



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

Unidad Iztapalapa

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

**“ANÁLISIS FILOGENÉTICO BASADO EN DATOS MOLECULARES Y EVOLUCIÓN DE
CARACTERES MORFOLÓGICOS DEL GÉNERO *MIMOSA* L. (LEGUMINOSAE).”**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

PRESENTA

M. en Biól. Víctor Velázquez Castañeda

Matricula: 2193801608

Correo: vicvlqz@gmail.com

ORCID: 0000-0002-1648-6995

COMITÉ TUTORAL

Directora: Dra. Rosaura Grether González

Asesor: Dr. Ángel Salvador Arias Montes

Asesora: Dra. Mahinda Martínez y Díaz de Salas

JURADO

Presidente: Dra. Rosaura Grether González

Secretaria: Dra. Mahinda Martínez y Díaz de Salas

Vocal: Dr. Ángel Salvador Arias Montes

Vocal: Dr. Héctor Manuel Hernández Macías

Vocal: Dra. Martha Hernández Rodríguez

Iztapalapa, Ciudad de México a 05 Junio 2025.



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

Iztapalapa

DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

“ANÁLISIS FILOGENÉTICO BASADO EN DATOS MOLECULARES Y
EVOLUCIÓN DE CARACTERES MORFOLÓGICOS DEL GÉNERO
MIMOSA L. (LEGUMINOSAE).”

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE DOCTOR EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

PRESENTA

M. en Biól. Víctor Velázquez Castañeda

COMITÉ TUTORAL

Dra. Rosaura Grether González (Directora)

Dr. Ángel Salvador Arias Montes (Asesor)

Dra. Mahinda Martínez y Díaz de Salas (Asesora)

Ciudad de México, Junio 2025.

El presente trabajo fue realizado en los Laboratorios de “Biosistemática de Leguminosas” del Departamento de Biología de la Universidad Autónoma Metropolitana – Iztapalapa, “Laboratorio Divisional de Biología Molecular”, de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana – Iztapalapa y “Laboratorio de Marcadores Moleculares” del Programa de Genética del Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, bajo la dirección del Dra. Rosaura Grether González del Departamento de Biología de la Universidad Autónoma Metropolitana – Iztapalapa. Los asesores del presente trabajo fueron el Dr. Ángel Salvador Arias Montes y la Dra. Mahinda Martínez y Díaz de Salas.

El autor agradece a la nueva Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) (antes CONACHYT) por la beca otorgada para sus estudios de doctorado, con el número de registro 616283, que comprendió el período del 01/01/2020 al 31/12/2023. El Doctorado de Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Sistema Nacional de Posgrados de la nueva Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) con número de referencia 001480.

El jurado designado por La Comisión Académica del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, de la Universidad Autónoma Metropolitana aprobó la tesis que presentó:

Nombre del alumno: Víctor Velázquez Castañeda

Fecha de aprobación de la tesis: 05/Junio/2025

JURADO:


Presidente: Dra. Rosaura Grether González


Secretaria: Dra. Mahinda Martínez y Díaz de Salas


Vocal 1: Dr. Ángel Salvador Arias Montes


Vocal 2: Dr. Héctor Manuel Hernández Macías


Vocal 3: Dra. Martha Hernández Rodríguez

AGRADECIMIENTOS

A mi familia por todo su amor y su comprensión.

Gracias a mis padres Silvia Castañeda Sánchez y Víctor Velázquez Estrada, por ser mis padres y guías, por su amor y siempre escucharme y darme sus consejos que me ayudaron a sobrellevar etapas difíciles.

A mis hermanas Marisol Velázquez Castañeda y Esmeralda Velázquez Castañeda, por las risas y peleas. Pero siempre estar.

A mi Directora de tesis la Dra. Rosaura Grether por compartir su conocimiento y darme muchas lecciones, por toda su paciencia, su apoyo y por permitirme trabajar a su lado, por sus revisiones y por su cariño en todos estos años. Sin su apoyo, no habría sido posible la realización de esta tesis.

A mis asesores la Dra. Mahinda Martínez y al Dr. Salvador Arias por sus revisiones y su paciencia.

A la Dra. Martha Hernández Rodríguez por ser un apoyo vital en la parte experimental de esta tesis y abrirme las puertas de su laboratorio.

A mis sinodales por sus valiosas revisiones.

A María de Montserrath Medina Acosta, por su lealtad, apoyo y cariño. Por las risas y todas esas largas horas de conversaciones compartiendo conocimiento y experiencias de vida con toda esa mutua y total confianza. Por todas las lecciones cotidianas y de vida aprendidas juntos. Su apoyo y presencia fue vital en muchos momentos.

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

Al Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana.

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



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

Declaración de originalidad

El que suscribe Víctor Velázquez Castañeda, alumno del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, de la División de Ciencias Biológicas y de la Salud, de la Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, y autor de la tesis o titulada: "ANÁLISIS FILOGENÉTICO BASADO EN DATOS MOLECULARES Y EVOLUCIÓN DE CARACTERES MORFOLÓGICOS DEL GÉNERO *MIMOSA* L. (LEGUMINOSAE)".

Declaro que:

1. La tesis que presento ante el Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, para la obtención del grado de Doctor es de mi autoría y original creación, producto del resultado de mi trabajo de investigación personal e individual; el cual cuenta con las correspondientes citas textuales del material bibliográfico utilizado y con el debido otorgamiento de los créditos autorales.
2. En la tesis no he reproducido párrafos completos; ilustraciones, fotografías, diagramas, cuadros y tablas, sin otorgamiento del crédito autoral y/o fuente correspondiente.
3. En consecuencia, relevo de toda responsabilidad a la Universidad Autónoma Metropolitana de cualquier demanda o reclamación que llegara a formular alguna persona física o moral que se considere con derecho sobre la tesis o idónea comunicación de resultados, respondiendo por la autoría y originalidad de la misma, asumiendo todas las consecuencias económicas y jurídicas si ésta no fuese de mi creación.

La presente declaración de originalidad se firma en la Ciudad de México el 05 de Junio del 2025.

Atentamente

Víctor Velázquez Castañeda

Nombre y firma del alumno



UNIDAD CUAJIMALPA
Casco de Quiroga 4871
Col. Santa Fe,
ajimalpa de Morelos
C.P. 05300, Cd. México
5814 6500 ext. 6534

doctoradocbs@correo.uam.mx

DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

UNIDAD IZTAPALAPA
Av. Ferrocarril San Rafael
Atlixco 186, Col. Leyes de
Reforma 1a Sección, Iztapalapa
C.P. 09310, Cd. México
55 5804 4600 ext. 3461

UNIDAD LERMA
Av. De las Garzas 10
Col. El Panteón,
Lerma de Villada
C.P. 52005, Edo. de México
72 8282 7002 ext. 2002

<http://posgradocbs.uam.mx>

UNIDAD XOCHIMILCO
Calz. del Hueso 1100,
Col. Villa Quietud,
Coyoacán
C.P. 04960, Cd. México
55 5483 7000 ext. 7504



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

Carta de Cesión de Derechos

En la Ciudad de México, el día 05 de Junio del año 2025, quien suscribe Víctor Velázquez Castañeda, alumno del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana, manifiesta que es autor intelectual de la tesis titulada “ANÁLISIS FILOGENÉTICO BASADO EN DATOS MOLECULARES Y EVOLUCIÓN DE CARACTERES MORFOLÓGICOS DEL GÉNERO *MIMOSA* L. (LEGUMINOSAE).”, bajo la dirección del Comité Tutorial conformado por la Dra. Rosaura Grether González (Directora), el Dr. Ángel Salvador Arias Montes (Asesor) y la Dra. Mahinda Martínez y Díaz de Salas (Asesora), cede los derechos del trabajo de tesis a la Universidad Autónoma Metropolitana para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin permiso expreso del autor o del Comité Tutorial del trabajo. Con el fin de solicitar autorización, los usuarios podrán escribir al correo electrónico vicvlqz@gmail.com; si el permiso es otorgado, el usuario deberá dar el seguimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

Nombre del alumno: Víctor Velázquez Castañeda

Matrícula: 2193801608



UNIDAD IZTAPALAPA
Av. Ferrocarril San Rafael
Atlixco 186, Col. Leyes de
Reforma 1a Sección, Iztapalapa
C.P. 09310, Cd. México
55 5804 4600 ext. 3461
doctoradocbs@correo.uam.mx

DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

UNIDAD IZTAPALAPA
Av. Ferrocarril San Rafael
Atlixco 186, Col. Leyes de
Reforma 1a Sección, Iztapalapa
C.P. 09310, Cd. México
55 5804 4600 ext. 3461

UNIDAD LERMA
Av. De las Garzas 10
Col. El Panteón,
Lerma de Villada
C.P. 52005, Edo. de México
72 8282 7002 ext. 2002

UNIDAD XOCHIMILCO
Calz. del Hueso 1100,
Col. Villa Quietud,
Coyoacán
C.P. 04960, Cd. México
55 5483 7000 ext. 7504

<http://posgradocbs.uam.mx>

ÍNDICE GENERAL

	Pág.
Resumen	I
Abstract	III
Capítulo 1. INTRODUCCIÓN	1
Capítulo 2. MARCO TEÓRICO	2
2.1. La familia Leguminosae	4
2.1.1. Estudios filogenéticos y taxonómicos de la familia Leguminosae	4
2.1.2. Tiempos de divergencia en la familia Leguminosae	5
2.2. Subfamilia Caesalpinioideae	6
2.2.1. Estudios filogenéticos y taxonómicos de la subfamilia Caesalpinioideae	6
2.2.2. Tiempos de divergencia de la subfamilia Caesalpinioideae	7
2.3 Tribu Mimoseae	7
2.3.1. Estudios filogenéticos y taxonómicos de la tribu Mimoseae	8
2.4. Clados: <i>Mimosa</i> , <i>Parkia</i> y <i>Stryphnodendron</i> , incluido el género <i>Lachesiodendron</i> (Grupo Piptadenia)	9
2.5. Género <i>Mimosa</i>	10
2.5.1. Estudios taxonómicos de <i>Mimosa</i>	11
2.5.2. Estudios filogenéticos en <i>Mimosa</i>	12
2.5.3. Estimación de tiempos de divergencia y optimización de caracteres en <i>Mimosa</i>	14
Preguntas de investigación	16
Hipótesis	16
Objetivo general	17
Objetivos específicos	17
Capítulo 3. MATERIALES Y MÉTODOS	18
3.1. Clados <i>Mimosa</i> , <i>Parkia</i> y <i>Stryphnodendron</i> incluido el género <i>Lachesiodendron</i> (Grupo Piptadenia)	18
3.2. Estimación de tiempos de divergencia y reconstrucción de caracteres morfológicos ancestrales del género <i>Mimosa</i>	19
3.3. Relaciones filogenéticas y taxonomía del género <i>Mimosa</i>	22
Capítulo 4. RESULTADOS	32
4.1. Avances taxonómicos y filogenéticos en los Clados <i>Mimosa</i> , <i>Parkia</i> y <i>Stryphnodendron</i> incluido el género <i>Lachesiodendron</i> (Grupo Piptadenia) y su relación con otros miembros de Mimoseae.	32
4.1.1. Historia taxonómica	32
4.1.2. Relaciones filogenéticas	33

4.1.3. Marcadores moleculares empleados en el análisis taxonómico y filogenético de los Clados <i>Mimosa</i> , <i>Parkia</i> y <i>Stryphnodendron</i> incluido el género <i>Lachesiodendron</i> (Grupo <i>Piptadenia</i>)	38
4.1.4. Análisis filogenético del Grupo <i>Piptadenia</i> basado en <i>matK</i>	40
4.2. Estimación de tiempos de divergencia y reconstrucción de estados morfológicos ancestrales	42
4.2.1. Análisis filogenéticos y cronología de divergencia en <i>Mimosa</i>	42
4.2.2. Reconstrucción de estados morfológicos ancestrales	44
4.3. Relaciones filogenéticas y taxonomía de género <i>Mimosa</i>	57
4.3.1. Modelos evolutivos	57
4.3.2. Análisis filogenéticos con datos combinados (moleculares y morfológicos)	57
Capítulo 5. DISCUSIÓN	72
5.1. Clados: <i>Mimosa</i> , <i>Parkia</i> y <i>Stryphnodendron</i> , incluido el género <i>Lachesiodendron</i> (Grupo <i>Piptadenia</i>)	72
5.1.1. Tribu <i>Mimoseae</i>	72
5.1.2. Relaciones <i>Adenopodia-Mimosa-Piptadenia</i> : Clado <i>Mimosa</i>	73
5.1.3. Relaciones <i>Gwilymia-Marlimorimia-Microlobius-Naiadendron-Parapiptadenia-Pityrocarpa-Stryphnodendron</i> “clado MPPPS” incluida <i>Piptadenia boliviana</i> : Clado <i>Stryphnodendron</i>	75
5.1.4. Relaciones <i>Anadenanthera-Parkia-Vachellia</i> : Clado <i>Parkia</i>	77
5.1.5. Género <i>Lachesiodendron</i>	79
5.2. Estimación de tiempos de divergencia y reconstrucción de estados morfológicos ancestrales	80
5.2.1. Tiempos de divergencia y origen del género <i>Mimosa</i>	80
5.2.2. Reconstrucción de estados morfológicos ancestrales	83
5.3. Relaciones filogenéticas y taxonomía del género <i>Mimosa</i>	90
5.3.1. Análisis filogenéticos y sus implicaciones taxonómicas	90
5.3.2. Análisis filogenéticos: Aspectos evolutivos, geográficos y ecológicos	124
Capítulo 6. CONCLUSIONES	143
Capítulo 7. PERSPECTIVAS	146
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	148
ANEXO 1	170
ANEXO 2	172
ANEXO 3	177
ANEXO 4	193

ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS

	Pág.
TABLA 1. El Grupo Piptadenia (Lewis & Elias 1981) y sus principales delimitaciones a nivel de género	37
TABLA 2. Marcadores moleculares utilizados en los estudios filogenéticos del Grupo Piptadenia	39
TABLA 3. Primers y protocolos utilizados para amplificar las regiones de ADN	31
TABLA 4. Lista de caracteres morfológicos con sus estados codificados usados en los análisis filogenéticos. Se marcan en negritas los caracteres que fueron usados en la reconstrucción de estados ancestrales	43
TABLA 5. Clados reconocidos en los análisis de datos combinados de acuerdo con la clasificación de Barneby (1991).	46
TABLA 6. Resultados de los modelos evolutivos bajo los criterios de Akaike y de Inferencia Bayesiana de las secuencias <i>trnD₂-trnT</i> y <i>rpS16</i>	57
TABLA 7. Modificaciones a la clasificación del género <i>Mimosa</i> en este trabajo ..	66
TABLA 8. Clados reconocidos, indicando las secciones y series de acuerdo con la clasificación taxonómica de Barneby (1991) y este estudio con base en el análisis de inferencia bayesiana	70
FIGURA 1. Filogenia del Grupo Piptadenia basada en la región del ADN de cloroplasto <i>matK</i> . Árbol de consenso de mayoría 50% de un análisis bayesiano	41
FIGURA 2. Cronograma derivado del análisis bayesiano basado en las regiones del cloroplasto <i>trnD₂-trnT</i> + <i>rpS16</i> + 19 caracteres morfológicos, usando un reloj molecular no correlacionado. Árbol de máxima credibilidad de clados	47
FIGURA 3. Cronograma que muestra la reconstrucción de estados ancestrales para el caracter: Nectarios foliares	48
FIGURA 4. Cronograma que muestra la reconstrucción de estados ancestrales para el caracter: Braquiblastos	49
FIGURA 5. Cronograma que muestra la reconstrucción de estados ancestrales para el caracter: Estambres	50
FIGURA 6. Cronograma que muestra la reconstrucción de estados ancestrales para el caracter: Estaminodios	51
FIGURA 7. Cronograma que muestra la reconstrucción de estados ancestrales para el caracter: Tipo de flores	52
FIGURA 8. Cronograma que muestra la reconstrucción de estados ancestrales para el caracter: Tipo de inflorescencia	53
FIGURA 9. Cronograma que muestra la reconstrucción de estados ancestrales para el caracter: Dehiscencia del fruto	54
FIGURA 10. Cronograma que muestra la reconstrucción de estados ancestrales para el caracter: Forma del fruto	55
FIGURA 11. Caracteres morfológicos del género <i>Mimosa</i>	56
FIGURA 12. Filogenia de <i>Mimosa</i> basada en secuencias de ADN del cloroplasto <i>trnD₂-trnT</i> + <i>rpS16</i> + caracteres morfológicos. Árbol de consenso mediante Inferencia Bayesiana	58
FIGURA 13. Filogenia de <i>Mimosa</i> basada en secuencias de ADN del cloroplasto <i>trnD₂-trnT</i> + <i>rpS16</i> + caracteres morfológicos. Árbol de Máxima Verosimilitud	60

FIGURA 14. Filograma del análisis de Inferencia Bayesiana usando las regiones <i>trnD₂-trnT</i> + <i>rpS16</i> + caracteres morfológicos	62
FIGURA 15. Filograma del análisis de Máxima Verosimilitud usando las regiones <i>trnD₂-trnT</i> + <i>rpS16</i> + caracteres morfológicos	63
FIGURA 16. Representantes de la nueva serie <i>Honduranae</i> V.Velázquez & R.Grether, propuesta en este trabajo para <i>M. sect. Batocaulon</i>	94
FIGURA 17. Representantes de la serie <i>Leucaenoideae</i> Barneby emend. V.Velázquez & R.Grether propuesta en este trabajo para <i>M. sect. Batocaulon</i>	97
FIGURA 18. Representantes de la serie <i>Acantholobae</i> Barneby emend. V. Velázquez & R. Grether propuesta en este trabajo para <i>M. sect. Batocaulon</i>	100
FIGURA 19. Representantes de la serie <i>Boreales</i> Barneby emend. V. Velázquez & R. Grether propuesta en este trabajo para <i>M. sect. Batocaulon</i>	102
FIGURA 20. Representantes de la serie <i>Acanthocarpae</i> Benth. emend. V.Velázquez & R. Grether propuesta en este trabajo para <i>M. sect. Batocaulon</i> ...	107
FIGURA 21. Representantes de la serie <i>Leiocarpae</i> Benth. emend. V.Velázquez & R.Grether propuesta en este trabajo para <i>M. sect. Batocaulon</i>	110
FIGURA 22. Representantes de la serie <i>Mimosa</i> subs. <i>Pudicae</i> Benth. emend. V.Velázquez & R.Grether propuesta en este trabajo para <i>M. sect. Mimosa</i>	118
FIGURA 23. Representantes de la serie <i>Lactifluae</i> (Barneby) R.Grether emend. V.Velázquez & R.Grether propuesta en este trabajo para <i>M. sect. Mimosa</i>	123

Resumen

El género *Mimosa* comprende 615 especies que se presentan en diferentes nichos ecológicos con distintos regímenes de precipitación y gradientes altitudinales que van desde el nivel del mar hasta 3500 m. Se encuentra distribuido principalmente en América (92%), África (incluyendo Madagascar) y Asia (8%). Se ubica taxonómicamente en la familia Leguminosae, subfamilia Caesalpinioideae, tribu Mimoseae y es parte del clado *Mimosa* junto con los géneros *Adenopodia* y *Piptadenia*. De acuerdo con la revisión de Barneby para el género en el continente americano realizada en 1991, el género incluye cinco secciones: 1) *M. sect. Mimadenia*, 2) *M. sect. Batocaulon*, 3) *M. sect. Habbasia*, 4) *M. sect. Calothamnus* y 5) *M. sect. Mimosa*.

Por lo tanto, este estudio se llevó a cabo con los objetivos de integrar los avances taxonómicos y filogenéticos de otros miembros de Mimoseae relacionados con el género *Mimosa*, estimar los tiempos de divergencia, conocer los estados ancestrales morfológicos de caracteres selectos, esclarecer las relaciones filogenéticas de las especies del género *Mimosa* a nivel infragenérico y realizar una propuesta taxonómica. Adicionalmente, se exploran los valores de conservadurismo de nicho filogenético (CNF) y la limitación de dispersión geográfica (LD). Para ello, se evaluó la longitud de ramas y se emplearon los modelos teóricos de diversificación evolutiva, los tiempos de divergencia y reconstrucción de estados ancestrales morfológicos con el fin de explicar su diversidad ecológica.

De acuerdo con los objetivos, en este trabajo se realizó una integración de los avances taxonómicos y filogenéticos de 14 géneros (incluyendo *Mimosa*) de la tribu Mimoseae, pertenecientes a los Clados: *Mimosa*, *Parkia* y *Stryphnodendron*, incluyendo al género *Lachesiodendron*, anteriormente conocidos en su conjunto como el Grupo *Piptadenia*, propuesto por Lewis & Elias en 1981. Se muestra aquí, una hipótesis filogenética basada en un muestreo del grupo completo, ya que no existe un análisis filogenético a la fecha, que incluya representantes de todos los géneros reconocidos dentro del Grupo *Piptadenia*, sin el enfoque hacia un género en particular. Asimismo, se contribuye al esclarecimiento de su relación con otros miembros de la tribu Mimoseae (*Acacia* subg. *Aculeiferum* y *Acacia* subg. *Phyllodineae*), esto último permite poner a prueba las hipótesis palinológicas de Guinet propuestas en 1969 y 1990. La discusión de los resultados de una hipótesis filogenética bajo estos criterios contribuye a entender las posibles causas de los problemas

taxonómicos y filogenéticos entre los miembros del Grupo Piptadenia y proponer estrategias para favorecer su resolución en un futuro. De manera adicional, con base en filogenias moleculares, su clasificación taxonómica y su intervalo de distribución geográfica, se seleccionaron 126 especies de *Mimosa* y a las regiones de ADN del cloroplasto *trnD₂-trnT* y *rpS16* más 19 caracteres morfológicos con los que se realizaron análisis filogenéticos de Inferencia Bayesiana y Máxima Verosimilitud, así como un análisis de reloj molecular y la reconstrucción de estados ancestrales de ocho caracteres morfológicos que fueron seleccionados para representar caracteres binarios y multiestado evaluados en la matriz de datos, se eligieron aquellos que presentaban menor ambigüedad en su codificación y con un alto valor en la clasificación taxonómica de *Mimosa* y agrupación de clados monofiléticos: 1) nectarios en la hoja, 2) braquiblastos, 3) estambres, 4) estaminodios, 5) tipo de flores, 6) tipo de inflorescencia, 7) dehiscencia del fruto y 8) forma del fruto. Los resultados sugieren a *Mimosa* relacionado estrechamente con los géneros *Adenopodia* y *Piptadenia*, con un origen americano durante el Oligoceno tardío, con diversificación reciente y numerosos linajes en México y Sudamérica, especialmente después del Plioceno y hasta la actualidad. La reconstrucción de estados ancestrales reveló la tendencia de las especies más recientemente divergentes a reducir partes florales y a conservar, en algunos casos, estados plesiomórficos de caracteres morfológicos. Se observó de manera general, una baja probabilidad de cambio para los taxa analizados con respecto a sus ancestros más recientes y al tiempo de divergencia, así como una estructuración geográfica de los clados obtenidos que se atribuye al CNF. Adicionalmente, se sugiere que los linajes tienen adaptaciones a nichos ecológicos similares a sus ancestros. No obstante, en algunos subclados se proponen altos valores de CNF que reflejan el endemismo de varios linajes en México y Sudamérica. Adicionalmente, con base en los resultados de los análisis filogenéticos se proponen cambios en la delimitación taxonómica de algunos grupos infragenéricos. En conclusión, se encontró una tendencia a mantener niveles intermedios de CNF en la historia evolutiva de *Mimosa*, que refleja su gran riqueza de especies.

Palabras clave: Biogeografía, Cronograma, Ecología, Estados ancestrales, *Mimosa*, Taxonomía, Sistemática Filogenética.

Abstract

The genus *Mimosa* comprises 615 species distributed in different ecological niches with variable precipitation regimes and altitudinal gradients ranging from sea level to 3500 m. It's distributed mainly in the Americas (92%), Africa (including Madagascar) and Asia (8%). It is taxonomically classified in the family Leguminosae, subfamily Caesalpinioideae, tribe Mimoseae and is part of the "Mimosa clade" together with the genus *Adenopodia* and *Piptadenia*. According to Barneby's 1991 review of the genus in the Americas, the genus comprises five sections: 1) *M. sect. Mimadenia*, 2) *M. sect. Batocaulon*, 3) *M. sect. Habbasia*, 4) *M. sect. Calothamnus* and 5) *M. sect. Mimosa*.

Therefore, this study was performed with the aims to integrate taxonomic and phylogenetic advances of other members of Mimoseae related to the genus *Mimosa*, to estimate divergence times, to know the morphological ancestral states of selected characters, to clarify the phylogenetic relationships of the species of the genus *Mimosa* at the infrageneric level and to make a taxonomic proposal. In addition, the values of phylogenetic niche conservatism (PNC) and geographic dispersal limitation (DL) are explored. For this purpose, branch length was evaluated and theoretical models of evolutionary diversification, divergence times and reconstruction of morphological ancestral states were employed to explain their ecological diversity.

