17 especies con el marcador nuclear, fue de 79 caracteres informativos en una matriz con 609 caracteres. (Tabla 1).

Marcador	Nucleótidos		Caracteres Microestructurales	
	Total	Potencialmente informativos para parsimonia	Total	Potencialmente informativos para parsimonia
<i>trnD₂-TrnT</i>	1526	133	29	29
<i>rpS16</i>	854	99	23	18
<i>ITS</i>	609	79	0	0

Tabla 1. Resultados de los alineamientos de la matriz de cada marcador para los análisis de Parsimonia.

Inferencia Bayesiana

Para el análisis de inferencia Bayesiana se analizó la matriz de secuencias de los tres marcadores, que incluía un total de 2989 caracteres, manteniendo los “missing data” de los terminales del gen *ITS*, que no tenían datos para la secuencia. La partición de los marcadores quedó de la siguiente manera: Ale = 1:1-1526, 2:1527-2380, 3:2381-2989.

4.8 Análisis filogenéticos

Para realizar los análisis, se hizo una selección de terminales como grupos externos con el objeto de poner a prueba la monofilia del género *Mimosa*; se utilizaron algunas especies de los géneros *Anadenanthera*, *Piptadenia* y *Stryphnodendron*, de acuerdo con Simon *et al.* (2011) y que corresponden a géneros cercanos a *Mimosa*.

Para inferir las relaciones filogenéticas se obtuvieron cladogramas a partir de métodos filogenéticos deductivos (Parsimonia) e inductivos (Inferencia Bayesiana). Los análisis concatenados, se hicieron después de realizar una prueba de ILD (Farris *et al.*, 1994).

4.8.1 Análisis de Parsimonia

Se hicieron cuatro análisis de Parsimonia: 1) *trnD₂-trnT*; 2) *rpS16* y 3) *trnD₂-trnT+rpS16*; y 4) *trnD₂-trnT+rpS16+ITS*.

Para realizar cada análisis, los caracteres fueron tratados como no aditivos y los caracteres no informativos fueron eliminados. Las matrices de cada análisis fueron vinculadas desde WinClada ASADO V1.61 (Nixon, 1999-2004) a software de búsquedas de nueva tecnología usando el programa TNT V1.1 (BETA) (Goloboff *et al.*, 2003) para la búsqueda de los árboles más parsimoniosos.

Las búsquedas de todos los análisis de parsimonia fueron realizadas a partir de 50 puntos de partida, utilizando árboles de Wagner en una búsqueda de 1,000 réplicas, usando búsquedas heurísticas de nueva tecnología, empleando de manera individual y combinando de manera simultánea: Ratchet, Fusión de árboles, Búsquedas sectoriales y Deriva de árboles, para evitar el estancamiento de la búsqueda de los árboles más cortos y la caída, en lo que se conoce como “islas”, de acuerdo con Maddison (1991). Cada uno de los análisis fue repetido varias veces, hasta encontrar en todas las búsquedas independientes, árboles de la misma longitud y poder tener mayor confianza de haber encontrado los árboles más parsimoniosos en TNT V1.1 (BETA) (Goloboff *et al.*, 2003).

Los análisis de nueva tecnología fueron realizados bajo las siguientes condiciones:

Configuración de cambio de rama:

- * Intercambiar árboles con TBR (tamaño de grupo 15)
- * Usar desenganche rápido

Ajustes para múltiples secuencias de adición aleatoria:

- * 10 secuencias aleatorias
- * Salvar 10 árboles por réplica
- * Se hizo el intercambio de árboles con TBR
- * Se mantuvieron sólo los mejores árboles encontrados

Configuraciones de búsquedas sectoriales:

- * Se utilizó la matriz-buffer separada para sectores
- * Selecciones sectoriales exclusivas:
 - División de los árboles en 10-14 partes (aproximado)

- Ciclo por todo el árbol 2 veces
- * Sectores de tamaño inferior a 75 analizados con 3 RAS + TBR
No se fusionaron árboles de partida para pequeños sectores
- * TBR global cada 4 ciclos
- * No se aceptaron subárboles igualmente buenos

Ajustes para la deriva de árboles:

- * 1000 iteraciones
- * 20 sustituciones (no más de 20 reordenamientos de árboles)
- * Máximo ajuste absoluto: 1
- * Máximo ajuste relativo: 0.20
- * Factor de rechazo para árboles subóptimos: 3.00
- * Ciclos autoconstruidos: 0
- * Se detuvo cuando se completó el 99% de la fase de perturbación

Ajustes de Ratchet:

- * 100 iteraciones
- * 20 sustituciones (no más de 20 reordenamientos de árboles)
- * Ciclo igualmente ponderado: sí
- * Probabilidad de aumento de peso: 4
- * Probabilidad de reducción de peso: 4
- * Ciclos autoconstruidos: 0
- * Se detuvo cuando se completó el 99% de la fase de perturbación

Configuración de fusión de árboles:

- * No se aceptaron intercambios de igual puntuación
- * Se utilizaron 5 rondas de fusión
- * Se partió del mejor árbol
- * Se mantuvieron todos los árboles
- * Fueron aceptados todos los intercambios que mejoren la puntuación inicial
- * Intercambio de árboles con TBR después de la fusión

Configuración de búsqueda extra:

- * Usando 50 repeticiones como punto de partida para cada golpe

- * Cada replicación inicialmente autocontrolada (anterior y Wagner)
- * Cada réplica con restricciones, búsquedas sectoriales aleatorias y exclusivas, con Ratchet (10 iteraciones), con deriva (10 iteraciones) y con fusión (3 rondas)
- * Buscando la mejor puntuación 100 veces (= hits)
- * No se hicieron consensos durante la búsqueda
- * Multiplicando árboles al fusionarse después de alcanzar la mejor puntuación
- * No se guardó más de 1 árbol por replicación

En todos los análisis de Parsimonia se obtuvieron los árboles de consenso de 50% de mayoría en WinClada ASADO V1.61 (Nixon, 1999-2004), basándose en los árboles más parsimoniosos, obtenidos en TNT V1.1 (BETA) (Goloboff *et al.*, 2003) de cada marcador y de los análisis concatenados. Se calcularon valores de soporte de los clados resultantes, usando una prueba estadística de Jackknife en TNT V1.1 (BETA) (Goloboff *et al.*, 2003). Fueron realizadas 100 réplicas usando simultáneamente búsquedas heurísticas de nueva tecnología, se usaron búsquedas sectoriales, parsimonia de matraca, fusión de árboles y deriva de árboles utilizando los parámetros por default de cada algoritmo de búsqueda y se establecieron como valores significativos, aquellos mayores o iguales a 64, pesando como 0 el 36% de los caracteres. Los valores resultantes de la prueba de Jackknife fueron mapeados en los árboles de consenso de 50% de mayoría de cada análisis.

Los análisis de Parsimonia fueron repetidos en TNT V1.1 (BETA) (Goloboff *et al.*, 2003), aumentando el número de árboles en la memoria a 10000 y reteniendo 50 árboles. Las repeticiones, no resolvieron las relaciones de parentesco ni cambiaron las topologías de los análisis (Figuras 7, 8, y 10), la repetición del análisis concatenado de las regiones de cloroplasto (Figura 9), mostró parcialmente resuelta la politomía del Clado XII, pero sin un valor de soporte de Jackknife, con 10000 réplicas por lo que los clados fueron colapsados.

4.8.2 Análisis Bayesianos

Se hicieron cuatro análisis de Inferencia Bayesiana: 1) *trnD₂-trnT*; 2) *rpS16*; 3) *trnD₂-trnT+rpS16* y 4) *trnD₂-trnT+rpS16+ITS*.

Para correr los análisis, las matrices de las secuencias alineadas se transformaron a formato Nexus, donde se conservaron todos los datos de las regiones amplificadas. Para convertir las matrices alineadas en formato “.pde” se abrieron en PhyDE v.0.997 (Müller *et al.*, 2010) y se exportaron a formato Fasta. Posteriormente, se buscaron los archivos y se cambiaron las extensiones “.fas” a “.fst” para abrirlas con WinClada ASADO V1.61 (Nixon, 1999-2004). Posteriormente, se exportó cada matriz con formato “.ss” desde WinClada ASADO V1.61 (Nixon, 1999-2004) y se abrió con un editor de texto, donde fue importada sobre una plantilla de formato Nexus.

Una vez transformadas las matrices a formato Nexus, se obtuvieron los modelos evolutivos óptimos, usando el programa jModelTest 2.1.7. v20150530 (Darriba *et al.*, 2012). Se permitieron la frecuencia de bases (+F), la presencia de sitios invariables (+I), la variación de tasas entre sitios de la distribución gamma (+G) y se dividieron en cuatro, las categorías en que fue dividida la distribución gamma (nCat= 4), seleccionando 11 esquemas de sustituciones para la optimización de Máxima verosimilitud, para cada modelo, usando SPR. Se evaluó un total de 88 modelos evolutivos.

Después de esta búsqueda, se calculó el modelo evolutivo óptimo bajo el criterio de Akaike (AIC) y se construyó el consenso por mayoría para seleccionar cada modelo evolutivo, correspondiente a cada marcador y el mejor modelo para la concatenación de los genes *trnD₂-trnT+rpS16* y *trnD₂-trnT+rpS16+ITS*. Se seleccionó el modelo más inclusivo para todos los análisis, de acuerdo con los parámetros evaluados en jModelTest 2.1.7. v20150530 (Darriba *et al.*, 2012), ya que cada marcador resultó en

un modelo de secuencias distinto. El modelo de secuencias más inclusivo y con el que se construyeron todos los análisis fue: GTR+I+G.

Los análisis Bayesianos fueron realizados después de seleccionar el modelo evolutivo para cada análisis. Los archivos de cada matriz en formato Nexus fueron importados en la carpeta del programa MrBayes v3.3. (Ronquist & Huelsenbeck, 2003), donde se realizaron los análisis, calculando 10,000,000 de generaciones, usando 5 puntos de partida (4 cadenas calientes y una fría) y reteniendo un árbol cada 100 hipótesis. Al final del análisis, se eliminaron 2,000,000 árboles y se construyó un árbol de consenso de las hipótesis filogenéticas más probables. En cada análisis, se calcularon los valores de probabilidad posterior bayesiana.

Los parámetros para los análisis fueron los siguientes:

- exe ("nombre del archivo".nex)
- lset nucmodel= 4by4
- lset Nst= 6
- lset code= universal
- lset Rates= invgamma
- mcmcp ngen= 10000000
- mcmcp nchains= 5
- mcmcp samplefreq= 1000
- mcmcp printfreq= 1000
- mcmc (Enter)

En todos los análisis bajo estos parámetros, la desviación estándar fue ≤ 0.01 , por lo que no se incluyeron más generaciones en ningún análisis y se continuó con los siguientes comandos:

- sump burnin= samplefreq
- sumt burnin= 2000000

En los árboles Bayesianos, se mapearon los valores de Jackknife mayores o iguales a 64, de los análisis de Parsimonia y se muestran debajo de los valores de probabilidad posterior, en los clados que se sostienen con un valor significativo en el análisis de Parsimonia.

El análisis concatenado de las regiones del cloroplasto *trnD₂-trnT + rpS16* (Figura 13) es mostrado y discutido como los resultados principales de esta tesis y es contrastado y discutido con los análisis de cada marcador y los análisis que incluyen las secuencias obtenidas de *ITS*.

4.9 Edición de cladogramas

Parsimonia

Los conjuntos de cladogramas más parsimoniosos, obtenidos de las búsquedas y los cladogramas con los valores de Jackknife de cada análisis, fueron guardados desde TNT V1.1 (BETA) (Goloboff *et al.*, 2003) en un metarchivo con formato “.tree” y abiertos en WinClada V1.61 (Nixon, 1999-2004). Se construyó un árbol de consenso 50% de mayoría, de cada análisis, que fue editado y exportado como metarchivo con formato “.emf” y transformado como imagen en formato “.jpeg”. Los archivos “.jpeg” fueron abiertos en Photoshop SC6 para su edición final y se transformaron a formato “.tiff”.

Inferencia Bayesiana

Los árboles filogenéticos obtenidos con formato “.con” de cada análisis Bayesiano, se editaron en el programa Figtree v1.4.3 (BEAST) donde se mapearon los valores

de probabilidad posterior a los cladogramas y fueron exportados con formato “.jpeg” a Photoshop SC6, donde se terminó la edición de los árboles y se transformaron a formato “.tiff”

5. Resultados

5.1 Obtención y amplificación de regiones del DNA

Se obtuvo el DNA total de 148 muestras, que incluyen 73 especies y 11 variedades, la mayoría de ellas fueron analizadas para este estudio.

Taxa	Regiones del ADN		
	<i>trnD₂-trnT</i>	<i>rpS16</i>	<i>ITS</i>
<i>A. colubrina</i>	FJ981975.1	X	-
<i>P. buchtienii</i>	FJ982237.1	X	-
<i>P. viridiflora</i>	FJ982241.1	X	-
<i>S. adstrigens</i>	FJ982244	X	KT364074
<i>S. microstachyum</i>	X	X	X
<i>S. roseiflorum</i>	KT364144.1	X	-
<i>M. aculeaticarpa</i>	FJ981980.1	X	X
<i>M. adenantheroides</i>	FJ981982.1	X	-
<i>M. affinis</i>	FJ981992.1	X	-
<i>M. albida</i> var. <i>albida</i>	FJ981993	X	-
<i>M. albida</i> var. <i>strigosa</i>	X	X	-
<i>M. albolanata</i>	FJ981994	X	-
<i>M. arenosa</i> var. <i>leiocarpa</i>	FJ981998	X	-
<i>M. bahamensis</i>	FJ982003.1	X	X
<i>M. benthamii</i>	FJ982004.1	X	-
<i>M. biuncifera</i>	FJ982077.1	X	X
<i>M. boliviana</i>	FJ982009.1	X	X

<i>M. borealis</i>	FJ982010.1	X	-
<i>M. calcicola</i>	FJ982015.1	X	X
<i>M. candollei</i>	FJ982020.1	X	KT364050
<i>M. costenya</i>	FJ982032.1	X	-
<i>M. ctenodes</i>	FJ982036.1	X	-
<i>M. depauperata</i>	FJ982045.1	X	X
<i>M. distachya</i> var. <i>oligacantha</i>	FJ982052.1	X	X
<i>M. dysocarpa</i>	FJ982059.1	X	X
<i>M. egregia</i>	X	X	-
<i>M. ervendbergii</i>	FJ982062.1	X	-
<i>M. galeottii</i>	FJ982069.1	X	X
<i>M. grahamii</i> var. <i>grahamii</i>	X	X	-
<i>M. guatemalensis</i>	FJ982077.1	X	-
<i>M. hexandra</i>	FJ982084.1	X	-
<i>M. hondurana</i>	FJ982087.1	X	-
<i>M. lacerata</i>	FJ982099.1	X	X
<i>M. leucaenoides</i>	FJ982110.1	X	-
<i>M. luisana</i>	FJ982114.1	X	-
<i>M. malacophylla</i>	FJ982115.1	X	-
<i>M. martindelcampoi</i>	FJ982117.1	X	X
<i>M. minutifolia</i>	FJ982121.1	X	-
<i>M. mollis</i>	FJ982123.1	X	-
<i>M. monancistra</i>	FJ982124.1	X	-
<i>M. montana</i> var. <i>montana</i>	FJ982125.1	X	-
<i>M. nanchititlana</i>	FJ982129.1	X	-
<i>M. pectinatipinna</i>	FJ982144.1	X	-
<i>M. pigra</i> var. <i>dehiscens</i>	FJ982148.1	X	-
<i>M. polyantha</i>	FJ98253.1	X	X
<i>M. pringlei</i>	X	X	-

<i>M. puberula</i>	X	X	-
<i>M. pudica</i>	FJ982166	X	-
<i>M. purpusii</i>	FJ982167.1	X	-
<i>M. quitensis</i>	HM353116.1	X	-
<i>M. revoluta</i>	FJ982174.1	X	-
<i>M. rhodocarpa</i>	FJ982175.1	X	-
<i>M. similis</i>	FJ982191.1	X	X
<i>M. sotoi</i>	X	X	X
<i>M. spirocarpa</i>	FJ982198.1	X	-
<i>M. tejupilcana</i>	FJ982204.1	X	-
<i>M. texana var. filipes</i>	FJ982207.1	X	-
<i>M. texana var. texana</i>	FJ982208.1	X	X
<i>M. turneri</i>	X	X	X
<i>M. unipinnata</i>	FJ982215	X	-
<i>M. virgula</i>	FJ982225	X	-
<i>M. weberbaueri</i>	FJ982229	X	-
<i>M. woodii</i>	FJ982231	X	-
<i>M. zygophylla</i>	FJ982234.1	X	-

Tabla 2. Resultados de las secuencias obtenidas para cada marcador de las especies analizadas. Las secuencias amplificadas se muestran con una "X" y las secuencias no obtenidas se muestran con un "-". Se señalan las secuencias obtenidas del GenBank con el número de acceso.

5.1.1 DNA del cloroplasto: espaciador intergénico *trnD₂-trnT*

Secuencias *trnD₂-trnT* obtenidas

Las siguientes especies fueron seleccionadas para incluirse en esta tesis, ampliando el muestreo previo, realizado por Simon *et al.* (2011) y fueron analizadas en conjunto con las secuencias existentes y obtenidas del GenBank: *Stryphnodendron*

microstachyum Poepp., *M. albida* var. *strigosa*, *M. egregia*, *M. grahamii* var. *grahamii*, *M. pringlei*, *M. puberula*, *M. sotoi* y *M. turneri*.

En total, se obtuvieron siete secuencias del espaciador intergénico *trnD₂-trnT* y 57 secuencias del GenBank usadas en la filogenia de Simon *et al.* (2011).

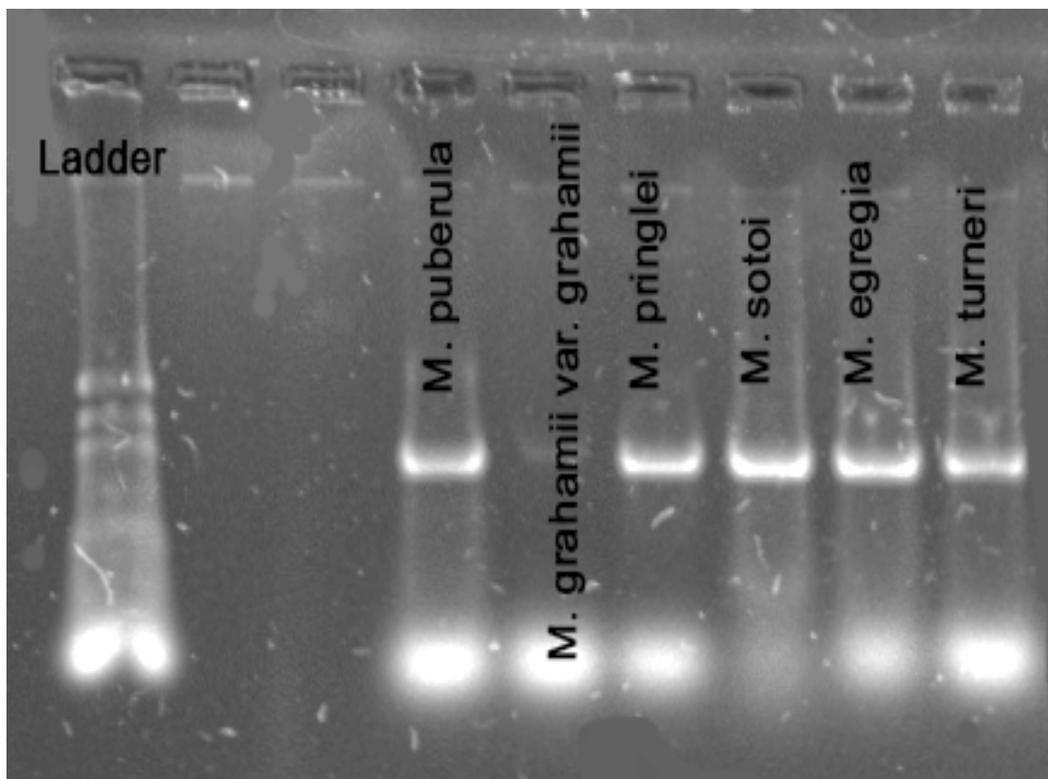


Figura 5. Electroforesis de amplificación del espaciador intergénico de cloroplasto *trnD₂-trnT*, de *Mimosa puberula*, *M. grahamii* var. *grahamii*, *M. pringlei*, *M. sotoi*, *M. egregia* y *M. turneri* usando 1 μ L de Betaína al 1%. Las amplificaciones fueron reveladas en un gel de agarosa al 1%. La primera línea de la ladder corresponde a 1000 pares de bases y cada línea superior a la primera línea suma 100 pares de bases. Se observa en el pozo número 5 una tenue amplificación correspondiente a *M. grahamii* var. *grahamii*, que fue lograda sin usar ningún aditivo. Las secuencias de mayor calidad para la construcción de una secuencia consenso, fueron las que contenían el aditivo en la reacción de PCR.

5.1.2 DNA del cloroplasto: espaciador intergénico *rpS16*

Secuencias *rpS16* obtenidas

Algunas secuencias utilizadas en los análisis fueron proporcionadas por el Dr. M.F. Simon: *Anadenanthera colubrina*, *Piptadenia buchtienii*, *Mimosa boliviana*, *M. candollei*, *M. ctenodes*, *M. montana* var. *montana*, *M. pigra* var. *dehiscens*, *M. weberbaueri* y *M. woodii*, obtenidas previamente a este estudio. Se obtuvieron secuencias adicionales, que no se incluyeron en los análisis: *Piptadenia flava*, *Mimosa caerulea*, *M. hapaloclada*, *M. huetamensis* (*sp. nov.*), *M. tricephala* y *M. zimapanensis*.

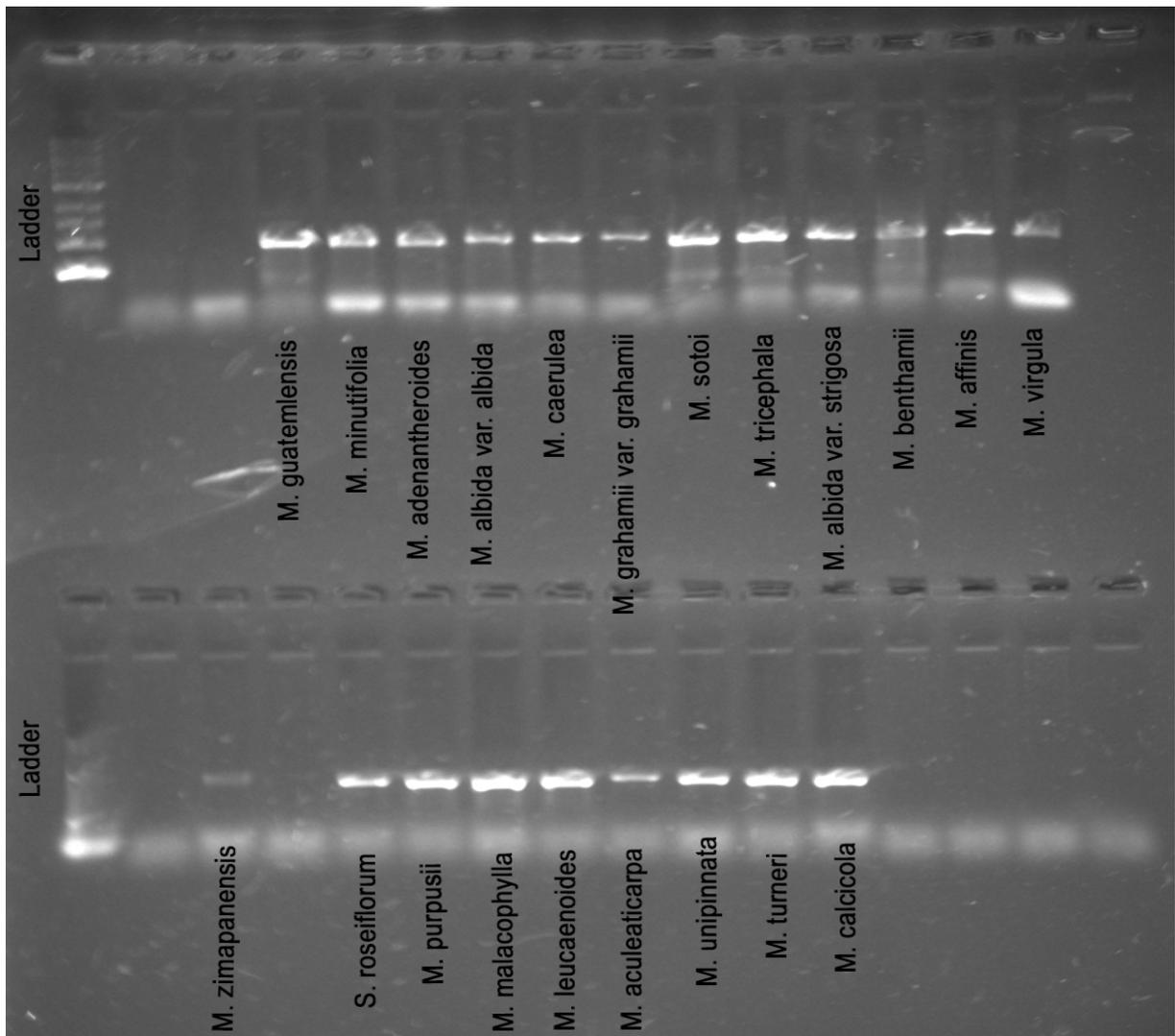


Figura 6. Electroforesis de amplificación del espaciador intergénico de cloroplasto *rpS16*, de 20 taxa de *Mimosa* y un taxon usado como grupo externo: *Stryphnodendron roseiflorum*, usando gradientes de 0.5-1.2 μ L de BSA al 0.4%. Se muestra del lado izquierdo la ladder, la primera línea corresponde a 500 pares de bases y las líneas superiores suman una escala de 100 pares de bases. Las muestras amplificadas se observan a una longitud de 600-700 pb. Las amplificaciones fueron reveladas en un gel de agarosa al 1%. Se observan algunos pozos vacíos en los que no se obtuvo una amplificación exitosa.