In accordance with the aims of this work, was carried out an integration of taxonomic and phylogenetic advances of 14 genera (including *Mimosa*) of the tribe Mimoseae, corresponding to the Clades: Mimosa, Parkia and Stryphnodendron, including the genus *Lachesiodendron*, previously known as the Piptadenia Group, proposed by Lewis & Elias in 1981. A phylogenetic hypothesis based on a sampling of the entire group is shown here, since there is no phylogenetic analysis to date that includes representatives of all recognized genera within the Piptadenia Group, without focusing on a particular genus. It also contributes to the clarification of their relationship with other members of the tribe Mimoseae (*Acacia* subg. *Aculeiferum* and *Acacia* subg. *Phyllodineae*), the latter, allowing to test Guinet's palynological hypotheses proposed in 1969 and 1990. The discussion of the results of a phylogenetic hypothesis under these criteria, contributes to understand the possible causes of taxonomic and phylogenetic problems among members of the Piptadenia Group and to propose strategies to help resolve them in the future.

In addition, based on molecular phylogenies, their taxonomic classification and geographic distribution range, 126 species of *Mimosa* were selected from the *trnD₂-trnT* and *rpS16* chloroplast DNA regions plus 19 morphological characters with which Bayesian Inference and Maximum Likelihood phylogenetic analyses were performed, as well as a molecular clock analysis and the reconstruction of ancestral states of eight morphological characters that were selected to represent binary and multistate characters evaluated in the data matrix, those that presented less ambiguity in their coding and with a high value in the taxonomic classification of *Mimosa* and grouping of monophyletic clades were chosen: 1) leaf nectaries, 2) brachyblasts, 3) stamens, 4) staminodes, 5) flower type, 6) inflorescence type, 7) fruit dehiscence, and 8) fruit shape. The results suggest that *Mimosa* is closely related to the genera *Adenopodia* and *Piptadenia*, with an American origin during the late Oligocene and with recent diversification and numerous lineages in Mexico and South America, especially after the Pliocene and up to the present. Reconstruction of ancestral states revealed the tendency of the most recently diverged species to reduce floral parts and to retain, in some cases, plesiomorphic states of morphological characters. In general, a low probability of change was observed for the analyzed taxa with respect to their most recent ancestors and divergence, as well as a geographic structuring of the obtained clades that is attributed to the PNC. In addition, it is suggested that the lineages have adaptations to ecological niches similar to their ancestors. However, in some subclades high PNC values are proposed that reflect the endemism of several lineages in Mexico and South America. Additionally, based on the results of the phylogenetic analyses, changes in the taxonomic delimitation of some infrageneric groups are proposed. In conclusion, we found a tendency to maintain intermediate levels of PNC in the evolutionary history of *Mimosa*, reflecting its great species richness.

Keywords: Ancestral states, Biogeography, Chronogram, Ecology, *Mimosa*, Taxonomy, Phylogenetic Systematics.

Capítulo 1. INTRODUCCIÓN

Recientemente, se ha propuesto una nueva clasificación de la familia Leguminosae Juss., que incluye seis subfamilias (LPWG 2017), para las que se sugiere un origen casi simultáneo (Koenen *et al.* 2020). Esta nueva clasificación se basa en una filogenia realizada con secuencias de la región codificante del gen *maturasa K* del cloroplasto (*matK*), la más utilizada hasta ahora para la familia en la que se representan 698 de 765 géneros reconocidos y ca. 19 % de las especies (3696 de 19581). La nueva circunscripción de la subfamilia Caesalpinioideae DC. incluye 163 géneros y ca. 4680 especies, de los cuales, la nueva circunscripción de la tribu Mimoseae Bronn comprende 100 géneros con ca. 3510 especies (Bruneau *et al.* 2024; Queiroz *et al.* 2024). La reciente circunscripción de la tribu Mimoseae (Queiroz *et al.* 2024), coincide con los límites de la antigua subfamilia Mimosoideae DC., y anteriormente se reconocían varios grupos informales, entre ellos el Grupo Piptadenia propuesto por Lewis & Elias (1981) cuyo origen se estima en 40-25 m.a. (Sauter 2019). Sin embargo, en la actualidad de acuerdo con Queiroz *et al.* (2024), para la tribu Mimoseae los grupos informales anteriormente propuestos por Lewis & Elias (1981), se reconocen como 18 clados, seis géneros monoespecíficos y un grado (Senegalia).

El género *Mimosa* L. estuvo hasta hace poco, incluido en el Grupo Piptadenia propuesto por Lewis & Elias (1981). El grupo Piptadenia se caracteriza por presentar asociaciones polínicas de 4-28 granos y el extremo apical del estilo atenuado con un pequeño estigma poriforme, así como por el número básico de cromosomas $x=13$ (Luckow *et al.* 2000). De acuerdo con Ringelberg *et al.* (2022), lo que tradicionalmente hasta hace poco era reconocido como el Grupo Piptadenia, se encuentra dividido ahora en tres clados y un género monoespecífico: 1) clado *Mimosa*, 2) clado *Parkia*, 3) clado *Stryphnodendron* y de forma aislada el género monotípico *Lachesiodendron* (Ribeiro *et al.* 2018) como no resuelto. El grupo Piptadenia comprende en la actualidad 14 géneros: 1) *Adenopodia* C.Presl., 2) *Anadenanthera* Speg., 3) *Gwilymia* A.G. Lima, Paula-Souza & Scalón, 4) *Lachesiodendron* (Kunth) P.G. Ribeiro, L.P. Queiroz & Luckow, 5) *Marlimorimia* L.P. Queiroz, L.M. Borges, Marc.F. Simon & P.G. Ribeiro 6) *Microlobius* C. Presl., 7) *Mimosa*, 8) *Naiadendron* A.G. Lima, Paula-Souza & Scalón, 9) *Parapiptadenia* Brenan, 10) *Parkia* R.Br., 11) *Piptadenia* Benth., 12) *Pityrocarpa* (Benth.) Britton & Rose, 13) *Stryphnodendron* Mart. y 14) *Vachellia* Wight & Arn.

Análisis filogenéticos recientes (Ringelberg *et al.* 2022; Borges *et al.* 2024a; este estudio) señalan a *Adenopodia* como el género más cercano a *Mimosa*. El género *Mimosa* ha sido ampliamente confirmado como un grupo monofilético en estudios filogenéticos recientes (Bessega *et al.* 2008; Savassi-Coutinho 2009; Simon 2008; Bessega & Fortunato 2011; Särkinen *et al.* 2011; Simon *et al.* 2011; Santos-Silva 2013; Velázquez-Castañeda 2019) y su origen se estima en 28-25 m.a., siendo un género con diversificación reciente (Simon *et al.* 2011).

El presente estudio se enfoca principalmente en proponer una nueva hipótesis filogenética de los clados no resueltos hasta ahora, apoyada sólidamente por un mayor número de especies analizando nuevos datos de ADN del cloroplasto y caracteres morfológicos. Se incluye un muestreo de especies considerando las secciones taxonómicas de *Mimosa* propuestas por Barneby (1991) y su de distribución a nivel mundial. De manera adicional, se estimaron los tiempos de divergencia de los clados obtenidos, y se realizó la reconstrucción de estados ancestrales para ocho caracteres morfológicos de los 19 incluidos en los análisis filogenéticos. Estos ocho caracteres fueron elegidos para representar estructuras de ramas, hoja, flor y fruto, para los que fueron seleccionados caracteres binarios y multiestado de los cuales se consideraron aquellos que presentaban menor ambigüedad en su codificación y con un alto valor en la clasificación taxonómica de *Mimosa* y agrupación de clados monofiléticos. Con base en los resultados, se propone una nueva delimitación taxonómica infragenérica del género *Mimosa*.

Capítulo 2. MARCO TEÓRICO

Mimosa es el quinto genero más grande de las leguminosas (Koenen *et al.* 2013). No obstante, los análisis filogenéticos y los cronogramas basados en inferencia bayesiana han recuperado ampliamente al género como un grupo originado a finales del Oligoceno a partir de un solo ancestro en el continente americano. Sin embargo, las relaciones de parentesco entre muchas de sus especies no han sido resueltas o son desconocidas, incluyendo los tiempos de divergencia y la reconstrucción de estados ancestrales se ha limitado a la optimización de caracteres morfológicos sobre arboles filogenéticos basados solo en datos moleculares (Simon *et al.* 2011; Santos-Silva *et al.* 2013). Un análisis filogenético es una

técnica utilizada para estudiar la historia evolutiva entre especies basada en sinapomorfias para realizar la construcción de una filogenia que representa la historia evolutiva de los organismos y las relaciones de parentesco entre ellos. Adicionalmente, los cronogramas son una representación temporal de esta filogenia, en la que se incorporan estimaciones de los tiempos de divergencia entre los grupos, basándose en técnicas de reloj molecular que incorporan modelos matemáticos de distintos tipos de reloj molecular, divergencia y de los datos empleados que pueden ser moleculares, morfológicos y de fósiles. Por otro lado, la reconstrucción de estados morfológicos ancestrales busca inferir las características físicas de los ancestros comunes de un grupo en una filogenia o un cronograma a partir de los estados morfológicos de sus descendientes. Todas estas técnicas normalmente están matemáticamente construidas con inferencias bayesianas como una herramienta estadísticamente poderosa que permite modelar estos procesos de forma probabilística, integrando la incertidumbre en las estimaciones y proporcionando intervalos de confianza en los resultados obtenidos.

Los análisis filogenéticos realizados hasta ahora evidencian la necesidad de nuevos estudios que aclaren las relaciones de parentesco y la clasificación taxonómica del género *Mimosa*, con base en el reconocimiento de grupos monofiléticos. Asimismo, sugieren ampliar la investigación sobre la evolución de los caracteres morfológicos, incorporándolos en el estudio de las relaciones filogenéticas, para reconstruir los estados ancestrales e integrar estos hallazgos en un cronograma mediante técnicas de reloj molecular. Debido a la estrecha relación de *Mimosa* con los géneros *Adenopodia* y *Piptadenia* y otros géneros de la tribu Mimoseae, en este trabajo se consideró relevante resumir e integrar los avances taxonómicos y filogenéticos de los clados: *Mimosa*, *Parkia* y *Stryphnodendron* incluyendo al género *Lachesiodendron* (Grupo *Piptadenia*), así como su relación con otros miembros de Mimoseae. Se realizó una propuesta taxonómica de varios grupos infragenéricos de *Mimosa* en la clasificación actual de Barneby (1991), basada en una filogenia generada con los marcadores de ADN del cloroplasto *trnD₂-trnT* y *rpS16*, así como 19 caracteres morfológicos y en forma adicional se estimaron los tiempos de divergencia de los clados obtenidos. Asimismo, utilizando por primera vez un cronograma, se planteó el objetivo de proponer los estados ancestrales de los siguientes caracteres 1) nectarios foliares, 2) braquiblastos, 3) estambres, 4) estaminodios, 5) tipo de flor, 6) tipo de inflorescencia, 7) dehiscencia del fruto y 8) forma del fruto. Adicionalmente, en este estudio se calcularon las

probabilidades de estado de los caracteres para 18 ancestros (nodos) seleccionados con base en los cambios en el estado de los caracteres y los grupos taxonómicos reconocidos. Se indican hipotéticamente los momentos de cambio de estado de los caracteres y se sugieren series de transformaciones, tendencias evolutivas o ventajas adaptativas para los caracteres y especies evaluadas. Las tendencias evolutivas se evalúan, por primera vez, para los caracteres: braquiblastos, estaminodios, dehiscencia del fruto y forma del fruto.

2.1. La familia Leguminosae

Las Leguminosae (Fabaceae) son la tercera familia de angiospermas más diversas que existen y son uno de los linajes más exitosos de plantas. Poseen una amplia distribución mundial, alto valor ecológico y son de gran importancia económica (LPWG 2013; Bruneau *et al.* 2024). Con cerca de 800 géneros y más de 22.000 especies (LPWG 2023), son la tercera familia de angiospermas más grande en número de especies después de Asteraceae Bercht. & J. Presl y Orchidaceae Juss. Las leguminosas incluyen un amplio conjunto de cultivos alimentarios económicamente importantes que proporcionan fuentes altamente nutritivas de proteínas vegetales y micronutrientes, que pueden beneficiar enormemente la salud humana (Bruneau *et al.* 2024).

2.1.1. Estudios filogenéticos y taxonómicos de la familia Leguminosae

En la actualidad el ordenamiento al interior de la familia Leguminosae se ha visto modificado y la clasificación tradicional en tres subfamilias ha aumentado en los últimos años, duplicando su número a seis subfamilias, con base en los clados resultantes de la filogenia publicada para la familia por el Grupo de Trabajo de Filogenia de las Leguminosas [Legume Phylogeny Working Group] (LPWG 2017). Este grupo propuso una nueva clasificación en el año 2017, en la que se ampliaba la circunscripción de la subfamilia Caesalpinioideae, la cual contenía a la tradicional subfamilia Mimosoideae, como el “Clado Mimosoide” (incluyendo al género *Mimosa*); a su vez, cuatro nuevas subfamilias fueron segregadas de la tradicional subfamilia Caesalpinioideae: Cercidoideae LPWG, Detarioideae Burmeist., Dialioideae LPWG y Duparquetioideae LPWG; por último, la subfamilia Papilionoideae DC., no sufrió cambios de circunscripción en esta propuesta de

clasificación (LPGW 2017). Para estas seis subfamilias ahora reconocidas en la familia se sugiere un origen casi simultáneo (Koenen *et al.* 2020). La nueva clasificación se fundamenta en un análisis filogenético basado en secuencias de *matK* del cloroplasto. En este estudio, se incluyen 698 de los 765 géneros reconocidos, así como cerca del 19 % de las especies (3696 de 19581). Esta región ha sido lo suficientemente variable para producir clados bien soportados (Wojciechowski *et al.* 2004) y, con ellos, una nueva delimitación taxonómica de las subfamilias de Leguminosae (LPWG 2017; Koenen *et al.* 2020). De manera adicional, la familia de las leguminosas ha sido objeto de estudios filogenómicos, que han llevado a esta nueva clasificación de las tres subfamilias reconocidas por DeCandolle en 1825 a seis subfamilias (LPWG 2017).

La clasificación a nivel de tribu y géneros, en especial dentro del “Clado Mimosoide”, contuvo todos los géneros previamente asignados a la subfamilia Mimosoideae más el género *Chidlowia* Hoyle, (Manzanilla & Bruneau 2012; LPGW 2017), reflejando la dificultad para delimitar la separación formal de este clado debido al alto grado de homoplasia morfológica. Este clado, contiene todas las Leguminosae con flores radialmente simétricas. De forma práctica, manifiesta la clara necesidad de un reordenamiento en especial de esta nueva circunscripción. Por lo anterior, el conocimiento de la historia evolutiva en mimosoideas es importante para entender su diversidad, especialmente en géneros que reflejan una alta riqueza en número de especies como *Acacia* Mill. s. str. (1000+ spp., Murphy *et al.* 2010), *Mimosa* (615 spp., Borges *et al.* 2024a) y el género *Inga* Mill. (300 spp., Elias 1974; Lewis & Elias 1981; Iganci *et al.* 2024).

2.1.2. Tiempos de divergencia en la familia Leguminosae

Los análisis filogenéticos con base en los marcadores de ADN del cloroplastidial (Lavin *et al.* 2005), *matK* y el gen de la subunidad grande de la ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa/oxigenasa (*rbcL*), y 36 genes nucleares (Koenen *et al.* 2021), acerca del origen y diversificación de la familia Leguminosae y respaldados por el registro fósil, concluyen la rápida diversificación y el origen de la familia 1-2 m.a. antes o después de la extinción masiva del límite del Cretácico-Paleógeno provocada por el impacto de un asteroide en la península de Yucatán, México (evento K-Pg); y que resultó en una importante rotación de la biota de la Tierra, incluida la extinción de los dinosaurios no aviares hace 66 m.a., lo que

data el origen de la familia aproximadamente 68-64 m.a. Estos resultados coinciden con el fósil más antiguo de vainas y folíolos de Colorado datado en 65.35 m.a. perteneciente al Paleoceno temprano (Lyson *et al.* 2019). El evento K-Pg determinó en parte significativa la composición de la biota moderna, porque muchos linajes que tuvieron éxito tras el evento de extinción masiva se mantuvieron abundantes y diversos a lo largo del Cenozoico hasta el presente incluyendo las Leguminosas (Koenen *et al.* 2021).

2.2. Subfamilia Caesalpinioideae

La subfamilia Caesalpinioideae es la segunda subfamilia más grande de leguminosas (Leguminosae). Es un grupo de importancia ecológica y económica formado principalmente por plantas perennes leñosas que se presentan en forma árboles, lianas, arbustos y hierbas, principalmente sus especies tienen hojas bipinnadas y son muy diversas en la morfología de las flores y los frutos, tienen una distribución global, presentándose en todos los continentes excepto la Antártida (Bruneau *et al.* 2024).

2.2.1. Estudios filogenéticos y taxonómicos de la subfamilia Caesalpinioideae

El clado de la subfamilia Caesalpinioideae ha sido objeto de algunos estudios para esclarecer las relaciones de parentesco entre sus géneros (Manzanilla & Bruneau 2012; Júnior & Santos-Silva 2019; Koenen *et al.* 2020; Ringelberg *et al.* 2022; Bruneau *et al.* 2024). La reciente y nueva clasificación de la subfamilia Caesalpinioideae comprende once tribus, algunas nuevas y otras que han sido restablecidas en este rango: Caesalpinieae Rchb., Cassieae Bronn, Campsiandreae LPWG, Ceratonieae Rchb., Dimorphandreae Benth., Erythrophleae LPWG, Gleditsieae Nakai, Mimoseae Bronn, Pterogyneae LPWG, Schizolobieae Nakai y Sclerolobieae Benth. & Hook. (Bruneau *et al.* 2024). La nueva circunscripción de la subfamilia Caesalpinioideae incluye 163 géneros y ca. 4680 especies. Dentro de esta subfamilia, se ubica la antigua subfamilia Mimosoideae (el Clado Mimosoide de LPWG 2017). En la tradicional subfamilia Mimosoideae, Bentham (1875) reconoció seis tribus: Acacieae, Adenanthereae, Eumimoseae [=Mimoseae], Ingeae, Parkieae y Piptadenieae y, aunque su sistema a nivel de tribu fue muy relevante en el pasado, ha sufrido modificaciones, ya que no refleja las relaciones evolutivas para considerarlo como un sistema de clasificación estable (Luckow *et al.* 2003). En la nueva clasificación de la

subfamilia Caesalpinioideae, las Mimosoideae cambian de rango y se reconocen como la tribu Mimoseae con una nueva circunscripción (Bruneau *et al.* 2024; Queiroz *et al.* 2024).

2.2.2. Tiempos de divergencia de la subfamilia Caesalpinioideae

Con base en las filogenias de leguminosas calibradas en el tiempo, se ha sugerido anteriormente que las Caesalpinioideae tienen su origen en del periodo Paleógeno, a principios de la época del Paleoceno, comenzaron a diversificarse aproximadamente hace aproximadamente unos 58 m.a. (Koenen *et al.* 2021). Por lo tanto, las Caesalpinioideae se han diversificado a lo largo del Cenozoico y ahora comprenden elementos diversos, abundantes y, a veces, dominantes en todos los principales biomas tropicales de tierras bajas, incluidos los bosques tropicales, las sabanas y los bosques estacionalmente secos (Bruneau *et al.* 2024). Esta estimación de los tiempos de divergencia de la subfamilia basada en las filogenias moleculares, coincide con el registro fósil del Paleoceno. El registro fósil que se conoce son hojas bipinnadas de Colombia. Estos fósiles indican que las primeras especies en diversificar, correspondientes a Caesalpinioideae, fueron un elemento abundante en los primeros bosques neotropicales del Paleoceno (Wing *et al.* 2009; Herrera *et al.* 2019).

2.3. Tribu Mimoseae

La tribu Mimoseae, tal como se ha circunscrito recientemente (Queiroz *et al.* 2024), coincide con el concepto de la tradicional subfamilia Mimosoideae en sentido antiguo, morfológicamente definida por un síndrome de rasgos morfológicos que incluye hojas bipinnadas, en su mayoría con nectarios extraflorales especializados, flores relativamente pequeñas generalmente agrupadas en inflorescencias frecuentemente organizadas en cabezuelas o espigas densas, corola con estivación valvada, estambres relativamente largos y vistosos como la parte más conspicua de las flores, granos de polen frecuentemente agrupados en políades y semillas generalmente con pleurograma. Esta nueva circunscripción taxonómica para la tribu, presenta una distribución pantropical, con algunas especies que se extienden a regiones templadas y cálidas de América del Norte y Asia, y a regiones extratropicales de América del Sur, África meridional y Australia (Queiroz *et al.* 2024).

2.3.1. Estudios filogenéticos y taxonómicos de la tribu Mimoseae

Hasta hace poco, se encontraban, grupos a nivel de tribu, con problemas de delimitación y en espera de esclarecer sus relaciones de parentesco; en particular, aquellos del Clado Mimosoide (Caesalpinioideae: Clado Mimosoide), que agrupaba a las especies de la tradicional subfamilia Mimosoideae más el género *Chidlowia* (Manzanilla & Bruneau 2012; LPWG 2017). Este clado se mostraba anidado dentro de las Caesalpinioideae, debido probablemente al alto grado de homoplasia morfológica. Sin embargo, en la reciente clasificación de la subfamilia Caesalpinioideae Bruneau *et al.* (2024), reconocen a la tribu Mimoseae equivalente a la subfamilia Mimosoideae.

Anteriormente, la circunscripción de la tribu Mimoseae (Elias 1981; Lewis & Elias 1981; Luckow 2005) comprendía la fusión de las tribus Eumimoseae, Piptadenieae y Parkieae de Benthham (1875), donde se fueron establecidos 14 grupos informales, entre ellos el Grupo Piptadenia. Estudios filogenéticos y morfológicos revelan a la tradicional tribu Mimoseae como parafilética y estrechamente relacionada con algunos miembros de las tribus Acacieae Dumort. (*Acacia* subg. *Aculeiferum* y *Acacia* subg. *Phyllodineae*) e Ingeae, incluyendo a los miembros del Grupo Piptadenia (Guinet 1969; Polhill *et al.* 1981; Luckow *et al.* 2000; 2003; Sulaiman *et al.* 2003, Simon *et al.* 2016, Ribeiro *et al.* 2018). La reciente circunscripción ampliada de la tribu Mimoseae propuesta por Queiroz *et al.* (2024), incluye actualmente 100 géneros y 3510 especies.

La reconstrucción de estados ancestrales de caracteres morfológicos todavía ha sido poco estudiada en la tribu Mimoseae (León & Gómez-Acevedo 2018; Souza *et al.* 2022), y se ha limitado, en la mayoría de los casos, a hipótesis morfológicas basadas en pocos caracteres, debido a que muchos de sus géneros con frecuencia muestran homoplasia y es difícil elegir caracteres que sean homólogos al optimizarse en árboles filogenéticos.

2.4. Clados: Mimosa, Parkia y Stryphnodendron, incluido el género *Lachesiodendron* (Grupo Piptadenia)

Recientemente, un estudio filogenómico publicado por Ringelberg *et al.* (2022), basado en 997 genes nucleares, incluye lo que anteriormente se conocía como el Grupo Piptadenia y resuelve las relaciones entre géneros, resultando en el reconocimiento de tres clados: clado Mimosa (*Adenopodia*, *Mimosa* y *Piptadenia*), clado Parkia (*Anadenanthera*, *Parkia* y *Vachellia*) y clado Stryphnodendron (*Gwilymia*, *Marlimorimia*, *Naiadendron*, *Parapiptadenia*, *Pityrocarpa* y *Stryphnodendron*), de manera teórica se ubica al género *Microlobius* dentro del clado Stryphnodendron y en forma aislada al género monotípico *Lachesiodendron* (Ribeiro *et al.* 2018).

El grupo Piptadenia (ahora clados Mimosa, Parkia y Stryphnodendron, incluyendo al género *Lachesiodendron*) y otros grupos informales de la tribu Mimoseae, continúan sin asignación a una categoría taxonómica formal (Luckow *et al.* 2003; Sulainman *et al.* 2003). Sin embargo, su definición es útil para plantear, en algunos casos, preguntas de investigación sobre taxonomía, morfología y relaciones de parentesco, ya que comparten una combinación de atributos morfológicos.