5.1.3 Región del DNA ribosomal nuclear: *ITS*

Secuencias *ITS* obtenidas

Se obtuvieron 17 secuencias de la región ribosomal nuclear *ITS*, que fueron incluidas en los análisis concatenados con las dos regiones del cloroplasto. Se obtuvieron del GenBank tres secuencias que fueron utilizadas como grupo externo.

5.2 Modelos evolutivos

Se presentan aquí, los resultados de los modelos seleccionados de las matrices evaluadas bajo el criterio de AKAIKE (AIC).

5.2.1 Matriz *trnD₂-trnT*

Número de taxa = 64

Modelos evaluados= 88

Número de esquemas de sustitución = 11,

incluidos los modelos con frecuencias de base iguales / desiguales (+ F),

incluidos los modelos con / sin una proporción de sitios invariables (+ I),

incluidos los modelos con / sin variación de velocidad entre los sitios (+ G) (nCat = 4)

Parámetros libres optimizados (K) = Parámetros de sustitución + 31 longitudes de rama + topología

Árbol base para los cálculos de probabilidad = Probabilidad máxima

Operación de búsqueda de topología de árbol = SPR

Modelo seleccionado bajo el criterio de AKAIKE: TVM+G

Modelo seleccionado para el análisis: GTR+I+G

Los resultados de la selección del modelo evolutivo del análisis, bajo el criterio de AKAIKE, seleccionaron el modelo TVM+G como el mejor para las secuencias de la matriz de datos *trnD₂-trnT*, de acuerdo con los cálculos obtenidos. La frecuencia de bases fue: Adenina (0.3419), Citosina (0.1616), Guanina (0.1700) y Timina (0.3264). Los resultados muestran los 88 modelos evaluados con un intervalo de confiabilidad del 100%, por lo que para realizar los análisis individuales y concatenados, para este marcador se seleccionó el modelo GTR+I+G con distribución gamma.

5.2.2 Matriz *rpS16*

Número de taxa = 64

Modelos evaluados= 88

Número de esquemas de sustitución = 11,
incluidos los modelos con frecuencias de base iguales / desiguales (+ F),
incluidos los modelos con / sin una proporción de sitios invariables (+ I),
incluidos los modelos con / sin variación de velocidad entre los sitios (+ G) (nCat = 4)
Parámetros libres optimizados (K) = Parámetros de sustitución + 31 longitudes de rama + topología

Árbol base para los cálculos de probabilidad = Probabilidad máxima

Operación de búsqueda de topología de árbol = SPR

Modelo seleccionado bajo el criterio de AKAIKE: TPM3uf+I+G

Modelo seleccionado para el análisis: GTR+I+G

Los resultados de la selección del modelo evolutivo del análisis, bajo el criterio de AKAIKE, seleccionaron el modelo TPM3uf+I+G como el mejor modelo de las secuencias para la matriz de datos *rpS16*. La frecuencia de bases fue: Adenina (0.3394), Citosina (0.1479), Guanina: (0.2046) y Timina (0.3081). Los resultados muestran cuatro de los 88 modelos evaluados con un intervalo de confiabilidad del 100%, éstos fueron: TPM3uf+I+G, TIM3+I+G, TVM+I+G y GTR+I+G, por lo que, para realizar los análisis individuales y concatenados, para este marcador se seleccionó el modelo GTR+I+G con distribución gamma.

5.2.3 Matriz *ITS*

Los modelos para la región *ITS* se muestran a partir del cálculo de las secuencias obtenidas y utilizadas en el análisis.

Número de taxa = 17

Modelos evaluados = 88

Número de esquemas de sustitución = 11,

incluidos los modelos con frecuencias de base iguales / desiguales (+ F),

incluidos los modelos con / sin una proporción de sitios invariables (+ I),

incluidos los modelos con / sin variación de velocidad entre los sitios (+ G) (nCat = 4)

Parámetros libres optimizados (K) = Parámetros de sustitución + 31 longitudes de rama + topología

Árbol base para los cálculos de probabilidad = Probabilidad máxima

Operación de búsqueda de topología de árbol = SPR

Modelo seleccionado bajo el criterio de AKAIKE: TPM3uf+G

Modelo seleccionado para el análisis: GTR+I+G

Los resultados de la selección del modelo evolutivo del análisis, bajo el criterio de AKAIKE, seleccionaron el modelo TPM3uf+G como el mejor para las secuencias de la matriz de datos *ITS*. La frecuencia de bases fue: Adenina (0.2279), Citosina (0.3310), Guanina: (0.2954) y Timina (0.1458). Los resultados muestran los 88 modelos evaluados con un intervalo de confiabilidad del 100%, por lo que, para realizar el análisis concatenado para este marcador con las regiones del cloroplasto, se seleccionó el modelo GTR+I+G con distribución gamma.

5.3 Análisis filogenéticos

Los resultados de los análisis filogenéticos de Parsimonia y Bayesianos se presentan por cada región del DNA de manera individual, seguidos de los análisis concatenados.

El orden de los análisis presentados es el siguiente:

A) Análisis de parsimonia

1. Análisis de Parsimonia de la región *trnD₂-trnT*
2. Análisis de Parsimonia de la región *rpS16*
3. Análisis de Parsimonia concatenado *trnD₂-trnT + rpS16*
4. Análisis de Parsimonia concatenado *trnD₂-trnT + rpS16 + ITS*

B) Análisis Bayesianos:

1. Análisis Bayesiano región *trnD₂-trnT*
2. Análisis Bayesiano región *rpS16*
3. Análisis Bayesiano concatenado *trnD₂-trnT + rpS16*
4. Análisis Bayesiano concatenado *trnD₂-trnT + rpS16 + ITS*

La selección de clados en los árboles filogenéticos se hizo con base en las ramas más representativas al mismo nivel y para las series, se seleccionó el clado más inclusivo que contuviera a la especie tipo de cada serie nombrándolos como el clado núcleo para *Acanthocarpae*, *Boreales* y *Distachyae*. Se reconocen cinco clados de manera global, basados en los resultados principales (Figura 13).

5.4 Análisis filogenéticos de Parsimonia

5.4.1 Análisis de Parsimonia región *trnD₂-trnT*

Con el objetivo de encontrar los árboles más parsimoniosos, se realizaron búsquedas utilizando algoritmos de nueva tecnología. Se analizaron de manera independiente y de manera simultánea todos los tipos de búsquedas, repitiendo cada análisis 20 veces.

Al utilizar Ratchet, se encontraron en promedio 11,798,278 arreglos de ramas y 408 árboles de 386 pasos. Las búsquedas con Fusión de árboles revelaron en promedio 399 cladogramas de 385 pasos, a partir de 1,739,697 arreglos de ramas.

Las búsquedas correspondientes a Deriva de árboles con 11,494,957 arreglos de ramas y las de Búsquedas sectoriales con 3,502,660 arreglos, arrojaron un total de 411 árboles más parsimoniosos, de 383 pasos, cada una.

Se observó que la longitud de los árboles más parsimoniosos se obtuvo cuando se fijaron parámetros, usando simultáneamente todos los tipos de búsqueda heurística de nueva tecnología. Los análisis donde se combinaron todos los tipos de búsqueda evaluaron un total de 22,382,080 arreglos y encontraron los 36 árboles más parsimoniosos, equivalentes a 382 pasos en cada repetición, donde ya no fue posible disminuir la longitud de los árboles encontrados. El árbol de 50% de mayoría de este último análisis, resultó a partir de la búsqueda que arrojó la menor cantidad de árboles (387) y en éste, fueron mapeados los valores de Jackknife como soporte de las ramas (Figura 7).

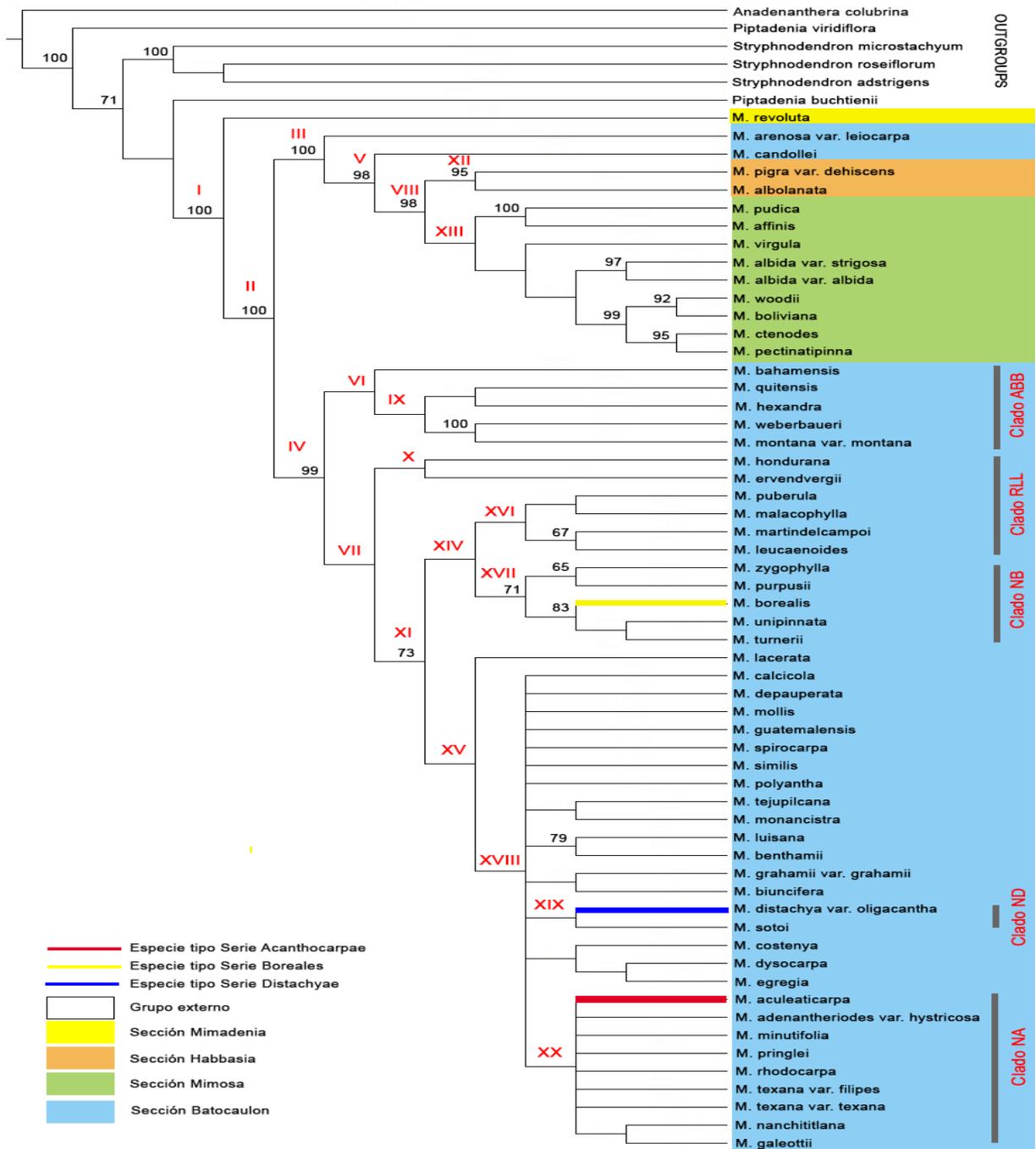


Figura 7. Análisis de Parsimonia: árbol de consenso de 50% de mayoría, región *trnD₂-trnT* (64 taxa), usando simultáneamente Ratchet, Deriva de árboles, Fusión de árboles y Búsquedas Sectoriales. Los principales clados reconocidos se indican con números romanos. Los valores significativos de Jackknife mapeados se presentan arriba de las ramas (>64). L=387; CI=0.64; RI=0.80.

Se recuperan 20 clados principales, el Clado I confirma la monofilia del género *Mimosa* y *Mimosa revoluta*, perteneciente a la Sect. *Mimadenia*, se recupera como la primera especie en diversificarse, lo que confirma a los miembros de esta sección como los más tempranamente divergentes del género. El Clado II agrupa a todas las especies restantes de *Mimosa*. Dentro del Clado III, se agrupan las especies representantes de las sect. *Habbasia* (Clado XII), sect. *Mimosa* (Clado XIII) y un par de miembros de la sect. *Batocaulon* (*M. arenosa* var. *leiocarpa* y *M. candollei*) que confirman la no monofilia de la sección. El Clado IV agrupa los taxa restantes de la sect. *Batocaulon* incluidos en este análisis, donde el Clado VI comprende representantes de las series *Andinae*, *Bimucronatae* (Clado IX) y *Bahamenses* (Clado ABB) que se relaciona con las series *Boreales* (Clado XVII), *Acanthocarpae* (Clado XX) y *Distachyae* (Clado XIX). Sin embargo, al interior de los clados de las series se reflejan sus relaciones de parentesco con poca resolución. El clado núcleo de la serie *Boreales* (Clado XVII), se relaciona en un clado (Clado XIV) con las series *Leucaenoideae* (*M. leucaenoides* y *M. martindelcampoi*), *Rubicaules* (*M. malacophylla*) y *Leiocarpae* (*M. puberula*) (Clado XVI), revelando a la serie *Boreales* como no monofilética y la necesidad de una nueva delimitación, debido a que otros miembros como *M. calcicola*, *M. similis*, *M. texana* y *M. depauperata*, se ubican sin un valor de soporte significativo en el Clado XVIII sin resolución.

5.4.2 Análisis de Parsimonia región *rpS16*

Se realizaron búsquedas utilizando algoritmos de nueva tecnología. Se analizaron de manera independiente y de manera simultánea todos los tipos de búsquedas, repitiendo cada análisis 20 veces, de manera independiente.

La búsqueda de cladogramas con Parsimonia de matraca (8,566,097 arreglos), Fusión de árboles (1,096,251 arreglos), Deriva de árboles (8,764,936 arreglos) y Búsquedas sectoriales con 2,002,037 arreglos de ramas, encontraron 1367 cladogramas de 270 pasos como árboles más parsimoniosos.

Al utilizar simultáneamente todos los tipos de búsqueda, los análisis evaluaron un total de 19,412,977 arreglos y encontraron 1137 árboles más parsimoniosos, equivalentes a 269 pasos en cada repetición, donde ya no fue posible disminuir la longitud de los árboles encontrados. El árbol consenso de 50% de mayoría de este último análisis tuvo una longitud de 284 pasos, que fue construido a partir de una búsqueda con 1137 árboles con longitud de 269 pasos. Se utilizaron los valores de Jackknife como soporte de las ramas y fueron mapeados de un análisis independiente (Figura 8).

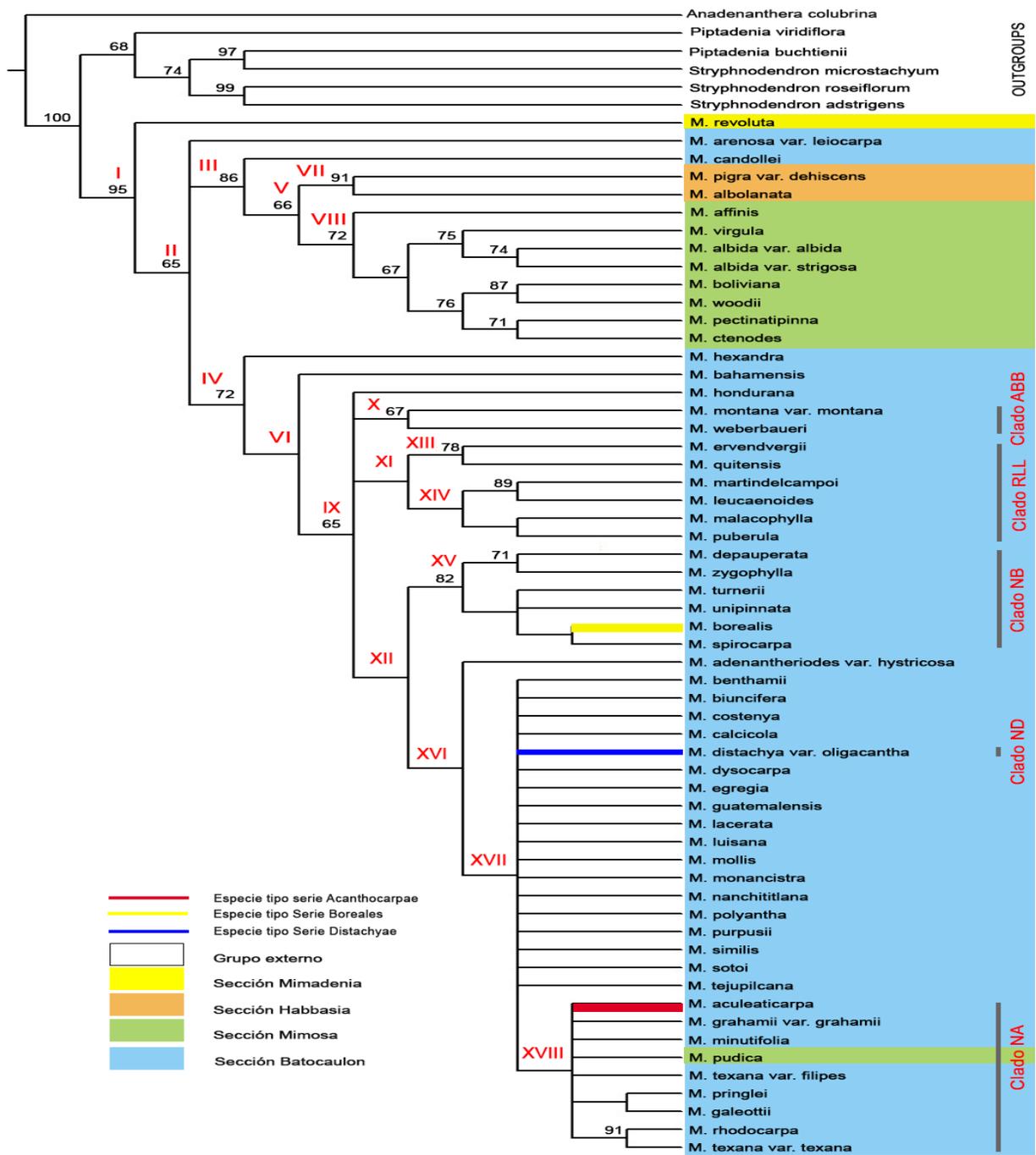


Figura 8. Análisis de Parsimonia: árbol de consenso de 50% de mayoría, región *rpS16* (64 taxa), a partir de una búsqueda simultánea utilizando Ratchet, Deriva de árboles, Fusión de árboles y Búsquedas Sectoriales. En números romanos se muestran los principales clados reconocidos. Se mapearon los valores de Jackknife y sólo se muestran aquellos con un soporte igual o mayor a 64. L= 284; CI: 0.55; IR: 0.80.

Se recuperan 18 clados principales y se confirma también la monofilia del género *Mimosa* (Clado I); *M. revoluta* se ubica nuevamente como la especie más tempranamente divergente. En el Clado V se agrupan las especies representantes de la sect. *Habbasia* (Clado VII) y sect. *Mimosa* (Clado VIII) y de nuevo se confirma la no monofilia de la sect. *Batocaulon* (Clados II, III y IV). El Clado XI (Clado RLL) agrupa taxa de distintas series pertenecientes a la sect. *Batocaulon*: *Andinae*, *Leiocarpae*, *Leucaenoideae* y *Rubicaules*; dentro de este clado vemos la relación que se presenta de manera consistente y con un valor de soporte significativo de *M. martindelcampoi* y *M. leucaenoides* (*Leucaenoideae*) que se ven estrechamente relacionadas con *M. malacophylla* (*Rubicaules*) y *M. puberula* (*Leiocarpae*) sin un valor significativo de Jackknife. Sin embargo, la relación de *M. quitensis* y *M. ervendbergii* (*Rubicaules*) se recupera de manera significativa pero se pierde en el resto de los análisis. Dentro del Clado X se recupera el Clado ABB de las series *Andinae*, *Bimucronatae* y *Bahamenses* formado únicamente por representantes la serie *Andinae* y donde *M. hexandra* y *M. bahamensis* se separan en los Clados IV y VI. El Clado XV está formado principalmente por el núcleo de la serie *Boreales* y el Clado XVI es una politomía donde quedan sin resolución diversos miembros de las series *Acanthocarpae*, *Boreales* y *Distachyae*. Se distingue el Clado XVIII, donde se encuentra el núcleo de la serie *Acanthocarpae*; sin embargo, aquí se ubica *M. pudica*, perteneciente a la sect. *Mimosa*, mostrando que esta última sección tampoco es monofilética (Figura 8).

5.4.3 Análisis de Parsimonia regiones *trnD₂-trnT + rpS16*

Para los análisis utilizando algoritmos de búsquedas heurísticas de nueva tecnología, se hicieron 20 búsquedas independientes, utilizando simultáneamente todos los tipos de búsqueda, que concluyeron en árboles de la misma longitud. Con base en lo anterior, se tiene alta confianza de haber encontrado los cladogramas más parsimoniosos, que cumplen con los criterios de este tipo de análisis. Al utilizar

simultáneamente todos los tipos de búsqueda, los análisis evaluaron un total de 309 árboles más parsimoniosos, equivalentes a 885 pasos en cada repetición, donde ya no fue posible disminuir la longitud de los árboles encontrados. El árbol consenso de 50% de mayoría de este último análisis tuvo una longitud de 887 pasos, que fue construido a partir de una búsqueda con el conjunto de árboles más parsimoniosos encontrados en la búsqueda. Se utilizaron los valores de Jackknife como soporte de las ramas y fueron mapeados de un análisis independiente (Figura 9).

En este análisis se recuperan 19 clados principales y se confirma a *Mimosa* como grupo monofilético (Clado I). Dentro del Clado II se agrupan las especies representantes de las sect. *Batocaulon* (Clados III, IV y V), *Habbasia* y *Mimosa* (Clado VIII) y se observa la parafilia de la sect. *Batocaulon*. Dentro del Clado IX se agrupan los miembros de la serie *Andinae*, excepto *M. weberbaueri*, junto con *M. hexandra*, de la serie *Bimucronatae* y como grupo hermano *M. puberula*, especie perteneciente a la serie *Leiocarpae*, en el Clado VI. El Clado VII separa por completo a *M. bahamensis* como grupo hermano del Clado X. El clado XI, formado por *M. martindelcampoi* y *M. leucaenoides*, se recupera como grupo hermano del Clado XII, donde se encuentran las especies de las series estudiadas, destacando los Clados XV, XVII y XIX como los clados núcleo de la series analizadas, en donde se ubica la especie tipo de cada una de ellas. El Clado XV como núcleo de la serie *Boreales* agrupa a la especie tipo únicamente con *M. turneri* con un valor de soporte de Jackknife significativo. El Clado XVII incluye a la especie tipo de la serie *Distachyae* y el Clado XIX a la especie tipo de la serie *Acanthocarpae*. Sin embargo, las relaciones al interior de estos clados no son significativas estadísticamente (Figura 9).

5.4.4 Análisis de Parsimonia regiones *trnD₂-trnT + rpS16 + ITS*

Para este análisis de Parsimonia, se analizaron únicamente búsquedas de nueva tecnología, usando simultáneamente todos los tipos de algoritmos. Esto se basa en la observación de que, con los marcadores del cloroplasto, los árboles más parsimoniosos se obtuvieron utilizando este tipo de búsquedas. Sin embargo, la longitud de los cladogramas resultantes de este análisis, no es la óptima, que se esperaría si se obtuvieran los datos del marcador *ITS* de todos los taxa terminales analizados. Por lo anterior, aquí se tratan las conclusiones de este análisis, únicamente de manera preliminar.

En este análisis se reconocen 19 clados principales, en los que se confirma nuevamente a *Mimosa* como un género monofilético (Clado I) y a la sect. *Mimadenia* como el grupo más tempranamente divergente, representada por *M. revoluta*. Se recupera a la sect. *Batocaulon* como un grupo parafilético, formando el Clado II y el Clado III, junto con especies de las sect. *Habbasia* (Clado XII) y *Mimosa* (Clado XIII), mientras que los miembros restantes de la sect. *Batocaulon* se agrupan dentro del Clado IV, donde se separan claramente los clados núcleo de las series *Acanthocarpae* (Clado IX), *Distachyae* (Clado X) y *Boreales* (Clado XVI), aunque no se resuelven sus relaciones de parentesco dentro de los clados formados. Por último, en el Clado XVII se agrupan especies de diversas series: Clado ABB: *Andinae*, *Bahamenses* y *Bimucronatae* (Clado XVIII) y Clado RLL: *Rubicaules*, *Leiocarpae* y *Leucaenoideae* (Clado XIX) (Figura 10).

Los resultados de este análisis ponen de manifiesto la necesidad de completar la obtención de datos del marcador *ITS* de todos los taxa incluidos en este trabajo, para resolver a mayor profundidad las relaciones de parentesco entre los miembros de las series estudiadas.