De acuerdo con Sauter (2019), el origen del Grupo Piptadenia se estima en 40-25 m.a. Este grupo incluye hierbas, arbustos (a veces trepadores) y árboles inermes o armados con aguijones; eje de la hoja con nectarios de formas variadas o ausentes; flores sésiles o cortamente pediceladas, arregladas en capítulos, en espigas o racimos, los pétalos y los estambres fusionados o libres. Se caracteriza principalmente por presentar el polen agrupado en asociaciones de 4-28 granos y el extremo apical del estilo atenuado con un pequeño estigma poriforme (Lewis & Elias 1981), así como por el número básico de cromosomas $x=13$ (Luckow *et al.* 2000). La delimitación de los grupos informales se basa en unos pocos caracteres distintivos (Lewis & Elias 1981; Luckow *et al.* 2000); sin embargo, algunos de estos caracteres pueden ser variables y compartidos entre varios de los grupos de la tribu Mimoseae, por lo que probablemente sean homoplásicos.

Guinet (1969, 1990) con base en las similitudes del polen entre los géneros *Acacia* Mill. y *Piptadeniopsis* Burkart, planteó la hipótesis de la existencia de dos linajes en *Acacia*, cada uno derivado independientemente de las Mimoseae, donde *Acacia* subg. *Aculeiferum* y *Acacia* subg. *Phyllodineae* se relacionan con el Grupo Piptadenia. Sin embargo, en las filogenias de *Acacia* (Murphy *et al.* 2000; 2010), no se han incluido suficientes representantes del Grupo Piptadenia para corroborar su relación con algunos miembros de la tribu Acacieae. En particular, *Acacia* subg. *Aculeiferum* ha sufrido cambios en su delimitación taxonómica, con la segregación de varios géneros como: *Acaciella* Britton & Rose (Rico-Arce & Bachman 2006), *Mariosousa* Seigler & Ebinger (Seigler *et al.* 2006b), *Parasenegalia* Seigler & Ebinger, *Pseudosenegalia* Seigler & Ebinger (Seigler *et al.* 2017) y *Senegalia* Raf. (Seigler *et al.* 2006a). Por lo anterior, el subgénero *Aculeiferum*, en su circunscripción actual, se ubica como un grupo relacionado con el Grupo Piptadenia y es incluido en este trabajo.

2.5. Género *Mimosa*

Se distribuye principalmente en América donde se presentan ca. del 92% de sus especies (Barneby 1991; Grether 2000; Simon *et al.* 2011; Grether & Steinmann 2014), el resto se encuentra en África, incluyendo Madagascar y en Asia (Lewis *et al.* 2005). Se extiende entre las latitudes de 45°N a 38°S y en altitudes que van desde 0 a 3,500 m (Barneby 1991; Grether *et al.* 2015). Las especies de *Mimosa* pueden crecer en diferentes tipos de vegetación como: selvas, sabanas, bosques, matorrales, desiertos y praderas (Simon *et al.* 2011). Presenta diversas formas biológicas: hierbas anuales o bianuales, sufruticosas, erectas, rastreras o decumbentes; arbustos erectos, trepadores o decumbentes, lianas y árboles (Grether *et al.* 1996, 2015; Grether 2023; Borges *et al.* 2024a). Las flores se pueden agrupar en espigas, en racimos o en capítulos globosos o subglobosos, mientras que el fruto, conocido como legumbre, mantiene siempre el margen persistente como caracter diagnóstico y puede presentar un número variable de artejos (craspedio) o mantener las valvas enteras (Grether *et al.* 1996). Muchas especies de *Mimosa* son económica y socialmente importantes, ya que se utilizan en reforestación, forraje de caprinos, plantas medicinales, fuente de leña y se han reportado como plantas melíferas (Grether & Camargo-Ricalde 1993; Simon *et al.* 2011; Pérez-Morfi *et al.* 2024). Su capacidad de fijar nitrógeno y crecer rápidamente, las hacen plantas importantes para el suelo y la

conservación ecológica (Bontemps *et al.* 2016) además de su asociación con hongos micorrízicos arbusculares (Chimal-Sánchez *et al.* 2019).

2.5.1. Estudios taxonómicos de *Mimosa*

El género *Mimosa* fue ubicado tradicionalmente por más de 200 años en la subfamilia Mimosoideae, pero actualmente se ubica dentro de la nueva circunscripción de la subfamilia Caesalpinioideae, en la tribu Mimoseae (Bruneau *et al.* 2024). En esta nueva clasificación, la tribu Mimoseae también tiene una nueva circunscripción, que incluye a todos los géneros de la antigua subfamilia Mimosoideae y al género *Chidlowia* (Queiroz *et al.* 2024). Dentro de la tribu Mimoseae, *Mimosa* forma parte del previamente reconocido Grupo Piptadenia (Lewis & Elias 1981; Lewis *et al.* 2005) o clado Mimosa de acuerdo con Ringelberg *et al.* (2022).

Jobson & Luckow (2007), señalan en sus análisis filogenéticos, que *Piptadenia* se distingue de *Mimosa* sólo por plesiomorfías, como la presencia de una glándula apical en la antera y las legumbres con dos valvas enteras compartidas con otros piptadenioides. Simon *et al.* (2016), sugieren que la presencia de aguijones es una sinapomorfía, pero también podría ser un estado ancestral compartido, que relacione filogenéticamente a estos dos géneros. Sin embargo, recientemente se ha señalado la estrecha relación de *Adenopodia* con *Mimosa*, e incluso se reconoce como un género más cercano a *Mimosa* que *Piptadenia* (Ringelberg *et al.* 2022).

El género *Mimosa* fue descrito por Lineo (1753) y más tarde fue dividido por Willdenow (1805) en cinco géneros: *Inga* Mill., *Mimosa*, *Schrankia* Willd., *Desmanthus* Willd. y *Acacia* Mill. Barneby (1991) en su revisión taxonómica de las especies americanas de *Mimosa*, incluye al género *Schrankia* como parte del género *Mimosa* y lo clasifica a nivel infragenérico como la serie *Quadrivalves*. Estimaciones recientes indican que existen ca. 615 especies de *Mimosa* (Sauter 2019; Jordão *et al.* 2021; Borges *et al.* 2024a).

Desde tiempos de Lineo (1753) y hasta ahora, la taxonomía del género en el continente americano ha sido muy estudiada (Atahuachi & Hughes 2006; Barneby 1985a, 1985b; 1986; 1991; Bässler 1998; Bentham 1842, 1865, 1875; Borges & Medeiros 2016; Borges *et al.* 2017; Britton & Rose 1928; Dutra & Garcia 2013; Glazier & Mackinder 1997; González-Medrano 1982; Grether 1978, 1981, 1987, 1990, 1997, 2000, 2001, 2023; Grether & Barneby 1987; Grether & Camargo-Ricalde 1993; Grether & Martínez-Bernal 1996; Grether & Steinmann 2014; Grether & Simon 2018; Grether *et al.* 1996; 2007; Isely 1971; Jordão *et al.* 2021; León *et al.* 2015; López-Mendoza *et al.* 2018; Martínez-Bernal & Grether 2006; Martínez-Bernal *et al.* 2008; Mendes *et al.* 2021; Morales *et al.* 2020; Parfitt & Pinkava 1978; Robinson 1898; Santos-Silva & Ferreira 2008; Santos-Silva 2013; Schmidt *et al.* 2016, 2019; Turner 1994a, 1994b; Vincent *et al.* 2018). El conocimiento taxonómico del género en el Viejo Mundo incluye los trabajos de Brenan, 1955, 1959; Brenan & Brummitt 1970; y Oliver 1871, en África; de Gamble 1920, en la India y el de Villiers del 2002 en Madagascar.

Barneby (1991), hizo una revisión taxonómica del género *Mimosa* para el continente americano, que incluye 477 especies clasificadas en cinco secciones: 1) *M. sect. Mimadenia*, 2) *M. sect. Batocaulon*, 3) *M. sect. Habbasia*, 4) *M. sect. Calothamnus* y 5) *M. sect. Mimosa*, divididas a su vez en 41 series y 37 subseries. Posteriormente, se han descrito nuevas especies bajo su sistema de clasificación y se han hecho algunos cambios nomenclaturales a nivel infragenérico, ya que Barneby (1991), dejó sin resolver algunos complejos de especies y la ubicación de diversos taxa en distintas secciones y series del género, colocando de manera provisional a varios taxa a nivel infragenérico en distintas secciones y series debido al desconocimiento de algunas estructuras completas como flores y frutos de muchos taxa. Sin embargo, los estudios filogenéticos juegan un papel muy importante para resolver diversos complejos de especies con problemas de delimitación taxonómica a nivel específico e infraespecífico (Velázquez-Castañeda 2019).

2.5.2. Estudios filogenéticos en *Mimosa*

La monofilia de *Mimosa* ha sido ampliamente confirmada en estudios filogenéticos recientes (Bessega *et al.* 2008; Savassi-Coutinho 2009; Simon 2008; Bessega & Fortunato 2011; Särkinen *et al.* 2011; Simon *et al.* 2011; Santos-Silva 2013; Velázquez-Castañeda 2019) y su origen se estima en 28-25 m.a., siendo un género con diversificación reciente (Simon *et*

al. 2011). Asimismo, diversos estudios filogenéticos (Jobson & Luckow 2007, Simon *et al.* 2016, Ribeiro *et al.* 2018), sugieren fuertemente la monofilia de *Piptadenia* s. str., después de segregar algunas especies a los géneros *Pityrocarpa* y *Lachesiodendron*.

La relación entre el género *Piptadenia* y *Mimosa* ha sido reconocida filogenéticamente (Jobson & Luckow 2007; Bessega & Fortunato 2011; Simon *et al.* 2011; LPWG 2013; Simon *et al.* 2016). Sin embargo, *Mimosa* es un género todavía poco estudiado en cuestiones de filogenia molecular, las filogenias realizadas a la fecha están basadas únicamente en ADN del cloroplasto (Bessega *et al.* 2008; Savassi- Coutinho 2009; Bessega & Fortunato 2011; Simon *et al.* 2011; Särkinen *et al.* 2011; Velázquez-Castañeda 2019) y no han resuelto las relaciones evolutivas de diversos linajes del género. Los resultados de las filogenias realizadas hasta ahora han concluido que *Mimosa* es un género monofilético, que *M. sect. Mimadenia* es la más tempranamente divergente y consideran a *M. sect. Batocaulon*, *M. sect. Habbasia*, *M. sect. Calothamnus* y *M. sect. Mimosa* como grupos parafiléticos. En análisis recientes (Ringelberg *et al.* 2022) se encuentra que *Adenopodia* es el género más cercano a *Mimosa*.

La filogenia más completa para *Mimosa*, publicada a nivel mundial por Simon *et al.* (2011) incluye un total de 259 especies (aproximadamente 50% del género), basada en la región del cloroplasto entre los genes *trnD₂-trnT*. Sin embargo, los resultados de este análisis no resuelven las relaciones de parentesco para muchas especies y se muestran como politomías, lo que puede deberse, en parte, a los complejos de especies existentes a lo largo de todo el género y en parte a la falta de profundidad en la exploración de caracteres moleculares, que contribuyan a esclarecer estas relaciones. La falta de claridad acerca de las relaciones de parentesco de las especies del género ha limitado la correcta ubicación taxonómica de diversas especies, bajo criterios morfológicos, en los que se basa la clasificación actual del género (Barneby 1991) y en la que se detectan problemas de traslape de caracteres, sinonimias y estatus taxonómico que revela la necesidad actual de una nueva delimitación de grupos infragenéricos de *Mimosa*.

Velázquez-Castañeda (2019), con base en las relaciones filogenéticas del género *Mimosa*, publicadas por Simon *et al.* (2011), realizó una filogenia de 58 especies de *Mimosa*,

utilizando los espaciadores intergénicos del cloroplasto: *trnD₂-trnT* y *rpS16* para un clado no resuelto constituido principalmente por especies mexicanas, perteneciente *M. sect. Batocaulon* y formado principalmente por miembros de las series *Acanthocarpae*, *Boreales* y *Distachyae*. Los resultados principales obtenidos en ese estudio, basados en un análisis bayesiano concatenado de las regiones del cloroplasto, sugieren una nueva delimitación taxonómica de estas series, la aceptación a nivel específico de cinco taxa y la reubicación de siete especies apoyada por las relaciones de parentesco.

No obstante, el resultado de cualquier análisis filogenético depende del tipo de análisis y de manera crítica de las características de las secuencias de ADN utilizadas. En la actualidad, se cuenta con una amplia gama de regiones para estudios filogenéticos, incluidas regiones codificantes y no codificantes de diferentes genes e incluso genomas completos (Glenn 2011; LPWG 2017). Esto significa que la elección de marcadores moleculares para estudios filogenéticos no es trivial y depende del nivel taxonómico del estudio y de la cantidad de variación de nucleótidos presente en diferentes marcadores (Soltis *et al.* 2004; Shaw *et al.* 2005). Las regiones de ADN que evolucionan rápidamente pueden ser ideales para los estudios a nivel de especie. Por el contrario, es poco probable que un marcador molecular adecuado para un estudio de categorías taxonómicas superiores proporcione suficiente variación para distinguir entre especies estrechamente relacionadas. Los genes de diferentes genomas pueden tener diferentes historias evolutivas y, por lo tanto, pueden producir árboles filogenéticos incongruentes que complican las inferencias de las relaciones entre especies (Wendel & Doyle 1998). Los genomas del cloroplasto y mitocondriales de las plantas se heredan por vía materna y, por lo tanto, no recuperan la historia evolutiva completa de un linaje diploide, en especial de grupos que se sabe que tienen especies poliploides como *Mimosa* (Morales *et al.* 2010, 2012, 2014, 2018). Por lo anterior, es común la combinación de loci de plastidios y datos morfológicos, para inferir filogenias de grupos complejos, asociados a procesos de poliploidía, hibridación, introgresión y reticulación (Wendel & Doyle 1998; Hughes *et al.* 2006).

2.5.3. Estimación de tiempos de divergencia y optimización de caracteres en *Mimosa*

Simon *et al.* (2011), estimaron el origen del género en 23.4 [16.8-33.5] m.a., en el continente americano y realizaron una optimización de algunos caracteres morfológicos, señalando la

evolución del nectario peciolar, la inflorescencia en capítulo o en espiga, las flores haplostémonas o diplostémonas, el número de lóbulos de la corola y el número de granos de polen por políada, concluyendo que la presencia de nectario peciolar, inflorescencias en espiga, flores diplostémonas, cinco lóbulos de la corola (pétalos) y políadas compuestas por ocho granos de polen, son estados ancestrales en *Mimosa*. Santos-Silva *et al.* (2013), optimizaron los tipos de tricomas de 35 especies sudamericanas de *Mimosa*, concluyendo que los tricomas no glandulares y no ramificados constituyen el estado ancestral del género. Ambos estudios revelan la gran complejidad y el alto grado de homoplasia en *Mimosa*.

Preguntas de Investigación

¿Cuáles son los avances en la delimitación taxonómica y en el conocimiento de las relaciones de parentesco entre los miembros de los clados: *Mimosa*, *Parkia* y *Stryphnodendron* incluyendo al género *Lachesiodendron* (Grupo Piptadenia) a la fecha?

¿Cuáles son los tiempos de divergencia de los clados obtenidos del género *Mimosa*?

¿Cuáles son los estados ancestrales de los caracteres morfológicos de *Mimosa*?

¿Cuál ha sido la evolución de caracteres morfológicos selectos, dentro de *Mimosa*?

¿Cuáles son las relaciones de parentesco de las especies del género *Mimosa* a nivel infragenérico?

¿Cuáles son las implicaciones taxonómicas del estudio filogenético de *Mimosa*?

¿Qué relación existe entre la diversificación en *Mimosa* con los modelos teóricos de diversificación evolutiva, los tiempos de divergencia y reconstrucción de estados ancestrales morfológicos?.

Hipótesis

Si se amplía el conjunto de datos de las regiones de ADN y el muestreo de las especies a analizar en este estudio filogenético, se obtendrá una mayor resolución de las relaciones de parentesco y en la estimación de tiempos de divergencia de las especies del género *Mimosa*.

Objetivo general

Esclarecer las relaciones filogenéticas de las especies del género *Mimosa* a nivel infragenérico con base en el análisis de nuevos datos del ADN y caracteres morfológicos selectos.

Objetivos específicos

Integrar los avances taxonómicos y filogenéticos de los clados: *Mimosa*, *Parkia* y *Stryphnodendron* incluido el género *Lachesiodendron* (Grupo Piptadenia), así como su relación con otros miembros de Mimoseae.

Obtener nuevos datos de secuencias de cloroplasto para las especies analizadas.

Estimar el tiempo de divergencia de las especies del género *Mimosa* analizadas y de los clados obtenidos.

Contribuir al conocimiento de la evolución de caracteres morfológicos de *Mimosa*.

Realizar una propuesta taxonómica a nivel infragenérico del género *Mimosa*, basada en el reconocimiento de grupos monofiléticos.

Evaluar la relación entre la diversificación en *Mimosa* y los niveles de CNF, los tiempos de divergencia y la reconstrucción de estados ancestrales morfológicos en los clados obtenidos.

Capítulo 3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Clados Mimosa, Parkia y Stryphnodendron incluido el género *Lachesiodendron* (Grupo Piptadenia)

Búsqueda taxonómica y molecular: Se realizó una búsqueda bibliográfica de los cambios en la delimitación taxonómica de los clados: Mimosa, Parkia y Stryphnodendron incluyendo el género *Lachesiodendron* (Grupo Piptadenia) y de la circunscripción de sus géneros desde su establecimiento por Lewis & Elias (1981), considerando tratamientos taxonómicos, que incluyeron desde las descripciones originales de los miembros del Grupo Piptadenia en literatura especializada, hasta las propuestas más recientes de delimitación de este grupo. Asimismo, se revisaron plataformas como www.ipni.org, powo.science.kew.org y www.tropicos.org para corroborar la nomenclatura y estimar el número de especies actualmente reconocidas en cada uno de sus géneros. Para conocer las relaciones de parentesco entre estos géneros y otros miembros de la tribu Mimoseae, se revisaron análisis filogenéticos publicados previamente y se integraron los conocimientos de su historia taxonómica y sus relaciones filogenéticas a la fecha (Tabla 1).

Se hizo una búsqueda exhaustiva en GenBank (Benson *et al.* 2009), de las secuencias de ADN más utilizadas para todos los miembros actualmente reconocidos del Grupo Piptadenia (Tabla 2), con el objetivo de construir una matriz de datos moleculares y realizar un análisis de Inferencia Bayesiana, para el que se seleccionó la región *matK* del ADN del cloroplasto. Se eligieron 84 secuencias de los miembros del Grupo Piptadenia actualmente reconocidos y se incluyeron, además, secuencias de otros miembros de la tribu Mimoseae, representadas por los géneros: *Acacia*, *Acaciella*, *Albizia* Durazz., *Calliandra* Benth., *Calliandropsis* H.M. Hern. & P. Guinet, *Desmanthus*, *Inga*, *Leucaena* Benth., *Lysiloma* Benth., *Mariosousa*, *Parasenegalia*, *Pseudosenegalia* y *Neltuma* Raf., como grupo externo. Los números de acceso de las secuencias utilizadas se presentan en el Anexo 1.

Matriz de datos y análisis filogenéticos: La matriz de datos fue alineada manualmente siguiendo los criterios de Löhne & Borsch (2005). Se calculó el mejor modelo evolutivo de las secuencias usando el programa jModelTest 2.1.7. v20150530 (Darriba *et al.* 2012),

evaluando un total de 88 modelos. Se seleccionó el modelo: TVM+G bajo el criterio de Akaike (AIC). Se realizó un análisis de Inferencia Bayesiana con la matriz de datos de la región *matK*, en el programa MrBayes v3.3 (Ronquist & Huelsenbeck 2003), se calcularon 6,000,000 de generaciones y se obtuvieron valores de probabilidad posterior bayesiana (Alfaro & Holder 2006).

3.2. Estimación de tiempos de divergencia y reconstrucción de caracteres morfológicos ancestrales del género *Mimosa*

Muestreo de especies: Se preparó una lista de 88 taxa de *Mimosa*, representando las cinco secciones del género según la clasificación de Barneby (1991), su distribución geográfica global y los clados obtenidos a partir de las filogenias de *Mimosa* generadas por Simon *et al.* (2011) y Velázquez-Castañeda (2019). Se incluyen siete especies no analizadas previamente en un cronograma: *M. egregia* Sandwith, *M. pringlei* S.Watson, *M. puberula* Benth., *M. sotoi* R.Grether & V.W.Steinm., *M. grahamii* var. *grahamii* A.Gray, *M. turneri* Barneby y *M. albida* var. *strigosa* B.L. Rob. En particular, *M. sotoi* se describió después de Simon *et al.* (2011) y *M. puberula* no se había recolectada desde hacía más de 168 años y solo se conocía por el ejemplar tipo. También se incluyó un grupo externo de seis taxa correspondientes a los siguientes géneros: *Anadenanthera*, *Lachesiodendron*, *Piptadenia*, y *Stryphnodendron*, para poner a prueba la monofilia del género *Mimosa*.

Muestreo, extracción, amplificación y secuenciación del ADN/Datos moleculares: Se pesaron aproximadamente 20 mg de tejido de cada una de las muestras de folíolos obtenidos de especímenes de herbario o colectados en el campo y los secamos con gel de sílice. La lisis celular se llevó a cabo en morteros con N₂ líquido, añadiendo 10 mg de PVP40. Las muestras se trataron con un protocolo CTAB: Tris base 100 mM pH 7.5, NaCl 700 mM, EDTA 50 mM, pH 8.0; CTAB 2%. (Doyle & Doyle 1987) modificado en este estudio para extraer ADN total y el kit de extracción Dneasy Plant Mini-Kit (Quiagen, Valencia, California) de acuerdo con el protocolo del fabricante. Las regiones de ADN del cloroplasto *trnD₂-trnT* y *rpS16* se amplificaron mediante una reacción de PCR a un volumen total de 25 µL, utilizando una GoTaq® Green Master Mix 2X (Promega, Fitchburg, Wisconsin) y los *primers* reportados por Simon (2008) junto con un aditivo: Betaina 1,5mmol/L o BSA 0,4% (Tabla 3). Ochenta y seis secuencias de la región *trnD₂-trnT* se descargaron de GenBank

(Benson *et al.* 2009) de estudios anteriores. Para el presente estudio, se generaron ocho secuencias para la región *trnD₂-trnT* y 86 para la región *rpS16*, ocho taxa para esta última región se trataron como missing data (Anexo 2). Los productos de PCR, amplificados exitosamente, fueron purificados con ExoSap-IT (Thermo Fisher, Vilnius, Lituania) y secuenciados por LaNaBio, UNAM con un BigDye Terminator Kit 3.1 (Applied Biosystems) en un analizador de ADN ABIPRISM 3730xl.

Datos morfológicos: Se realizó una revisión directa de los ejemplares de herbario, así como de imágenes digitales de ejemplares de herbario para un total de 94 taxa, incluidas las especies de *Mimosa* analizadas y el grupo externo. Se verificó la identificación de los taxa analizados. En los herbarios digitales, los ejemplares tipo se visualizaron en: 1) Jstor (<https://plants.jstor.org/>) depositados en 42 herbarios y colecciones generales, 2) Archivo fotográfico de MEXU (<http://unibio.unam.mx/>), 3) La base de datos IBData (MEXU) (<https://www.ibdata.abaco3.org/web/webcontent/adminqueryfilter/queryfilter.php>), y 4) NY (<http://sweetgum.nybg.org/>). Se visitaron las colecciones de los siguientes herbarios 5) UAMIZ, 6) QMEX, 7) IEB y 8) MEXU (siglas según Index Herbariorum, Thiers 2021). La información de los especímenes analizados para obtener datos morfológicos se muestra en el Anexo 3. La nomenclatura de las especies analizadas se revisó de acuerdo con Barneby (1991), Tropicos: <https://www.tropicos.org>, International Plant Names Index: <https://www.ipni.org/> y literatura especializada.

Matrices de datos: Una vez obtenidas las secuencias, se editaron en el programa Sequencher versión 5.46. (Gene Codes Corporation 2016) para crear una secuencia consenso para cada taxón de las dos regiones amplificadas. Las secuencias editadas se exportaron en formato fasta al programa PhyDE v.0.997 (Müller *et al.* 2010) donde se alinearon manualmente siguiendo los criterios de Löhne & Borsch (2005) para construir una matriz de datos con ambas regiones de ADN del cloroplasto.

Basados en la revisión directa de los especímenes de herbario y de los ejemplares visualizados en formato digital, se seleccionaron 19 caracteres morfológicos. Estos caracteres fueron utilizados en el análisis filogenético combinado, y elegidos para representar estructuras del tallo, hoja, flor y fruto, considerando presencia o ausencia y

variación en *Mimosa* y otros mimosoides (Tabla 4) y se construyó una matriz de datos en el programa WinClada ASADO v.1.61 (Nixon 1999-2004). Esta matriz morfológica se concatenó con los caracteres moleculares y comprendió un total de 2639 caracteres (*trnD*-*trnT*: 1696; *rpS16*: 924; caracteres morfológicos: 19). Se seleccionaron ocho caracteres morfológicos para la reconstrucción de los estados ancestrales (Tabla 4). Estos últimos caracteres fueron elegidos para representar caracteres binarios y multiestado evaluados en la matriz de datos, se consideraron aquellos que presentaron menor ambigüedad en su codificación y con un alto valor en la clasificación taxonómica de *Mimosa* y agrupación de clados monofiléticos. Los alineamientos están disponibles en el Repositorio Digital Dryad (Velázquez-Castañeda *et al.* 2024).

Análisis filogenéticos, estimación de los tiempos de divergencia de los clados obtenidos y reconstrucción de los estados morfológicos ancestrales: Se calcularon los mejores modelos evolutivos de cada marcador molecular en el programa ModelFinder (Kalyaanamoorthy *et al.* 2017) bajo el criterio de información de Akaike (AIC). El modelo seleccionado para los datos moleculares fue GTR+G. Para los datos morfológicos se seleccionó el modelo Mk (Lewis 2001). Se realizó un análisis filogenético de inferencia bayesiana concatenada (morfolología + moléculas) bajo el enfoque de evidencia total (Kluge 1998) en el programa MrBayes v.3.3 (Ronquist & Huelsenbeck 2003) calculando 10000000 de generaciones y los valores de probabilidad posterior bayesiana.

De acuerdo con el análisis bayesiano combinado de los datos morfológicos y moleculares, se generó una estimación de los tiempos de divergencia de los clados obtenidos. Este análisis se utilizó como árbol de partida para realizar un análisis de reloj molecular bajo un modelo de reloj relajado no correlacionado con una distribución lognormal. Para la matriz de datos moleculares, se utilizó el modelo (GTR+I+G) con los siguientes parámetros BEAST: Shape=0,5730 y ucl.d.stdev=0,66 [0,54-0,79]. Se utilizó un modelo de nacimiento-muerte con una distribución uniforme para el árbol. Se utilizaron dos calibraciones basadas en Simon *et al.* (2011) con un intervalo de credibilidad del 95%. La primera para el nodo corona de todo el género *Mimosa* fue (18.0) 24.0 (30.6) m.a, y la segunda para el nodo corona de *M. sect. Mimadenia* fue de (10.1) 16.6 (23.6) m.a, con una distribución uniforme. Se realizaron dos búsquedas independientes, calculando 10000000 generaciones y el árbol

de máxima credibilidad de clados se calculó a partir de la muestra de árboles obtenidos utilizando la media en el paquete BEAST v.2.6.4 (Drummond & Rambaut 2007), tras excluir los árboles burn-in (20%).

El árbol de máxima credibilidad de clados con los tiempos de divergencia se utilizó para la reconstrucción de los estados ancestrales de los caracteres morfológicos. Se seleccionaron 18 nodos en función del cambio de estado de los caracteres analizado en las especies incluidas para inferir la probabilidad de los estados ancestrales mediante un proceso de búsqueda bayesiana en los nodos seleccionados, utilizando un modelo sin restricciones. Se calcularon 10000000 interacciones utilizando el programa BayesTraits (Pagel & Meade 2022).

Edición de cladogramas: Los cladogramas de cada análisis de reconstrucción fueron editados en Figtree v.1.4.3 (BEAST) para incluir el color de la rama de los estados de los caracteres. Los resultados de las reconstrucciones de los estados ancestrales se visualizaron en el programa R Studio (2020), con la ayuda de las siguientes librerías: *ape* (Paradis & Schliep 2019), *phangorn* (Schliep *et al.* 2017), y *phytools* (Revell 2012) con las que se obtuvieron los gráficos que incluyen la probabilidad de los estados de los caracteres para los nodos seleccionados y la probabilidad de incertidumbre de cada nodo. Los gráficos de probabilidad de cada nodo obtenidos en R Studio (2020) se combinaron con el cladograma obtenido en BEAST (Drummond & Rambaut 2007) para cada carácter utilizando el programa Photoshop 231.1.

3.3. Relaciones filogenéticas y taxonomía del género *Mimosa*

Selección de especies a estudiar: Se elaboró una lista de especies para el análisis filogenético, representando a las secciones del género, de acuerdo con la clasificación de Barneby (1991) y a los clados obtenidos en las filogenias de *Mimosa* realizadas por Simon *et al.* (2011) y Velázquez-Castañeda (2019). Se incluye, además, un grupo externo para poner a prueba la monofilia del género *Mimosa*.

Lista de especies a analizar: A continuación, se muestra la lista de especies para analizar, señalando el número de especies representadas y el porcentaje por sección, de acuerdo con su ubicación taxonómica, según Barneby (1991). Los nombres de los taxa y autoridades se reconocen con base en el International Plant Names Index (IPNI). Se señalan con * aquellas especies no incluidas en la estimación de tiempos de divergencia y reconstrucción de estados morfológicos ancestrales.

Grupo externo:

1. *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan
2. *Piptadenia buchtienii* Barneby
3. *Lachesiodendron viridiflorum* (Kunth) P.G.Ribeiro, L.P.Queiroz & Luckow
4. *Stryphnodendron adstrigens* (Mart.) Coville
5. *Stryphnodendron microstachyum* Poepp.
6. *Stryphnodendron roseiflorum* (Ducke) Ducke

Grupo interno:

***Mimosa* sect. *Mimadenia* Barneby (4 de 16 spp; 25%)**

Serie *Glanduliferae* Benth.

1. *M. watsonii* B.L.Rob.
2. *M. guilandinae* (DC.) Barneby var. *guilandinae* *

Serie *Myriadeniae* Barneby

3. *M. myriadenia* var. *punctulata* (Benth.) Barneby *

Serie *Revolutae*

4. *M. revoluta* Benth.

***M. sect. Batocaulon* DC. (65 de 179 spp; 37%)**

Serie *Acanthocarpae* Benth.

5. *M. aculeaticarpa* Ortega
6. *M. aspera* M.E.Jones *
7. *M. biuncifera* Benth.
8. *M. galeottii* Benth.
9. *M. grahamii* A.Gray

10. *M. lacerata* Rose
11. *M. minutifolia* B.L.Rob. & Greenm.
12. *M. nanchititlana* R.Grether & Barneby
13. *M. pueblensis* R.Grether
14. *M. pringlei* S.Watson
15. *M. rhodocarpa* (Britton & Rose) R.Grether
16. *M. zimapanensis* Britton

Serie *Acantholobae* Barneby

17. *M. acantholoba* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Poir.
18. *M. acantholoba* var. *eurycarpa* (B.L.Rob.) Barneby
19. *M. platycarpa* Benth.

Serie *Andinae*

20. *M. montana* Kunth
21. *M. quitensis* Benth.
22. *M. weberbaueri* Harms.

Serie *Boreales* Barneby

23. *M. borealis* A.Gray.
24. *M. calcicola* B.L.Rob.
25. *M. depauperata* Benth.
26. *M. emoryana* Benth. *
27. *M. monancistra* Benth.
28. *M. purpusii* Brandegees
29. *M. similis* Britton & Rose
30. *M. texana* Small
31. *M. turnerii* Barneby
32. *M. unipinnata* B.D.Parfitt & Pinkava
33. *M. zygophylla* Benth.

Serie *Distachyae* Barneby

34. *M. hystricosa* Brandegees
35. *M. benthamii* J.F.Macbr.
36. *M. costenya* McVaugh
37. *M. distachya* var. *oligacantha* (DC.) Barneby
38. *M. dysocarpa* Benth.
39. *M. egregia* Sandwith

- 40. *M. guatemalensis* Benth.
- 41. *M. luisana* Brandegees
- 42. *M. mollis* Benth.
- 43. *M. palmeri* Rose
- 44. *M. polyantha* Benth.
- 45. *M. sotoi* R.Grether & V.W.Steinm.
- 46. *M. spirocarpa* Rose
- 47. *M. huetamensis* sp nov. *

Serie *Leiocarpae* Benth.

- 48. *M. arenosa* var. *leiocarpa* (DC.) Barneby
- 49. *M. dichroa* Barneby
- 50. *M. hapaloclada* Malme.
- 51. *M. puberula* Benth.
- 52. *M. tenuiflora* (Willd.) Poir. *
- 53. *M. schomburgkii* Benth. *

Serie *Bimucronatae* Barneby

- 54. *M. hexandra* Micheli

Serie *Leucaenoideae* Barneby

- 55. *M. leucaenoides* Benth
- 56. *M. martindelcampoi* Medrano
- 57. *M. torresiae* R.Grether *

Serie *Rubicaules* Benth.

- 58. *M. ervendbergii* A.Gray
- 59. *M. hondurana* Britton
- 60. *M. malacophylla* A.Gray
- 61. *M. sinaloensis* Britton & Rose

Serie *Bahamenses* Barneby

- 62. *M. bahamensis* Benth.

Serie *Paucifoliae*

- 63. *M. diplotricha* C.Wright *

Serie *Glandulosae* (Benth.) Barneby

- 64. *M. corynadenia* Britton & Rose *
- 65. *M. orthocarpa* Spruce ex Benth.

Serie *Cordistipulae* Barneby

66. *M. guaranitica* Chodat & Hassl. *

Serie *Quadrivalves* Barneby

67. *M. nuttallii* (DC. ex Torr. & A.Gray) B.L.Turner *
68. *M. candollei* R.Grether
69. *M. quadrivalvis* L.
70. *M. robusta* R.Grether
71. *M. rupertiana* B.L.Turner.

Serie *Plurijugae* Karsten

72. *M. antioquensis* var. *isthmensis* R.Grether
73. *M. leptocarpa* Rose *
74. *M. tejupilcana* R.Grether & Mart.-Bern.

Especies de África, incluyendo Madagascar y Asia que corresponden
a la *M. sect. Batocaulon* DC.
(Simon *et al.* 2011).

75. *M. rubicaulis* subsp. *himalayana* (Gamble) H.Ohashi
76. *M. onilahensis* R. Vig.
77. *M. volubilis* Villiers
78. *M. mossambicensis* Brenan

***M. sect. Habbasia* DC. emend. Benth. (7 de 99 spp; 7%)**

Serie *Habbasia*

79. *M. dormiens* Humb. & Bonpl. ex Willd.
80. *M. pigra* L. var. *asperata* (L.) Zarucchi, Vincent & Gandhi *
81. *M. pigra* L. var. *dehiscens* (Barneby) Glazier & Mackinder
82. *M. strigillosa* Torr. & A.Gray *

Serie *Bipinnatae* DC.

83. *M. somnians* var. *lasiocarpa* (Benth.) Barneby

Serie *Neptunioideae* Barneby

84. *M. camporum* Benth. *
85. *M. occidentalis* Britton & Rose

Serie *Pachycarpae* Benth.

86. *M. albolanata* Taub.

***M. sect. Mimosa* DC. emend. Benth. (32 de 178 spp; 18%)**

Serie *Lactifluae* (Barneby) R. Grether

- 87. *M. deamii* B.L.Rob. *
- 88. *M. caerulea* Rose *
- 89. *M. goldmanii* B.L.Rob.
- 90. *M. lactiflua* Delile ex Benth. *
- 91. *M. psilocarpa* B.L.Rob. *
- 92. *M. sicyocarpa* B.L.Rob. *
- 93. *M. tricephala* var. *nelsonii* (B.L.Rob.) Chehaibar & R.Grether

Serie *Mimosa*

Subserie *Bolivianae*

- 94. *M. boliviana* Benth.

Subserie: *Mimosa* o (Serie *Mimosa* sensu stricto)

- 95. *M. acapulcensis* B.L.Rob. *
- 96. *M. albida* Humb. & Bonpl. ex Willd. var. *albida*
- 97. *M. albida* var. *strigosa* B.L.Rob.
- 98. *M. debilis* Humb. & Bonpl. ex Wild. *
- 99. *M. nuda* Benth. *
- 100. *M. sensitiva* L. *
- 101. *M. sousae* R.Grether
- 102. *M. velloziana* Mart.

Subserie: *Castae* (Benth.) Barneby

- 103. *M. casta* L. *

Subserie *Hirsutae* (Benth.) Barneby

- 104. *M. hirsutissima* var. *barbigera* (Benth.) Barneby
- 105. *M. hirsutissima* var. *grossa* Barneby

Subserie *Pectinatae* (Benth.) Barneby

- 106. *M. ctenodes* Barneby
- 107. *M. pectinatipinna* Burkart

Subserie *Polycephalae*

- 108. *M. virgula* Barneby

Subserie *Polycarpae*

109. *M. woodii* Atahuachi & C.E.Hughes

Subserie: *Pudicae* (Benth.) Barneby

110. *M. polydactyla* Humb. & Bonpl. ex Willd. *

111. *M. pudica* L.

112. *M. xanthocentra* Mart. *

Subserie: *Affines* Barneby

113. *M. affinis* B.L.Rob.

114. *M. tequilana* S.Watson

Serie *Modestae* Benth.

115. *M. skinneri* Benth. *

116. *M. ursina* Mart. *

***M. sect. Calothamnos* Barneby (4 de 26 spp; 15%)**

117. *M. flocculosa* Burkart

118. *M. leprosa* var. *parviceps* Barneby

119. *M. incana* Benth.

120. *M. scabrella* Benth.

Revisión de colecciones de Herbario: Se revisaron ejemplares de la lista de especies para 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), del Herbario de la Universidad Autónoma de Querétaro (QMEX), y del Herbario Nacional de México, Instituto de Biología, UNAM (MEXU).

Determinación de sitios de colecta: Para las especies no encontradas en los herbarios, se seleccionaron sitios relevantes para realizar salidas al campo con el objetivo de completar el muestreo de las especies de la lista a analizar. Los ejemplares de herbario de respaldo de las especies colectadas fueron depositados en el Herbario Metropolitano (UAMIZ), en el Herbario Nacional de México (MEXU) y en el Herbario de la Universidad Autónoma de Querétaro (QMEX). Adicionalmente, se obtuvieron muestras de folíolos en campo conservadas en gel de sílice.

Extracción de ADN 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, así como en el Laboratorio de Marcadores Moleculares, del Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo.

Para la extracción de ADN total, se pesaron aproximadamente 20 mg de tejido desecado, el cual se homogenizó en morteros con nitrógeno líquido, añadiendo 10 mg de PVP40 para capturar compuestos fenólicos y una pulverización eficaz. Posteriormente, las muestras se lisaron con 500 μ L de solución de lisis, se purificó con cloroformo: alcohol isoamílico (24:1) y precipitó con 250 a 500 μ L de isopropanol para precipitar el ADN. A continuación, se procedió al lavado de la pastilla de ADN con etanol al 70%. Se secó a temperatura ambiente, rehidrató con 40 μ L de amortiguador TE 8.0 y almacenó a menos 4°C para garantizar su conservación.

Posteriormente a la extracción, se verificó en gel de agarosa al 1% (Sigma®, St. Louis MO, EUA), utilizando 2 μ L de DNA total mezclado con 3 μ L de amortiguador de carga (Tris 50 mM pH 8.0, EDTA 5 mM pH 8.0, sacarosa 25 %, azul de bromofenol 25 mg mL⁻¹). En una cámara de electroforesis se migro a 80 V durante 40 min en amortiguador TBE 1X (Tris-borato 0.09 M, EDTA 2 mM, pH 8.0). Finalmente, fue visualizado bajo luz UV en un transiluminador MiniBisPro 16 mm® (DNR Bio Imaging Systems®, Israel).

Amplificaciones por PCR: Se amplificaron y secuenciaron dos regiones de ADN: *trnD2-trnT*; *rpS16* (Tabla 3). Todas las reacciones de PCR fueron preparadas a un volumen de 25 μ L y visualizadas en un gel de agarosa al 1%, revelado en una cámara con luz UV. Para una mejor amplificación por PCR, de estos marcadores. Para optimizar la reacción de PCR, se adicionaron los aditivos Betaína al 1%, BSA al 0.4% y se incrementó la concentración del cofactor MgCl₂ quedando al 4 μ M. Los primers usados en este estudio, en orientación 5' a 3' fueron los siguientes: *trnD2* (GTGTACAGCATGCATATTCTTACG), *trnT* (GACGACGTATCGCCGAGTAATTCC); *rpS16F* (AAACGTGTGGTARA AAGCAAC), *rpS16R* (AACATCWATTGCAASGATTCGATA).

Purificación y secuenciación de ADN: Después de obtener de manera exitosa las reacciones de PCR de las regiones de ADN para los análisis filogenéticos, se purificaron las reacciones de amplificación con ExoSap-IT. Los productos de la purificación de ADN fueron visualizados en un gel de agarosa al 1% y revelados en una cámara con luz UV. Posteriormente, se realizó la reacción de secuenciación con BigDye Terminator Kit 3.1 (Applied Biosystems), y se analizaron en un equipo automático ABIPRISM 3130XL en LaNaBio, UNAM. Las secuencias generadas se mencionan en el Anexo 2.

Edición y alineamiento de secuencias: Una vez obtenidas las secuencias, fueron editadas en el programa SEQUENCHER 5.4.6 (Gene Codes Corporation 2016) para crear una secuencia consenso de cada terminal analizado de las regiones amplificadas.

Las secuencias fueron exportadas en formato fasta al programa PhyDE v.0.997 (Müller *et al.* 2010) donde se alinearon manualmente siguiendo los criterios de Löhne & Borsch (2005) para construir una matriz de datos.

Construcción de matrices de datos: Las matrices de secuencias de datos moleculares se concatenaron con la matriz de datos morfológicos elaborada en WinClada ASADO V1.61 (Nixon, 1999-2004). La matriz de datos concatenados se particionó en dos conjuntos de datos correspondiendo uno a los datos moleculares y otro a los datos morfológicos en formato Nexus y se calcularon los modelos para cada partición.

Análisis filogenéticos: Se calcularon los mejores modelos evolutivos de cada marcador molecular en el programa ModelFinder (Kalyaanamoorthy *et al.* 2017) bajo los criterios de Akaike (AIC) y el de información Bayesiana (BIC). De acuerdo con los resultados de los modelos evolutivos se eligieron los resultados de los modelos bajo el criterio de Akaike (AIC): GTR+I+G. Para los datos morfológicos se seleccionó el modelo Mk estados (Lewis 2001). Se realizó un análisis filogenético de Inferencia Bayesiana en el programa MrBayes v3.3. (Ronquist & Huelsenbeck 2003), calculando 10000000 de generaciones, tomando en cuenta los sitios invariables y una distribución gamma dividida en cuatro categorías. Se obtuvo un árbol consenso eliminando el 25% de las muestras tomadas en la búsqueda del análisis, obteniendo valores de soporte de ramas de probabilidad posterior bayesiana.

Se realizaron análisis de Máxima Verosimilitud (Felsenstein 1981; 2004) en la plataforma de CIPRES, utilizando IQ-Tree (Minh *et al.* 2020). Se calcularon valores de UFBoot (Ultrafast Bootstrap Approximation) para el soporte de los clados obtenidos. (Minh *et al.* 2013).

Edición de cladogramas: Los cladogramas obtenidos de los análisis filogenéticos se editaron en el programa Figtree v1.4.3 (BEAST) donde fueron exportados con formato .jpeg al programa Photoshop 231.1 para su edición final.

Tabla 3. Primers y protocolos utilizados para amplificar las regiones de ADN.

Región	Primer 5'-3'	Protocolo
<i>trnD₂-trnT</i>	<i>trnD₂</i> (F): 5'- GTG TAC AGC ATG CAT ATT CTT ACG <i>trnY</i> (F): 5'- CGG AGC TGC ATT TGA ACC A <i>trnE</i> : (R): 3'- AGG ACA TCT CTC TTT CAA GGA G <i>trnT</i> : (R): 3'- GAC GTA TCG CCG AGT AAT TCC	1 ciclo de 80°C por 5 min; 35 ciclos de 94°C por 50 seg, 52°C-56°C por 30 seg, 72°C, por 1 min; 1 ciclo de 72°C por 5 min
<i>rpS16</i>	<i>rpS16</i> (F): 5'- AAACGTGTGGTARAAAGCAAC <i>rpS16</i> (R): 3'- AAC ATC WAT TGC AAS GAT TCG ATA	1 ciclo de 94°C por 4 min; 38 ciclos de 95°C por 30 seg, 52°C-55°C por 1.5 min, 72°C por 10 min; 1 ciclo de 72°C por 10 min

Capítulo 4. RESULTADOS

4.1. Avances taxonómicos y filogenéticos en los Clados Mimosa, Parkia y Stryphnodendron incluido el género *Lachesiodendron* (Grupo Piptadenia) y su relación con otros miembros de Mimoseae.

4.1.1. Historia taxonómica

En general, el Grupo Piptadenia ha incluido varias delimitaciones genéricas desde 1981. La taxonomía del Grupo Piptadenia ha sido inestable, debido a una serie de cambios nomenclaturales, más notable en el género *Piptadenia*, que ha sido objeto de reordenamientos basados en estudios morfológicos y moleculares que han resultado en la segregación de algunos géneros como: *Lachesiodendron*, *Marlimorimia*, *Parapiptadenia*, *Pseudopiptadenia* Rauschert y *Pityrocarpa* (Lima & Lima 1984; Lewis 1991a, b, 1993; Jobson & Luckow 2007; Simon *et al.* 2016, Ribeiro *et al.* 2018; Ringelberg *et al.* 2022). *Piptadenia* fue descrito por Benthams (1841) e incluido en la tribu Piptadenieae junto con *Entada* Adans., *Elephantorrhiza* Benth., *Plathymenia* Benth. y *Xylia* Benth. por Benthams (1875); el género *Piptadenia* se dividió en tres secciones: *P.* sect. *Eupiptadenia* (17 spp.), *P.* sect. *Pityrocarpa* (4 spp.) y *P.* sect. *Niopa* (4 spp.), esta última tratada actualmente como el género *Anadenanthera* (Lewis & Elias 1981; Luckow 2005; Ribeiro *et al.* 2018). La circunscripción histórica más amplia del género *Piptadenia* comprende especies, que ahora se atribuyen a nueve géneros diferentes: *Anadenanthera*, *Indopiptadenia* Brenan, *Lachesiodendron*, *Microlobius*, *Newtonia* Baill., *Parapiptadenia*, *Piptadenia*, *Piptadeniastrum* Brenan y *Pityrocarpa* (Brenan 1955, 1963, 1986; Lima & Lima 1984; Lewis 1991a, b, 1993; Lewis & Lima 1991; Luckow 2005; Jobson & Luckow 2007; Ribeiro *et al.* 2018; Borges *et al.* 2022). En la actualidad, seis de estos géneros forman parte del Grupo Piptadenia, excepto *Indopiptadenia*, *Newtonia* y *Piptadeniastrum* (Ribeiro *et al.* 2018). *Indopiptadenia* se ubica en el clado Prosopis, *Newtonia* se ubica en el grado *Newtonia* y *Piptadeniastrum* forma parte del clado *Entada* (Bruneau *et al.* 2024).

Es importante señalar, que se han realizado cambios nomenclaturales en algunos géneros del Grupo Piptadenia. El género *Monoschisma* Brenan fue reemplazado por *Pseudopiptadenia* en 1982, ahora reconocido como *Pityrocarpa* y *Marlimorimia* (Borges *et al.* 2022). *Pseudoentada* es un sinónimo de *Adenopodia* (Brenan 1986). El género

monotípico *Goldmania* Rose ex Micheli fue considerado como sinónimo de *Microlobius* por Sousa & Andrade (1992). Los géneros *Schrankia* y *Shranckiastrum*, reconocidos en la definición del grupo por Lewis & Elias (1981), actualmente se incluyen en la sinonimia de *Mimosa* (Barneby 1991). Recientemente, fue segregado el género *Marlimorimia* a partir del género *Pseudopiptadenia* (Borges *et al.* 2022) y los géneros *Gwilymia* y *Naiadendron* a partir del género *Stryphnodendron* (de Lima *et al.* 2022).

Un avance relevante en el conocimiento de las relaciones entre las especies del género *Piptadenia* y con otros géneros de este grupo se logró con el estudio de las regiones de ADN del cloroplasto *trnL-trnF* y *trnK-matK* (Jobson & Luckow 2007). Posteriormente, con el análisis de las regiones del cloroplasto *trnK-matK*, *trnD-trnT*, *trnL-trnF* y la región de ADN nuclear *ITS* en combinación con caracteres morfológicos, se avanzó en el estudio de las relaciones del género *Stryphnodendron* y las delimitaciones genéricas del Grupo Piptadenia. La filogenia de Ribeiro (2018) soporta la delimitación del Grupo Piptadenia incluyendo todavía once géneros: *Anadenanthera*, *Adenopodia*, *Lachesiodendron*, *Microlobius*, *Mimosa*, *Parapiptadenia*, *Parkia*, *Piptadenia*, *Pityrocarpa*, *Pseudopiptadenia* y *Stryphnodendron*. Actualmente, con base en datos genómicos se reconocen además a los géneros *Naiadendron* y *Gwilymia* (Ringelberg *et al.* 2022; Borges *et al.* 2024b), al género *Marlimorimia* (Borges *et al.* 2022; Borges *et al.* 2024b), y al género *Vachellia* (Ringelberg *et al.* 2022) lo que delimita a este grupo con un total de 14 géneros agrupados en tres clados incluyendo al género *Lachesiodendron* (Tabla 1).