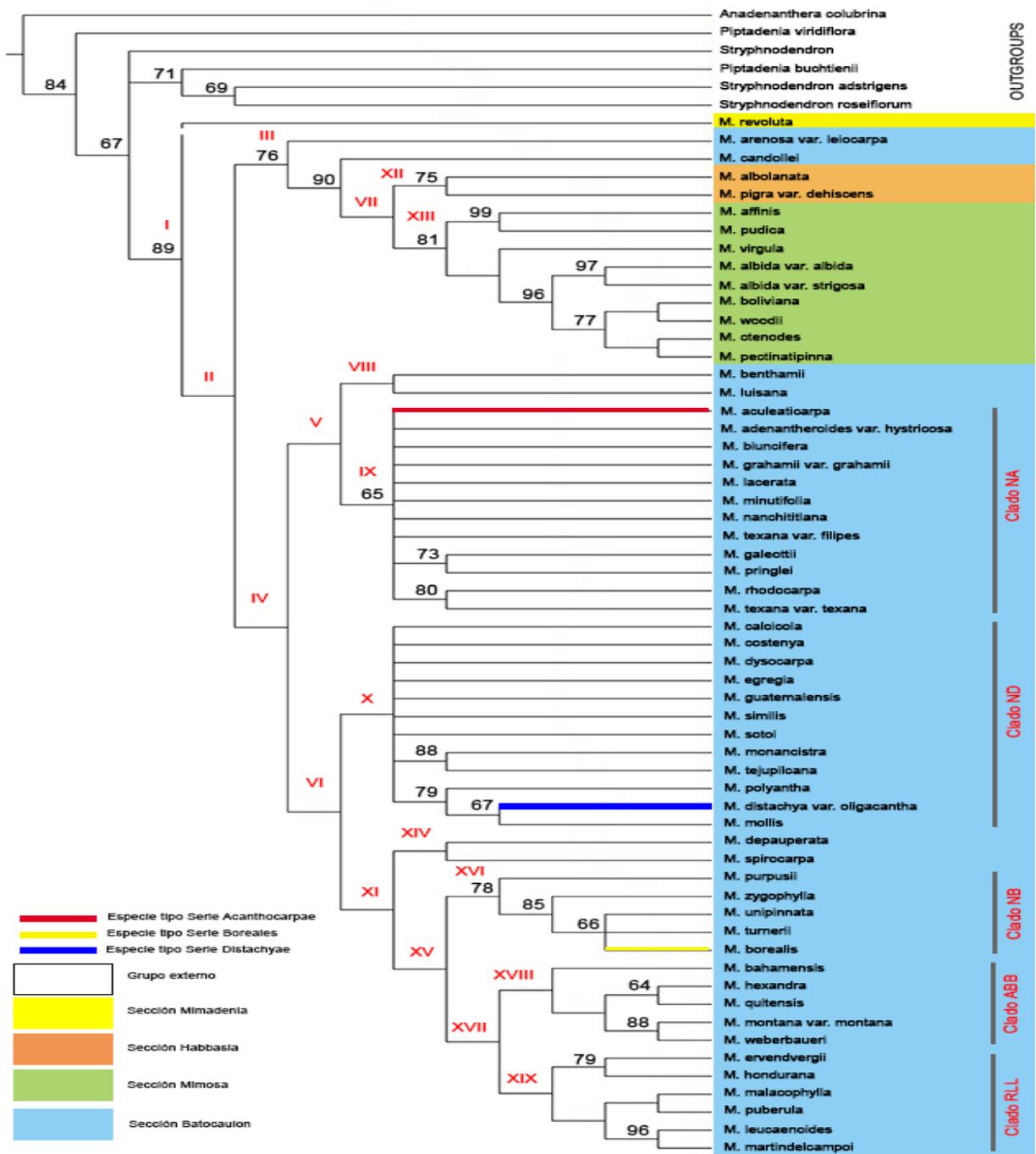


Figura 10. Análisis de Parsimonia: árbol de consenso de 50% de mayoría usando las regiones: *trnD₂-trnT+rpS16+ITS* (64 taxa). En números romanos se muestran los principales clados reconocidos. Se mapearon los valores de Jackknife con un soporte igual o mayor a 64. L=1697; CI=0.56; RI: 0.72.

5.5 Análisis filogenéticos de Inferencia Bayesiana

5.5.1 Análisis Bayesiano región *trnD₂-trnT*

Los resultados de este análisis resuelven mayormente las relaciones de parentesco al interior del Clado B obtenido por Simon *et al.* (2011). Se confirma la monofilia del género *Mimosa* (Clado I). El Clado II agrupa a los miembros de la sect. *Batocaulon*, señalando a la sección como grupo parafilético (Clado III) con respecto a la mayoría de las especies estudiadas de esta sección, agrupadas en el Clado IV. Los taxa de las secciones *Habbasia* (Clado XIII) y *Mimosa* (Clado VI) se agrupan en el Clado V. El Clado X se recupera como el núcleo de la serie *Boreales*, siendo un clado monofilético no resuelto al interior, donde se ubica la especie tipo: *M. borealis*. El Clado XI representa un grupo sudamericano donde se ubican los representantes de la serie *Andinae* y *M. hexandra* de la serie *Bimucronatae*. El Clado VIII reconocido como Clado RLL, es un grupo consistente donde se agrupan taxa de distintas series: *M. puberula* (*Leiocarpae*), *M. leucaenoides* y *M. martindelcampoi* (*Leucaenoideae*), *M. malacophylla*, *M. hondurana* y *M. ervendbergii* (*Rubicaules*). El Clado IX está formado por una politomía de miembros de las series: *Acanthocarpae*, *Boreales* y *Distachyae*, donde el núcleo de esta última serie se encuentra inmerso en el Clado IX; sin embargo, las relaciones entre estas últimas series no se resuelven con claridad, formando el Clado XII. No se recupera un clado que agrupe a los miembros de la serie *Acanthocarpae*, ya que el clado núcleo de esta serie se forma solo por la especie tipo: *M. aculeaticarpa* (Figura 11).

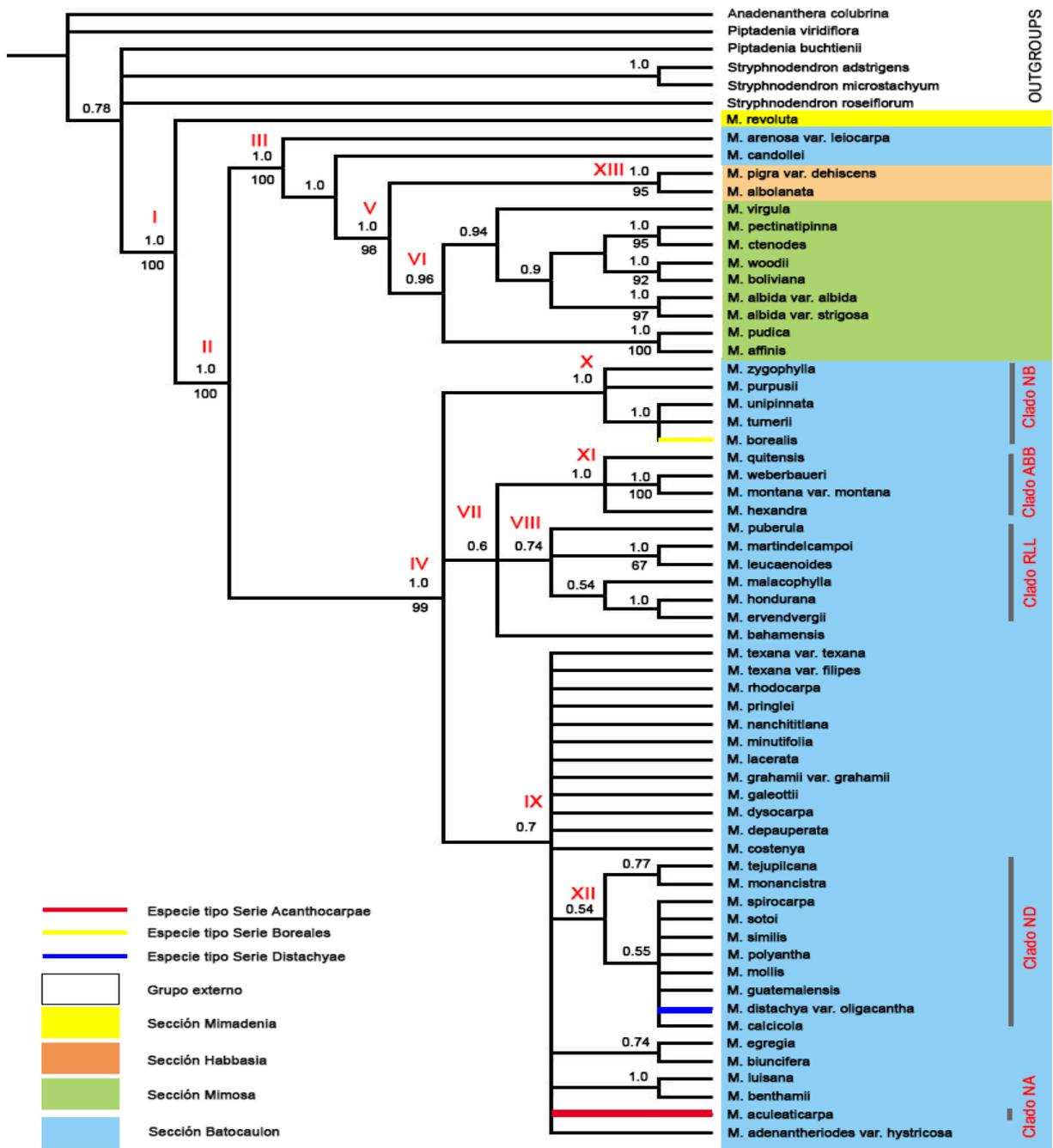


Figura 11. Análisis Bayesiano *trnD₂-trnT* (64 taxa). Del lado izquierdo sobre los nodos se muestran los valores de probabilidad posterior bayesiana y debajo de éstos, los valores de Jackknife con un soporte igual o mayor a 64 del análisis de Parsimonia *trnD₂-trnT*. Los principales clados reconocidos se identifican con números romanos.

5.5.2 Análisis Bayesiano región *rpS16*

Los principales resultados de este análisis recuperan 13 clados principales entre los taxa analizados. Se confirma nuevamente la monofilia del género *Mimosa* (Clado I). El Clado II agrupa a los miembros restantes de las sect. *Batocaulon*, *Habbasia* y *Mimosa*. El Clado III, formado por una tricotomía, representa al grupo sudamericano de la serie *Andinae*. El Clado IV es un grupo consistente con los análisis anteriores, que muestra la relación entre taxa de distintas series: *M. puberula* (*Leiocarpae*), *M. leucaenoides* y *M. martindelcampoi* (*Leucaenoideae*) y *M. malacophylla* (*Rubicaules*). Dentro del Clado V, se ubica *M. candollei* perteneciente a la sect. *Batocaulon*, mostrando a esta sección como parafilética. Los taxa de las secciones *Habbasia* (Clado XII) y *Mimosa* (Clado VIII) se agrupan dentro del Clado VII.

El Clado VI agrupa al resto de los miembros de la sect. *Batocaulon*, principalmente a las series estudiadas, dejando fuera de los clados formados a *M. arenosa* var. *leiocarpa* (serie *Leiocarpae*). El Clado IX se recupera como el núcleo de la serie *Boreales*, siendo un clado con un valor de probabilidad posterior significativo pero parafilético, ya que no agrupa a todos los miembros de la serie. En el Clado X, formado por representantes de las series: *Acanthocarpae*, *Boreales* y *Distachyae*, se distinguen dos clados que agrupan al núcleo de la serie *Distachyae* (Clado XIII) y al de la serie *Acanthocarpae* (Clado XI). Sin embargo, las relaciones al interior de estos últimos clados no se resuelven con claridad (Figura 12).

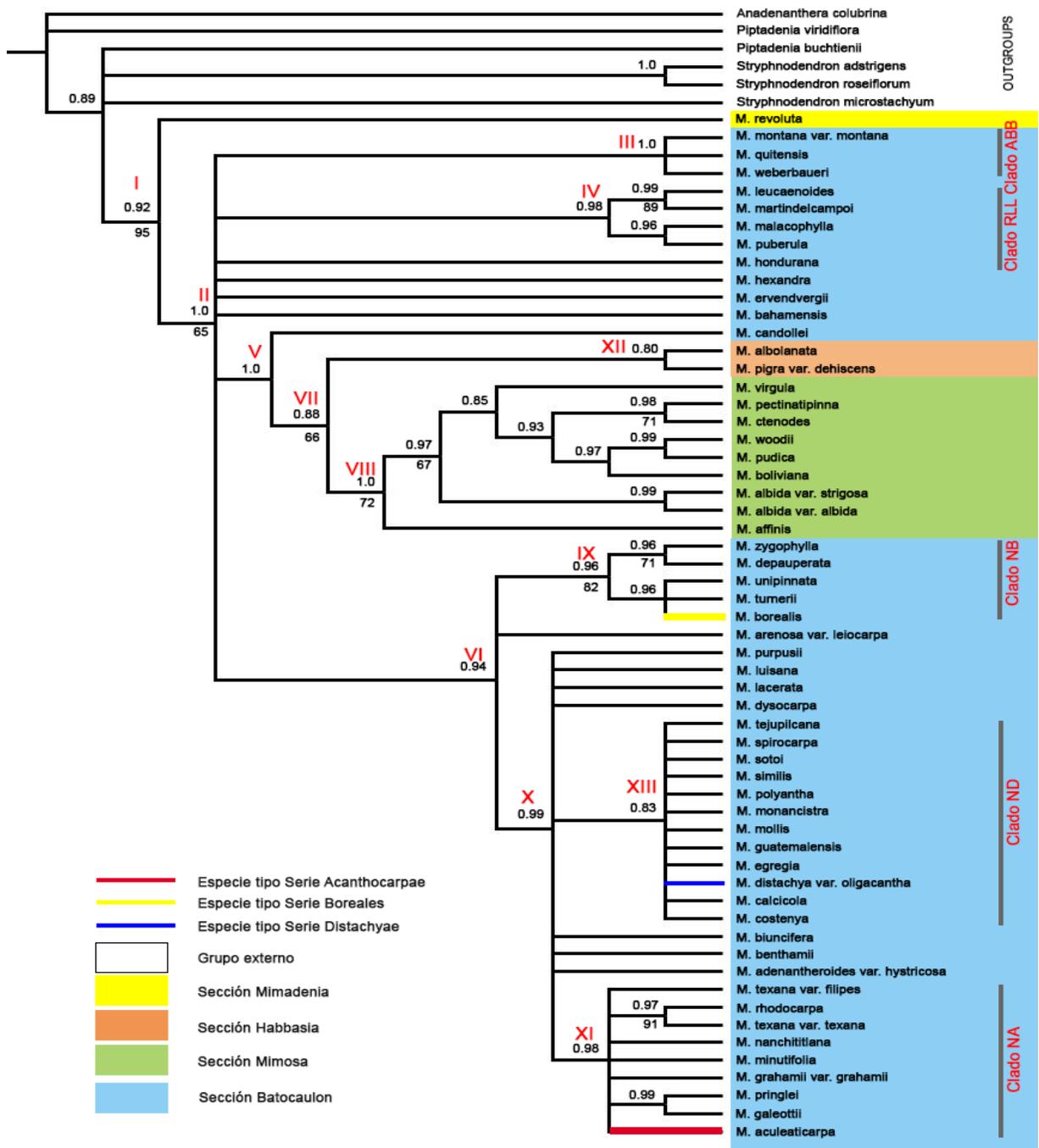


Figura 12. Análisis Bayesiano de la región *rpS16* (64 taxa). Los valores de probabilidad posterior Bayesiana se muestran sobre los nodos y debajo de éstos, los valores de Jackknife con un soporte igual o mayor a 64 del análisis de Parsimonia *rpS16*. Los principales clados reconocidos se identifican con números romanos.

5.5.3 Análisis Bayesiano regiones *trnD₂-trnT + rpS16*

El análisis de inferencia Bayesiana concatenado de las regiones *trnD₂-trnT+rpS16* muestra los resultados principales de este estudio (Figura 13). Se muestran, además de los valores de probabilidad posterior, los valores de Jackknife del análisis de Parsimonia *trnD₂-trnT+rpS16*, que soportan clados similares con valores significativos mayores de 64. Este análisis recupera 18 clados principales, aunque algunos no se recuperan con un valor significativo en el análisis correspondiente bajo el criterio de Parsimonia y en otros clados solo se recuperan con valor significativo las relaciones al interior de los mismos. Los valores de soporte de probabilidad posterior y de Jackknife recuperan al género *Mimosa* como un grupo monofilético, confirmando a la sect. *Mimadenia*, representada por *M. revoluta*, como la sección con los miembros más tempranamente divergentes (Clado I). Dentro del Clado II se confirma la no monofilia de la sect. *Batocaulon* por el Clado III, donde se ubican *M. arenosa* var. *leiocarpa* y *M. candollei* y los representantes de las secciones *Habbasia* y *Mimosa* (Clado VIII). El Clado IV agrupa al resto de las especies estudiadas de la sect. *Batocaulon*.

Dentro del Clado VI se ubican en un grupo monofilético, los taxa de la serie sudamericana *Andinae* y *M. hexandra* de la serie *Bimucronatae*, que se distribuye de manera disyunta, en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, al sur de México y en Sudamérica, existiendo poblaciones en Colombia, Venezuela, Paraguay, Argentina y Brasil, de acuerdo con Barneby (1991). Dentro del Clado XIII se recupera un grupo monofilético, que es consistente con los análisis anteriores, formado por los taxa: *M. leucaenoides* y *M. martindelcampoi* (*Leucaenoideae*), *M. ervendbergii*, *M. hondurana* y *M. malacophylla* (*Rubicaules*) y *M. puberula* (*Leiocarpaceae*) Clado RLL.

El Clado IX de este análisis Bayesiano agrupa a los núcleos de las series estudiadas, en los que no se resuelven por completo las relaciones de parentesco entre ellas,

pero se separan claramente las series *Boreales* (Clado XIV), *Acanthocarpae* (Clado XVI) y *Distachyae* (Clado XVII).

Debido a que la sect. *Batocaulon* resultó parafilética, al igual que las series estudiadas, los resultados sugieren una nueva delimitación taxonómica de las series: *Acanthocarpae*, *Boreales* y *Distachyae*, considerando la historia taxonómica y nomenclatural de los grupos infragenéricos incluidos en las principales clasificaciones del género *Mimosa*.

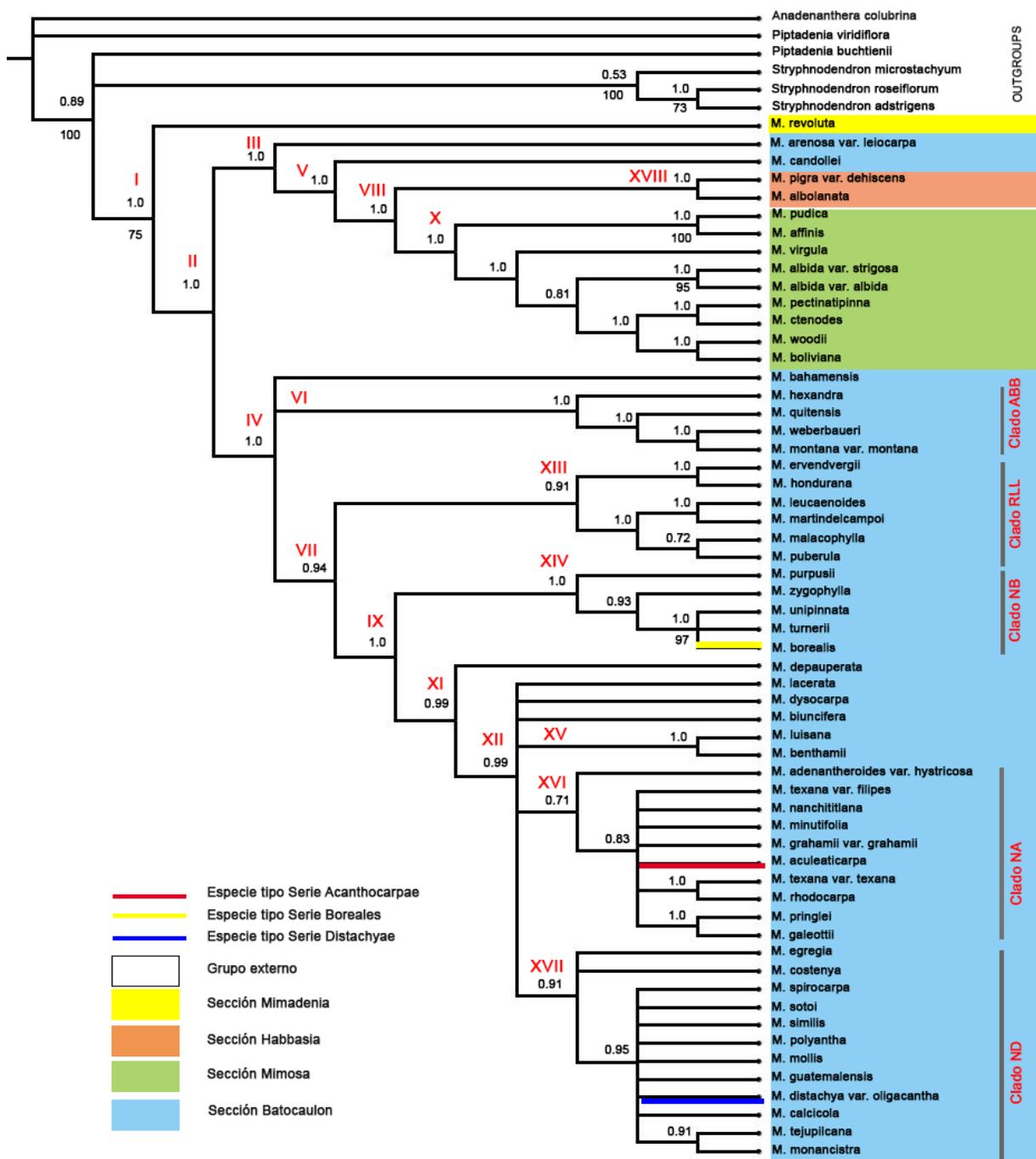


Figura 13. Análisis Bayesiano concatenado de las regiones del cloroplasto: *trnD₂-trnT+rpS16*. Los valores de probabilidad posterior Bayesiana se muestran sobre los nodos y debajo de éstos, los valores de Jackknife con soporte mayor o igual a 64 del análisis de Parsimonia *trnD₂-trnT+rpS16*. Los números romanos señalan los principales clados reconocidos.

5.5.4 Análisis Bayesiano de las regiones *trnD₂-trnT + rpS16 + ITS*

Los resultados, utilizando 17 secuencias con la región *ITS* en combinación con los dos marcadores del cloroplasto, arrojan resultados muy similares a los del análisis concatenado *trnD₂-trnT+rpS16*, compartiendo clados, en algunos casos, en su totalidad. Se recuperan 17 clados principales. Se confirma al género *Mimosa* como un grupo monofilético (Clado I); nuevamente se confirma a la sect. *Mimadenia* como la más tempranamente divergente de todo el género y se confirma la no monofilia de la sect. *Batocaulon* (Clados III y IV) coincidiendo con la hipótesis morfológica de Barneby (1991) y la hipótesis filogenética de Simon *et al.* (2011). Dentro del Clado V se agrupan las sect. *Habbasia* y *Mimosa*.

El Clado IV agrupa a la mayoría de las especies de la sect. *Batocaulon* analizadas. Dentro de éste, el Clado X es un grupo consistente en la mayoría de los análisis, donde *M. bahamensis*, especie perteneciente a la serie monotípica *Bahamenses*, se agrupa con las especies andinas y con *M. hexandra*, aunque el valor más incluyente del clado revela un soporte bajo de los valores de probabilidad posterior. Los clados XI y XII se revelan como grupos consistentes de las series *Rubicaules*, *Leucaenoideae* y *Leiocarpae* (Clado XI) y el núcleo de la serie *Boreales* con *M. purpusii*, *M. zygophylla*, *M. unipinnata*, *M. turneri* y *M. borealis* (Clado XII).

El Clado IX es una combinación de especies de las series *Acanthocarpae*, *Boreales* y *Distachyae*, arrojando poca claridad de las relaciones entre los clados formados en su interior; en el Clado XV se ubica la especie tipo de la serie *Distachyae* con un soporte de probabilidad posterior bajo.

El Clado XVI agrupa a la mayoría de las especies de *Acanthocarpae* y es donde se ubica la especie tipo: *M. aculeaticarpa*; aquí se observa una combinación de especies de las tres series analizadas (Figura 14).

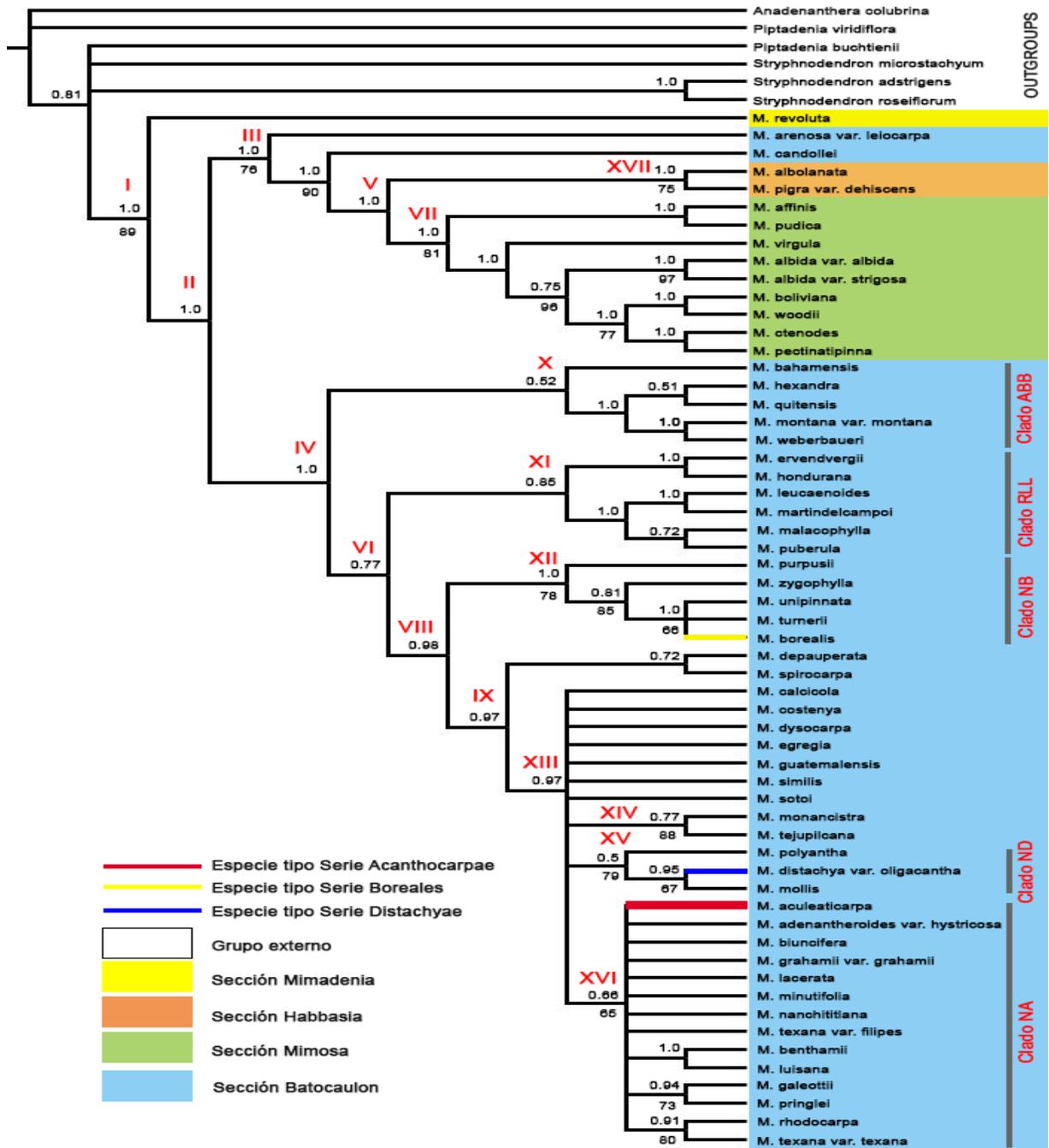


Figura 14. Análisis Bayesiano concatenado *trnD₂-trnT+rpS16+ITS* (64 taxa). Los valores de probabilidad posterior Bayesiana se muestran sobre los nodos y debajo de éstos, los valores de Jackknife con un soporte mayor o igual a 64 del análisis de Parsimonia *trnD₂-trnT+rpS16+ITS*. Los números romanos señalan los principales clados reconocidos.

5.6 Nueva delimitación taxonómica de las series *Acanthocarpae*, *Boreales* y *Distachyae* y aceptación de algunos taxa a nivel específico

De acuerdo con los resultados principales basados en el análisis Bayesiano de las regiones del cloroplasto (Figura 13) que son apoyados por los clados consistentes de los análisis realizados, aquí se propone una nueva delimitación taxonómica de las series estudiadas, que confirma la ubicación de algunas especies y reubica a otros taxa, respecto a la circunscripción de las series *Acanthocarpae*, *Boreales* y *Distachyae*, establecida por Barneby (1991), en su clasificación infragenérica de *Mimosa*.

La nueva circunscripción incluye a otros miembros de la sect. *Batocaulon* dentro de la propuesta de clasificación. Se incluyen, además, especies que han sido validadas en años posteriores a la clasificación de Barneby (1991), que no fueron incluidas en los análisis (Tabla 3). Además, se resuelven los problemas nomenclaturales y de estatus taxonómico de algunos taxa de las series analizadas.

Serie <i>Acanthocarpae</i>	Serie <i>Boreales</i>	Serie <i>Distachyae</i>
<i>M. aculeaticarpa</i> (especie tipo) <i>M. adenantheroides</i> <i>M. aspera</i> * <i>M. barrancana</i> * <u><i>M. biuncifera</i></u> <i>M. galeottii</i> <i>M. gentryi</i> * <i>M. grahamii</i> <i>M. lacerata</i> <i>M. minutifolia</i> <i>M. moniliformis</i> * <i>M. nanchititlana</i> <i>M. pringlei</i> <u><i>M. pueblensis</i></u> <u><i>M. rhodocarpa</i></u> <i>M. texana</i> <i>M. zimapanensis</i> *	<i>M. borealis</i> (especie tipo) <i>M. emoryana</i> * <i>M. purpusii</i> <i>M. turnerii</i> <i>M. unipinnata</i> <i>M. zygophylla</i>	<u><i>M. benthamii</i></u> <u><i>M. brevispicata</i></u> * <i>M. calcicola</i> <u><i>M. coelocarpa</i></u> * <i>M. costenya</i> <i>M. distachya</i> (especie tipo) <i>M. dysocarpa</i> <i>M. egregia</i> <i>M. guatemalensis</i> <i>M. guicorobensis</i> * <i>M. luisana</i> <i>M. mollis</i> <i>M. monancistra</i> <i>M. palmeri</i> * <i>M. pauli</i> * <i>M. polyantha</i> <i>M. rhododactyla</i> * <i>M. rosei</i> * <i>M. spirocarpa</i> <i>M. xochipalensis</i> * <u><i>M. similis</i></u> <i>M. sotoi</i> <i>M. tejupilcana</i>

Tabla 3. Nueva propuesta de circunscripción de las series *Acanthocarpae*, *Boreales* y *Distachyae*. Las especies que se han reubicado taxonómicamente se marcan en negritas. Se muestran con asterisco *, las especies pertenecientes a estas series de acuerdo con Barneby (1991) y no muestreadas en los análisis filogenéticos. Se subrayan las especies que son aceptadas.

Serie *Acanthocarpae* Benth.

Mimosa sect. *Batocaulon* ser. *Acanthocarpae* Benth., Mem. New York Bot. Gard. 65: 90. 1991.

Mimosa sect. *Ameria* ser. *Acanthocarpae* Benth., J. Bot. (Hooker) 4: 408. 1842.

Mimosa sect. *Habbasia* ser. *Acanthocarpae* Benth., Trans. Linn. Soc. London 30: 424. 1875, p.p. Lectotipo: *Mimosa acanthocarpa* Willd. = *Mimosa aculeaticarpa* Ortega.

Mimosopsis Britton & Rose, N. Amer. Fl. 23: 174. 1928. Especie tipo: *Mimosopsis prolifica* (S. Watson) Britton & Rose [= *Mimosa grahamii* A. Gray var. *prolifera* (S. Watson) Barneby].

Acanthopteron Britton, in Britton & Rose, N. Amer. Fl. 23: 179. 1928. Especie tipo: *Acanthopteron laceratum* (Rose) Britton [= *Mimosa lacerata* Rose].

La serie *Acanthocarpae* se caracteriza por especies arbustivas muy ramificadas o arbóreas de 0.5-5(8) m, a veces con braquiblastos, ramas jóvenes glabras, puberulentas, con puntos glandulares, rara vez hispídas, armadas con 1-2 aguijones infraestipulares, a veces acompañados de un aguijón infrapeciolar desplazado hacia el entrenudo. Hojas con 1-24 pares de pinnas, con 2-14 pares de folíolos. Las inflorescencias en forma de capítulos globosos o subglobosos, rara vez en espigas arregladas en panículas. Flores sésiles, pentámeras, a veces tetrámeras, todas diplostémonas. El fruto plano con valvas enteras, rara vez dividido en artejos, margen espinoso a inerme o lacerado. Semillas (3) 4-8 (9). Se distribuyen en México, el sur y oeste de Estados Unidos.

Serie *Boreales* Britton & Rose ex Barneby

Mimosa sect. ***Batocaulon*** ser. ***Boreales*** Britton & Rose ex Barneby, Mem. New York Bot. Gard. 65: 110. 1991. Especie tipo: ***M. borealis*** A. Gray.

Boreales Britton & Rose (nom. nud.), N. Amer. Fl. 23: 145. 1928.

Monancistræ Britton & Rose. p.p., (nom. nud.), N. Amer. Fl. 23: 145. 1928.

La serie *Boreales* se caracteriza por presentar solamente especies con hábito arbustivo de 0.3-2 m de alto, a veces con braquiblastos, ramas jóvenes glabras, puberulentas, seríceas, rara vez tomentosas, armadas con 1-2 aguijones infraestipulares o dispersos irregularmente en los entrenudos del tallo. Hojas con 1-4 pares de pinnas, con 1-9(12) pares de folíolos. Las inflorescencias en forma de capítulos globosos, subglobosos o hemisféricos, corola glabra, puberulenta o serícea. Las flores son sésiles o pediceladas, pentámeras o raramente tetrámeras, todas diplostémonas. Frutos con valvas divididas en artejos, rara vez enteras, con margen inerme o espinoso, nunca lacerado. Semillas 3-8. Se distribuyen en México y el sur y oeste de los Estados Unidos.

Serie *Distachyæ* Britton & Rose ex Barneby

Mimosa sect. ***Batocaulon*** ser. ***Distachyæ*** Britton & Rose ex Barneby, Mem. New York Bot. Gard. 65: 67. 1991. Especie tipo: ***M. distachya*** Cav.

M. sect. Habbasia ser. *Leptostachyæ* Benth., Trans. Linn. Soc. London 30: 412. 1875.

Spirocarpæ Britton & Rose (nom. nud.), N. Amer. Fl. 23: 145. 1928.

Distachyæ Britton & Rose (nom. nud.), N. Amer. Fl. 23: 145. 1928.

Polyancistræ Britton & Rose (nom. nud.), N. Amer. Fl. 23: 145. 1928.

Monancistræ Britton & Rose, p.p., (nom. nud.), N. Amer. Fl. 23: 145. 1928.

Molles Britton & Rose (nom. nud.), N. Amer. Fl. 23: 146. 1928, p.p.,

[excluyendo a *M. ervendbergii* A. Gray y *M. mexiquitensis* Britton].

La serie *Distachyae* se caracteriza por especies de hábito arbustivo o arbóreo de 0.5-6 m, armadas con 1-2 agujones infraestipulares o dispersos irregularmente en los entrenudos. Las hojas presentan 1-30 pares de pinnas con 1-25 pares de folíolos. Inflorescencias en espigas, rara vez en capítulos globosos o subglobosos, corola puberulenta, tomentosa o serícea, a veces glabra. Flores sésiles, diplostémonas, rara vez haplostémonas, principalmente pentámeras, rara vez tetrámeras. Fruto dividido en artejos (craspedio) con margen espinoso o inerme. Se distribuyen principalmente en México, sur y oeste de los Estados Unidos, norte y oeste de Sudamérica y Cuba.

Aceptación de taxa a nivel específico:

- *Mimosa biuncifera* Benth., Pl. Hartw. p. 12. 1839.

Mimosopsis biuncifera (Benth.) Britt. & Rose, North Amer. Fl. 23: 176. 1928. *Mimosa aculeaticarpa* Ortega var. *biuncifera* (Benth.) Barneby, Mem. New York Bot. Gard. 65: 97. 1991.

- *Mimosa pueblensis* R. Grether, J. Arnold Arbor. 68(3): 319. 1987.

Mimosopsis filipes Britton & Rose, N. Amer. Fl. 23: 177. 1928. *Mimosa filipes* (Britton & Rose) Gentry, Brittonia 6: 315. 1948, non *Mimosa filipes* Martius, Herb. FL. Brasil. 132. 1837. *Mimosa texana* (A. Gray) Small var. *filipes* (Britton & Rose) Barneby, Mem. New York Bot. Gard. 65: 116. 1991.

- *Mimosa rhodocarpa* (Britton & Rose) R. Grether, J. Arnold Arbor. 68(3): 320. 1987.

Mimosopsis rhodocarpa Britton & Rose, N. Amer. Fl. 23: 175. 1928.

[sinónimo de *M. aculeaticarpa* Ortega var. *aculeaticarpa*, fide Barneby, Mem. New York Bot. Gard. 65: 96. 1991].

- *Mimosa benthamii* J. F. Macbr., Contr. Gray Herb. 59:12, 1919.
M. fasciculata Benth., London Journ. Bot. 5: 88- 1846, non *M. fasciculata* Benth. 1842. *Acacia fasciculata* Kunth, Mimoses, p. 75. t. 23. 1819. *M. rhododactyla* var. *benthamii* (J. F. Macbr.) Barneby, Mem. New York Bot. Gard. 65: 71. 1991.

- *Mimosa similis* Britton & Rose, N. Amer. Fl. 23:166. 1928.
[sinónimo de *M. monancistra* Benth., fide Barneby, Mem. New York Bot. Gard. 65: 112. 1991].

Especies excluidas de las series analizadas: *Incertae sedis*

- *Mimosa depauperata* Benth., *inc. sed.*

Bentham describió esta especie en el año de 1839, clasificándola dentro de la sect. *Habbasia* serie *Acanthocarpae* en 1875. Britton & Rose (1928) mantienen a esta especie como parte del género *Mimosa* y la ubican como parte de lo que nombran de manera informal el grupo “*Monancistrae*”, que pasaría a ser, bajo el sistema de clasificación de Barneby (1991), parte de la serie *Boreales*. En este trabajo, *Mimosa depauperata* se excluye de la serie *Boreales* Barneby y se considera como una especie de posición incierta (*inc. sed.*), dentro de la Sect. *Batocaulon* DC., debido a que en los resultados principales de los análisis filogenéticos combinados (Figura 13), *M. depauperata* se recupera fuera del clado *Boreales* con un alto valor de soporte dentro del Clado XI, como una especie separada de todos los otros taxa analizados.

6: Discusión

6.1 Aspectos generales

Cualquiera que sea el criterio utilizado para medir el éxito evolutivo, el número de especies, el rango geográfico, la ecología, abundancia, diversidad ecológica y de historia de vida o tasas de diversificación, la familia de las leguminosas es uno de los linajes más exitosos de plantas con flores (Lavin *et al.*, 2005; LPWG, 2013a; LPWG, 2017), incluyendo a *Mimosa*, siendo este género, muchas veces dominante en los lugares donde se distribuye.

Recientemente, se ha propuesto una nueva filogenia con base en genomas completos en la familia Leguminosae, que pone de manifiesto la problemática que se presenta a nivel de subfamilias y concluye en una nueva clasificación para las Leguminosae, señalando aún problemas pendientes de resolver, principalmente en la subfamilia tradicional *Mimosoideae* (LPWG, 2017).

El poder usar genomas completos mediante técnicas de “secuenciación de nueva generación” y obtener filogenias más claras, podría ser útil, no sólo para la clasificación, como se señala en la nueva clasificación de la familia, basada en filogenómica (LPWG, 2017), sino también para abordar preguntas relacionadas con la homoplasia (Doyle, 2011), así como relaciones de parentesco a cualquier nivel en la familia, incluyendo el género *Mimosa*.

Sin embargo, las nuevas técnicas que abordan genomas completos de las especies no son tan populares para todos los grupos, ya que se requiere de un genoma de referencia para ensamblar la cobertura de las secuencias obtenidas y así, lograr las secuencias de un genoma. Además, estas técnicas tienen altos costos y problemas

computacionales relacionados con la obtención y almacenamiento de los datos obtenidos.

El hecho de que la mayoría de las clasificaciones infragenéricas se han basado en un pequeño número de caracteres morfológicos conspicuos, que a menudo resultan ser homoplásicos, y la frecuente falta de suficientes caracteres diagnósticos, que coincidan con clados monofiléticos robustos, ha significado que grupos grandes y complejos se han considerado difíciles de clasificar a nivel infragenérico. El género *Mimosa* es un grupo que ha presentado problemas de clasificación a nivel infragenérico, a lo largo de sus clasificaciones, desde tiempos de Bentham (1875) hasta la actualidad, debido a los criterios morfológicos de cada autor para clasificar a las especies en grupos menores llamados secciones, series y subseries.

Con el paso del tiempo, el descubrimiento de nuevas taxa para el género se ha incrementado y con ello, el número de grupos a nivel infragenérico por la necesidad de clasificarlos, incluyendo especies descritas después de la última clasificación de *Mimosa* en América, publicada por Barneby (1991). A su vez, la historia taxonómica y nomenclatural del género es compleja, desde el reconocimiento de *Mimosa* por Linnaeus en 1753, cuando el género incluía elementos de *Inga*, *Calliandra*, *Entada*, *Acacia*, *Intsia*, *Pithecellobium* (sensu lato) hasta la segregación de varios géneros a partir de *Mimosa* por Britton & Rose (1928) (*Mimosopsis*, *Acanthopteron*, *Neomimosa*, *Pteromimosa*, *Haitimimosa* y *Lomoplis*) y la inclusión del género *Schrankia* en *Mimosa* por Barneby (1991).

En la actualidad, el género *Mimosa* presenta diversos complejos de especies estrechamente relacionadas entre sí, creando problemas taxonómicos y problemas de clasificación infragenérica, como es el caso de las series *Acanthocarpae*, *Boreales* y *Distachyae*. Al igual que para la familia Leguminosae, se sabe poco sobre la dinámica evolutiva del linaje y sobre el proceso de diversificación de *Mimosa*, siendo un grupo exitoso evolutivamente, con un gran número de especies en la subfamilia *Mimosoideae* (ca. 540 spp., Barneby, 1991; Bessega & Fortunato, 2011; Grether & Steinmann 2014; Särkinen *et al.*, 2011; Simon *et al.*, 2011), a pesar de ser

estimado como un género con divergencia reciente, desde hace 25-28 millones de años, de acuerdo con Simon *et al.* (2011). Según Barneby (1991), la sect. *Batocaulon* es la más polimorfa del género; está constituida por 25 series y ca. 190 especies. Barneby sugiere que esta sección sufrió, en gran medida, una radiación independiente en Norte y Sudamérica y que solamente unas cuantas especies de amplia distribución o malezas se encuentran en todo el continente (Barneby, 1991; Grether, 1997).

Los complejos de especies en *Mimosa*, a nivel infragenérico y, en particular, dentro de las series *Acanthocarpae*, *Boreales* y *Distachyae*, pueden deberse a diversas causas. Una de ellas es su reciente diversificación y radiación, de acuerdo con técnicas de reloj molecular (Simon *et al.*, 2011) y por presentar especies diploides y poliploides (Dahmer *et al.*, 2011). Otra posible causa de los complejos de especies podría ser la hibridación entre especies pertenecientes a distintos clados en la filogenia, que ha permitido la especiación por diferentes mecanismos y que puede explicar la radiación y la diversificación en el género *Mimosa*. Cabe destacar que, aunque se presentan complejos de especies dentro de los grupos analizados, ningún taxon incluido en los análisis filogenéticos ha sido demostrado como un híbrido, por lo que se cree que la falta de resolución al interior de los clados de los análisis aquí presentados, no se debe directamente a la presencia de un taxon que presente esta condición. Sin embargo, no se descarta la posibilidad de que algún taxon incluido en los análisis filogenéticos haya sido originado por hibridación e introgresión de especies de distintas series y pudiera explicar la presencia de caracteres intermedios de especies asignadas a distintos grupos, lo que dificulta su clasificación taxonómica a nivel infragenérico.

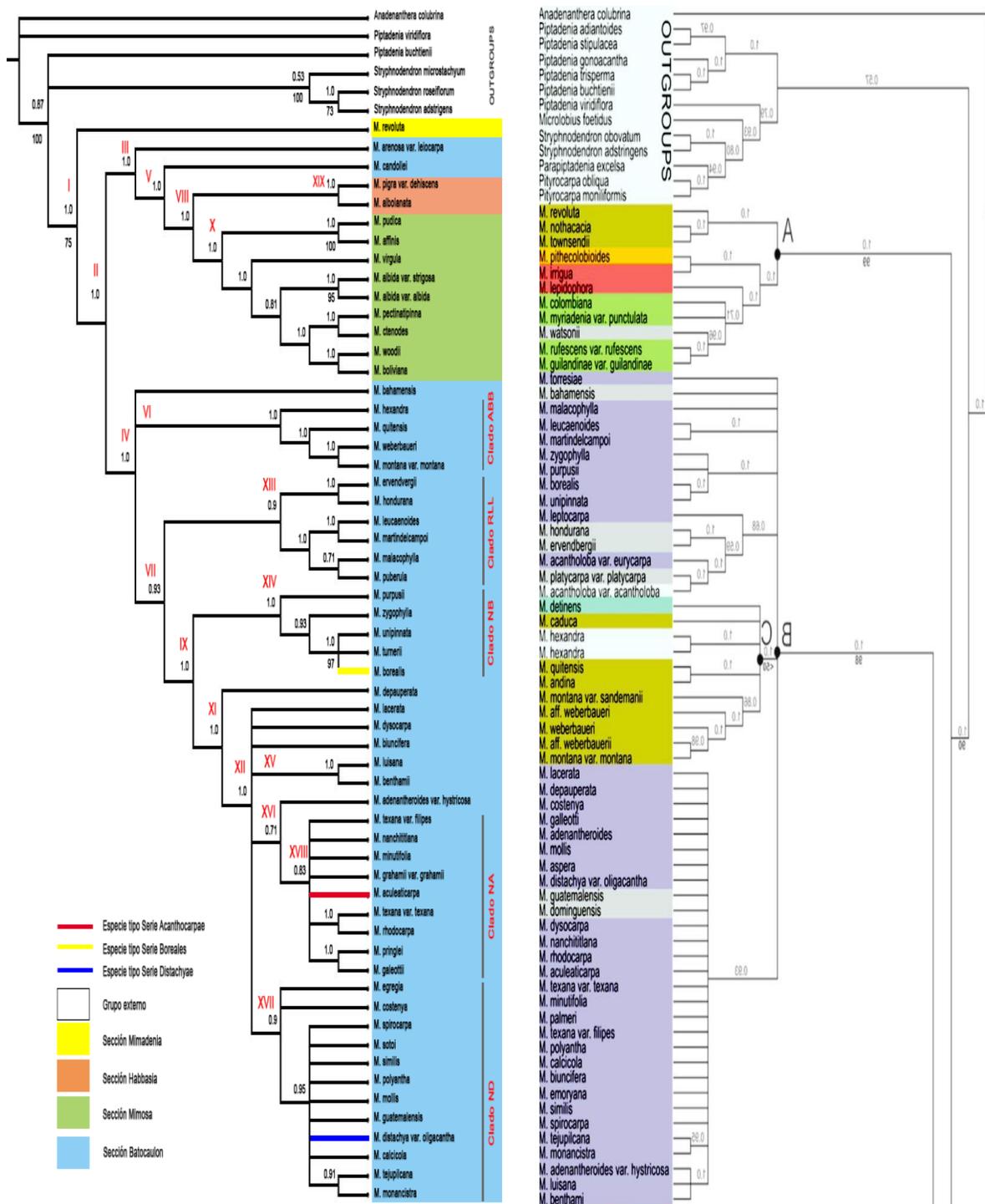


Figura 15. Comparación de la topología obtenida a partir del análisis de Inferencia Bayesiana de las regiones del cloroplasto *trnD₂-trnT + rpS16* con el Clado B de la filogenia publicada por Simon *et al.* (2011).

En esta tesis, se amplió el muestreo de especies y de datos del DNA del clado B de la filogenia de Simon *et al.* (2011) y se obtuvo una mayor resolución de las relaciones de parentesco entre las especies de las series *Acanthocarpae*, *Boreales* y *Distachyae*, pertenecientes a la sect. *Batocaulon*, separadas en tres clados. Sin embargo, los resultados no revelan en su totalidad, las relaciones de parentesco al interior de las series analizadas.

6.2 Análisis filogenéticos de Parsimonia y de Inferencia Bayesiana

Los análisis filogenéticos de Parsimonia resultaron después de una alineación manual y la codificación de los caracteres. Esta manera de alinear las secuencias es particularmente útil, porque obliga a que sea muy bien verificada (Ochoterena, 2009). El alineamiento manual de las matrices de datos para los análisis filogenéticos, bajo el criterio de Parsimonia, ayudó a comprender los mecanismos mutacionales en la evolución molecular de las regiones del DNA no codificante del cloroplasto, al realizar la codificación de los caracteres que resultaron de los patrones microestructurales.

El análisis de parsimonia *trnD₂-trnT + rpS16 + ITS* (Figura 10), que resultó ser el más resuelto bajo este criterio filogenético, es tratado de manera preliminar, ya que los valores faltantes de la región ribosomal nuclear optimizados introducen errores en el cálculo de la longitud del cladograma y en los índices de consistencia, porque algunos cambios de caracteres están ocultos dentro de los terminales. Debido a que estos pasos de carácter oculto no se cuentan, el conjunto de cladogramas más parsimoniosos puede diferir de los que se encontrarían, si el muestreo de los taxa hubiese sido completado. Los valores faltantes introducen errores muy grandes en el cálculo de la longitud del árbol (Nixon & Davis, 1991).

Se discuten y contrastan las relaciones filogenéticas de los análisis en cada contexto evolutivo (Parsimonia e Inferencia Bayesiana) y como resultados principales, se

discuten los del análisis Bayesiano concatenado de las regiones *trnD₂-trnT + rpS16* (Figura 13), en el que se basa la nueva circunscripción de las series *Acanthocarpae*, *Boreales* y *Distachyae* y la aceptación de algunos taxa a nivel específico, apoyadas por el resto de los análisis de Parsimonia y de Inferencia Bayesiana.

Grupo externo: La selección de grupo externo fue basada en la relación del género *Mimosa* con el grupo *Piptadenia* (Lewis & Elias, 1981; Lewis *et al.*, 2005; Jobson & Luckow, 2007). La relación con el grupo externo confirma la cercanía de *Mimosa* con el grupo *Piptadenia*, que fue apoyada por los análisis de Parsimonia y de Inferencia Bayesiana.

La delimitación del grupo *Piptadenia*, si bien es difícil de rechazar por razones prácticas, es conceptualmente insatisfactoria debido a que sus relaciones no son claras y en los análisis filogenéticos no ha sido recuperado como un grupo monofilético (Simon *et al.*, 2016). No obstante, este grupo informal tiene el mérito de enfatizar la relación cercana entre *Mimosa* y el género *Piptadenia* (s.l.) y con *Stryphnodendron*. El análisis de Parsimonia con la región *trnD₂-trnT* (Figura 7), el de la región *rpS16* (Figura 8) y el análisis con secuencias de *ITS* usando *ITS* (Figura 10) muestran esta cercanía entre *Piptadenia*, *Stryphnodendron* y *Mimosa*, con valores de soporte significativos. Los análisis de inferencia bayesiana muestran a los géneros *Stryphnodendron* y *Piptadenia* como los grupos más cercanos a *Mimosa* con soportes significativos (Figuras 11, 12, 13 y 14).

Grupo interno: Los taxa del género *Mimosa* agregados en este trabajo, contribuyen a resolver, de manera parcial, la politomía del Clado B de la filogenia de Simon *et al.* (2011).

Se confirma la monofilia del género *Mimosa* (Clado I), recuperándose con valores significativos de Jackknife en todos los análisis de Parsimonia y con valores significativos de probabilidad posterior en todos los análisis Bayesianos.

Al contener más información filogenética, el análisis con secuencias de *ITS* de Parsimonia (Figura 10), resultó en el cladograma más resolutivo al separar en tres clados a las series *Acanthocarpae* (Clado IX), *Distachyae* (Clado X) y *Boreales* (Clado XVI) respectivamente, aunque las relaciones de parentesco al interior de estos clados no se resuelven claramente. En el caso de los análisis Bayesianos, el análisis concatenado *trnD₂-trnT + rpS16* (Figura 13) fue el más resolutivo.