4.1.2. Relaciones filogenéticas

Las filogenias moleculares más ampliamente muestreadas a la fecha y con un enfoque particular en el Grupo Piptadenia (Jobson & Luckow 2007; Simon *et al.* 2016; Ribeiro *et al.* 2018; Sauter 2019), así como otras en las que se estudian grupos más amplios a nivel tribu, subfamilia y familia, incluyendo solamente algunos de sus miembros (Sulaiman *et al.* 2003; Bouchenak-Khelladi *et al.* 2010; LPWG 2013), han demostrado que el grupo no es monofilético. Doce géneros de este grupo han sido recuperados como monofiléticos: *Lachesiodendron* [monotípico] (Ribeiro *et al.* 2018), *Mimosa* (Bessegas *et al.* 2008; Savassi-Coutinho 2009; Simon 2008; Bessegas & Fortunato 2011; Särkinen *et al.* 2011; Simon *et al.* 2011; Santos-Silva 2013; Velázquez-Castañeda 2019; Velázquez-Castañeda *et al.* 2024),

Parapiptadenia (Ribeiro *et al.* 2018; Borges *et al.* 2022) y *Piptadenia* s. str., después de la exclusión de *P. viridiflora* = *Lachesiodendron viridiflorum* (Kunth) P.G. Ribeiro, L.P. Queiroz & Luckow, *Microlobius* (Simon *et al.* 2016; Ribeiro 2018), *Pityrocarpa*, *Marlimorimia* (Borges *et al.* 2022); *Gwilymia* y *Naiadendron* (Borges *et al.* 2024b), *Anadenanthera*, *Parkia* y *Vachellia* (Ringelberg *et al.* 2022).

La mayoría de los miembros del Grupo *Piptadenia* no presentan un origen común. En los análisis filogenéticos realizados para el grupo (Jobson & Luckow 2007; Simon *et al.* 2016; Ribeiro *et al.* 2018; Sauter 2019), se han encontrado relaciones con un buen soporte entre varios de sus géneros. Por ejemplo, *Microlobius*, *Parapiptadenia*, *Pityrocarpa*, *Pseudopiptadenia* y *Stryphnodendron*, han sido recuperados por Simon *et al.* (2016), por Ribeiro (2018) y Sauter (2019) en un clado nombrado por las siglas de sus géneros “clado MPPPS” (Clado *Stryphnodendron*, Ringelberg *et al.* 2022). Esta agrupación es congruente con los análisis realizados por Jobson & Luckow (2007) revelando la cercanía filogenética de estos géneros. De acuerdo con los resultados del clado MPPPS/*Stryphnodendron*, es notable la relación entre *Stryphnodendron* y el género monotípico *Microlobius*, un resultado que no ha permitido recuperar a *Stryphnodendron* como un género monofilético. A pesar de que en los últimos análisis (Simon *et al.* 2016, Ribeiro 2018, Ribeiro *et al.* 2018, Sauter 2019) estos dos géneros se recuperan como grupos hermanos, los caracteres morfológicos compartidos entre ambos son sinapomorfias con otros miembros del grupo.

Cualquier reordenamiento taxonómico de *Microlobius* sería prematuro, ya que aún podría mantenerse como un género independiente, hermano de *Stryphnodendron* (Simon *et al.* 2016). De acuerdo con los resultados obtenidos por Simon *et al.* (2016), Ribeiro (2018) y Sauter (2019), en *Stryphnodendron* se distinguen tres linajes, entre ellos, *S. duckeanum* Occhioni se reconoce como un linaje independiente. Recientemente, esta especie ha sido segregada del género *Stryphnodendron* como un género monotípico: *Naiadendron duckeanum* (Occhioni) A.G.Lima, Paula-Souza & Scalón (De Lima *et al.* 2022) y reconocido como parte del clado *Stryphnodendron* (Ringelberg *et al.* 2022).

Dentro del clado MPPPS/*Stryphnodendron* se ha recuperado a *Pseudopiptadenia* como un grupo no monofilético, debido a la posición de *P. brenanii* G.P. Lewis & M.P. Lima anidada

con las especies de *Pityrocarpa*, en los análisis realizados por Simon *et al.* (2016), Ribeiro *et al.* (2018) y Sauter (2019); los dos primeros autores indicaron que *P. brenanii* podría ser transferida a *Pityrocarpa*. Es interesante señalar que esta relación había sido sugerida por Benthams (1875), quien consideró a tres especies en *Piptadenia* sect. *Pityrocarpa* Benth., que ahora están incluidas en *Pseudopiptadenia* (*Piptadenia inaequalis* Benth., *P. leptostachya* Benth. y *P. psilostachya* (DC.) Benth.) (Brenan 1955; Lewis & Lima 1991; Rauschert 1982; Simon *et al.* 2016). Recientemente, con base en el análisis de las regiones del cloroplasto *matK* y *trnD-trnT* incluida la región de los espaciadores internos transcritos (ITS), del ADN ribosómico, se han segregado cinco especies del género *Pseudopiptadenia* (incluida la especie tipo) hacia el género *Pityrocarpa* y seis especies previamente clasificadas en *Pseudopiptadenia* como el género *Marlimorimia* recuperando a estos dos géneros como monofiléticos. (Borges *et al.* 2022). Los géneros restantes del grupo: *Anadenanthera*, *Lachesiodendron*, *Mimosa*, *Parkia* y *Piptadenia* s. str., se han recuperado fuera del clado MPPPS/Stryphnodendron; sin embargo, el género monotípico *Lachesiodendron* se muestra como el grupo hermano de este clado (Ribeiro *et al.* 2018).

Otra relación filogenética estrecha es la de los géneros *Mimosa* y *Piptadenia* s. str. como lo indican Jobson & Luckow (2007) en el clado “Eupiptadenia clade” de su estudio filogenético y que ha sido ampliamente reconocida (Jobson & Luckow 2007; Bessega *et al.* 2008; Simon *et al.* 2011; Velázquez-Castañeda 2019). De acuerdo con la hipótesis de Barneby (1991), esta relación se sustenta morfológicamente, en especial la de *Piptadenia* s. str. con los miembros de *Mimosa* sect. *Mimadenia*, ya que las especies de esta sección se caracterizan por nectarios peciolares y algunas especies tienen flores arregladas en espigas, que se pueden agrupar en inflorescencias paniculiformes secundarias y los frutos son planos y comprimidos. Estos caracteres son similares a los encontrados en el género *Piptadenia*.

El género *Adenopodia* (Brenan 1986), no se había incluido en análisis filogenéticos del Grupo *Piptadenia* hasta estudios recientes, como los de Sauter (2019) y Ringelberg *et al.* (2022). No obstante, Sauter (2019) no incluye representantes de los géneros: *Anadenanthera*, *Lachesiodendron* y *Parkia*, así como de otros miembros de las tribus Mimoseae. Asimismo, no se ha elaborado una filogenia propia de *Adenopodia*, debido

quizá a su reducido número de especies, Actualmente, *Adenopodia* se reconoce estrechamente relacionado con *Mimosa* y *Piptadenia* (Mimosa clade, Ringelberg *et al.* 2022).

La relación de *Anadenanthera* y *Parkia* se ha señalado en diversos estudios (Bouchenak-Khelladi *et al.* 2010; Simon *et al.* 2016; LPWG 2017; Ribeiro *et al.* 2018; Ringelberg *et al.* 2022; Hopkins *et al.* 2024). Estos dos géneros fueron recuperados por Simon *et al.* (2016) fuera del Grupo Piptadenia y relacionados con los géneros *Vachellia*, *Senegalia*, *Inga* y *Neptunia* (tribu Mimoseae), como grupo externo. A pesar de esto, Ribeiro *et al.* (2018), retienen a ambos géneros como miembros del Grupo Piptadenia, aunque en sus análisis, solamente utilizaron un taxon terminal como grupo externo (*Neptunia monosperma* F. Muell. ex Benth.) lo que no permite poner a prueba la monofilia del grupo.

Tabla 1. El Grupo Piptadenia (Lewis & Elias 1981) y sus principales delimitaciones a nivel de género. El número de especies de cada género se estima aquí, según: www.ipni.org, powo.science.kew.org, www.tropicos.org y la literatura especializada.

Lewis & Elias 1981	Luckow et al. 2000	Luckow 2005	Jobson & Luckow 2007	Ribeiro 2018	Ringelberg et al. 2022	No. de especies	
Anadenanthera						Parkia clade	2
-	-	Parkia			Parkia		35
					Vachellia		164
Stryphnodendron					Stryphnodendron	Stryphnodendron clade	28
					Gwilymia		7
					Naiadendron		1
Parapiptadenia							6
Goldmania	Microlobius						1
Monoschisma Newtonia (especies americanas)	Pseudopiptadenia				Marlimorimia		7
Piptadenia			Pityrocarpa	Pityrocarpa			11
				Lachesiodendron		1	
			Piptadenia				
Mimosa	Mimosa					615	
Schrankia							
Shranckiastrum							
Pseudoentada	-	Adenopodia				7	

4.1.3. Marcadores moleculares empleados en el análisis taxonómico y filogenético de los Clados Mimosa, Parkia y Stryphnodendron incluido el género Lachesiodendron (Grupo Piptadenia).

Los avances en estudios filogenéticos del Grupo Piptadenia son relevantes y proporcionan un marco de referencia para planear las estrategias a seguir en el futuro. Hasta el año 2024, el conocimiento de las relaciones de parentesco de este grupo se ha basado principalmente en las regiones del cloroplasto *trnK-matK*, *trnD-trnT*, *trnL-trnF* y la región de ADN nuclear *ITS* (Tabla 2). Recientemente, los miembros de este grupo han sido objeto de estudios filogenéticos basados en 997 genes nucleares (Ringelberg *et al.* 2022) y de estudios filogenómicos (Bruneau *et al.* 2024).

Regiones del núcleo: El uso de marcadores nucleares en leguminosas ha estado rezagado respecto a los marcadores de cloroplasto, debido a la herencia biparental y la alta incidencia de duplicaciones en el genoma nuclear (paralogía), que pueden reflejar poliploidía (Choi *et al.* 2006; Hughes *et al.* 2006; Zimmer & Wen 2013, 2015; Egan 2019). Los genes nucleares de copia única ofrecen una mayor cantidad de caracteres informativos que los genes de cloroplasto. No obstante, la región más usada del núcleo en los estudios filogenéticos de plantas hasta la fecha es la región ribosomal nuclear *ITS/5.8S* incluyendo estudios filogenéticos del Grupo Piptadenia (Luckow *et al.* 2005; Savassi-Coutinho 2009; Simon *et al.* 2009; Silva 2010; Manzanilla & Bruneau 2012; Santos-Silva 2013; Simon *et al.* 2016; Ciaccio *et al.* 2017; Lima *et al.* 2018; Ribeiro *et al.* 2018; Velázquez-Castañeda 2019).

Regiones del cloroplasto: Los distintos análisis filogenéticos que incluyen a miembros del Grupo Piptadenia (Jobson & Luckow 2007; Simon *et al.* 2016; Ribeiro *et al.* 2018; Sauter 2019) se basan mayormente en las regiones del cloroplasto: *trnK-matK*, *trnD-trnT* y *trnL-trnF*. Los estudios del Grupo Piptadenia se han basado en diversas regiones del cloroplasto, incluyendo genes codificantes y regiones intergénicas. Entre los genes codificantes empleados se encuentran *maturase K (matK)*, *ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa oxigenasa (rbcL)*, *subunidad β de la ARN polimerasa (rpoB)*, *subunidad C1 de la ARN polimerasa (rpoC1)* y *acetil-CoA carboxilasa subunidad D (accD)*. Asimismo, se han empleado varias regiones intergénicas y espaciadores, como *trnL* (ARN de transferencia

leucina), *trnK* (ARN de transferencia lisina), *trnH-psbA* (espaciador entre el ARNt histidina y la proteína PSBA), *rpL16* (subunidad ribosomal L16), *rpS16* (subunidad ribosomal S16), *trnD-trnT* (ARNt aspartato-ARNt) (Doyle *et al.* 1997; Murphy *et al.* 2000; Miller *et al.* 2003; Sulaiman *et al.* 2003; Luckow *et al.* 2005; Bessega *et al.* 2008; Dutra 2009; Savassi-Coutinho 2009; Simon 2008; Simon *et al.* 2009; Bouchenak-Khelladi *et al.* 2010; Bessega & Fortunato 2011; Särkinen *et al.* 2011; Simon *et al.* 2011; Manzanilla & Bruneau 2012; Yessoufou 2012; Santos-Silva 2013; Muscarella *et al.* 2014; LPWG 2017; Velázquez-Castañeda 2019).

En la actualidad, se han publicado pocos genomas completos del cloroplasto de algunos miembros del Grupo Piptadenia, entre ellos: *Parkia javanica* (Lam.) Merr., *Piptadenia communis* Benth. (Wang *et al.* 2017), *Mimosa pudica* L. (Yang *et al.* 2018) y *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville (Souza *et al.* 2019), lo que ha retrasado el análisis de grandes conjuntos de datos en el Grupo Piptadenia y otros de la tribu Mimoseae. A medida que los investigadores de leguminosas adopten métodos con enfoques de NGS (Next generation sequencing) para filogenómica, es importante considerar la selección de un conjunto de genes, entre ellos, el gen *matK* del cloroplasto, ya que se ha comprobado su variabilidad en la familia Leguminosae (Wojciechowski *et al.* 2004; LPWG 2017; Koenen *et al.* 2020; Ribeiro 2018) (Tabla 2). En el futuro, la obtención de una mayor cantidad de secuencias de los miembros del Grupo Piptadenia para esta región en particular, facilitaría los esfuerzos del proyecto de código de barras (Li *et al.* 2015; Hollingsworth *et al.* 2016; Amandita *et al.* 2018; Egan 2019; Lima *et al.* 2018). Por lo anterior, se destaca la importancia de esta región del cloroplasto para explorar las relaciones de parentesco del Grupo Piptadenia.

Tabla 2. Marcadores moleculares utilizados en los estudios filogenéticos del Grupo Piptadenia, modificado de Ribeiro (2018).

Marcador	Longitud (pb)	Informativos (pb)
<i>ITS/5.8S</i>	744	255
<i>trnK-matK</i>	1882	160
<i>trnL-trnF</i>	1191	129
<i>trnD-trnT</i>	1536	163

4.1.4. Análisis filogenético del Grupo *Piptadenia* basado en *matK*

El análisis de Inferencia Bayesiana realizado en este trabajo incluye 102 taxa y 965 caracteres, haciendo el alineamiento manual de la matriz de datos. Este análisis arroja un árbol filogenético (Figura 1) con 10 clados principales (A-J) que agrupan a las especies incluidas del Grupo *Piptadenia* y de otros miembros de la tribu Mimoseae incluidos en el análisis: *Calliandropsis nervosus* (Britton & Rose) H.M. Hern. & P.Guinet, *Desmanthus leptophyllus* Kunth y *Leucaena retusa* Benth. (clado *Dichrostachys*), así como *Neltuma glandulosa* var. *torreyana* (L.D. Benson) Pusalkar (clado *Neltuma*). En el clado A, *Pityrocarpa schumanniana* (Taub.) L.P.Queiroz & L.M.Borges se separa del resto de las especies del Grupo *Piptadenia* y como un linaje independiente de los otros representantes de *Pityrocarpa* con un bajo valor de soporte de probabilidad posterior bayesiana (0.59). El clado B muestra a *Lachesiodendron* como un linaje independiente del género *Piptadenia*, coincidiendo con los resultados de Ribeiro (2018), además se observa la relación de los representantes de otros clados de la tribu Mimoseae (clado E) con un buen valor de soporte (0.91). El clado F refleja la estrecha relación de los géneros *Anadenanthera* y *Parkia* al interior del Grupo *Piptadenia* (Clado *Parkia*), con un alto soporte (0.98). Los clados G y H agrupan a los miembros de los géneros: *Naiadendron*, *Gwilymia*, *Marlimorimia*, *Microlobius*, *Parapiptadenia*, *Pityrocarpa* y *Stryphnodendron* “clado MPPPS/*Stryphnodendron*”, incluyendo a un representante del género *Piptadenia* (*P. boliviana* Benth.), que muestra una relación entre *Piptadenia* y *Parapiptadenia* con un alto valor de soporte (0.98). Los resultados del análisis coinciden con estudios previos (Simon *et al.* 2016; Ribeiro *et al.* 2018; Sauter 2019; De Lima, *et al.* 2022), lo que confirma la segregación de dos géneros recientes de *Stryphnodendron* (*Gwilymia* y *Naiadendron*) dentro del clado G. Como parte del clado MPPPS/*Stryphnodendron*, en el clado H, los resultados confirman la relación del género monotípico *Microlobius* con *Gwilymia*, recuperada previamente (Simon *et al.* 2016; Ribeiro *et al.* 2018; Sauter 2019) y la segregación del reciente género *Marlimorimia* (Borges *et al.* 2022), para el cual se incluye la especie tipo. Dentro del Clado C, con un buen valor de soporte (0.9) se agrupan *Adenopodia*, *Mimosa* (Clados D e I) y *Piptadenia* (Clado J) formando el clado *Mimosa*.

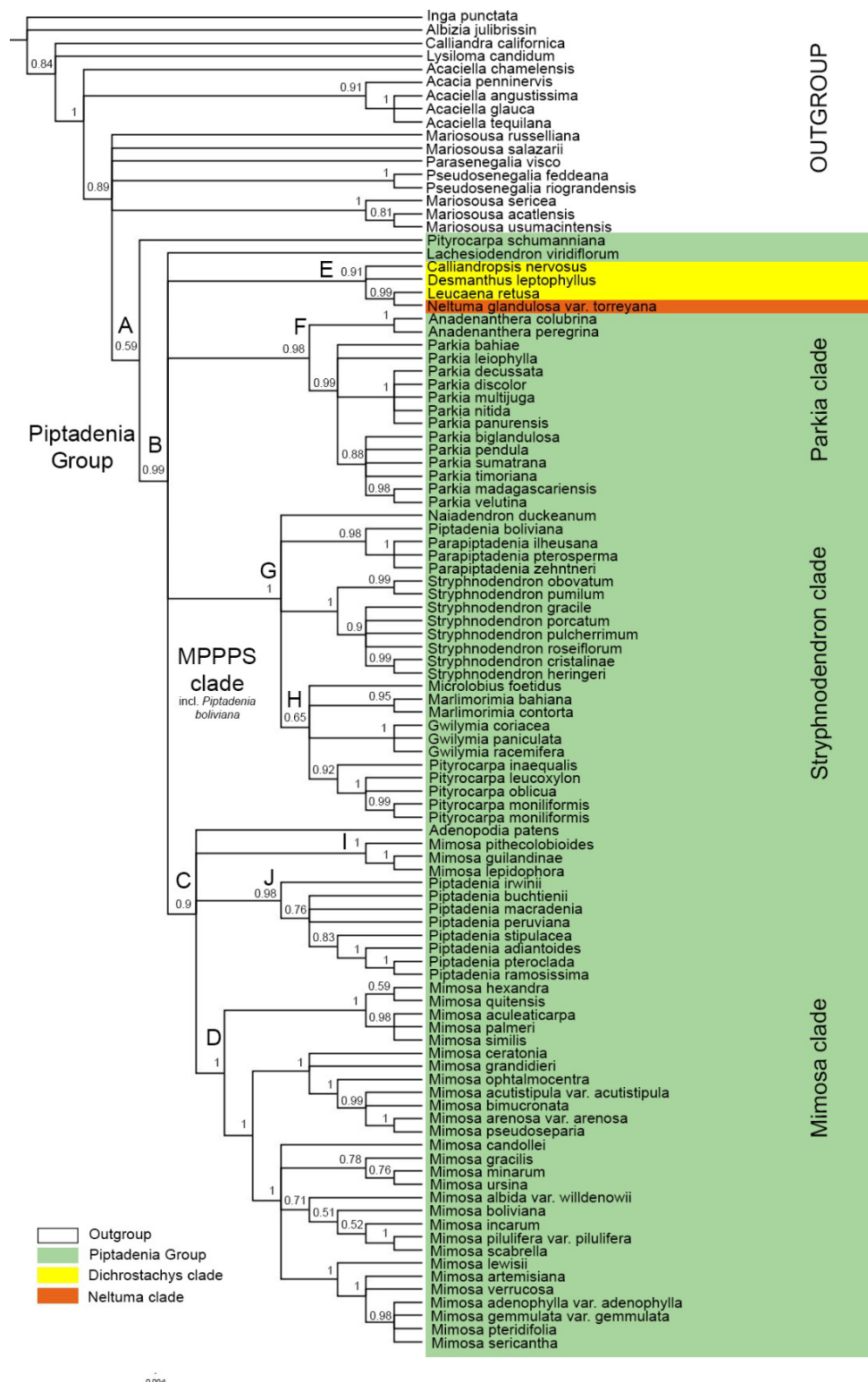


Figura 1. Filogenia del Grupo Piptadenia basada en la región del ADN de cloroplasto *matK*. Árbol de consenso de mayoría 50% de un análisis bayesiano (102 taxa). Los valores de probabilidad posterior se muestran sobre los nodos. Los principales clados reconocidos se identifican con las letras A-J.

4.2. Estimación de tiempos de divergencia y reconstrucción de estados morfológicos ancestrales

4.2.1. Análisis filogenéticos y cronología de divergencia en *Mimosa*.

La filogenia obtenida a partir de nuestro análisis bayesiano combinado de datos moleculares (Tabla 3) y morfológicos (Tabla 4), recupera al género *Mimosa* como un grupo monofilético. De acuerdo con los resultados de nuestro análisis del reloj molecular (Figura 2), *Mimosa* se originó en el Oligoceno tardío, y es un género estimado en 24.05 [21.96- 25.81] m.a. (Nodo 5). Los miembros de *M. sect. Mimadenia* (Nodo 6) se recuperan como las especies existentes más antiguas con una divergencia estimada en 16.36 [14.57-18.34] m.a, y *M. sect. Calothamnus* (tratada más adelante como *M. sect. Mimosa emend.*) (nodo 18) como la sección más recientemente divergente del género *Mimosa*, con una divergencia estimada en 4.0 [1.47-6.95] m.a.

Tabla 4. Lista de caracteres morfológicos con sus estados codificados usados en los análisis filogenéticos. Se marcan en negritas los caracteres que fueron usados en la reconstrucción de estados ancestrales.

Caracter	Estados	Comentarios de la codificación de estados
Forma de las ramas jóvenes en corte transversal	0)Circular a estriada 1)Acostillada	Se consideró la parte más joven de la rama
Aguijones	0)Ausencia 1)Presencia	Se tomó en cuenta el estado más común.
Espinas estipulares	0)Ausencia 1)Presencia	No se observó ambigüedad en los estados de caracter.
Posición de los aguijones en el tallo	0)Infraestipulares 1)Irregularmente dispersos en los entrenudos 2)En hileras a lo largo de las costillas	No se observó ambigüedad en los estados de caracter.
Braquiblastos	0)Ausencia 1)Presencia	No se observó ambigüedad en los estados de caracter.
Nectarios en la hoja	0)Ausencia 1)Presencia	No se observó ambigüedad en los estados de caracter.
Tipo de inflorescencia	0)Capítulo 1)Espiga 2)Racimo	No se observó ambigüedad en los estados de caracter.
Tipo de flores	0)Trímeras 1)Tetrámeras 2)Pentámeras	Se tomó en cuenta el estado más común.
Estambres	0)Haplostémonas 1)Diplostémonas	No se observó ambigüedad en los estados de caracter.
Relación de longitud de lóbulos de la corola/ Longitud total de corola en antesis	0)Hasta 1/2 1)Más de 1/2	No se observó ambigüedad en los estados de caracter.
Relación de longitud de la bráctea/Longitud de la corola en antesis	0)Hasta 1/2 1)Más de 1/2	No se observó ambigüedad en los estados de caracter.
Glándula apical en la antera	0)Ausencia 1)Presencia	No se observó ambigüedad en los estados de caracter.
Estaminodios	0)Ausencia 1)Presencia	Se consideraron como estaminodios todos los estambres no desarrollados
Extensión apical del conectivo en forma de mucrón	0)Ausencia 1)Presencia	No se observó ambigüedad en los estados de caracter.
Fruto	0)Sésil 1)Estipitado	Se consideró como un fruto estipitado a aquellos con un estípito > 2 mm.
Forma del fruto	0)Linear 1)Oblongo 2)Elíptico 3)Tetragonal 4)Obovado	Se consideraron las formas de acuerdo con las proporciones: > 6:1 (Linear) y <6:1 (Oblongo)

Margen del fruto persistente	0) Ausencia 1) Presencia	No se observó ambigüedad en los estados de carácter.
Dehiscencia del fruto	0) Valvas enteras 1) Valvas divididas en artejos	No se observó ambigüedad en los estados de carácter.