De manera general, los análisis Bayesianos recuperan los mismos grupos que los análisis de Parsimonia, en particular, el núcleo de la serie *Acanthocarpae* (NA), el núcleo *Boreales* (NB), el núcleo *Distachyae* (ND), el grupo *Andinae-Bimucronatae-Bahamenses* (ABB), el grupo *Rubicaules-Leucaenoideae-Leiocarpae* (RLL), que son discutidos aquí, con base en el análisis concatenado *trnD₂-trnT + rpS16* (Figura 13), que muestra los resultados principales de esta tesis.

Sect. *Mimadenia*

La sect. *Mimadenia*, representada por *Mimosa revoluta*, se recupera en todos los análisis de Parsimonia y de Inferencia Bayesiana como la especie más cercana al grupo externo, confirmando que los miembros de esta sección son los más tempranamente divergentes del género, a pesar del escaso muestreo de este grupo. Los resultados de este trabajo confirman la hipótesis morfológica previa (Barneby, 1991), basada en la conservación de nectarios peciolares y frutos planos, comprimidos, derivados directamente de ancestros piptadenioides y coinciden con los resultados de Simon *et al.* (2011), que muestran a las especies de la sect. *Mimadenia* como las primeras del género en diversificarse.

Sect. *Habbasia*

La sect. *Habbasia* está representada por dos terminales: *Mimosa albolanata* y *M. pigra* var. *dehiscens*. La sect. *Habbasia* es recuperada como monofilética en los análisis de Parsimonia (Figura 7, Clado XII; Figura 8, Clado VII y Figura 10, Clado XII) y en todos los análisis Bayesianos (Figura 11, Clado XIII; Figura 12, Clado XII;

Figura 13, Clado XVIII; Figura 14, Clado XVII). Esto se debe probablemente al escaso muestreo de la sección, ya que en el análisis de Parsimonia concatenado de las regiones: *trnD₂-trnT* y *rpS16* (Figura 9), se recupera como parafilética (Clado VIII) junto con las especies de la sect. *Mimosa*, lo que coincide con los resultados de Simon *et al.* (2011), de que la sect. *Habbasia* es un grupo parafilético.

Sect. *Mimosa*

Los representantes de la sect. *Mimosa* se muestran como un grupo monofilético en los análisis de Parsimonia de la región *trnD₂-trnT* (Figura 7), *trnD₂-trnT* + *rpS16* (Figura 9) y *trnD₂-trnT* + *rpS16* + *ITS* (Figura 10). Sin embargo, el análisis de la región del cloroplasto *rpS16* (Figura 8), muestra a la sect. *Mimosa* como un grupo parafilético donde *Mimosa pudica* se agrupa con la sect. *Batocaulon*, en el clado núcleo de la serie *Acanthocarpae* (Clado XVIII). La inconsistencia de que la sección no se muestre como parafilética en el resto de los análisis de Parsimonia, puede deberse al escaso muestreo de representantes de esta sección, considerando que los resultados de Simon *et al.* (2011), con un muestreo mucho más amplio, muestran la no monofilia de la sect. *Mimosa* o, en su caso, debido a falta de resolución de los marcadores aquí empleados. La sect. *Mimosa* se muestra como un grupo monofilético en todos los análisis Bayesianos: Clado VI (Figura 11), Clado VIII (Figura 12), Clado X (Figura 13) y Clado VII (Figura 14).

Sect. *Batocaulon*

La sect. *Batocaulon* está representada por especies pertenecientes a varias series: *Acanthocarpae*, *Andinae*, *Bahamenses*, *Bimucronatae*, *Boreales*, *Distachyae*, *Leiocarpae*, *Leucaenoideae*, *Plurijugae*, *Quadrivalves* y *Rubicaules*. Es recuperada como un grupo parafilético en todos los análisis de Parsimonia y Bayesianos, donde *Mimosa candollei* (*Quadrivalves*) y *M. arenosa* var. *leiocarpa* (*Leiocarpae*) se separan del resto de los terminales de la sección. Para todos los análisis de Parsimonia y Bayesianos se muestra esta parafilia dentro del Clado III; en los análisis con la región *rpS16* (Figura 8) como un clado no resuelto y *rpS16* (Figura 12) muestra también la

no monofilia de la sección, en este último caso, separando al grupo *Andinae-Bimucronatae-Bahamenses* (ABB) y al grupo *Rubicaules- Leucaenoideae Leiocarpae* (RLL), junto a *M. candollei*, del resto de la sect. *Batocaulon* y *M. arenosa* var. *leiocarpa* (*Leiocarpae*) como un taxon no resuelto en el Clado VI, separándose de *M. puberula* (*Leiocarpae*).

Al interior de la sect. *Batocaulon*, se recuperan de manera general, cinco grupos, que son tratados como:

- 1) Núcleo de la serie *Acanthocarpae* (Clado NA)
- 2) Núcleo *Boreales* (Clado NB)
- 3) Núcleo *Distachyae* (Clado ND)
- 4) Grupo: *Andinae-Bimucronatae-Bahamenses* (Clado ABB)
- 5) Grupo: *Rubicaules-Leiocarpae-Leucaenoideae* (Clado RLL)

6.3 Núcleo *Acanthocarpae* (Clado NA)

Los resultados de los análisis de Parsimonia (excepto el análisis concatenado *trnD₂-trnT + rpS16* (Figura 9) recuperan un clado que agrupa al núcleo de la serie *Acanthocarpae*; en particular, el análisis con secuencias de ITS: *trnD₂-trnT + rpS16 + ITS* recupera al Clado NA con un valor significativo (Figura 10).

Los resultados de los análisis Bayesianos recuperan, al igual que los análisis de Parsimonia, clados que agrupan al núcleo de la serie *Acanthocarpae*. En el clado núcleo *Acanthocarpae* se definen las relaciones de algunas especies y otras quedan todavía no resueltas.

Dentro de la serie *Acanthocarpae* se encuentran especies con dudosa ubicación taxonómica, según la clasificación de Barneby (1991), y un complejo de especies

formado por *Mimosa aculeaticarpa* y sus variantes, entre ellas están: *M. rhodocarpa* y *M. aculeaticarpa* var. *biuncifera*, que son incluidas en los análisis.

El análisis concatenado de las regiones del cloroplasto: *trnD₂-trnT + rpS16* rescata a la nueva delimitación de la serie. Los resultados principales (Figura 13) apoyados por los análisis Bayesianos y de Parsimonia, separan a los taxa analizados del **complejo *Mimosa aculeaticarpa***, formado por la especie tipo: *M. aculeaticarpa* por *M. biuncifera* y *M. rhodocarpa*. Los resultados separan a los taxa analizados del complejo *M. aculeaticarpa* y se muestra la relación de *M. rhodocarpa* con *M. texana* var. *texana*. Esta relación es recuperada de manera consistente en los análisis de Parsimonia: Clado XVIII, región *rpS16* (Figura 8); y el Clado IX, *trnD₂-trnT + rpS16 + ITS* (Figura 10). En los análisis Bayesianos, se recupera la misma relación, dentro del Clado XVI del análisis concatenado *trnD₂-trnT + rpS16* (Figura 13), en el análisis de la región *rpS16* (Clado XI, Figura 12) y en el análisis preliminar concatenado *trnD₂-trnT + rpS16 + ITS* (Clado XVI, Figura 14). Se concluye que *Mimosa rhodocarpa*, reducida a la sinonimia de *M. aculeaticarpa* “variante 1” [=var. *aculeaticarpa*] por Barneby (1991), debe ser considerada como una entidad distinta de *M. aculeaticarpa* y ser aceptada como ***M. rhodocarpa*** (Britton & Rose) R. Grether.

De acuerdo con Grether *et al.* (2007), ***Mimosa biuncifera*** Benth., es tratada como una especie distinta de *M. aculeaticarpa* Ort. y no como la var. *biuncifera* de Barneby (1991). Los resultados basados en datos moleculares permiten aceptarla como una entidad diferente y muestran su separación de *M. aculeaticarpa*. En los resultados principales se aparta del clado núcleo de la serie *Acanthocarpae*, quedando como una especie sin resolución dentro del Clado XII del análisis concatenado de las regiones del cloroplasto (Figura 13). Además, se separa en los análisis de Parsimonia (Clado XVIII, Figura 7); Clado XVII, región *rpS16* (Figura 8); tampoco se resuelven sus relaciones en los análisis concatenados (Clado XII) *trnD₂-trnT + rpS16* (Figura 9) y Clado IX *trnD₂-trnT + rpS16 + ITS* (Figura 10). En el caso particular del

análisis usando la región *trnD₂-trnT*, se muestra como grupo hermano de *M. grahamii* var. *grahamii* con bajo soporte y no agrupado con las especies del núcleo de las *Acanthocarpace* (Figura 7). Esta separación de *M. biuncifera* y *M. aculeaticarpa* es consistente en los análisis Bayesianos (Clado X Figura 12). En el caso particular del análisis bayesiano de la región *trnD₂-trnT* (Figura 11), *M. biuncifera* se muestra emparentada con *M. egregia* Sandwith (Clado IX), que es una especie muy distinta perteneciente a la serie *Distachyae*. Sin embargo, esta última relación no es soportada por un valor alto de probabilidad posterior. Aunque los resultados rescatan a *M. biuncifera* como una especie distinta de *M. aculeaticarpa*, pero ambas están relacionadas. La relación de *M. biuncifera* con otros miembros de la serie *Acanthocarpace* es soportada por el análisis de Parsimonia (Figura 10, Clado IX) y por el análisis concatenado bayesiano, dentro del Clado XVI (Figura 14).

Otra especie interesante en cuanto a sus relaciones de parentesco es ***Mimosa nanchititlana*** R. Grether & Barneby. El análisis Bayesiano de la región *rpS16* y el análisis de Parsimonia preliminar confirman con valores de soporte significativos, su ubicación dentro de la serie *Acanthocarpace*, en el clado NA sin resolver. Los resultados principales la ubican dentro del Clado XVI (Figura 13), a pesar de poseer inflorescencias en espigas, que son características de la serie *Distachyae*. Nuestra hipótesis inicial de poder reubicar a *M. nanchititlana* con base en la morfología de su inflorescencia es rechazada, debido a que los resultados de Parsimonia y de Inferencia Bayesiana recuperan la ubicación taxonómica asignada por Barneby (1991), dentro de la serie *Acanthocarpace*. Los resultados de los análisis: *trnD₂-trnT* (Figura 7, Clado XX), *trnD₂-trnT* + *rpS16* + *ITS* (Figura 10, Clado IX), *rpS16* (Figura 12, Clado XI) y su inclusión en el Clado XVI del análisis concatenado preliminar (Figura 14), la ubican dentro del núcleo de la serie (NA), aunque los análisis: *rpS16* (Figura 8, Clado XVII) y *trnD₂-trnT* + *rpS16* (Figura 9, Clado XVI) no agrupan a esta especie dentro del clado NA, separándola en clados sin valor de soporte de Jackknife.

Respecto a ***Mimosa texana***, nuestros resultados separan a las dos variedades: *M. texana* (A. Gray) Small var. *filipes* (Britton & Rose) Barneby y *M. texana* (A. Gray) Small var. *texana*, dentro del núcleo de la serie (Clado NA) (Figura 13, Clado XVI). Los resultados de los análisis de Parsimonia (Figuras 7, Clado XX; 8, Clado XVIII; 9, Clados XIII y XIX; 10, Clado IX) con un valor de soporte de Jackknife en el análisis con la región *rpS16* y el análisis preliminar con *ITS*, muestran la relación de *M. texana* con *M. rhodocarpa*. Los análisis Bayesianos (Figura 12, Clado XI; Figura 14, Clado XVI), también separan a las dos variedades con un valor de soporte alto de probabilidad posterior, lo que sugiere que en realidad se trata de especies diferentes. *Mimosa texana* es clasificada dentro de la serie *Boreales*, bajo el sistema de Barneby (1991), sin embargo, los resultados sugieren su reubicación taxonómica en la serie *Acanthocarpace*, lo que coincide con nuestra hipótesis de reubicación, basada en los frutos con valvas enteras y apoyan también el reconocimiento de la variedad *filipes* como una entidad diferente de *M. texana*.

En el caso de la aceptación de *M. texana* Small var. *filipes* a nivel específico cabe señalar que, existe una especie distinta en Brasil, llamada *M. filipes* Mart., por lo tanto el epíteto específico no puede ser utilizado para el taxón mexicano. El cambio de estatus taxonómico permite la aceptación de ***Mimosa pueblensis*** R. Grether, que ya había sido publicado antes de la clasificación de Barneby (1991), donde este último autor lo consideró como una variedad de *M. texana* A. Gray. La consistencia de los análisis filogenéticos permite la revalidación de *M. pueblensis* como una entidad distinta de *M. texana*, así como la reubicación de ambas, pasando de la serie *Boreales* a la serie *Acanthocarpace*.

En forma adicional, el clado XVI de los resultados principales agrupa a ***Mimosa adenanthroides*** (M. Martens & Galeotti) Benth. var. *hystricosa* (Brandegge) R. Grether, *ined.*, dentro de la serie *Acanthocarpace*, separando a esta especie de la serie *Distachyae*, de acuerdo a la clasificación de Barneby (1991).

6.4 Núcleo *Boreales* (Clado NB)

Los resultados de todos los análisis a excepción del análisis de Parsimonia concatenado de las regiones del cloroplasto (Figura 9), recuperan un clado que agrupa al núcleo de la serie *Boreales* con valor de soporte significativo de Jackknife en los análisis de Parsimonia y probabilidad posterior para los Bayesianos. El clado núcleo de la serie recuperado en los análisis no resuelve completamente las relaciones de parentesco entre las especies agrupadas. Sin embargo, la relación de *Mimosa borealis* A. Gray, *M. turnerii* Barneby y *M. unipinnata* B.D. Parfitt & Pinkava dentro del clado NB se recupera con valores de soporte significativos de Jackknife y probabilidad posterior en los que es mostrada como una tricotomía.

Dentro de la serie se encuentran especies con dudosa ubicación taxonómica, de acuerdo con la clasificación de Barneby (1991) y que son incluidas y evaluadas en los análisis. Con base en los resultados principales (Figura 13), se corrobora la ubicación taxonómica de *Mimosa purpusii* Brandegees y de *M. zygophylla* Benth., dentro de la serie *Boreales* en un clado (Clado XIV) con valores altos de probabilidad posterior, a pesar de que tienen frutos con las valvas enteras y se rechaza nuestra hipótesis, basada en la morfología del fruto, de reubicarlas dentro de la serie *Acanthocarpaceae*. Estos resultados también son apoyados con valores significativos de Jackknife en los análisis de Parsimonia (Figura 7, Clado XVII y Figura 10, Clado XVI).

6.5 Núcleo *Distachyae* (Clado ND)

Dentro de las *Distachyae*, los resultados principales (Figura 13) sugieren una nueva delimitación de este grupo, incorporando miembros de las series *Boreales* y *Plurijugae*. Esto pone de manifiesto, una mayor complejidad en su historia evolutiva por toda la homoplasia que se refleja por la combinación de caracteres morfológicos; este conjunto forma un complejo de especies ampliado, que se agrupa en un clado

con un alto soporte, pero todavía no resuelto al interior. Asimismo, refleja una mayor complejidad taxonómica dentro de la delimitación de esta serie.

Los análisis de Parsimonia de las regiones del cloroplasto *trnD₂-trnT* y *rpS16* (Figuras 7 y 8) no rescatan un clado núcleo de la serie *Distachyae*. La especie tipo, representada por *M. distachya* var. *oligacantha*, no se agrupa en un clado que concentre a los miembros de la serie, al igual que en el análisis Bayesiano preliminar (Figura 14). Sin embargo, los resultados de los análisis de Parsimonia concatenados de las regiones de cloroplasto y la región ribosomal nuclear (Figuras 9 y 10) sin valores de Jackknife y los análisis Bayesianos (Figuras, 12 y 13), rescatan un clado núcleo para la serie con valores bajos altos probabilidad posterior, Los valores de soporte más inclusivos para el clado no se muestran en los análisis de Parsimonia, debido a que no son significativos. Además, las relaciones entre los taxa al interior de este clado no se resuelven (Figura 9, Clado XVII; Figura 10, Clado X).

El clado núcleo de la serie *Distachyae* presenta entre sus miembros, algunas especies con dudosa ubicación taxonómica, de acuerdo con la clasificación de Barneby (1991) y otras especies que son incluidas y evaluadas en los análisis.

Mimosa calcicola B.L. Rob. es una especie clasificada por Barneby (1991) dentro de la serie *Boreales*. Los resultados principales recuperan a esta especie dentro del clado ND no resuelto en su interior y sugieren su reubicación taxonómica en la serie *Distachyae* (Figura 13, Clado XVII). Esta relación con la serie *Distachyae* es apoyada por el análisis de Parsimonia preliminar, aunque sin valores de Jackknife (Figura 10, Clado X) y por los análisis Bayesianos (Figura 11, Clado XII; Figura 12, Clado XIII) con valores bajos de soporte de probabilidad posterior.

Mimosa similis Britton & Rose es considerada por Barneby (1991), como sinónimo de *M. monancistra* Benth., ésta última ubicada en la serie *Boreales*. Los resultados principales (Figura 13) reflejan que son dos entidades distintas. Por lo anterior, se

acepta como especie a *M. similis*, debido a que no se relaciona directamente con *M. monancistra* en ninguno de los análisis, coincidiendo con Grether *et al.* (2007). Los resultados principales y de los análisis de Parsimonia (Figura 9, Clado XVII; Figura 10, Clado X) y los análisis Bayesianos (Figura 11, Clado XII; Figura 12, Clado XIII), sugieren un cambio de ubicación taxonómica de *M. similis* Britton & Rose y *M. monancistra* Benth., dentro de la serie *Distachyae*.

Los resultados de Parsimonia preliminares del análisis *trnD₂-trnT + rpS16 + ITS* (Figura 10), recuperan con un valor de soporte significativo de Jackknife, dentro del Clado X, al núcleo de la serie *Distachyae* (ND); la relación de *M. mollis* Benth. con la especie tipo de la serie, confirma su asignación a la serie *Distachyae*, coincidiendo con Barneby (1991). En los análisis Bayesianos también se refleja la relación de *M. mollis* con la serie *Distachyae*. En el Clado XVII del análisis concatenado *trnD₂-trnT + rpS16* (Figura 13) se recupera la relación de esta especie con la serie *Distachyae* dentro del clado ND, con un valor alto de soporte. Estos resultados rechazan la hipótesis de reubicar dentro de la serie *Acanthocarpace* o *Boreales* a *M. mollis*, basada en sus inflorescencias en capítulo características de estas dos series.

Asimismo, los resultados de los análisis Bayesianos (Figura 11, Clado XII; Figura 12, Clado XIII) apoyados por el análisis de Parsimonia (Figura 7, Clado XIX) junto con los resultados principales de este análisis con un valor de soporte alto (Clado XVII, Figura 13); agrupan dentro del clado núcleo de la serie *Distachyae* (ND) a *Mimosa sotoi* R. Grether & V.W Steinm., y permiten confirmar su asignación a la serie *Distachyae*, por sus características florales y su inflorescencia en espigas, según Grether & Steinmann (2014).

Los resultados principales (Clado XVII, Figura 13) recuperan con un valor alto de probabilidad posterior, dentro del núcleo de la serie *Distachyae* (Clado ND), a *Mimosa tejupilcana* R. Grether & Martínez-Bernal, una especie endémica de los

municipios de Valle de Bravo, Temascaltepec, Tejupilco de Hidalgo y Amatepec en el Estado de México que, al ser descrita en 1996, fue asignada a la serie *Plurijugae*, de acuerdo con la clasificación de Barneby (1991), por poseer flores haplostémonas. Su relación con *M. monancistra* es recuperada consistentemente por los análisis de Parsimonia y Bayesianos con altos valores de soporte. El análisis preliminar de Parsimonia muestra esta relación de parentesco con un valor de soporte significativo de Jackknife dentro del Clado X (Figura 10) y se repite en el análisis de Parsimonia con la región *trnD₂-trnT*, dentro del Clado XVIII (Figura 7), aunque la relación entre estas especies no tiene un valor de soporte para este último análisis. Estos resultados son apoyados por los análisis Bayesianos (Figura 11, Clado XII; Figura 12, Clado XIII) y en el análisis con *ITS*, como una dicotomía en el Clado XIV, Figura 14.

6.6 Grupo: *Andinae-Bimucronatae-Bahamenses* (Clado ABB)

Dentro de este clado presente, presente, sin valores significativos de Jackknife, en los análisis de Parsimonia *trnD₂-trnT* (Clado VI, Figura 7), *trnD₂-trnT* + *rpS16* + *ITS* (Clado XVIII, Figura 10), y en los análisis Bayesianos con un bajo valor de soporte, en el análisis *trnD₂-trnT* + *rpS16* + *ITS* (Clado X, Figura 14), se agrupan las especies pertenecientes a la serie sudamericana *Andinae*: ***Mimosa quitensis***, ***M. montana*** var. ***montana*** y ***M. weberbaueri*** y se observa su relación con ***M. hexandra***, una especie principalmente sudamericana de la serie *Bimucronatae*, con distribución disyunta en el Istmo de Tehuantepec en Oaxaca, México. Se observa la relación de grupo hermano de ***M. bahamensis***, de la serie monotípica *Bahamenses*, con estas especies. El Clado VI (Figura 13) incluye a la serie *Andinae* como grupo monofilético, cuyas relaciones con las especies mexicanas no quedan resueltas, lo mismo que las de *Mimosa hexandra*, único representante de la serie *Bimucronatae* existente en México y *M. bahamensis* (*Bahamenses*) dentro del Clado IV, que se separa de este clado como una especie no resuelta.

6.7 Grupo: *Rubicaules-Leucaenoideae-Leiocarpae* (RLL)

En este clado se agrupan miembros de las series *Rubicaules*, *Leucaenoideae* y *Leiocarpae*. *Mimosa martindelcampoi* y *M. leucaenoides* son miembros de la serie *Leucaenoideae*, endémica de México, estrechamente relacionadas en todos los análisis al interior de este grupo, con valores estadísticamente significativos. Las especies de la serie *Rubicaules*: *M. ervendbergii* y *M. hondurana* (ambas endémicas de México y Centroamérica) relacionadas estrechamente en los análisis filogenéticos.

Los resultados de todos los análisis, incluyendo los resultados principales (Figura 13) no permitieron esclarecer las relaciones de *Mimosa puberula* Benth. (*Leiocarpae*) dentro de las series analizadas. Esta especie se agrupa con *M. malacophylla* (*Rubicaules*) y no con algún miembro de la serie *Distachyae* como se esperaba, debido a la morfología de su inflorescencia, del fruto y el tipo de indumento. Es interesante destacar que esta especie no había sido colectada en más de 100 años; Barneby (1991), con base en el ejemplar tipo, la ubicó provisionalmente dentro de la serie *Leiocarpae*. En este trabajo, *Mimosa puberula* se agrupa en el clado XIII, con especies de las series *Leucaenoideae* y *Rubicalules* y no en el clado núcleo de *Distachyae* de acuerdo a nuestra hipótesis, con el que comparte el mismo tipo de inflorescencias en forma de espiga, con flores pentámeras de 10 estambres, características de la serie *Distachyae* y por tratarse de un taxon distribuido en México, endémico de la cuenca del río Moctezuma, en Querétaro e Hidalgo y por no presentar tricomas glandulosos característicos de la serie *Leiocarpae*, de acuerdo con Barneby (1991). Cabe señalar, que también presenta algunas flores tetrámeras con ocho estambres, características de la serie *Leiocarpae*. Debido a que *M. puberula* está agrupada con *M. malacophylla*, distribuida en Texas, Tamaulipas, Coahuila y Nuevo León, separándose de *M. arenosa* var. *leiocarpa* (*Leiocarpae*) distribuida en Colombia, Venezuela, Centroamérica y México, indicaría que *M. puberula* podría ser reubicada taxonómicamente, dentro de otra serie de la sect.

Batocaulon. Sin embargo, esta última especie no comparte caracteres morfológicos que sustenten su relación con *M. malacophylla* de la serie *Rubicaules*, aunque se muestre esta relación en todos los resultados de los análisis filogenéticos de Parsimonia sin un soporte de Jackknife y de Inferencia Bayesiana, que separan a *M. puberula* de la serie *Leiocarpae*. En el análisis de Parsimonia concatenado *trnD₂-trnT* + *rpS16*, *M. puberula* se asocia con los miembros del grupo andino y con *M. hexandra* (Figura 9), reflejando sus relaciones inciertas y quedando alejada de *M. arenosa* var. *leiocarpa*, que también pertenece a la serie *Leiocarpae*.

6.8 Nueva delimitación taxonómica de las series: *Acanthocarpae*, *Boreales* y *Distachyae*

La sect. *Batocaulon* resultó un grupo parafilético, al igual que las series estudiadas. Los resultados sugieren una nueva delimitación taxonómica de las series: *Acanthocarpae*, *Boreales* y *Distachyae*, que se basa en el análisis Bayesiano concatenado de las regiones *trnD₂-trnT* + *rpS16* (Figura 13). Esta nueva circunscripción de las series es apoyada por los clados consistentes en los análisis Bayesianos y los análisis de Parsimonia. Algunas especies no se resuelven con claridad y otras, pertenecientes a las series, de acuerdo con la clasificación de Barneby (1991), no fueron incluidas en los análisis, por lo que, se discute su posición incierta o son mantenidas provisionalmente, dentro de la serie en la que fueron clasificadas por Barneby (1991). La nueva circunscripción es comparada con la historia taxonómica y nomenclatural de los grupos infragenéricos incluidos en las principales clasificaciones del género *Mimosa* (Bentham, 1875; Britton & Rose, 1928; Barneby, 1991).

6.8.1 Sect. *Batocaulon* Serie *Acanthocarpae* Benth.

La serie *Acanthocarpae* fue establecida por Bentham (1875) e incluida dentro de la sect. *Habbasia*. Britton & Rose (1928) no reconocen este grupo dentro del género *Mimosa* y segregan a los miembros de este grupo en el género *Mimosopsis* Britton & Rose y en el género *Acanthopteron* Britton. Barneby (1991) acepta a los miembros de los géneros segregados por Britton & Rose (1928), en el género *Mimosa* y los clasifica dentro de la sect. *Batocaulon* serie *Acanthocarpae*.

La nueva delimitación que se propone para la serie, acepta dos especies del complejo *M. aculeaticarpa* de la serie *Acanthocarpae* y dos especies de la serie *Boreales* de Barneby (1991). Incluye un total 17 especies.

1. *Mimosa aculeaticarpa* Ortega
2. *Mimosa biuncifera* Benth.
3. *Mimosa rhodocarpa* (Britton & Rose) R. Grether

Mimosa aculeaticarpa fue nombrada por primera vez como *Mimosa acanthocarpa* Benth., y fue clasificada por Bentham (1875) como miembro de la sect. *Habbasia* serie *Acanthocarpae*. Más tarde, *Mimosa acanthocarpa* Benth. se consideró un nombre ilegítimo, debido a que ya existía otra especie llamada *Mimosa acanthocarpa* Poir., desde 1817. Sin embargo, *Mimosa acanthocarpa* Benth., descrita en 1842, fue la especie tipo de lo que Bentham llamó serie *Acanthocarpae* y el nombre de la serie es mantenido por Barneby (1991) y en la propuesta de esta nueva delimitación de la serie. Britton & Rose (1928) reconocen a *Mimosa aculeaticarpa* Ortega, descrita en 1800, como la misma especie que Bentham nombró como *Mimosa acanthocarpa*, pero la segregan al género *Mimosopsis*, bajo la combinación *Mimosopsis aculeaticarpa* (Ortega) Britton & Rose. Barneby (1991) no reconoce al género *Mimosopsis* y acepta como nombre válido a *Mimosa aculeaticarpa* Ortega.

Bentham (1875) reconoció *M. aculeaticarpa* y *M. biuncifera* como especies diferentes dentro de la sect. *Habbasia* serie *Acanthocarpae*. Asimismo, Bentham (1875) asignó a este grupo dos especies más, *M. flexuosa* Benth. y *M. lindheimeri* A. Gray, que se considerarían más tarde, como sinónimos de *M. biuncifera* Benth (Barneby, 1991). Britton & Rose (1928), la reconocen igualmente como una especie distinta de *M. aculeaticarpa* y la segregan al género *Mimosopsis* (*Mimosopsis biuncifera* (Benth.) Britton & Rose) al igual que a *Mimosopsis flexuosa* (Benth.) Britton & Rose y *Mimosopsis lindheimeri* (A. Gray) Britton & Rose. Barneby (1991) acepta a este taxon en el género *Mimosa* y lo ubica también dentro de la serie *Acanthocarpae*, pero no lo reconoce a nivel específico, sino infraespecífico: *M. aculeaticarpa* Ortega var. *biuncifera* (Benth.) Barneby. Los resultados de este trabajo permiten distinguirla y hacer un cambio de estatus para aceptarla como una especie diferente de *M. aculeaticarpa* Ortega.

Por otra parte, Britton & Rose (1928) describen originalmente a *Mimosopsis rhodocarpa* Britton & Rose, que es transferida al género *Mimosa* por Grether (1987), bajo la combinación: *Mimosa rhodocarpa* (Britton & Rose) R. Grether.

Barneby (1991) no reconoce a este taxon en el nivel específico y lo trata como un sinónimo de *M. aculeaticarpa* Ortega “variante 1” que corresponde a lo que él trata como la variedad típica de *M. aculeaticarpa* Ortega, dentro de la serie *Acanthocarpae*.

Los resultados de los análisis filogenéticos reconocen a *Mimosa rhodocarpa* (Britton & Rose) R. Grether como una entidad a nivel específico de manera consistente, cuya relación con *M. texana* (A. Gray) Small, se muestra con un valor de soporte alto en los resultados principales (Figura 13), por lo que se apoya su aceptación a nivel de especie y no como una variedad de *M. aculeaticarpa*.

4. *Mimosa adenantheroides* (M. Martens & Galeotti) Benth.

Esta especie fue descrita originalmente como *Acacia adenantheroides* M. Martens & Galeotti, en 1843, que posteriormente fue el basiónimo de *Mimosa adenantheroides*. En forma adicional, se describió *Acacia cylindriflora* M. Martens & Galeotti en 1843, y fue incluida en la sinonimia de *Mimosa adenantheroides* (Grether, 1987). En 1846, Bentham describió a *M. remota*, también sinónimo de la misma especie, de acuerdo con Grether (1987).

Por su parte, Britton & Rose (1928) describen a *M. gomezii*. Sin embargo, Grether (1987), señala que todos estos nombres son sinónimos de *Mimosa adenantheroides* (M. Martens & Galeotti) Benth., 1846.

Barneby (1991) reconoce a *Mimosa adenantheroides* (M. Martens & Galeotti) Benth., y acepta la sinonimia previa de Grether (1987), clasificando a esta especie dentro de la serie *Distachyae*. Los resultados principales (Figura 13) muestran a esta especie dentro del clado núcleo de la serie *Acanthocarpae* (Clado XVI) con un muy bajo valor de soporte de probabilidad posterior. Sin embargo, sugieren su reubicación taxonómica dentro de la serie *Acanthocarpae*. Cabe señalar que en los análisis fue incluida *M. adenantheroides* (M. Martens & Galeotti) Benth. var. *hystricosa* (Brandege) R. Grether, *ined.*, que posee inflorescencias en capítulos globosos, que morfológicamente puede agrupar a esta variedad dentro de las *Acanthocarpae*, a pesar de poseer frutos divididos en artejos.

5. *Mimosa aspera* M.E. Jones

Mimosa aspera M.E. Jones fue descrita en 1929, por lo que Bentham (1875) y Britton & Rose (1928) no la incluyeron en sus revisiones del género. Barneby (1991) la asigna provisionalmente dentro de la serie *Acanthocarpae* por su fruto con valvas enteras, ya que solo era conocida por el ejemplar tipo visto por Barneby en fotografía

(POM) y por la descripción de McVaugh (1987) sin flores. Esta especie no fue incluida en los análisis de este trabajo, por lo que, es mantenida dentro de la serie por el fruto a pesar de su posición incierta.

6. *Mimosa barrancana* Gentry

Mimosa barrancana Gentry fue descrita en 1948, por lo que fue desconocida para Bentham (1875) y Britton & Rose (1928).

Barneby (1991) la asigna como miembro de la serie. Esta especie crece en la Sierra de Tres Picos, Durango, en sitios inaccesibles, por lo que no fue incluida en los análisis y es mantenida dentro de la serie, por presentar frutos con valvas enteras e inflorescencias en capítulos globosos característicos de la serie.

7. *Mimosa galeottii* Benth.

Bentham describió a *M. galeottii* en 1846 y la asignó en 1875, a la sect. *Habbasia* serie *Acanthocarpae*. Britton & Rose (1928) la segregan al género *Mimosopsis* bajo la combinación *Mimosopsis galeottii* (Benth.) Britton & Rose.

Barneby (1991) no reconoce al género *Mimosopsis* y acepta a esta especie en el género *Mimosa*, ubicándola nuevamente dentro de la serie *Acanthocarpae*. Los resultados principales (Figura 13) muestran a esta especie relacionada con *M. pringlei*, con un alto valor de soporte dentro del Clado NA y confirman la ubicación de esta especie dentro de la nueva delimitación de la serie, coincidiendo con la clasificación de Bentham (1875) y de Barneby (1991).

8. *Mimosa gentryi* Barneby

Mimosa gentryi fue descrita por Barneby (1991) como una especie muy relacionada con *M. barrancana* Gentry. Desde su descubrimiento, Barneby (1991) la asigna a esta serie, caracterizada por los frutos con valvas enteras y desde su clasificación,

no ha tenido problemas de ubicación taxonómica. Igual que *M. barrancana* Gentry, esta especie no fue incluida en los análisis, por lo que se decide mantener su ubicación dentro de la serie, por presentar frutos con valvas enteras flores 4-5 meras en capítulos globosos, característicos de la serie. También es una especie de distribución restringida a la sierras en Sonora y Sinaloa.

9. *Mimosa grahamii* A. Gray

Mimosa grahamii A. Gray fue descrita en 1853 y clasificada por Bentham (1875) al interior de la sect. *Habbasia*, serie *Acanthocarpae*. Britton & Rose (1928), la segregaron como a la mayoría de la serie *Acanthocarpae* de Bentham (1875) al género *Mimosopsis* como *Mimosopsis grahamii* (Benth.) Britton & Rose. Más tarde, Barneby (1991) la valida en el género *Mimosa* y establece una variedad de la especie: *Mimosa grahamii* A. Gray var. *prolifera* (S. Watson) Barneby, con base en *M. prolifera* S. Watson, que igualmente había sido segregada como *Mimosopsis prolifera* (S. Watson) Britton & Rose. Actualmente, solo se conocen dos variedades de esta especie, que mantiene su asignación a la serie *Acanthocarpae*, de acuerdo con los resultados de este trabajo.

10. *Mimosa lacerata* Rose

Mimosa lacerata Rose fue descrita en 1897 y segregada al género monotípico *Acanthopteron* Britton, como *Acanthopteron laceratum* (Rose) Britton. Barneby (1991) recupera a la especie dentro del género *Mimosa*, incluyendo a *Mimosopsis glutinosa* Britton & Rose en la sinonimia de esta especie, de acuerdo con Grether (1987). Los resultados no resuelven claramente la relación de esta especie con los demás miembros de la serie, ya que cae en una politomía dentro del clado XII con un valor alto de soporte (Figura 13). Sin embargo, se mantiene la asignación de Barneby (1991) dentro de la serie, por presentar frutos con valvas enteras e inflorescencias en capítulos globosos con flores 4-5 meras característicos de la serie y debido a que

está muy relacionada morfológicamente con *M. aculeaticarpa* Ortega (especie tipo de la serie), diferenciándose por un cáliz más corto y por poseer un fruto con el margen notablemente lacerado, al que hace alusión el nombre de la especie.

11. *Mimosa minutifolia* B.L. Rob. & Greenm.

Fue descrita en 1895 por B.L. Robinson y Greenman. El ejemplar tipo de esta especie solo tenía frutos, por lo que Britton & Rose (1928) la segregaron al género *Mimosopsis* como: *Mimosopsis minutifolia* (B.L. Rob. & Greenm.) Britton & Rose. Barneby (1991) acepta a *Mimosa minutifolia* y la incluye dentro de la serie *Acanthocarpae*. Los resultados de este trabajo no resuelvan las relaciones de esta especie. Sin embargo, confirman su ubicación de manera consistente dentro de la serie, en el Clado XVI de los resultados principales (Figura 13).

12. *Mimosa moniliformis* (Britton & Rose) R. Grether & Barneby

Dentro del género *Mimosopsis*, se describió una especie que Britton & Rose (1928) incluyeron con dudas como miembro propio del género: *Mimosopsis* (?) *moniliformis* Britton & Rose. Esta especie fue considerada dentro del género *Mimosa* como: *M. moniliformis* (Britton & Rose) R. Grether & Barneby y clasificada por Barneby (1991) dentro del grupo *Acanthocarpae*. No fue incluida en los análisis, debido a la falta de muestras adecuadas, por lo que se mantiene dentro de la serie, por presentar frutos con valvas enteras e inflorescencias en capítulos globosos, con flores 4-5 meras característicos de la serie.

13. *Mimosa nanchititlana* R. Grether & Barneby

Fue publicada y clasificada dentro de la serie *Acanthocarpae* por R. Grether & Barneby (1987) y confirmada en este grupo por Barneby (1991), siendo un taxon que difiere de los miembros restantes de la serie por poseer inflorescencias en espigas.

Los resultados confirman su ubicación dentro de este grupo y se sostiene también, por poseer el fruto con valvas enteras, característico de la serie y una fórmula foliar muy parecida a la de *M. galeottii* Benth.

14. *Mimosa pringlei* S. Watson

Después de haber sido descrita en 1886, Britton & Rose (1928) la segregaron del género a *Mimosopsis*, con una combinación nueva, llamada *Mimosopsis pringlei* (S. Watson) Britton & Rose. Posteriormente, Barneby (1991) la considera de nuevo como miembro del género *Mimosa* y la asigna a la serie *Acanthocarpae*. Además, describe una variedad nueva para la especie, reconociendo dos taxa infraespecíficos: *M. pringlei* S. Watson var. *pringlei* y *M. pringlei* S. Watson var. *graminetorum* Barneby. Los resultados mantienen a esta especie asignada a la serie *Acanthocarpae* dentro del clado núcleo de la serie, donde se muestra estrechamente relacionada con *M. galeottii*, con un alto valor de soporte de probabilidad posterior Bayesiana.

15. *Mimosa pueblensis* R. Grether

16. *Mimosa texana* (A. Gray) Small

Britton & Rose (1928) describen dentro de su género *Mimosopsis*, a una especie llamada *Mimosopsis filipes* Britton & Rose, que más tarde fue incluida dentro del género *Mimosa* por Grether (1987). Sin embargo, la combinación en *Mimosa* habría sido un homónimo posterior de una especie diferente de Brasil, descrita por Martius en 1838: *Mimosa filipes* Mart. que Bentham (1875) incluyó en la sect. *Habbasia* serie *Leptopoda*. Por lo anterior, Grether (1987) propuso un nombre nuevo para la especie: ***Mimosa pueblensis*** R. Grether.

En su revisión de *Mimosa* en América, Barneby (1991) no reconoce a este taxon a nivel específico y lo trata como una variedad de *M. texana* (A. Gray) Small, llamándola: *M. texana* (A. Gray) Small var. *filipes* (Britton & Rose) Barneby, basada en: *Mimosopsis filipes* Britton & Rose, reconociendo la aceptación de esta entidad en el género *Mimosa*, propuesta por Grether (1987). Sin embargo, *Mimosa texana* con dos variedades, es asignada a la serie *Boreales* Barneby. Los resultados de los análisis filogenéticos reconocen, de manera consistente, a *M. texana* var. *filipes* como una entidad separada y diferente de la variedad típica de *Mimosa texana*, por lo que se sugiere aceptarla como *Mimosa pueblensis* R. Grether, conocida de los estados de Puebla y Oaxaca, además de reubicarla dentro de la serie *Acanthocarpae*, considerando su fruto de valvas enteras y su hábito, que llega a ser arbóreo. Originalmente, ***Mimosa texana*** (A. Gray) Small fue descrita como una variedad de *Mimosa borealis* A. Gray en 1852, asignada a la serie *Acanthocarpae* por Bentham (1875) y considerada en el nivel específico por Small en 1901. Britton & Rose (1928), por una parte, consideran a *Mimosa texana* en la sinonimia de *M. borealis* y por la otra, incluyen como especie nueva, a *Mimosopsis wherryana* Britton, en su género segregado; esta última especie es un sinónimo de *Mimosa texana*. Barneby (1991) clasifica a esta especie dentro de la serie *Boreales* y reconoce dos variedades: *M. texana* (A. Gray) Small var. *texana* y *M. texana* (A. Gray) Small var. *filipes* (Britton & Rose) Barneby.

Los resultados de este trabajo apoyan la reubicación de *M. texana* dentro de la serie *Acanthocarpae*, con un valor alto de soporte de probabilidad posterior mostrando su relación con *M. rhodocarpa* y como una entidad diferente de *Mimosa pueblensis* R. Grether.

17. *Mimosa zimapanensis* Britton

Mimosa tenuiflora Benth. fue descrita en 1846, a partir de una colecta de *Coulter s.n.*, proveniente de Zimapán, Hidalgo, México; el mismo autor en 1875, la ubica como miembro de la serie *Acanthocarpae*.

Britton & Rose (1928) asignan un nombre nuevo para la especie: *M. zimapanensis* Britton, ya que *Mimosa tenuiflora* Benth., es un homónimo posterior de una especie distinta, *Mimosa tenuiflora* (Wild.) Poir., 1810, ubicándola como parte del grupo *Boreales*. Bajo la clasificación de Barneby (1991), fue reubicada en la serie *Acanthocarpae*, de acuerdo con Bentham (1875). Esta especie no fue incluida en los análisis, debido a que no pudo ser colectada y solo se conoce de la localidad tipo en Zimapán, Hidalgo, donde no ha sido encontrada en años recientes. Sin embargo, existen dos colectas con frutos, que presentan valvas enteras (*A. Delgado 1108*, 1979 (MEXU, UAMIZ) y *R. Hernández s.n.*, 1979 (MEXU, UAMIZ), por lo que, con base en sus caracteres morfológicos, se mantiene en la serie *Acanthocarpae*. En forma adicional, R. Grether, *com. pers.*, mantiene la hipótesis de que pudiera tratarse de un sinónimo de *M. pringlei*, debido a la similitud de su follaje y sus frutos.

Especies excluidas de la serie *Acanthocarpae*

De las especies originalmente incluidas en la serie *Acanthocarpae* por Bentham (1875), las siguientes han sido asignadas a otras series, a otra sección y una de ellas a otro género: *Mimosa borealis* A. Gray (incluyendo a *M. fragans* A. Gray como sinónimo); *M. emoryana* Benth., *M. zygophylla* Benth. y *M. depauperata* Benth., las dos primeras son miembros de la serie *Boreales* y *M. depauperata* es de posición incierta; *M. monancistra* Benth. y *M. mollis* Benth., forman parte de la serie *Distachyae*; *M. detinens* Benth., corresponde a la serie *Farinosae*; *M. montana* Kunth, *M. quitensis* Benth. y *M. andina* Benth., son miembros de la serie *Andinae*; *M. acantholoba* (Willd.) Poir., es la especie tipo de la serie *Acantholobae*; *M. revoluta* Benth. (incluyendo a *M. gonoclada* Benth. y *M. soratensis* Benth. como sinónimos, de

acuerdo con Barneby (1991)) pertenece a la sect. *Mimadenia* serie *Revolutae*; y *M. uncinella* Poir. fue transferida al género *Acacia*.

6.8.2 Sect. *Batocaulon* Serie *Boreales* Barneby

El nombre de la serie fue propuesto por primera vez por Britton & Rose (1928) como “grupo *Boreales*”, en el que solo se agrupaban dos especies de *Mimosa*; cabe mencionar aquí, al grupo “*Monancistræ*” con seis especies, que ahora está en la sinonimia del grupo anterior. La serie *Boreales* fue formalizada por Barneby (1991), quien incluyó un total de 10 especies. Los resultados permiten reconocer una nueva circunscripción para esta serie, incluyendo únicamente un total de seis de las especies consideradas dentro de la serie por Barneby (1991); se excluyen cuatro especies, tres de ellas son transferidas a otras series y *M. depauperata* Benth., se excluye provisionalmente como miembro de esta serie, ya que su posición es incierta.

1. Mimosa borealis A. Gray

Mimosa borealis fue descrita en 1849, por Asa Gray, quien también describió a *M. fragans* A. Gray, en 1850. Posteriormente esta última fue considerada como sinónimo de *M. borealis* por Barneby (1991).

Esta especie fue clasificada por Bentham (1875) dentro de la sect. *Habbasia* serie *Acanthocarpæ*, al igual que *M. fragans* A. Gray.

Por su parte, Britton & Rose (1928) en la flora de Norteamérica, solo reconocen a *M. borealis* A. Gray y establecen el grupo “*Boreales*”, ubicando también en éste, a *M.*

zimapanensis Britton. Más tarde, Barneby (1991) formalizó este grupo como serie *Boreales*.

2. *Mimosa emoryana* Benth.

Bentham (1875) describió a *M. emoryana* y la ubicó como parte de la sect. *Habbasia* serie *Acanthocarpaceae*. Más tarde, Britton & Rose (1928) mantienen a esta especie como parte del género *Mimosa* describen a *M. chihuahuana* Britton & Rose y la clasifican, junto con *M. emoryana* Benth., como parte del grupo “*Monancistræ*”.

Por su parte, Barneby (1991) asigna a *M. emoryana* Benth. a la serie *Boreales* y cambia el estatus de *M. chihuahuana* Britton & Rose, considerándola como una variedad de *M. emoryana*: *M. emoryana* Benth. var. *chihuahuana* (Britton & Rose) Barneby.

Debido a que esta especie no fue incluida en los análisis filogenéticos, se decide mantener su ubicación de acuerdo con Barneby (1991), por presentar el fruto típico de la serie *Boreales*, dividido en artejos (craspedio) y hábito arbustivo, además de las inflorescencias agrupadas en capítulos globosos a subglobosos y el indumento seríceo.

3. *Mimosa purpusii* Brandegeee

Mimosa purpusii Brandegeee fue descrita en 1909 a partir de una colecta de C. A. Purpus 3183. Su primera clasificación taxonómica fue hecha por Britton & Rose (1928), segregándola al género *Mimosopsis* como: *Mimosopsis purpusii* (Brandegeee) Britton & Rose. Barneby (1991) acepta a esta especie en *Mimosa* y la clasifica en la serie *Boreales* por su hábito arbustivo, el tipo de indumento y las flores en capítulos, aunque el fruto no está dividido en artejos. Los resultados de los análisis confirman la pertenencia de esta especie a la serie *Boreales*, con un valor alto de soporte dentro

del Clado NB de nuestros resultados principales, coincidiendo con la clasificación de Barneby (1991).

4. *Mimosa turnerii* Barneby

Mimosa turneri Barneby fue descrita en 1986 y clasificada dentro de esta serie por el mismo autor en 1991. Esta especie nunca ha mostrado problemas de ubicación taxonómica, debido a que está muy relacionada morfológicamente con la especie tipo de la serie. Los resultados principales muestran cercana relación filogenética con *M. unipinnata* y *M. borealis* y confirman su asignación dentro de la serie *Boreales* con un alto valor de soporte, coincidiendo con Barneby (1991).

5. *Mimosa unipinnata* Parfitt & Pinkava

Mimosa unipinnata Parfitt & Pinkava fue descrita en 1978, por lo que no había sido incluida dentro de una clasificación, hasta la revisión del género por Barneby (1991). Al igual que *M. turnerii*, fue clasificada dentro de esta serie y nunca ha mostrado problemas de ubicación taxonómica, ya que también está muy relacionada morfológicamente con la especie tipo de la serie (*M. borealis*). Los resultados muestran esta relación filogenética cercana; en los resultados principales (Figura 13), estas tres especies forman una tricotomía con alto valor de soporte dentro del Clado núcleo de la serie y confirman su asignación a la serie *Boreales*, de acuerdo con Barneby (1991).

6. *Mimosa zygophylla* Benth.

Bentham en 1852 describió a *M. zygophylla*. En su revisión del género *Mimosa*, en 1875, la ubicó taxonómicamente como parte de la sect. *Habbasia* serie *Acanthocarpae*.

Britton & Rose (1928) segregan a esta especie en el género *Mimosopsis*: *Mimosopsis zygophylla* (A. Gray) Britton & Rose y Barneby (1991), la ubica nuevamente en *Mimosa* pero la considera como parte de la serie *Boreales*, debido a su hábito arbustivo y sus hojas reducidas, aun cuando sus frutos son de valvas enteras. Los resultados confirman la ubicación taxonómica de *M. zygophylla* dentro de esta serie, coincidiendo con la hipótesis de Barneby (1991).

El caso: *Mimosa depauperata* Benth. *inc. sed.*

Los resultados de los análisis reflejan la necesidad de nuevos estudios morfológicos y filogenéticos integrales, que permitan aclarar la ubicación taxonómica de esta especie, para proponer en su caso, una nueva serie monotípica dentro la Sect. *Batocaulon* o con miembros de otras series pertenecientes a la misma sección. Cabe señalar que, considerando sus caracteres morfológicos conocidos actualmente, como son, el tipo de inflorescencia, fruto, hojas, polen, etc., no se encuentran razones técnicas para separar a esta especie de la serie *Boreales*. Sin embargo, se decide proponer a esta especie como una entidad de posición incierta, provisionalmente, debido a la incapacidad de ubicarla en la serie *Boreales* o en alguna otra serie de la Sect. *Batocaulon*, de acuerdo a los resultados de esta tesis. Por el momento, carecemos de información que permita realizar una diagnosis morfológica o molecular, para proponer una nueva serie para esta especie, ya que los caracteres morfológicos conocidos son compartidos con los miembros de la serie *Boreales* y los caracteres microestructurales codificados de las regiones de ADN del cloroplasto no son diagnósticos para esta especie.

6.8.3 Sect. *Batocaulon*: Serie *Distachyae* Barneby

Cerca de la mitad de las especies de la serie *Distachyae* eran conocidas por Bentham en 1875 y fueron clasificadas dentro de su serie *Leptostachyae*. Britton &

Rose (1928) propusieron por primera vez el nombre de la serie, como “grupo *Distachyae*” que no fue formalizado, de acuerdo con las reglas de nomenclatura. Barneby (1991) lo retoma para nombrar a la serie, en la que incluye un total de 16 especies. A pesar de señalar que no hay razones técnicas muy convincentes para segregar series discretas de la serie *Leptostachyae* s. l., ya que no se puede encontrar ningún criterio de aplicación universal, divide a las *Leptostachyae* en dos series: *Distachyae* y *Leiocarpae*. La nueva delimitación aquí propuesta para la serie *Distachyae*, se basa en los resultados de este estudio y comprende un total de 23 especies, que incluyen a tres miembros provenientes de la serie *Boreales*, a una especie de la serie *Plurijugae* (*M. tejupilcana*) y a una especie descrita en años recientes (*M. sotoi*), asignada a esta serie y confirmada por los resultados de los análisis.

1. *Mimosa benthamii* J.F. Macbr.
2. *Mimosa rhododactyla* B.L. Rob.

Mimosa benthamii fue originalmente descrita como *Acacia fasciculata* Kunth., a partir de un ejemplar aparentemente procedente de cerca de la ciudad de Guanajuato. Sin embargo, las colectas recientes en la región del Bajío, solo han registrado su presencia en el norte de Michoacán. Bentham (1875) clasifica a esta especie dentro de la sect. *Habbasia* serie *Leptostachyae*, después de transferirla al género *Mimosa* en 1846: *M. fasciculata* (Kunth.) Benth. Cabe señalar que éste fue un nombre ilegítimo, ya que existía otra especie llamada *Mimosa fasciculata* Poir., descrita en 1810.

Britton & Rose (1928) clasifican dentro de lo que ellos nombraron el “grupo *Distachyae*”, a *M. benthamii* J.F. Macbr., que es el nombre sustituto para *M. fasciculata* Benth., y legítimo para esta especie.