Las especies del Viejo Mundo constituyen un caso particular en la historia evolutiva de *Mimosa*. Los resultados estiman el nodo corona para estas especies (*M. mossambicensis* Brenan distribuida en África, *M. rubicaulis* subsp. *himalayana* Ohashi presente en Pakistán, India y Nepal, *M. onilahensis* R. Vig. y *M. volubilis* Villiers endémicas de Madagascar) en 6.66 [2.18-11.96] m.a., a finales del Mioceno (Figura 2). El cronograma muestra que el género es muy diverso en México y en Centroamérica y Sudamérica (Nodos 7-18), con sus principales centros de diversidad y el mayor número de especies en Brasil y México. La Tabla 5 muestra las edades de los nodos seleccionados para la reconstrucción de los estados morfológicos ancestrales, con un intervalo de credibilidad del 95%.

4.2.2. Reconstrucción de los estados morfológicos ancestrales

De acuerdo con nuestros resultados sobre la reconstrucción de los estados ancestrales de los caracteres morfológicos evaluados (Tabla 4), se señalan los estados plesiomórficos y derivados basados en el ancestro común más reciente (ACMR) representado en el Nodo 5 (Figuras 3-10). Para los nectarios foliares (Figura 3), todos los representantes del grupo externo, así como sus posibles ancestros presentan nectarios (Nodos 1-4). Los miembros más tempranamente divergentes de *Mimosa*, representados por *M. sect. Mimadenia* y su ancestro estimado en 16.36 [14.57-18.34] m.a, durante el Mioceno temprano (Nodo 6), exhiben nectarios en la base del pecíolo y/o en el raquis primario de la hoja (Figura 11C). Los resultados para los braquiblastos (Figura 4) muestran que el estado ancestral más probable para *Mimosa* es la ausencia de braquiblastos. Esto es consistente con el ACMR (Nodo 5). En el caso del número de estambres (Figura 5) se sugiere que las flores diplostémonas son el estado de carácter ancestral; están presentes en todas las especies del grupo externo y son el estado de carácter más probable de los ancestros correspondientes (Nodos 1-4). Estas flores también se observan como el estado de carácter más probable (96%) en el ACMR de todo el género *Mimosa* (Nodo 5) y en el ancestro de

los representantes incluidos de *M. sect. Mimadenia* en el nodo 6 (94%) (excepto para *M. myriadenia* (Benth.) Benth., que presenta flores haplostémonas y que no se incluyó en los análisis). Los resultados muestran que las flores haplostémonas son el estado derivado característico de las secciones *Mimosa* y *Calothamnus* propuestas por Barneby en 1991 (Figura 11D).

Los estaminodios son un carácter homoplásico (Figura 6), y surgieron independientemente en el género varias veces. La presencia de estaminodios es rara y parece estar ausente en casi todas las especies de *Mimosa* evaluadas (con la excepción del Nodo 18 y la especie *M. malacophylla* A.Gray), incluyendo el grupo externo y los ancestros seleccionados en los nodos 1-16, donde es más probable que este carácter esté ausente. El ancestro del nodo 17 sugiere una probabilidad del 54% de tener estaminodios. Los resultados indican la ausencia de estaminodios como estado ancestral y su presencia como estado derivado.

Los resultados de la reconstrucción del tipo de flor (Figura 7) sugieren las flores pentámeras como el estado plesiomórfico del carácter, mostrado en el ancestro común más reciente del género (Nodo 5), estimado en 24.05 [21.96-25.81] m.a. Para el carácter tipo de inflorescencia (Figura 8), el estado plesiomórfico es la presencia de espigas (Figura 11B, F), representado por el ACMR (Nodo 5) como su estado más probable. Los capítulos observados en representantes de *M. sect. Mimadenia* se sugieren como un estado derivado y como el estado más probable (34%) de su ancestro (Nodo 6) hace 16.36 [14.57-18.34] m.a. Con base en los resultados de reconstrucción de la dehiscencia del fruto (Figura 9), el estado ancestral para *Mimosa* es el fruto dividido en artejos (craspedio, Figura 11A, G). Los resultados muestran que los nodos 1-3, que pertenecen a ancestros del grupo externo, muestran una probabilidad >50% de mostrar valvas divididas en artejos y una incertidumbre del 16% en el ancestro (Nodo 3) de los géneros *Lachesiodendron*, *Piptadenia*, y *Stryphnodendron*, así como *Mimosa*. El ACMR de *Mimosa* (Nodo 5), datado en 24.05 [21.96-25.81] m.a, tenía frutos con las valvas divididas en artejos como estado más probable (77%). Finalmente, los resultados de la reconstrucción de la forma del fruto (Figura 10) sugieren que el estado ancestral más probable es un fruto oblongo, que es considerado aquí como el estado plesiomórfico en el género *Mimosa*, representado por el ACMR (Nodo 5). Este último derivado de ancestros piptadenioides con fruto linear.

Tabla 5. Clados reconocidos en los análisis de datos combinados de acuerdo con la clasificación de Barneby (1991). Se muestra del lado derecho la media en m.a. de acuerdo con los resultados obtenidos (Figura 2) y el rango de 95% de credibilidad).

CLADOS RECONOCIDOS EN LA RECONSTRUCCIÓN DE ESTADOS DE CARACTER Y SU CORRESPONDIENTE CLASIFICACIÓN SEGÚN BARNEBY (1991) PARA MIMOSA		EDAD MEDIA EN M.A. [INTERVALO 95% DE CREDIBILIDAD]
1	Grupo externo	30.8 [25.22-36.47]
2	Grupo externo	28.28 [23.22-34.67]
3	Grupo externo	27.06 [23.25-32.29]
4	Grupo externo	17.67 [7.2-28.48]
5	Género <i>Mimosa</i> Nudo corona	24.05 [21.96-25.81]
6	Núcleo Sect. <i>Mimadenia</i>	16.36 [14.57-18.34]
7	Núcleo Sect. <i>Batocaulon</i>	15.61 [10.77-21.18]
8	Sect. <i>Batocaulon</i> / <i>Bimucronatae-Acantholobae-Andinae</i>	13.55 [8.85-18.4]
9	Sect. <i>Batocaulon</i> / <i>Leucaenoideae-Leiocarpae-Rubicaules</i>	12.83 [7.61-17.17]
10	Sect. <i>Batocaulon</i> / <i>Boreales</i>	6.73 [2.83-10.72]
11	Sect. <i>Batocaulon</i> / <i>Acanthocarpae-Distachyae</i>	5.86 [2.86-8.76]
12	Sect. <i>Batocaulon</i> / <i>Acanthocarpae</i>	3.90 [1.87-6.29]
13	Sect. <i>Batocaulon</i> / <i>Distachyae</i>	5.07 [1.46-7.48]
14	Sect. <i>Batocaulon</i> - <i>Calothamnus-Habbasia-Mimosa</i>	18.79 [15.35-22.47]
15	Sect. <i>Batocaulon</i> / <i>Leiocarpae-Viejo Mundo</i>	10.07 [3.57-17.4]
16	Núcleo Sect. <i>Habbasia</i>	9.22 [5.06-12.92]
17	Núcleo Sect. <i>Mimosa</i>	11.45 [8.0-14.74]
18	Núcleo Sect. <i>Calothamnus</i> = M. sect. <i>Mimosa</i> ser. <i>Lepidotae</i>	4.0 [1.47-6.95]

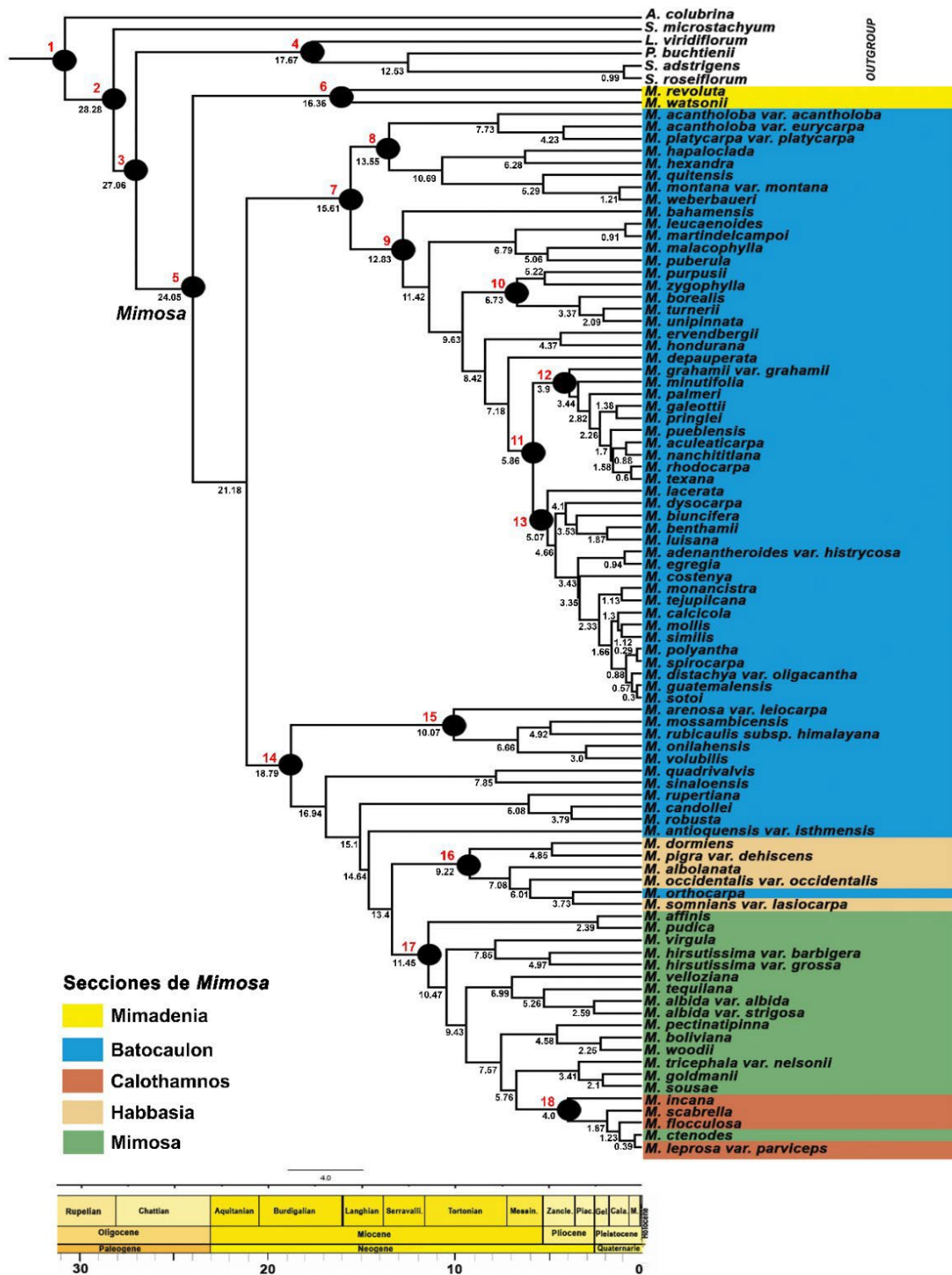


Figura 2. Cronograma derivado del análisis de reloj molecular bayesiano basado en los las regiones *trnD₂-trnT+rpS16+19* caracteres morfológicos, usando un modelo de reloj molecular bayesiano no correlacionado. Árbol de máxima credibilidad del clados. Los números rojos indican los 18 nodos seleccionados para la reconstrucción de estados ancestrales. La edad media de los nodos se muestra en color negro.

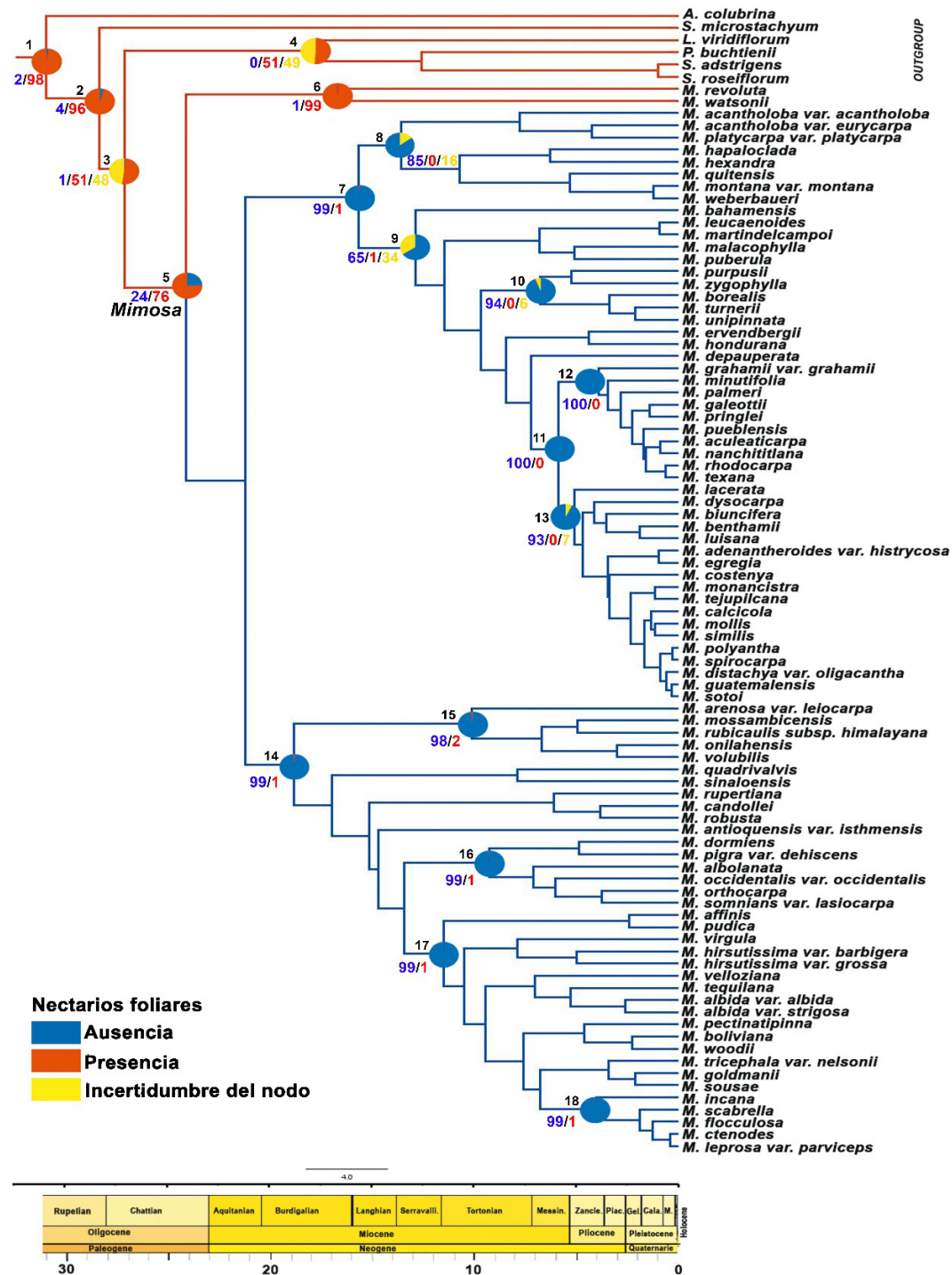


Figura 3. Cronograma que muestra la reconstrucción de estados ancestrales para el caracter: Nectarios foliares. Los gráficos indican en color la probabilidad de los estados de caracter de los ancestros seleccionados de 1 a 18 indicados con números negros. Los valores de probabilidad de los estados se muestran debajo de los nodos correspondientes. El color de las ramas indica el estado del caracter de la especie.

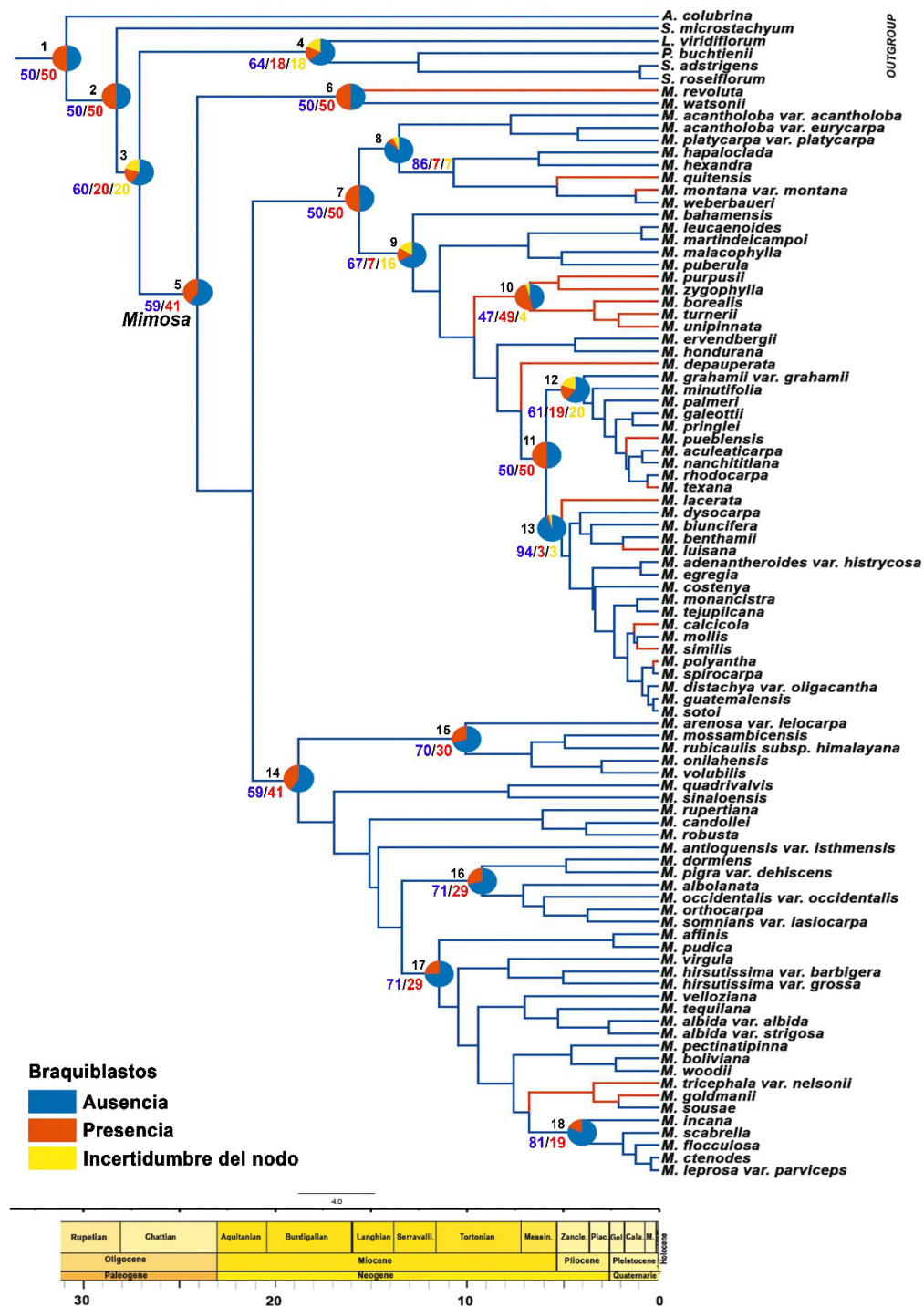


Figura 4. Cronograma que muestra la reconstrucción de estados ancestrales para el carácter: Braquiblastos. Los gráficos indican en color la probabilidad de los estados del carácter de los ancestros seleccionados de 1 a 18 indicados con números negros. Los valores de probabilidad de los estados se muestran debajo de los nodos correspondientes. El color de las ramas indica el estado del carácter de la especie.

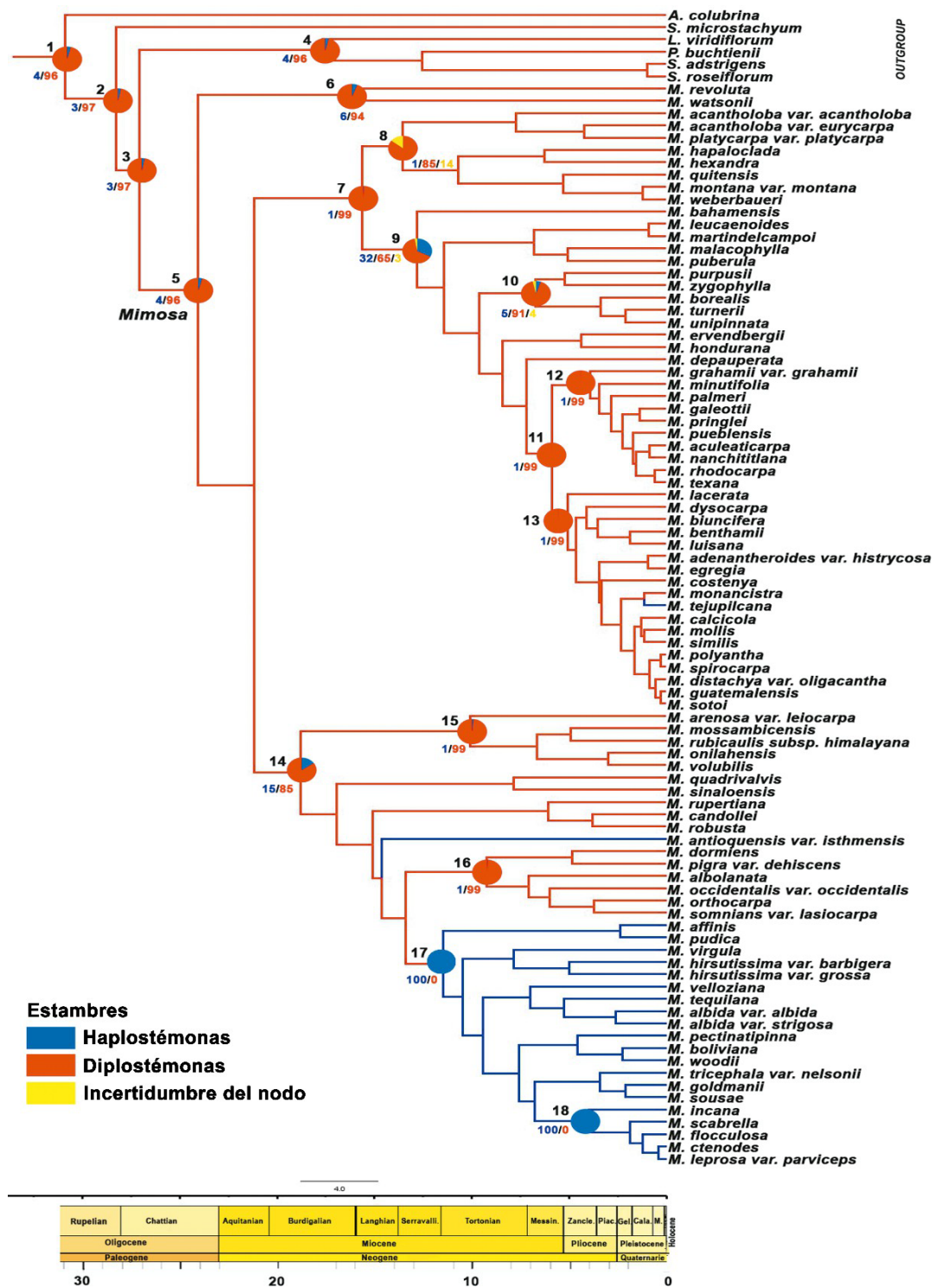


Figura 5. Cronograma que muestra la reconstrucción de estados ancestrales para el carácter: Estambres. Los gráficos indican en color la probabilidad de los estados del carácter de los ancestros seleccionados de 1 a 18 indicados con números negros. Los valores de probabilidad de los estados se muestran debajo de los nodos correspondientes. El color de las ramas indica el estado del carácter de la especie.