Por otra parte, Barneby (1991) no reconoce a *M. benthamii* J.F. Macbr. como una especie, sino como una variedad de *M. rhododactyla* B.L. Rob.: *M. rhododactyla* B.L. Rob. var. *benthamii* (J.F. Macbr.) Barneby y la clasifica dentro de la serie *Distachyae*.

En algunos de los análisis filogenéticos, *Mimosa benthamii* se relaciona con *M. luisana* Brandegees; sin embargo, *M. rhododactyla*, no fue incluida en los análisis, por lo que, se conserva su ubicación taxonómica en esta serie debido a que no muestra caracteres morfológicos, que puedan relacionarla con las series *Acanthocarpae* o *Boreales*, ya que presenta la inflorescencia y el fruto típico de la serie *Distachyae*. Además, existe evidencia morfológica para distinguir a *M. benthamii* de *M. rhododactyla*, por ser un árbol más robusto de hasta 6 m de alto, por las ramas cuadrangulares con costillas prominentes y aguijones dispuestos irregularmente a lo largo de las costillas, por sus hojas con un mayor número de pinnas y de folíolos, espigas más largas y legumbres generalmente curvadas (Grether *et al.*, 2007).

3. *M. calcicola* B.L. Rob.
4. *M. similis* Britton & Rose
5. *M. monancistra* Beth.
6. *M. tejupilcana* R. Grether & Martínez-Bernal

Las cuatro especies, discutidas aquí, sufren un cambio de ubicación hacia la nueva circunscripción de la serie *Distachyae*.

Mimosa monancistra Benth., fue descrita en 1839 y clasificada por Bentham (1875) dentro de la sect. *Habbasia* por sus flores diplostémonas y como miembro de la serie *Acanthocarpae*. Posteriormente, fueron descritas: ***M. calcicola*** B.L. Rob, en 1898 y ***M. similis*** Britton & Rose, en 1928. El conjunto de estas tres especies: *M. monancistra*, *M. calcicola* y *M. similis*, fueron clasificadas por Britton & Rose (1928), dentro del “grupo Monancistræ”.

Más tarde, Barneby (1991) reubica a *M. calcicola* y a *M. monancistra* dentro de la serie *Boreales*, por presentar frutos divididos en artejos (craspedios) e inflorescencias agrupadas en capítulos globosos o subglobosos.

Asimismo, Barneby (1991) trata a *M. similis* como sinónimo de *M. monancistra*. Sin embargo, sólo se basó en la revisión de los ejemplares tipo de ambas especies y no encontró diferencias significativas, que le permitieran distinguir las como especies distintas, excepto el tipo de indumento de los frutos.

Estas especies fueron consideradas como entidades diferentes por Grether *et al.* (2007), ya que existen diferencias morfológicas en su fase vegetativa como el número de pares de pinnas y foliolos y en su fase reproductiva como el número de flores por capítulo, así como en su distribución geográfica, siendo *M. similis* endémica del centro de México y *M. monancistra* una especie con amplia distribución, que llega hasta el sur de los Estados Unidos. Los resultados de este trabajo confirman la hipótesis de Grether *et al.* (2007) y separan a estas dos especies dentro del Clado XVII (Figura 13).

Los resultados muestran de manera consistente, la cercana relación filogenética de *M. monancistra* con ***M. tejupilcana*** R. Grether & Martínez-Bernal, esta última previamente asignada a la serie *Plurijugae* por sus flores haplostémonas (Grether & Martínez-Bernal, 1996). Esta serie agrupa cinco especies principalmente sudamericanas, y *M. tejupilcana* se relacionó morfológicamente con *M. falconis* Barneby. Sin embargo, también existe una similitud morfológica entre *M. tejupilcana* y *M. adenantheroides* (M. Martens & Galeotti) Benth., esta última ahora ubicada en la serie *Acanthocarpae*, que se distingue por poseer flores diplostémonas y espigas más densas, arregladas en racimos de menor longitud. Los resultados sugieren una reubicación taxonómica hacia la serie *Distachyae*.

Las relaciones filogenéticas de ***Mimosa calcicola*** no se han resuelto, pero su ubicación en el núcleo de la serie *Distachyae* es consistente en todos los análisis, por

lo que se decide reubicar a esta especie dentro de la nueva delimitación de la serie *Distachyae*.

7. *M. costenya* McVaugh
8. *M. distachya* Cav.
9. *M. dysocarpa* Benth.
10. *M. egregia* Sandwith
11. *M. guatemalensis* (Hook. & Arn.) Benth.
12. *M. luisana* Brandegee
13. *M. mollis* Benth.
14. *M. polyantha* Benth.
15. *M. spirocarpa* Rose

Con base en los resultados de los análisis filogenéticos (Figura 13, Clado XVII) este conjunto de especies conserva su ubicación taxonómica en la serie *Distachyae*, de acuerdo con la clasificación de Barneby (1991).

Bentham (1875) clasificó dentro de la sect. *Habbasia* serie *Leptostachyae* a cerca de la mitad de los miembros de lo que hoy en día es la serie *Distachyae*, ya que un gran número de especies eran conocidas: ***Mimosa distachya*** Cav., descrita en 1795, ***M. mollis*** Benth., en 1842 [=*M. herincquiana* Micheli, ***M. polyantha*** Benth., en 1842 [=*M. ionema* B.L. Rob.], [=*M. polyanthoides* B.L. Rob.], [=*M. stipitata* B.L. Rob.], [=*M. setigera* Britton & Rose]. También incluyó a ***M. dysocarpa*** Benth., descrita en 1852 [=*M. wrightii* A. Gray, ***M. guatemalensis*** (Hook. & Arn.) Benth., 1844. Más tarde, Britton & Rose (1928) ubicaron a estas especies dentro del “grupo *Distachyae*”, junto con ***M. luisana*** Brandegee, que fue descrita en 1908 y transfirieron a *M. mollis* a lo que ellos llamaron el “grupo Molles” y a ***M. spirocarpa*** al “grupo *Spirocarpae*”.

Por su parte, Barneby (1991) agrupó a todas estas especies dentro de la serie *Distachyae*, respetando el nombre que habían propuesto Britton & Rose (1928) donde incluyó a: ***M. spirocarpa*** Rose, 1895, ***M. luisana*** Brandegee descrita en 1908, ***M. egregia*** Sandwith, en 1936 y ***M. costenya*** McVaugh, en 1987.

Los resultados de esta tesis confirman la ubicación de estas taxa en la serie *Distachyae*, incluyendo a *M. mollis*, que posee inflorescencias en capítulos globosos, a diferencia de las espigas típicas de la serie, pero conserva el tipo de fruto dividido en artejos (craspedio).

16. *M. brevispicata* Britton
17. *M. coelocarpa* B.L. Rob.
18. *M. guirocobensis* Gentry
19. *M. palmeri* Rose
20. *M. pauli* Barneby
21. *M. rosei* B.L. Rob.
22. *M. xochipalensis* R. Grether

Este conjunto de especies no fue incluido en los análisis filogenéticos. Sin embargo, se conserva su ubicación taxonómica dentro de la serie *Distachyae*, ya que no existen caracteres morfológicos, que indiquen su posición incierta o su posible reubicación en otra serie de la sect. *Batocaulon*, además de que todas presentan las flores agrupadas en espigas y los frutos divididos en artejos (craspedio).

Britton & Rose (1928) incluyeron dentro del “grupo *Distachyae*” a ***M. coelocarpa*** B. L. Rob., descrita en 1898, a ***M. rosei*** B.L. Rob., descrita en 1898 [= *M. laxiflora* var. *zygophylloides* B.L. Rob., 1898] y [= *M. paucifoliolata* M. Micheli, 1903] y a ***M. brevispicata*** Britton, descrita en 1928 como una especie nueva.

Más tarde, Barneby (1991) ubicó a estas especies dentro de la serie *Distachyae*, excepto a *M. brevispicata* Britton y a *M. coelocarpa* B.L. Rob., señalando a *M. brevispicata* como un sinónimo de *M. polyantha*, aunque con dudas. Sin embargo, Martínez-Bernal & Grether (2006), aceptan a *Mimosa brevispicata* como una especie distinta, por presentar flores pediceladas dispuestas en racimos laxos, hojas con menor número de pinnas y de foliolos y por ser endémica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Asimismo, Barneby (1991) señala a *M. coelocarpa* como sinónimo de *M. palmeri*, pero la primera fue propuesta como una especie distinta por López-Mendoza

(2018), por presentar una flor tubular, glabra y pedicelada y un fruto ligeramente tomentoso. Incluye además a algunas especies que no presentan problemas de ubicación taxonómica: *M. guirocobensis* Gentry, descrita en 1942, *M. pauli* Barneby, en 1991, como un nombre nuevo para *M. callithrix* Standl., descrita en 1940 y a *M. xochipalensis* R. Grether, descrita en 1988.

23. *Mimosa sotoi* R. Grether & V.W. Steinm.

Mimosa sotoi R. Grether & V.W. Steinm., es una especie descrita en 2014 y ubicada morfológicamente como miembro de la serie *Distachyae*. En los análisis filogenéticos realizados se sometió a prueba su asignación a esta serie y se confirma su ubicación, debido a que los resultados muestran una relación entre *M. sotoi* y la especie tipo, o en su caso, con el clado núcleo de la serie *Distachyae* (Clado XVII, Figura 13). Aunque sus relaciones de parentesco no son resueltas con claridad, morfológica y filogenéticamente la ubicación de este taxon en la serie, es clara, ya que presenta los caracteres típicos de este grupo, como son: inflorescencias en forma de espigas y fruto dividido en artejos (craspedio).

De las especies originalmente incluidas en la serie *Leptostachyae* por Bentham (1875), las siguientes han sido asignadas por Barneby (1991) a la serie *Leiocarpae*: *M. verrucosa* Benth., *M. schomburkii* Benth., *M. trianae* Benth., *M. pteridifolia* Benth. y *M. hebecarpa* Benth. En forma adicional, *M. gemmulata* Barneby fue incluida en esta última serie en 1991.

Todas las especies originalmente incluidas en el grupo *Distachyae* de Britton & Rose (1928), se mantienen en la serie *Distachyae*, aunque algunos nombres han caído en sinonimia como: *Mimosa brandegeei* B.L. Rob., *M. fuertensis* Britton, *M. gomezii* Britton & Rose, *M. ionema* B.L. Rob., *M. polyancistra* Benth., *M. polyanthoides* B.L.

Rob., *M. purpurascens* B. L. Rob., *M. setigera* Britton & Rose, *M. stipitata* B. L. Rob., y *M. wrightii* A. Gray.

Perspectivas a futuro

Los resultados obtenidos en esta tesis permiten proponer una nueva delimitación taxonómica de las series estudiadas de la sect. *Batocaulon*, en el género *Mimosa* y resuelven parcialmente las relaciones de parentesco entre sus miembros, con la adición de un conjunto de datos a partir de nuevas secuencias obtenidas de la región de DNA del cloroplasto (*rpS16*). La falta de resolución de los marcadores del cloroplasto empleados y la obtención de pocas secuencias de la región ribosomal nuclear *ITS* en esta tesis, ponen de manifiesto la necesidad de completar la obtención de datos para la región ribosomal nuclear, además de completar el muestreo de las especies pertenecientes a estas series, de acuerdo con Barneby (1991), con el fin de resolver la filogenia de estos grupos a nivel infragenérico.

La diversificación reciente del género *Mimosa* y en particular de los miembros de las series *Acanthocarpae*, *Boreales* y *Distachyae* pertenecientes al Clado B, de acuerdo con Simon *et al.* (2011), se calcula en unos 12.2 [7.8, 17.1] millones de años, lo que refleja a estos grupos como linajes recientes, que posiblemente se encuentren en una constante especiación mediante distintos mecanismos, lo que podría explicar su alto grado de homoplasia, ya que el mismo carácter (morfológico) aparece en linajes independientes dentro del género, desde los miembros más tempranamente divergentes (sect. *Mimadenia*), en los que se presentan: la inflorescencia en espiga, compartida con el género antecesor *Piptadenia*, y que se observa en las especies de diversos clados de la sect. *Batocaulon* y en las otras secciones del género. La inflorescencia en capítulo, que también se encuentra en miembros de la sect. *Mimadenia*, es un carácter que se presenta en muy diversos linajes del género *Mimosa*. Además de Las flores diplostémonas, así como las flores haplostémonas, son también caracteres homoplásicos. Esto se descubre en este estudio, en el caso

de *M. tejupilcana*, que es una especie de flores haplostémonas, que se relaciona con especies de flores diplostémonas, dentro del clado núcleo de *Distachyae*, de acuerdo a los resultados.

Asimismo, los frutos de valvas enteras se presentan en varios linajes del género; en este estudio se observan, tanto en el clado núcleo de *Boreales* (CNB) como en el clado núcleo de *Acanthocarpae* (CNA), además de los miembros de la serie *Acantholobae*, que también forman parte del Clado B, pero no incluidos en este análisis. Esto último nos muestra que los caracteres morfológicos no son suficientes para conocer la historia evolutiva en linajes con divergencia temprana, como sucede en este género. De ser posible, deberán llevarse a cabo estudios en filogenómica (entre otros), que permitan esclarecer las relaciones de parentesco entre las especies de *Mimosa* y que apoyen la resolución de los problemas taxonómicos, que todavía se presentan en las series *Acanthocarpae*, *Boreales* y *Distachyae* o, en su caso, sugieran una nueva delimitación a nivel infragenérico en *Mimosa*.

7. Conclusiones

Se confirma a la sect. *Mimadenia*, representada por ***Mimosa revoluta***, como el grupo con divergencia más temprana dentro de *Mimosa*, lo que coincide con las hipótesis morfológicas de Barneby (1991) y con los resultados de la filogenia molecular de Simon *et al.* (2011).

Las secciones *Batocaulon*, *Habbasia* y *Mimosa* se recuperan como grupos parafiléticos, confirmando las hipótesis y los resultados de la filogenia de Simon *et al.* (2011).

Se propone una nueva delimitación de las series *Acanthocarpae*, *Boreales* y *Distachyae*, apoyada en las relaciones filogenéticas encontradas en esta tesis.

La pertenencia de ***M. nanchititlana*** R. Grether & Barneby al clado núcleo de las *Acanthocarpae* (CNA), apoya y confirma su ubicación taxonómica dentro de la serie *Acanthocarpae*, siendo el único miembro de esta serie que presenta inflorescencias en espigas.

Dentro de la serie *Acanthocarpae*, se **corroboran** como especies distintas, a ***M. biuncifera*** Benth. y a ***M. rhodocarpa*** (Britton & Rose) R. Grether, separándolas de *M. aculeaticarpa* Ortega y sus variedades. Por lo tanto, se mantienen a nivel específico dentro de esta serie con una nueva circunscripción.

Mimosa texana A. Gray es reubicada y se considera a *M. texana* var. *filipes*, propuesta por Barneby (1991), como una especie diferente de *M. texana*: ***M. pueblensis*** R. Grether; las dos especies se incluyen como nuevos miembros de la serie *Acanthocarpae*.

Los resultados confirmaron la ubicación de: ***M. purpusii*** Brandegee y ***M. zygophylla*** Benth. dentro del clado núcleo de *Boreales* (CNB), coincidiendo con la clasificación de Barneby (1991). Estas dos especies son los únicos miembros de la serie *Boreales*, que presentan frutos con valvas enteras.

Las relaciones de parentesco de ***Mimosa depauperata*** Benth. son inciertas, por lo que se excluye de la serie *Boreales*.

Los resultados incluyeron en el clado núcleo de *Distachyae* (CND) y permitieron confirmar la ubicación taxonómica de ***M. mollis*** Benth. y de ***M. sotoi*** R. Grether & V.W. Steinm., dentro de la serie *Distachyae*.

Se acepta como miembro de la serie *Distachyae*, a ***Mimosa similis*** Britton & Rose y ésta se reconoce como una especie diferente de *Mimosa monancistra* Benth.

M. benthamii J.F. Macbr. y ***M. luisana*** Brandegee conforman un grupo monofilético, que se distingue en los resultados principales. Sin embargo, no se propone como una serie nueva, porque no es posible hacer una diagnosis basada en caracteres morfológicos, ni en los moleculares.

Se incluyen ***Mimosa calcicola*** B.L Rob., ***M. monancistra*** Benth. y ***M. tejupilcana*** R. Grether & Martínez-Bernal como nuevos miembros de la serie *Distachyae*.

Se necesita mejorar nuestra comprensión de la diversificación del género *Mimosa*, integrando información a través de una amplia revisión fitogeográfica, morfológica y genética, entre otras, de los grupos infragenéricos con mayores problemas de delimitación taxonómica.

Los resultados obtenidos en los análisis filogenéticos realizados, revelan la necesidad de explorar otras regiones del DNA (incluyendo *ITS*), sobre todo en las

especies pertenecientes a la sect. *Batocaulon* y a las series en estudio, debido a que existen nuevas especies no tratadas por Simon *et al.* (2011) y considerar que el aumento de datos de DNA no resuelve completamente las relaciones evolutivas de las especies de *Mimosa*.

8. Literatura citada

- Álvarez, I. & Wendel, J.F. 2003. Ribosomal *ITS* sequences and plant phylogenetic inference. *Mol. Phylogenet. Evol.* 29: 417-434.
- APG (Angiosperm Phylogeny Group) III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot. J. Linn. Soc.* 161: 105-121.
- Avise, C.J. 1994. *Molecular markers, natural history and evolution.* Chapman & Hall, New York, p. 141-180.
- Baldwin, B.G. 1992. Phylogenetic utility of the internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA in plants: An example from the Compositae. *Mol. Phylogenet. Evol.* 1: 3-16.
- Baldwin, B.G. & Markos, S. 1998. Phylogenetic utility of the external transcribed spacer (*ETS*) of 18S–26S rDNA: Congruence of *ETS* and *ITS* trees of *Calycadenia* (Compositae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 10 (3): 44–463.
- Barneby, R.C. 1986. A contribution to the taxonomy of *Piptadenia* (Mimosaceae) in South America. *Brittonia* 38: 222–229.
- Barneby, R.C. 1991. *Sensitivae Censitae.* A description of the genus *Mimosa* Linnaeus (Mimosaceae) in the New World. *Mem. New York Bot. Gard.* 65: 1-835 pp.
- Bässler, M. 1998. *Mimosa.* In: *Flora de la República de Cuba. Mimosaceae.* Ed. Koeltz Scientific Books, Fascículo 2: 32-54.
- Bello, M.A., Bruneau, A., Forest, F. & Hawkins, J.A. 2009. Elusive relationships within order Fabales: Phylogenetic analyses using *matK* and *rbcL* sequence data. *Syst. Bot.* 34: 102-114.
- Bentham, G. 1842. Notes on *Mimoseae*, with a short synopsis of species. *Hooker J. Bot.* 4: 323-413.
- Bentham, G. 1865. Leguminosae in: Bentham, G. & Hooker, J.D. (Eds.), *Genera plantarum*, vol. 1(2): 434-600.

- Bentham, G. 1875. Revision of the Suborder *Mimoseae*. Trans. Linn. Soc. London 30: 335-664.
- Bessega, C., Hopp, H.E. & Fortunato, R.H. 2008. Towards a phylogeny of *Mimosa* (Leguminosae: *Mimosoideae*): a preliminary analysis of southern South American species based on chloroplast DNA sequences. Ann. Missouri Bot. Gard. 95: 567-579.
- Bessega, C. & Fortunato, R.H. 2011. Section *Mimadenia*: its phylogenetic relationships within the genus *Mimosa* (Leguminosae, *Mimosoideae*) using plastid *trnL-F* sequence data. Australian Syst. Bot. 24: 104-110.
- Bontemps, C., Rogel, M.A., Wiechmann, A., Mussabekova, A., Moody, S., Simon, M.F., Moulin, L., Elliott, G.N., Lacercat-Didier, L., Dasilva, C., Grether, R., Camargo-Ricalde, S.L., Chen, W., Sprent, J.I., Martínez-Romero, E., Young J.P.W. & James, E.K. 2016. Endemic *Mimosa* species from Mexico prefer alphaproteobacterial rhizobial symbionts. New Phytol. 209: 319-333.
- Bouchenak-Khelladi, Y., Maurin, O., Hurter, J. & Van der Bank, M. 2010. The evolutionary history and biogeography of *Mimosoideae* (Leguminosae): An emphasis on African acacias. Molec. Phylogenet. Evol. 57: 495-508.
- Borges, L.M. & Medeiros, A.G. 2016. Four they are! Broadening the description of *Mimosa flabellifolia* (Leguminosae, *Mimosoideae*), a rare species from the Brazilian Cerrado. Phytotaxa 243(2): 155-162.
- Borges, L.M., Simon, F.M. & Rubens, P.J. 2017. Less is more. Adjusting the taxonomy of the polytypic *Mimosa setosa* (Leguminosae, Mimosoid). Rodriguésia 68(2): 515-540.
- Borsch, T. & D. Quandt. 2009. Mutational dynamics and phylogenetic utility of noncoding chloroplast DNA. Plant Syst. and Evol. 282(3-4):169-199.
- Brenan, J.P.M. 1959. *Mimosa*. In: Hubbard, C.E. & Milne-Redhead, E. (Eds.) Fl. Trop. E. Africa. Leguminosae (Part 1) subfamily *Mimosoideae*: 42-47.
- Brenan, J.P.M. & Brummitt, R.K. 1970. *Mimosa*. In: Flora Zambesiaca Leguminosae, subfamily *Mimosoideae* 3(1): 47-51.

- Britton, N.L. & J.N. Rose 1928. Rosales. *Mimosaceae*. N. Amer. Fl. 23 (3): 137-194.
Leptoglotis: 138-144, *Mimosa*: 144-171, *Pteromimosa*: 171-172, *Neomimosa*:
 172-174, *Mimosopsis*: 174-179, *Acanthopteron*: 179, *Haitimimosa*: 179-180.
- Brown, G.K., Murphy, D.J. & Ladiges, P.Y. 2011. Relationships of the Australo-
 Malesian genus *Paraserianthes* (*Mimosoideae*: Leguminosae) identifies the
 sister group of *Acacia* sensu stricto and two biogeographical tracks. *Cladistics*
 27: 380–390.
- Bruneau, A., Doyle, J.L. & Doyle, J.J. 1995. Phylogenetic evidence in *Phaseoleae*:
 evidence from chloroplast restriction site characters. In: Crisp, M.D., Doyle, J.J.
 (Eds.), *Advances in Legume Systematics, Part 7*. Roy. Bot. Gard. Phylogeny:
 309-330.
- Bruneau, A., Forest, F., Herendeen, P.S., Klitgaard, B.B., & Lewis, G.P. 2001.
 Phylogenetic relationships in *Caesalpinioideae* (Leguminosae) as inferred from
 chloroplasts *trnL* intron sequences. *Syst. Bot.* 26: 487-514.
- Bruneau, A., Mercure, M., Lewis, G.P & Herendeen, P.S. 2008. Phylogenetic patterns
 and diversification in the caesalpinoid legumes. *Botany* 86: 697-718.
- Camargo-Ricalde, S.L. & Dhillon, S.S. 2003. Endemic *Mimosa* species can serve as
 mycorrhizal “resource islands” within semiarid communities of the Tehuacán-
 Cuicatlán Valley, México. *Mycorrhiza* 13: 129-136.
- Chappill, J.A. & Maslin, B.R. 1995. A phylogenetic assessment of the tribe *Acacieae*.
 In: Crisp, M.D. & Doyle, J.J. (Eds.). *Advances in Legume Systematics Part 7*,
 Phylogeny: 77-99. Roy. Bot. Gard. Kew.
- Dahmer, N., Simon, M.F., Schifino-Wittmann, M.T. Hughes, C.E., Sfoggia, M. S.T. &
 Giuliani, J.C. 2011. Chromosome numbers in the genus *Mimosa*, L.:
 cytotoxic and evolutionary implications. *Plant Syst. Evol.* 291: 211-220.
- Darriba D., Taboada, G.L., Doallo, R. & Posada, D. 2012. jModelTest 2: more
 models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9(8): 772.
- Dickison, W.C. 1981. The evolutionary relationships of the Leguminosae. pp. 35-54,
 in: Polhill, R.M. & Raven, P.H. (Eds.). *Advances in legume systematics, part 1*.
 Richmond, U.K. Royal Botanic Gardens, Kew.

- Doyle, J.J., 2011. Phylogenetic perspectives on the origins of nodulation. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 24: 1289-1295.
- Doyle, J.J. 2013. The promise of genomics for a “next generation” of advances in higher-level legume molecular systematics. *South Afr. J. Bot.* 89: 10-18.
- Doyle, J.J. & Doyle, J.L. 1993. Chloroplast DNA phylogeny of the papilionoid legume tribe *Phaseoleae*. *Syst. Bot.* 18: 309-327.
- Doyle, J.J., Doyle, J.L., Ballenger, J.A., Dickson, E.E., Kajita, T. & Ohashi, H. 1997. A phylogeny of the chloroplast gene *rbcL* in the Leguminosae: Taxonomic correlations and insights into the evolution of nodulation. *Amer. J. Bot.* 84: 541-554.
- Dugas, D.V., Hernandez, D., Koenen, E.J.M., Schwarz, E., Straub, S., Hughes, C.E., Jansen, R.K., Nageswara-Rao, M., Staats, M., Trujillo, J.T., Hajrah, N.H., Alharbi, N.S., Al-Malki, A.L., Sabir, J.S.M. & Bailey, C.D. 2015. Mimosoid legume plastome evolution: IR expansion, tandem repeat expansions, and accelerated rate of evolution in *clpP*. *Scientific Reports* 5: 16958. DOI: 10.1038/srep16958 1.
- Farris, J.S., Kallersjo, A., Kluge, G. & Bult, C. 1994. Testing significance of congruence. *Cladistics* 10: 315-319.
- Feliner, G.N. & Rossello, J.A. 2007. Better the devil you know? Guidelines for insightful utilization of nrDNA *ITS* in species-level evolutionary studies in plants. *Mol. Phylogenet. Evol.* 44: 911-919.
- Gene Codes Corporation. 2007. SEQUENCHER 4.8.
- Goloboff, P., Farris, S. & Nixon, K. 2003. TNT (Tree analysis using New Technology (BETA), Versión 1.1, Published by the authors, Tucumán, Argentina.
- González, D. 1997. El uso de secuencias génicas para estudios taxonómicos. *Bol. Soc. Bot. México* 60: 137-157.
- González, D. 1998. Marcadores moleculares para los estudios comparativos de la variación en Ecología y Sistemática. *Revista Mexicana de Micología* 14: 1-21.
- Grether R. 1978. A general review of the genus *Mimosa* in Mexico. *Bull. Int. Group Study of Mimosoideae* 6: 45-50.

- Grether, R. 1987. Taxonomic and nomenclatural notes on the genus *Mimosa* (Leguminosae). *J. Arnold Arbor.* 68: 309-322.
- Grether, R. 1997. Revisión taxonómica del género *Mimosa* (Leguminosae) en Mesoamérica. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 367 pp.
- Grether, R. 2000. Nomenclatural changes in the genus *Mimosa* (Fabaceae, *Mimosoideae*) in Southern Mexico and Central America. *Novon* 10(1): 29-37.
- Grether, R. 2001. *Mimosa*. In: Stevens, D., Ulloa-Ulloa, C., Pool, A. & Montiel, M. (eds.). *Flora de Nicaragua*. Monographs in Syst. Bot. from the Missouri Bot. Gard. 85: 1487-1497.
- Grether, R. 2008. *Leguminosae*, subfamilia *Mimosoideae*, tribu *Mimoseae*. In: Castillo-Campos, G. (Ed.). *Flora de Veracruz*, Instituto de Ecología A.C, Centro de Investigaciones Tropicales (CITRO), Universidad Veracruzana. Fascículo 147: 1-8.
- Grether, R. & Barneby R.C. 1987. *Mimosa nanchititlana*, A New species from the State of México, México (Mimosaceae). *Brittonia* 39: 345-347.
- Grether, R. & Camargo-Ricalde S.L. 1993. *Mimosa bahamensis* (Leguminosae) en la Península de Yucatán, México. *Bol. Soc. Bot. México* 53: 55-72.
- Grether, R., Camargo-Ricalde S.L. & Martínez-Bernal A. 1996. Especies del género *Mimosa* (Leguminosae) presentes en México. *Bol. Soc. Bot. México* 58: 149-152.
- Grether, R. & Martínez-Bernal, A. 1996. *Mimosa tejupilcana* a new species of Series *Plurijugae* (Leguminosae) from the State of Mexico, Mexico. *Syst. Bot.* 21(4): 617-621.
- Grether, R., Martínez-Bernal A. & Camargo-Ricalde, S.L. 2007. *Mimosa*. In: Rzedowski, J., Calderón de Rzedowski, G. (Eds.). *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes*. Familia *Leguminosae*, Subfamilia *Mimosoideae*. Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional del Bajío, Pátzcuaro, Michoacán, México. Fascículo 150: 140-183.

- Grether, R. & Simon, M.F. 2018. *Mimosa monclovensis* (Leguminosae), a new name for a taxon in ser. Quadrivalves in the southern USA and northeastern Mexico. *Phytoneuron* 2018-39: 1-3.
- Grether, R. & Steinmann, V.W. 2014. *Mimosa sotoi* (Leguminosae), a new species from Michoacán, Mexico. *Brittonia*. DOI 10.1007/s12228-014-93-46-0
- Herendeen, P.S., Bruneau, A. & Lewis, G.P. 2003. Phylogenetic relationships in caesalpinoid legumes: a preliminary analysis based on morphological and molecular data. In: Klitgard, B.B. & Bruneau, A. (Eds.). *Advances in Legume Systematics: Higher Level Systematics*. Roy. Bot. Gard. Kew. Part 10: 37-62.
- Huelsenbeck, J.P. & Ronquist, F. 2001. MrBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17: 754-755.
- Jobson, R.W. & Luckow, M. 2007. Phylogenetic study of the genus *Piptadenia* (Mimosoideae: Leguminosae) using plastid *TrnL-F* and *TrnK/MatK* sequence data. *Syst. Bot.* 32: 569-575.
- Kajita, T., Ohashi, H., Tateishi, Y., Bailey, C.D. & Doyle, J.J. 2001. *rbcL* and legume phylogeny, with particular reference to Phaseoleae, Millettieae, and allies. *Syst. Bot.* 26: 515–536.
- Käss, E. & Wink, M. 1996. Molecular evolution of the Leguminosae: phylogeny of the three subfamilies based on *rbcL* sequences. *Biochem. Syst. Ecol.* 24: 365-378.
- Kluge, A.G. 1989. A Concern for Evidence and a Phylogenetic Hypothesis of Relationships Among *Epicrates* (Boidae, Serpentes). *Syst. Zool.* 38(1): 7-25.
- Lavin, M. & Doyle, J.J. 1991. Tribal relationships of *Sphinctospermum* (Leguminosae): Integration of traditional and chloroplast DNA data. *Syst. Bot.* 16: 162-172.
- Lavin, M., Herendeen, P.S. & Wojciechowski, M.F. 2005. Evolutionary rates analysis of Leguminosae implicates a rapid diversification of lineages during the Tertiary. *Syst. Biol.* 54: 575-594.
- León, J.L., Grether, R. & Domínguez-Cadena, R. 2015. On the identity of *Mimosa margaritae* and *M. tricephala* in Baja California, Mexico. *Acta Botánica Mexicana* 112: 5-17.

- Lewis, G.P. 1991. A new combination in *Pseudopiptadenia* (Leguminosae: Mimosoideae). Kew Bull. 46: 118.
- Lewis, G.P. & Elias, T.S. 1981. *Mimoseae*. Pp. 155-168 in: Polhill, R.M. & Raven, P.H. (eds.), Advances in legume systematics, Part 1. Richmond, U.K.: Roy. Bot. Gard. Kew.
- Lewis G.P. & Lima, M.P.M. 1991. *Pseudopiptadenia* Rauschert no Brasil (Leguminosae: Mimosoideae). Arq. Jard. Bot. Rio J. 30: 43-67.
- Lewis. G.P., Schrire, B, Mackinder, B. & Lock, M. (Eds.). 2005. Legumes of the World. The Royal Botanic Gardens, Kew, U.K. 577 pp. In: Grether R. 2005. La enciclopedia ilustrada de las leguminosas: sistemática, filogenia, biogeografía y usos de la familia a nivel mundial. Bol. Soc. Bot. México 77: 75-77.
- Lima, M.P.M. & Lima H.C. 1984. *Parapiptadenia* Brenan (Leguminosae-Mimosoideae): estudo taxonômico das espécies brasileiras. Rodriguesia 36: 23-30.
- Löhne, C. & Borsch, T. 2005. Molecular evolution and phylogenetic utility of the petD group II intron: A case study in basal angiosperms. Mol. Biol. Evol. 22: 317-332.
- López-Mendoza, A., Grether, R., Camargo-Ricalde, S.L. & Fonseca, R.M. 2018. Lectotypifications and new records of *Mimosa* (Leguminosae) from Mexico. Phytoneuron 2018-68: 1-7.
- LPWG, Legume Phylogeny Working Group. 2013a. Legume phylogeny and classification in the 21st century: Progress, prospects and lessons for other species-rich clades. Taxon 62: 217-248.
- LPWG, Legume Phylogeny Working Group. 2013b. Towards a new classification system for legumes: Progress report from the 6th International Legume Conference. S. African J. Bot. 89: 3-9.
- LPWG, Legume Phylogeny Working Group. 2017. A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. Taxon 66: 44-77.

- Luckow, M., White, P.J. & Bruneau, A. 2000. Relationships among the basal genera of mimosoid legumes. Pp. 165–180. In: Herendeen, P.S. & Bruneau, A. (Eds.), *Advances in Legume Systematics. Part 9*. Richmond, U.K.: Roy. Bot. Gard., Kew.
- Luckow, M., Miller, J.T., Murphy, D.J. & Livshultz, T. 2003. A phylogenetic analysis of the *Mimosoideae* (Leguminosae) based on chloroplast DNA sequence data. In: Klitgaard, B.B. & Bruneau, A. (Eds.), *Advances in Legume Systematics. Part 10, Higher Level Systematics*: 197-220. Roy. Bot. Gard., Kew.
- Lynch, M. & Conery, J.S. 2003. The origins of genome complexity. *Science* 302: 1401-1404.
- Maddison, D.R. 1991. The discovery and importance of multiple islands of most-parsimonious trees. *Syst. Zool.* 40: 315-328.
- Manzanilla, V. & Bruneau, A. 2012. Phylogeny reconstruction in the *Caesalpinieae* grade (Leguminosae) based on duplicated copies of the sucrose synthase gene and plastid markers. *Molec. Phylogenet. Evol.* 65: 149-162.
- Martínez-Bernal, A. & Grether, R. 2006. *Mimosa*. In: Novelo Retana, A., Medina Lemos, R., Ochoterena Booth, H., Salazar Chávez, G.A. & Alvarado-Cárdenas L.O. (Eds.). *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Mimosaceae, Tribu Mimoseae*. Instituto de Biología, UNAM, México. Fascículo 44: 42-99.
- Martínez-Bernal, A., Grether, R. & González-Amaro, R.M. 2008. *Mimosa*. In: Castillo-Campos, G. (Ed.). *Flora de Veracruz*, Instituto de Ecología A.C, Centro de Investigaciones Tropicales (CITRO), Universidad Veracruzana. Fascículo 147: 9-127.
- Miller, J.T., Murphy, D.M., Brown, G.K., Richardson, D.M. & González-Orozco, C.E. 2011. The evolution and phylogenetic placement of invasive *Acacia* species. *Diversity & Distrib.* 17: 848-860.
- Möller, M. & Cronk, Q.C.B. 1997. Origin and relationships of *Saintpaulia* H. Wendl. (Gesneriaceae) based on ribosomal DNA internal transcribed spacer (*ITS*) sequences. *Am. J. Bot.* 84: 956-965.

- Montaño-Arias, S.A., Camargo-Ricalde, S.L, Grether, R. & Díaz-Pontones, D. 2017. Ecological anatomy of the wood of two Mexican taxa of the genus *Mimosa* (Leguminosae-Mimosoideae). *Acta Botánica Mexicana* 118: 105-120.
- Müller, K., Quandt, D., Müller, J. & Neinhuis, C. 2010. PhyDE®: Phylogenetic Data Editor, version 0.997. <http://www.phyde.de>.
- Murphy, D.J., Brown, G.K., Miller, J.T. & Ladiges, P.Y. 2010. Molecular phylogeny of *Acacia* Mill. (*Mimosoideae*: *Leguminosae*): Evidence for major clades and informal classification. *Taxon* 59: 7-19.
- Nei, M. & Rooney, A.P. 2005. Concerted and birth-and-death evolution of multigene families. *Ann. Rev. Genetics* 39: 121-152.
- Nixon, K.C. & Davis, J.I. 1991. Polymorphic taxa, missing values and cladistic analysis. *Cladistics* 7: 233-241.
- Nixon, K.C. 1999-2004. WinClada ASADO V1.61 TNT-MRBAyES SLAVER v1 5.30
Published by the author, Ithaca, NY, USA.
- Ochoterena, H. 2009. Homology in coding and non-coding DNA sequences: a parsimony perspective. *Plant Syst. and Evol.* 282(3): 151-168.
- Polhill, R.M. 1994. Classification of the Leguminosae. In: Bisby, F.A., Buckingham, J. & Harborne, J.B. (Eds.). *Phytochemical dictionary of the Leguminosae. Plants and their constituents* 1: xxxv-lvii. Chapman & Hall, London.
- Robinson, B.L. 1898. Revision of the North American and Mexican species of *Mimosa*. *Proc. Amer. Acad. Arts* 33: 305-311.
- Ronquist, E. & Huelsenbeck, J. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572-74.
- Santos, S.J. 2013. Filogenia, estudos micromorfológicos e revisão taxonômica de *Mimosa* ser. *Leiocarpae* Benth. (Leguminosae–*Mimosoideae*). Tese Doutorado. Universidade Estadual de Campinas. Pp. 102-118.
- Särkinen, E., Marcelo-Peña, J.L., Yomona, A.D., Simon, M.F., Pennington, T.P. & Hughes C.E. 2011. Underestimated endemic species diversity in the dry inter-Andean valley of the Río Marañón, northern Peru: An example from *Mimosa* (Leguminosae, Mimosoideae). *Taxon* 60: 139-150.

- Savassi-Coutinho, A. P. 2009. Revisão taxonômica e estudos filogenéticos de *Mimosa* L. sect. *Calothamnos* Barneby (Leguminosae-Mimosoideae). Tese Doutorado. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Botânica. Pp. 267-295.
- Simon, M.F. 2009. Systematics and evolution of *Mimosa* L. (Leguminosae) and the assembly of a Neotropical plant diversity hotspot. Wolfson College, D.Phil. in Plant Sciences, Michaelmas Term. Doctoral Thesis, University of Oxford, Oxford. 264 pp.
- Simon, M.F., Grether, R., De Queiroz, L.P., Särkinen, T.E., Dutra, V.F & Hughes, C.E. 2011. The evolutionary history of *Mimosa* (Leguminosae): toward a phylogeny of the sensitive plants. *Amer. J. Bot.* 98(7): 1201-1221.
- Simon, M.F., Floriano, Pastore, J.F., Souza, A. Borges, L.M, Scalon, V.R., Ribeiro, P.G., Santos-Silva, J., Souza, V.C. & De Queiroz, L.P. 2016. Molecular phylogeny of *Stryphnodendron* (Mimosoideae, Leguminosae) and generic delimitations in the *Piptadenia* group. *Int. J. Plant Sci.* 177(1): 000-000. DOI: 10.1086/684077
- Soltis, P., Soltis, E. & Doyle, J.J. 1992. *Molecular Systematics of Plants*. Chapman & Hall, New York. 429 pp.
- Sousa, M., Medina, R. & Rico, L. 2004. *Mimosa*. In: García-Mendoza, A.J., Ordoñez, M.J. & Briones-Salas, M. (Eds.). *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología, UNAM, Fondo Oaxaqueño de Conservación para la Naturaleza & World Wildlife Fund, México. p. 249-269.
- Villiers, J.F. 2002. *Mimosa*. In: Du Puy, D.J., Labat, J.N., Rabevohitra, R., Villiers, J.F., Bosser, J. & Moat, J. (Eds.). *The Leguminosae of Madagascar*. Roy. Bot. Gard., Kew, p. 170-194.
- White, T.J., Bruns, T., Lee, S. & Taylor, J. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. Pp. 315–322. In: Innis, M., Gelfand, D., Sninsky, J. & White, Y. (Eds.). *PCR protocols: a guide to methods and applications*. Academic Press, San Diego, CA.

- Wojciechowski, M.F. 2013. Towards a new classification of Leguminosae: Naming clades using non-Linnaean phylogenetic nomenclature. *S. African J. Bot.* 89: 85–93.
- Wojciechowski, M.F., Lavin, M. & Sanderson, M.J. 2004. A phylogeny of the legumes (Leguminosae) based on analysis of the plastid *matK* gene sequences resolves many well-supported subclades within the family. *Amer. J. Bot.* 91: 1846–1862.
- Wood, T.E., Takebayashi, N., Barker, M.S., Mayrose, I., Greenspoon, P.B. & Rieseberg, L.H. 2009. The frequency of polyploid speciation in vascular plants. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 106: 135-138.

9. Anexo 1

Ejemplares de respaldo

Se presenta aquí, la lista de los ejemplares usados en los análisis filogenéticos ordenadas alfabéticamente con los siguientes datos:

Nombre de la especie, colector, número de colecta, país, herbario donde se encuentran depositados y número de acceso en el caso de las secuencias utilizadas del GenBank para la región *trnD₂-trnT*.

Los especímenes se depositaron en los siguientes herbarios:

FHO = Forest Herbarium, Plant Sciences Department, Oxford University.

IEB= Herbario, Centro Regional del Bajío, Instituto de Ecología, A. C.

MEXU = Herbario Nacional, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.

TEX= Herbarium, Plant Resources Center, University of Texas.

UAMIZ = Herbario Metropolitano, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa.

Ejemplares de respaldo utilizados en los análisis.

1. *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan. C. E. Hughes 2308. Bolivia. FHO. FJ981975.1
2. *Piptadenia buchtienii* Barneby. C. E. Hughes 2427. Bolivia. FHO. FJ982237.1
3. *Piptadenia viridiflora* (Kunth) Benth. A. Torres-Hernandez & L. Hernandez, 1014. México. MEXU. FJ982241.1
4. *Stryphnodendron adstrigens* (Mart.) Coville. R. Grether 3031. Brasil. UAMIZ. FJ982244
5. *Stryphnodendron microstachyum* Poepp. D.J. Macqeen 164. Costa Rica. MEXU.
6. *Stryphnodendron roseiflorum* (Ducke) Ducke. R. Grether 3028. Brasil. UAMIZ. KT364144.1
7. *Mimosa aculeaticarpa* Ortega. R. Grether 3022. México. UAMIZ. FJ981980.1

8. *M. adenantheroides* (M. Martens & Galeotti) Benth. var. *hystricosa* (Brandege) R. Grether ined. *L.A. Pérez* 105. México. IEB. FJ981982.1
9. *M. affinis* B.L. Rob. *A. López Mendoza* 16. México. UAMIZ. FJ981992
10. *M. albida* Humb. & Bonpl. ex Willd. var. *albida*. *S.A. Montaña Arias* 207. México. UAMIZ. FJ981993
11. *M. albida* Humb. & Bonpl. ex Willd. var. *strigosa* (Willd.) B.L. Rob. *S.A. Montaña Arias* 227. México. UAMIZ.
12. *M. albolanata* Taub. *R. Grether* 3030. Brasil. UAMIZ. FJ981994.
13. *M. arenosa* (Willd.) Poir. var. *leiocarpa* (DC.) Barneby. *A. Martínez-Bernal* 923. México. UAMIZ. FJ981998
14. *M. bahamensis* Benth. *J. Cálónico* 21738. México. UAMIZ. FJ982003.1
15. *M. benthamii* J.F. Macbr. *A. López Mendoza* 6. México. UAMIZ. FJ982004.1
16. *M. biuncifera* Benth. *R. Grether* 2989. México. UAMIZ. FJ982077.1
17. *M. boliviana* Benth. *C.E. Hughes* 2426. Bolivia. FHO. FJ982009.1
18. *M. borealis* A. Gray. *J. D. Peredez* 158. Estados Unidos. TEX. FJ982010.1
19. *M. calcicola* B.L. Rob. *V. Velázquez et al.* 12. México. UAMIZ. FJ982015.1
20. *M. candollei* R. Grether. *C.E. Hughes* 2394. Bolivia. FHO. FJ982020.1
21. *M. costenya* McVaugh. *R. Grether* 2902. UAMIZ. México. FJ982032.1
22. *M. ctenodes* Barneby. *C.E. Hughes* 2212. Perú. FHO. FJ982036.1
23. *M. depauperata* Benth. *V. Velázquez et al.* 1. UAMIZ. México. FJ982045.1
24. *M. distachya* Cav. var. *oligacantha* (DC.) Barneby. *R. Grether* 3012. UAMIZ. México. FJ982052.1
25. *M. dysocarpa* Benth. *R. Grether* 2992. UAMIZ. Estados Unidos. FJ982059.1
26. *M. egregia* Sandwith. *E. Blancas* 13. UAMIZ. México.
27. *M. ervendbergii* A. Gray. *G. Aguilar M.* 3506. IEB. México. FJ982062.1
28. *M. galeottii* Benth. *S.A. Montaña Arias* 225. UAMIZ. México. FJ982069.1
29. *M. grahamii* A. Gray var. *grahamii*. *V. Velázquez et al.* 9. UAMIZ. México.
30. *M. guatemalensis* (Hook. & Arn.) Benth. *G. Aguilar-Gutiérrez; et al.* 273. IEB. México. FJ982077.1
31. *M. hexandra Micheli*. *M.F. Simon* 711. UAMIZ. México. FJ982084.1
32. *M. hondurana* Britton. *M.F. Simon et al.* 658. MEXU. México. FJ982087.1
33. *M. lacerata* Rose. *V. Velázquez et al.* 3. UAMIZ. México. FJ982099.1
34. *M. leucaenoides* Benth. *S. Zamudio et al.* 13812. IEB. México. FJ982110.1
35. *M. luisana* Brandege. *V. Velázquez et al.* 13. UAMIZ. México. FJ982114.1
36. *M. malacophylla* A. Gray. *R. Grether* 2996. UAMIZ. Estados Unidos. FJ982115.1
37. *M. martindelcampoi* González Medrano. *S.L. Camargo-Ricalde* 527. UAMIZ. México. FJ982117.1
38. *M. minutifolia* B.L. Rob. & Greenm. *G. González Adame* 1058. IEB. México. FJ982121.1
39. *M. mollis* Benth. *M.F. Simon* 850. UAMIZ. México. FJ982123.1
40. *M. monancistra* Benth. *ELMO* 50. UAMIZ. México. FJ982124.1
41. *M. montana* Kunth var. *montana*. *C.E. Hughes* 2225. Perú. FHO. FJ982125.1
42. *M. nanchititlana* R. Grether & Barneby. *R. Grether* 2938. UAMIZ. México. FJ982129.1

43. *M. pectinatipinna* Burkart. *C.E. Hughes 2036*. FHO. Perú. FJ982144.1
44. *M. pigra* L. var. *dehiscens* (Barneby) Glazier & Mackinder. *C.E. Hughes 2414*. FHO. Bolivia. FJ982148.1
45. *M. polyantha* Benth. *V. Velázquez et al. 15*. UAMIZ. México. FJ98253.1
46. *M. pringlei* S. Watson. *V. Velázquez et al. 4*. UAMIZ. México.
47. *M. puberula* Benth. *R. Grether 2999*. UAMIZ. México.
48. *M. pudica* L. *E. Blancas 5*. UAMIZ. México. FJ982166
49. *M. purpusii* Brandegees. *V. Velázquez et al. 11*. UAMIZ. México. FJ982167.1
50. *M. quitensis* Benth. *R. Grether 3036*. UAMIZ. Ecuador. HM353116.1
51. *M. revoluta* Benth. *N.M. Montaña Arias 1*. UAMIZ. Perú. FJ982174.1
52. *M. rhodocarpa* (Britton & Rose) R. Grether. *V. Velázquez et al. 5*. UAMIZ. México. FJ982175.1
53. *M. similis* Britton & Rose. *V. Velázquez et al. 6*. UAMIZ. México. FJ982191.1
54. *M. sotoi* R. Grether & V.W Steinm. *V.W. Steinmann 3365*. UAMIZ. México.
55. *M. spirocarpa* Rose. *V.W. Steinmann. & E. McQuade 4327*. UAMIZ. México. FJ982198.1
56. *M. tejupilcana* R. Grether & Martínez-Bernal. *S.A. Montaña Arias 16*. UAMIZ. México. FJ982204.1
57. *M. texana* (A. Gray) Small var. *filipes* (Britton & Rose) Barneby. *V. Velázquez et al. 16*. UAMIZ. México. FJ982207.1
58. *M. texana* (A. Gray) Small var. *texana*. *V. Velázquez et al. 7*. UAMIZ. México. FJ982208.1
59. *M. turneri* Barneby. *R. Grether 2953*. UAMIZ. México.
60. *M. unipinnata* B.D. Parfitt & Pinkava. *J. Henrickson 24433*. TEX. México. FJ982215
61. *M. virgula* Barneby. *R. Grether 3032*. UAMIZ. Brasil. FJ982225
62. *M. weberbaueri* Harms. *C.E. Hughes 2043*. FHO. Perú. FJ982229
63. *M. woodii* Atahuachi & C.E. Hughes. *C.E. Hughes 2285*. FHO. Bolivia. FJ982231
64. *M. zygophylla* Benth. FJ982231.1. *S.L. Camargo-Ricalde 525*. UAMIZ. México FJ982234



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

ACTA DE EXAMEN DE GRADO

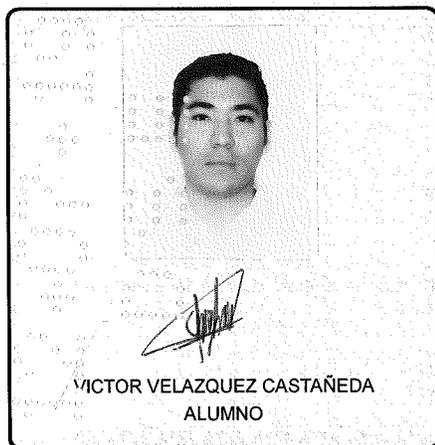
No. 00182

Matrícula: 2163802133

Analisis filogenético del género *Mimosa* sect. *Batocaulon*: series *Acanthocarpae*, *Boreales* y *Distachyae* (Leguminosae), basado en datos moleculares.

En la Ciudad de México, se presentaron a las 11:00 horas del día 5 del mes de julio del año 2019 en la Unidad Iztapalapa de la Universidad Autónoma Metropolitana, los suscritos miembros del jurado:

DR. LUIS MANUEL GUEVARA CHUMACERO
 DRA. CECILIA LEONOR JIMENEZ SIERRA
 DRA. ARMIDA LETICIA PACHECO MOTA
 DRA. ALEJANDRA SERRATO DIAZ



Bajo la Presidencia del primero y con carácter de Secretaria la última, se reunieron para proceder al Examen de Grado cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

MAESTRO EN BIOLOGIA

DE: VICTOR VELAZQUEZ CASTAÑEDA

y de acuerdo con el artículo 78 fracción III del Reglamento de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

APROBAR

REVISO

 MTRA. ROSALIA SERRANO DE LA PAZ
 DIRECTORA DE SISTEMAS ESCOLARES

Acto continuo, el presidente del jurado comunicó al interesado el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.

DIRECTORA DE LA DIVISION DE CBS

 DRA. SARA LUCIA CAMARGO RICALDE

PRÉSIDENTE

 DR. LUIS MANUEL GUEVARA CHUMACERO

VOCAL

 DRA. CECILIA LEONOR JIMENEZ SIERRA

VOCAL

 DRA. ARMIDA LETICIA PACHECO MOTA

SECRETARIA

 DRA. ALEJANDRA SERRATO DIAZ