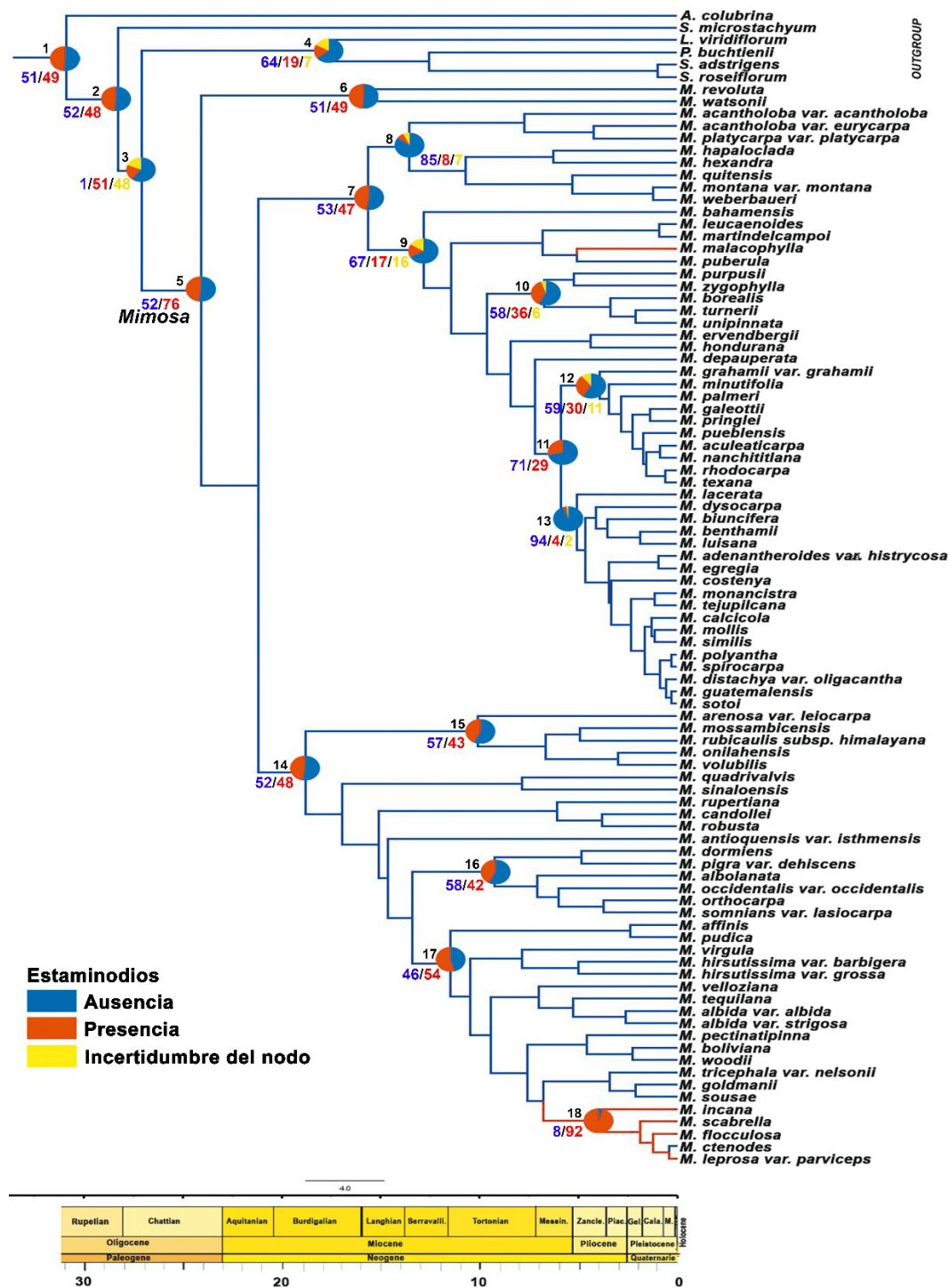


Figura 6. Cronograma que muestra la reconstrucción de estados ancestrales para el carácter: Estaminodios. Los gráficos indican en color la probabilidad de los estados del carácter de los ancestros seleccionados de 1 a 18 indicados con números negros. Los valores de probabilidad de los estados se muestran debajo de los nodos correspondientes. El color de las ramas indica el estado del carácter de la especie.

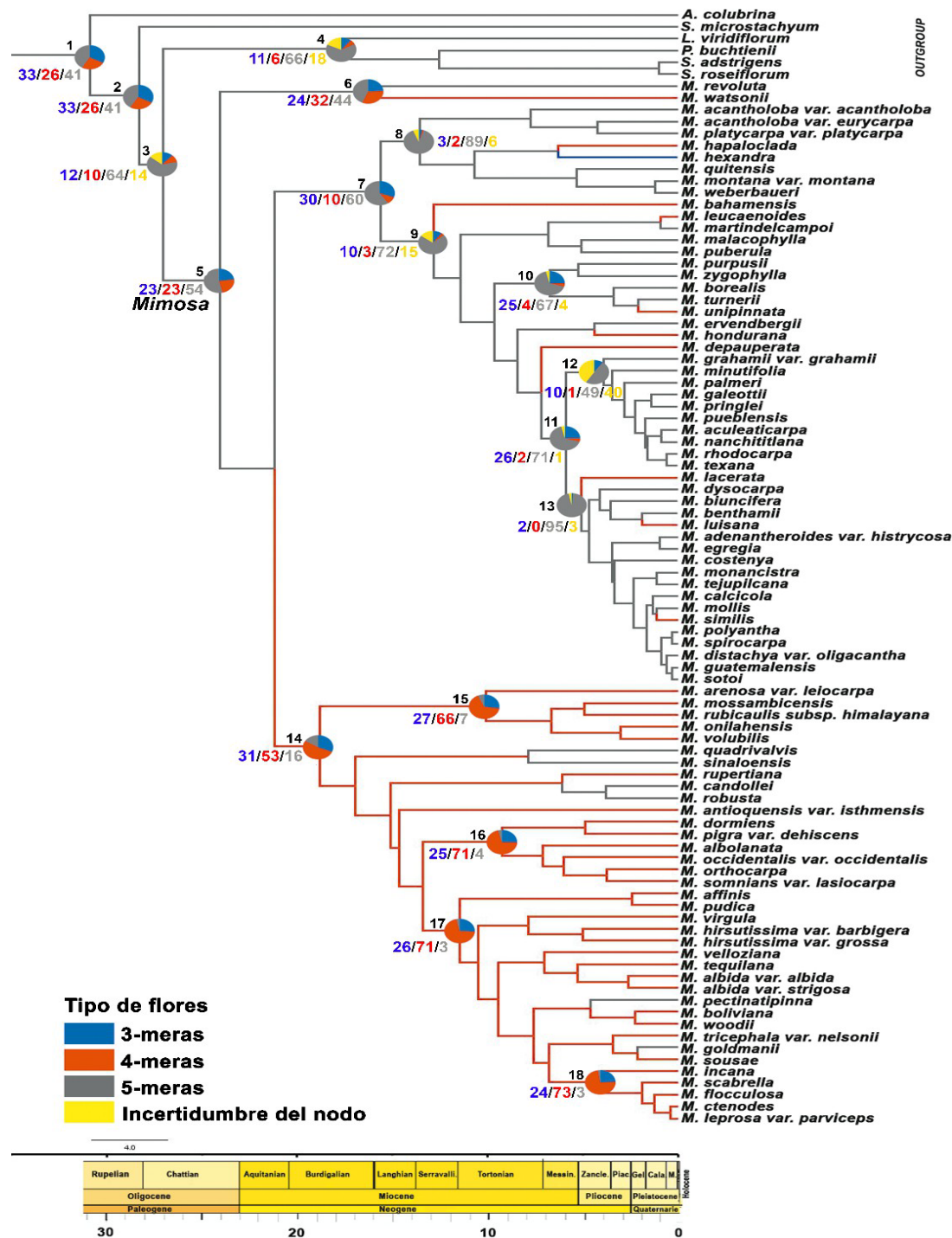


Figura 7. Cronograma que muestra la reconstrucción de estados ancestrales para el carácter: Tipo de flores. Los gráficos indican en color la probabilidad de los estados del carácter de los ancestros seleccionados de 1 a 18 indicados con números negros. Los valores de probabilidad de los estados se muestran debajo de los nodos correspondientes. El color de las ramas indica el estado del carácter de la especie.

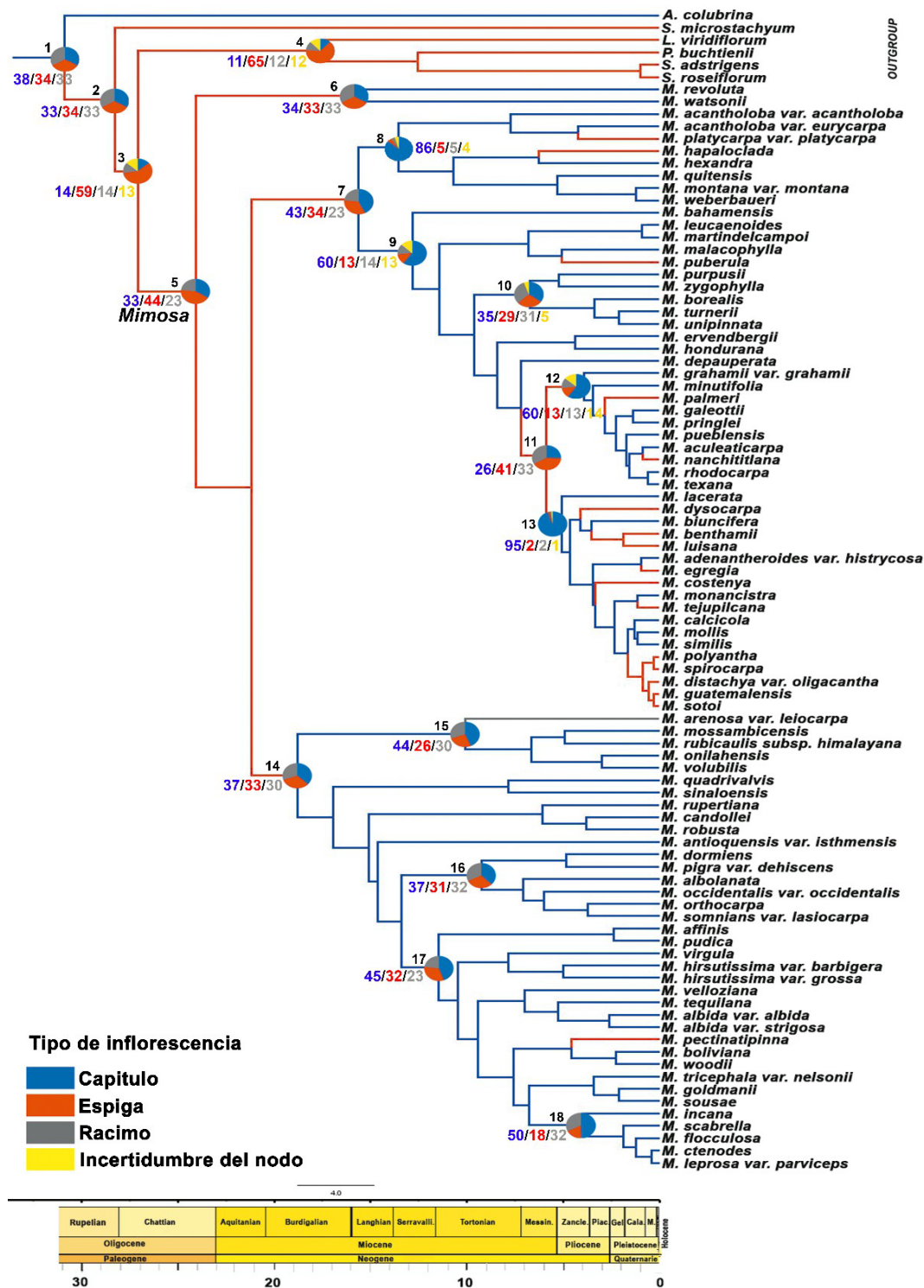


Figura 8. Cronograma que muestra la reconstrucción de estados ancestrales para el caracter: Tipo de inflorescencia. Los gráficos indican en color la probabilidad de los estados del caracter de los ancestros seleccionados de 1 a 18 indicados con números negros. Los valores de probabilidad de los estados se muestran debajo de los nodos correspondientes. El color de las ramas indica el estado del caracter de la especie.

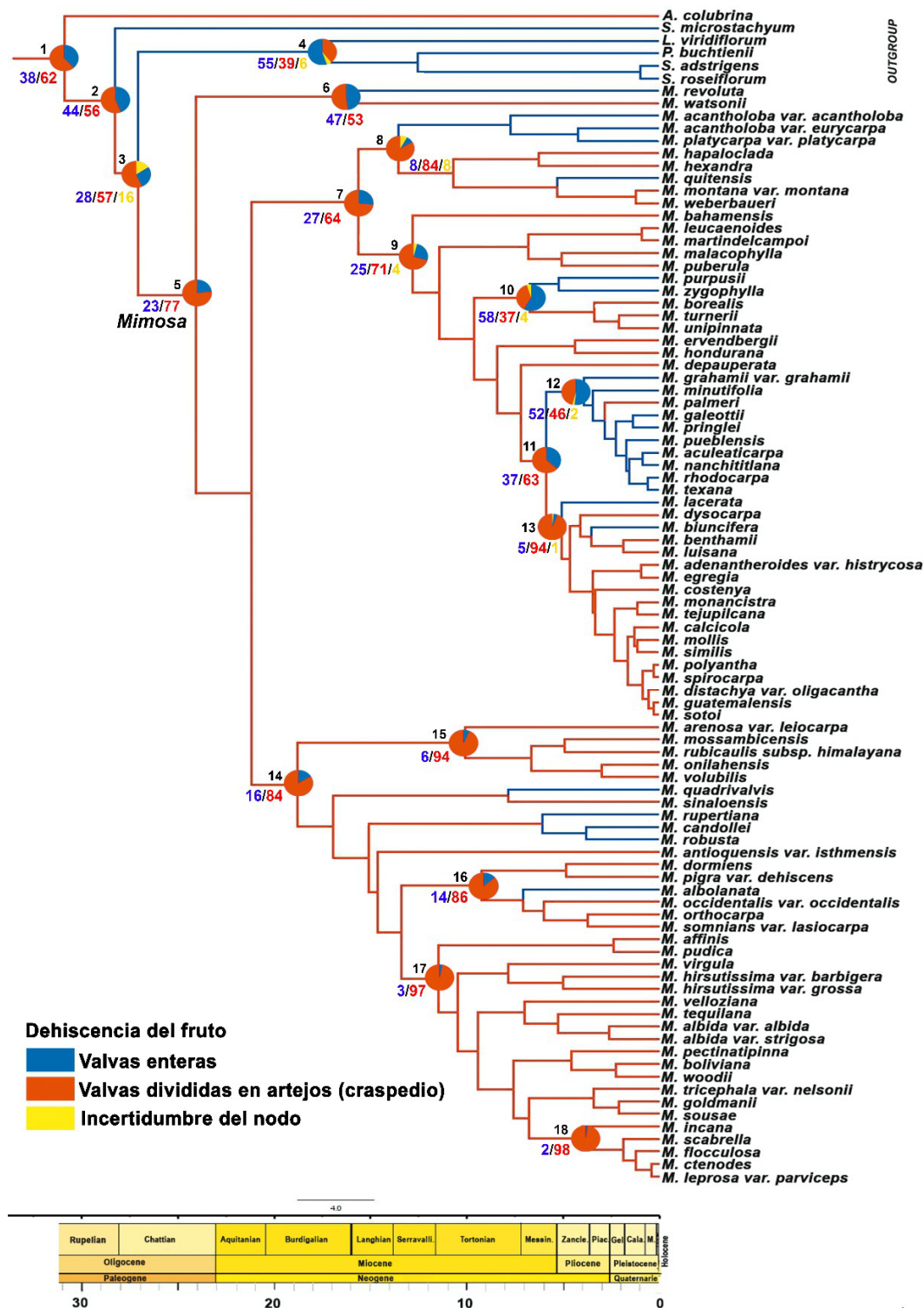


Figura 9. Cronograma que muestra la reconstrucción de estados ancestrales para el caracter: Dehiscencia del fruto. Los gráficos indican en color la probabilidad de los estados del caracter de los ancestros seleccionados de 1 a 18 indicados con números negros. Los valores de probabilidad de los estados se muestran debajo de los nodos correspondientes. El color de las ramas indica el estado del caracter de la especie.

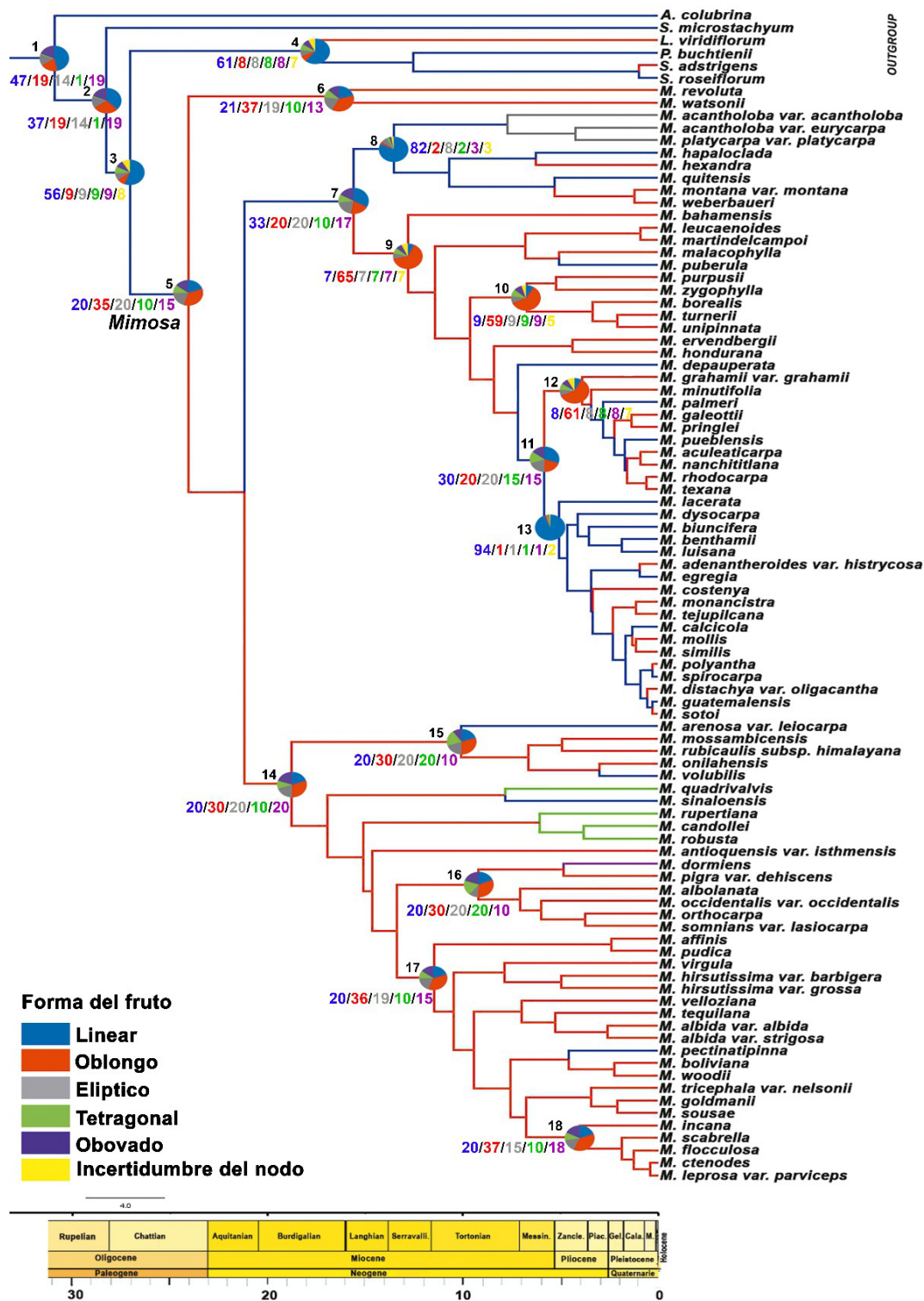


Figura 10. Cronograma que muestra la reconstrucción de estados ancestrales para el carácter: Forma del fruto. Los gráficos indican en color la probabilidad de los estados del carácter de los ancestros seleccionados de 1 a 18 indicados con números negros. Los valores de probabilidad de los estados se muestran debajo de los nodos correspondientes. El color de las ramas indica el estado del carácter de la especie.

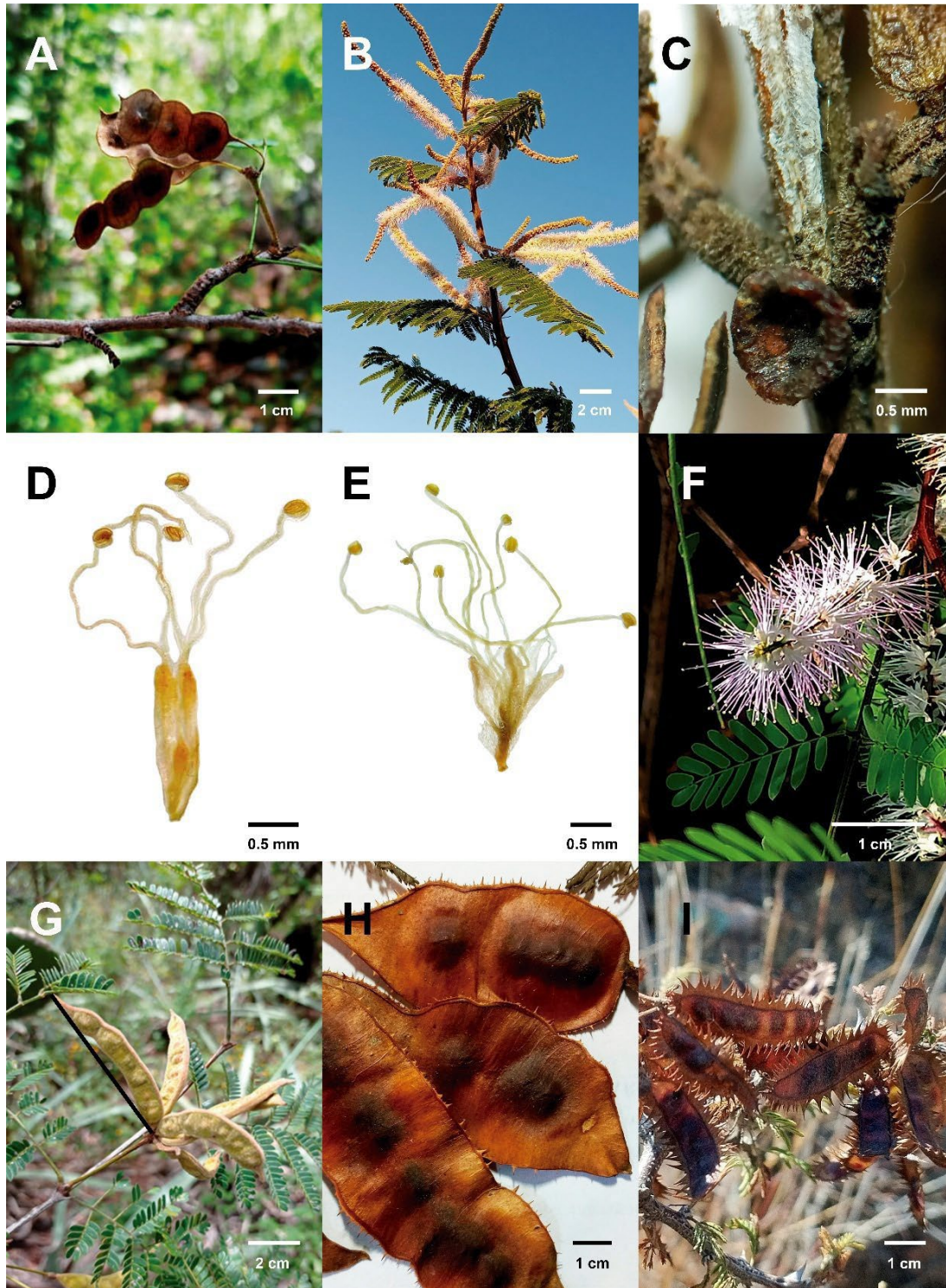


Figura 11. Caracteres morfológicos del género *Mimosa*. A. *Mimosa goldmanii*, braquiblastos y fruto oblongo en craspedio. B. *Mimosa benthamii*, rama con espigas fasciculadas axilares. C. *Mimosa revoluta*, nectario foliar. D. *Mimosa albida*, flor haplostémona. E. *Mimosa polyantha*, flor diplostémona. F. *Mimosa polyantha*, flores dispuestas en espiga. G. *Mimosa mollis*, frutos oblongos y craspedio. H. *Mimosa acantholoba* var. *acantholoba*, frutos elípticos con valvas enteras. I. *Mimosa lacerata*, frutos oblongos con válvulas enteras. Fotos de V. Velázquez-Castañeda.

4.3. Relaciones filogenéticas y taxonomía de género *Mimosa*

4.3.1. Modelos evolutivos

La matriz de datos alineada para cada una de las regiones del ADN incluye 1773 caracteres para la región *trnD₂-trnT*; y 940 caracteres para la región *rpS16*. En el caso de los datos morfológicos se incluyen un total de 19 caracteres analizados con un total de 126 taxa terminales.

Se presentan los resultados de los modelos evolutivos de las secuencias de las matrices correspondientes a cada región de ADN a analizar; gen 1= *trnD₂-trnT*; gen2: *rpS16* (Tabla 6).

El alineamiento contiene 126 secuencias con 2713 columnas, 1474 patrones distintos, 448 parsimoniosamente informativos, 567 sitios únicos, 1698 sitios constantes.

Tabla 6. Resultados de los modelos evolutivos bajo los criterios de Akaike y de Inferencia Bayesiana de las secuencias *trnD₂-trnT* y *rpS16*.

Región	AIC	BIC
<i>trnD₂-trnT</i>	TVM+F+I+G4	K3Pu+F+I+G4
<i>rpS16</i>	GTR+F+I+G4	TIM3+F+I+G4
Valor	LnL: -7457.823	LnL: -7475.646

4.3.2. Análisis filogenéticos con datos combinados (moleculares y morfológicos).

Se presentan a continuación los resultados de los análisis de datos concatenados usando las regiones de ADN *trnD₂-trnT* + *rpS16* del cloroplasto más los 19 caracteres morfológicos.

El modelo seleccionado para los datos moleculares fue: GTR+G. Para los datos morfológicos se seleccionó el modelo MK estados (Lewis 2001).

De acuerdo con los resultados del análisis concatenado de Inferencia Bayesiana usando las regiones *trnD₂-trnT* + *rpS16* + caracteres morfológicos (Figura 12), el género *Mimosa* se recupera como un grupo monofilético (Clado A) con un valor alto de soporte de probabilidad posterior bayesiana (1.0). Se recuperan 21 clados principales (Clados 1-21). De acuerdo con los grupos monofiléticos recuperados y considerando la clasificación a nivel de Sección, así como los caracteres morfológicos, se reconocen solamente cuatro secciones para el género: 1) *Mimosa* sect. *Mimadenia* Barneby (Clado B); 2) *M.* sect. *Batocaulon* DC., 3) *M.* sect. *Habbasia* DC. y 4) *M.* sect. *Mimosa*. *Mimosa* sect. *Calothamnus* Barneby se recupera como un linaje perteneciente a *M.* sect. *Mimosa* (Clado C).

Mimosa sect. *Mimadenia* se recupera como grupo monofilético (Clado B1) con un valor de soporte de ramas 1.0. *Mimosa* sect. *Batocaulon* se muestra como un grupo polifilético, los taxa incluidos de esta sección se rescatan en 13 clados (Clados 2-14) que se establecen de acuerdo con el reconocimiento de grupos monofiléticos con un ancestro en común, representados por los nodos señalados y según la ubicación de la especie tipo ligadas a las series taxonómicas de los taxa analizados, de acuerdo con Barneby (1991). Un caso particular, es el Clado 15 donde se agrupan taxa de *M.* sect. *Batocaulon* y los representantes de *M.* sect. *Habbasia*, señalando a estas secciones taxonómicas reconocidas por Barneby (1991) como grupos parafiléticos; por lo tanto, los resultados del análisis de Inferencia Bayesiana no permiten una nueva delimitación taxonómica a nivel de sección, debido en parte, al escaso muestreo taxonómico.

Las secciones *Mimosa* y *Calothamnus* son rescatadas en conjunto como un grupo monofilético (Clado C) con un alto valor de soporte (1.0). De acuerdo con Barneby (1991), las especies agrupadas en el clado 20 pertenecen a lo que él reconoció como *M.* sect. *Calothamnus*. Sin embargo, de acuerdo con los resultados, es posible reconocer a los taxa del clado 20 como parte de *M.* sect. *Mimosa*.

De acuerdo con los resultados del análisis concatenado de Máxima Verosimilitud usando las regiones *trnD₂-trnT* + *rpS16* + caracteres morfológicos (Figura 13), el género *Mimosa* se recupera como un grupo monofilético (Clado A) con un valor de soporte de UFBootstrap de 100. Se reconocen 21 clados principales (Clados 1-21), que son monofiléticos y están basados en su morfología y en la clasificación infragenérica a nivel de sección. De acuerdo con la recuperación de estos clados, se reconocen sólo cuatro secciones del género: 1) *Mimosa* sect. *Mimadenia* Barneby (Clado B1); 2) *M. sect. Batocaulon* DC., 3) *M. sect. Habbasia* DC. y 4) *M. sect. Mimosa*. *M. sect. Calothamnus* Barneby se muestra como un linaje perteneciente a *M. sect. Mimosa* (Clado C). Estos resultados son congruentes con los del análisis de Inferencia Bayesiana.

Mimosa sect. *Mimadenia* se confirma como grupo monofilético (Clado B1) con un valor de soporte de ramas 100. Para las especies incluidas de *M. sect. Batocaulon* se recuperan 13 clados (Clados 2-13 y 15), que son señalados de acuerdo con el reconocimiento de grupos monofiléticos, basados en un ancestría en común, representada por los nodos señalados. En estos clados se considera la ubicación de la especie tipo de las series taxonómicas representadas por los taxa analizados, de acuerdo con la clasificación de Barneby (1991). Un caso particular, es el Clado 14 donde se agrupan taxa de la sect. *Batocaulon* y de la sect. *Habbasia* señalando a estas secciones taxonómicas reconocidas por Barneby (1991) como grupos parafiléticos, coincidiendo con la agrupación recuperada en el análisis de Inferencia Bayesiana.

Mimosa sect. *Mimosa* y *M. sect. Calothamnus* se recuperan como un grupo monofilético en el Clado C, con valor de soporte de 100. De acuerdo con Barneby (1991), las especies agrupadas en clado 19 pertenecen a lo que él reconoció como *M. sect. Calothamnus*. No obstante, de acuerdo con los resultados, aquí se reconoce a los taxa del clado 19 dentro de *M. sect. Mimosa*.

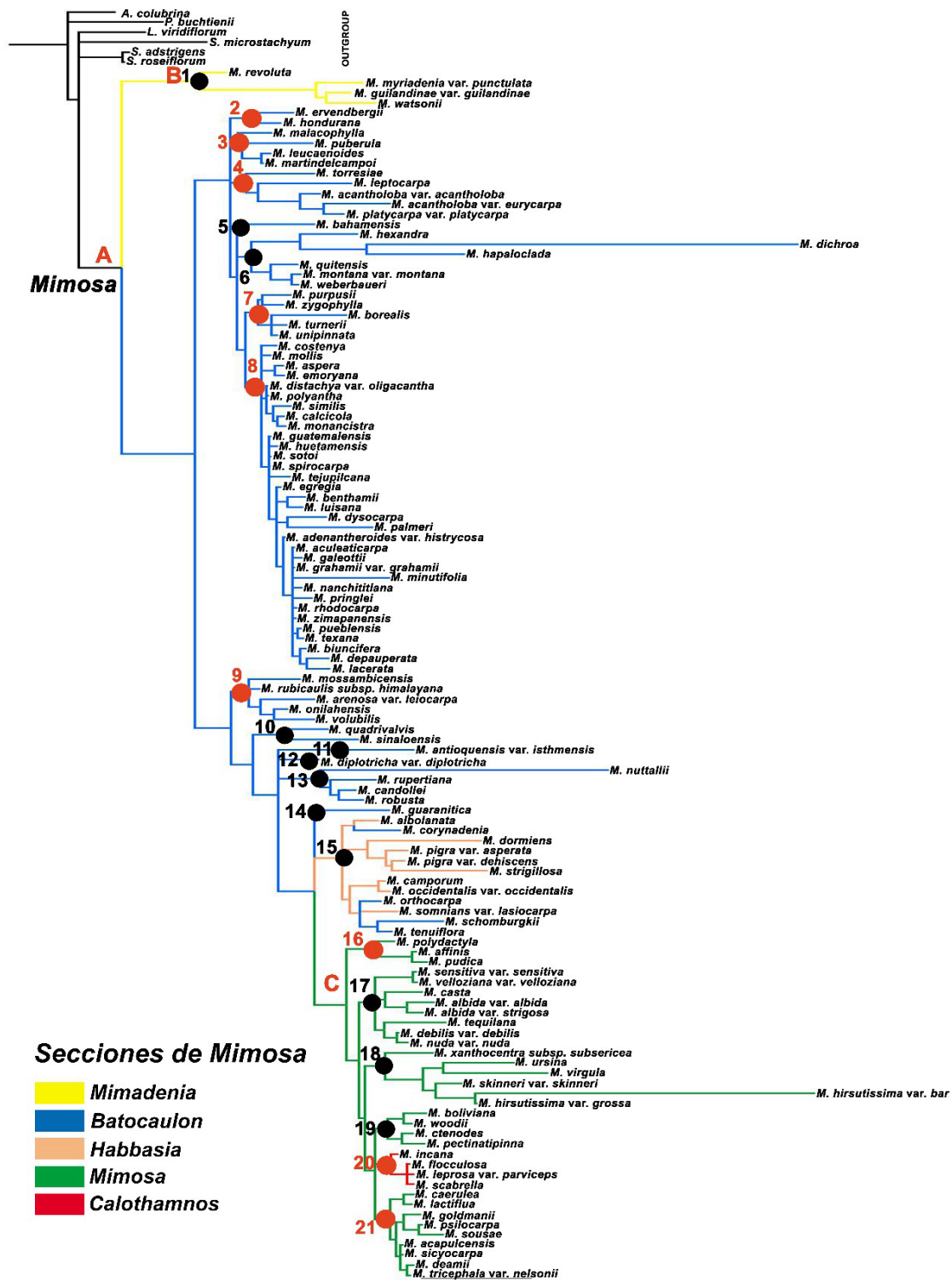


Figura 14. Filograma del análisis de Inferencia Bayesiana usando las regiones *trnD₂-trnT* + *rpS16* + caracteres morfológicos. Los principales clados reconocidos se identifican con números señalando con círculos rojos aquellos nodos para los que se propone una nueva delimitación taxonómica. El color de las ramas indica la sección infragenérica de los taxa de acuerdo con la clasificación de Barneby (1991). Las letras señalan los grupos monofiléticos reconocidos taxonómicamente a nivel género y sección.

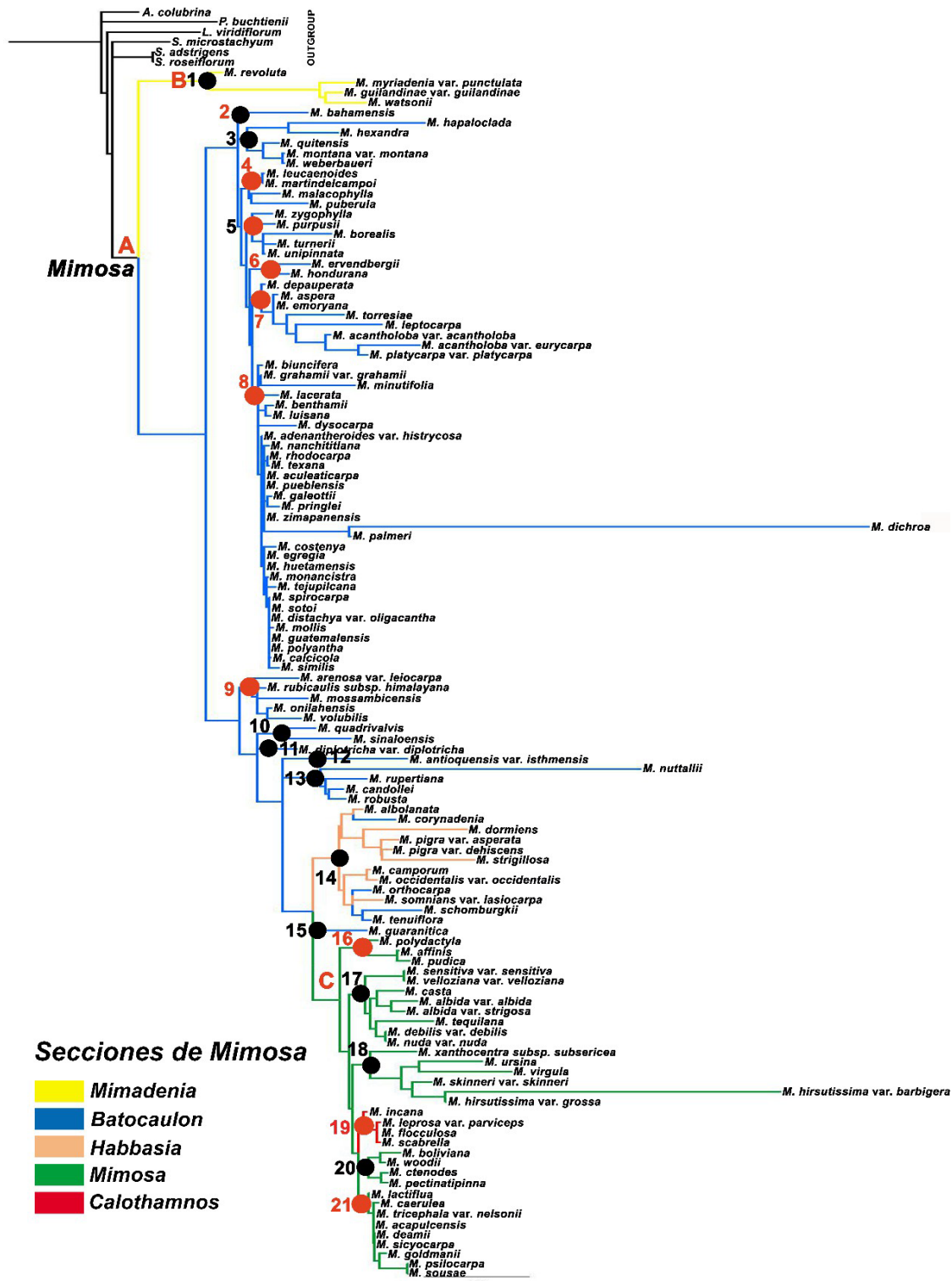


Figura 15. Filograma del análisis de Máxima Verosimilitud usando las regiones *trnD₂-trnT* + *rpS16* + caracteres morfológicos. Los principales clados reconocidos se identifican con números señalando con círculos rojos aquellos nodos para los que se propone una nueva delimitación taxonómica. El color de las ramas indica la sección infragenérica de los taxa de acuerdo con la clasificación de Barneby (1991). Las letras señalan los grupos monofiléticos reconocidos taxonómicamente a nivel género y sección.

El género *Mimosa* ha sido objeto de varias clasificaciones taxonómicas posteriormente a su descripción por Lineo en 1753. Una de las primeras clasificaciones para *Mimosa* fue realizada por Bentham (1875), donde clasificó 278 especies del género *Mimosa*, conocidas hasta entonces, 270 de América y ocho especies del Viejo Mundo (dos de Asia y seis de África). Dividió a *Mimosa* en dos secciones: 1) *Habbasia* DC.: caracterizada por tener flores diplostémonas, donde incluyó un total de 148 especies en 11 series y 2) *Eumimosa* Benth.: caracterizada por tener 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, la morfología floral y en algunas características de la legumbre (Grether *et al.* 1996; Velázquez-Castañeda 2019).

Posteriormente, Robinson (1898), 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. Más tarde, Britton & Rose (1928), 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 (Velázquez-Castañeda 2019).

Finalmente, la clasificación actual del género propuesta por Barneby (1991), incluye 477 especies para el continente americano y está basada en el sistema de clasificación de Bentham (1875). En su clasificación 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 *M. sect. Mimadenia*, la división de *M. sect. Habbasia* en dos secciones: *M. sect. Habbasia* y *M. sect. Batocaulon*, la inclusión del género *Schrankia*, como la serie *Quadrivalves* dentro de la sect. *Batocaulon*, además de un reordenamiento importante en series y subseries de las especies con flores haplostémonas de la sect. *Eumimosa* de Bentham, que dividió en dos secciones: *M. sect. Mimosa* y *M. sect. Calothamnus*, clasificando al género en cinco

secciones, 41 series y 37 subseries, las especies del Viejo Mundo se ubicaron dentro de *M. sect. Batocaulon* serie *Rubicaules* como las clasificó Bentham en 1875 (Simon *et al.*, 2011; Velázquez-Castañeda 2019).

Después del trabajo de Barneby (1991), no se ha realizado una nueva propuesta de clasificación de *Mimosa* a nivel mundial, únicamente se han descrito nuevas especies bajo su sistema de clasificación y se han hecho algunos cambios nomenclaturales a nivel infragenérico. Uno de los cambios a destacar, fue el trabajo de Grether (2000), quien realizó modificaciones en algunas series, elevando el estatus de *Lactifluae* (Barneby) R. Grether y *Teledactylae* (Barneby) Britton & Rose ex R. Grether de subseries a series dentro de *M. sect. Mimosa*. De acuerdo con los resultados del análisis filogenético de Inferencia Bayesiana (Figura 12), en este trabajo se proponen nuevos cambios al sistema de clasificación de Barneby (1991), a nivel sección, series y subseries.

Las modificaciones a la clasificación de Barneby (1991), que se proponen en este trabajo para el género *Mimosa* incluyen en la *M. sect. Batocaulon*, una nueva serie (serie *Honduranae*), la fusión de las series *Acanthocarpae* y *Distachyae* = *Acanthocarpae* emend., y nuevas circunscripciones para las series: *Acantholobae*, *Boreales*, *Leiocarpae* y *Leucaenoideae*. Adicionalmente, la fusión de las secciones *Mimosa* y *Calothamnus* = *Mimosa* emend. V. Velázquez & R. Grether. Las especies anteriormente reconocidas por Barneby (1991) como *M. sect. Calothamnus*, se incluyen en la nueva circunscripción de *M. sect. Mimosa* a nivel de serie conservando el nombre propuesto por Bentham (1875), aumentando el número de especies a 33 y designando un nuevo lectotipo = serie *Lepidotae* emend. Además, se confirma el reconocimiento de las series *Lactifluae* y *Teledactylae* propuestas por Grether (2000), con una nueva circunscripción para la primera, así como la fusión de las subseries *Pudicae* y *Affines* de la serie *Mimosa* = serie *Mimosa* subser. *Pudicae* emend. En esta nueva circunscripción de *M. sect. Mimosa* se reconocen seis series y 34 subseries. De acuerdo con las modificaciones aquí propuestas el género *Mimosa* se clasifica ahora en cuatro secciones, 44 series y 34 subseries (Tabla 7).

Tabla 7. Modificaciones a la clasificación del género *Mimosa* en este trabajo.

Género <i>Mimosa</i>	Barneby 1991	Este trabajo	Referencia
Sección I	<i>M. sect. Mimadenia</i> 4 series	<i>M. sect. Mimadenia</i> 4 series	Este trabajo p. 105
Series	1. <i>Myriadeniae</i>	1. <i>Myriadeniae</i>	Barneby (1991), p. 27
	2. <i>Glanduliferae</i>	2. <i>Glanduliferae</i>	Barneby (1991), p. 36
	3. <i>Revolutae</i>	3. <i>Revolutae</i>	Barneby (1991), p. 56
	4. <i>Nothacaciae</i>	4. <i>Nothacaciae</i>	Barneby (1991), p. 59
Sección II	<i>M. sect. Batocaulon</i> 25 series	<i>M. sect. Batocaulon</i> 25 series (1 serie nueva)	Este trabajo, p. 106
Series	-	1. <i>Honduranae</i> ser. nov.	Este trabajo, p. 107
	1. <i>Distachyae</i>	2. <i>Acanthocarpae</i> emend.	Este trabajo, p. 116
	2. <i>Acanthocarpae</i>		
	3. <i>Andinae</i>	3. <i>Andinae</i>	Barneby (1991), p. 84
	4. <i>Acantholobae</i>	4. <i>Acantholobae</i> emend.	Este trabajo, p. 112
	5. <i>Boreales</i>	5. <i>Boreales</i> emend.	Este trabajo, p. 114
	6. <i>Leiocarpae</i>	6. <i>Leiocarpae</i> emend.	Este trabajo, p. 121
	7. <i>Bimucronatae</i>	7. <i>Bimucronatae</i>	Barneby (1991), p. 160
	8. <i>Leucaenoideae</i>	8. <i>Leucaenoideae</i> emend.	Este trabajo, p. 109
	9. <i>Rubicaules</i>	9. <i>Rubicaules</i>	Barneby (1991), p. 176
	10. <i>Fagaracanthae</i>	10. <i>Fagaracanthae</i>	Barneby (1991), p. 180
	11. <i>Bahamenses</i>	11. <i>Bahamenses</i>	Barneby (1991), p. 187
	12. <i>Farinosae</i>	12. <i>Farinosae</i>	Barneby (1991), p. 190
	13. <i>Ephedroideae</i>	13. <i>Ephedroideae</i>	Barneby (1991), p. 194
	14. <i>Echinocaulae</i>	14. <i>Echinocaulae</i>	Barneby (1991), p. 195
	15. <i>Paucifoliae</i>	15. <i>Paucifoliae</i>	Barneby (1991), p. 197
	16. <i>Glandulosae</i>	16. <i>Glandulosae</i>	Barneby (1991), p. 227
	17. <i>Stipellares</i>	17. <i>Stipellares</i>	Barneby (1991), p. 234
	18. <i>Auriculatae</i>	18. <i>Auriculatae</i>	Barneby (1991), p. 254
	19. <i>Caesalpiniifoliae</i>	19. <i>Caesalpiniifoliae</i>	Barneby (1991), p. 256
	20. <i>Ceratoniae</i>	20. <i>Ceratoniae</i>	Barneby (1991), p. 258
	21. <i>Cordistipulae</i>	21. <i>Cordistipulae</i>	Barneby (1991), p. 265
	22. <i>Campicolae</i>	22. <i>Campicolae</i>	Barneby (1991), p. 280
	23. <i>Filipedes</i>	23. <i>Filipedes</i>	Barneby (1991), p. 283
	24. <i>Quadrivalves</i>	24. <i>Quadrivalves</i>	Barneby (1991), p. 290
	25. <i>Plurijugae</i>	25. <i>Plurijugae</i>	Barneby (1991), p. 303
Sección III	<i>M. sect. Habbasia</i> 9 series	<i>M. sect. Habbasia</i> 9 series	Este trabajo, p. 126
Series	1. <i>Setosae</i>	1. <i>Setosae</i>	Barneby (1991), p. 350

	2. <i>Pachycarpae</i>	2. <i>Pachycarpae</i>	Barneby (1991), p. 366
	3. <i>Habbasia</i>	3. <i>Habbasia</i>	Barneby (1991), p. 427
	4. <i>Bipinnatae</i>	4. <i>Bipinnatae</i>	Barneby (1991), p. 446
	5. <i>Neptunioideae</i>	5. <i>Neptunioideae</i>	Barneby (1991), p. 473
	6. <i>Rondonianae</i>	6. <i>Rondonianae</i>	Barneby (1991), p. 480
	7. <i>Rojasianae</i>	7. <i>Rojasianae</i>	Barneby (1991), p. 481
	8. <i>Pseudocymosae</i>	8. <i>Pseudocymosae</i>	Barneby (1991), p. 485
	9. <i>Piresianae</i>	9. <i>Piresianae</i>	Barneby (1991), p. 486
Sección IV	M. sect. <i>Mimosa</i> 3 series y 37 subseries	M. sect. <i>Mimosa</i> emend.	Este trabajo, p. 126
Sección V	M. sect. <i>Calothamnus</i> sin series	6 series y 34 subseries	
Series y Subseries	M. sect. <i>Calothamnus</i> *	1. Serie <i>Lepidotae</i> emend.	Este trabajo, p. 132
	1. Serie <i>Modestae</i>	2. Serie <i>Modestae</i>	Barneby (1991), p. 763
	2. Serie <i>Myriophyllae</i>	3. Serie <i>Myriophyllae</i>	Barneby (1991), p. 492
	3. Serie <i>Mimosa</i>	4. Serie <i>Mimosa</i>	Barneby (1991), p. 506
	1. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Lactifluae</i>	5. Serie <i>Lactifluae</i> emend.	Este trabajo, p. 134
	2. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Teledactylae</i>	6. Serie <i>Teledactylae</i>	Grether (2000), página 35
	3. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Castae</i>	1. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Castae</i>	Barneby (1991), p. 524
	4. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Pectinatae</i>	2. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Pectinatae</i>	Barneby (1991), p. 522
	5. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Mimosa</i>	3. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Mimosa</i>	Barneby (1991), p. 533
	6. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Pedunculosa</i>	4. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Pedunculosa</i>	Barneby (1991), p. 559
	7. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Polycarpae</i>	5. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Polycarpae</i>	Barneby (1991), p. 516
	8. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Bolivianae</i>	6. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Bolivianae</i>	Barneby (1991), p. 577
	9. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Dolentes</i>	7. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Dolentes</i>	Barneby (1991), p. 578
	10. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Lundianae</i>	8. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Lundianae</i>	Barneby (1991), p. 591
	11. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Trichocephalae</i>	9. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Trichocephalae</i>	Barneby (1991), p. 594

12. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Ramosissimae</i>	10. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Ramosissimae</i>	Barneby (1991), p. 597
13. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Serrae</i>	11. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Serrae</i>	Barneby (1991), p. 603
14. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Sparsae</i>	12. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Sparsae</i>	Barneby (1991), p. 604
15. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Obstrigosae</i>	13. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Obstrigosae</i>	Barneby (1991), p. 612
16. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Pudicae</i>	14. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Pudicae</i> <i>emend.</i>	Este trabajo, p. 128
17. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Affines</i>		
18. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Morongianae</i>	15. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Morongianae</i>	Barneby (1991), p. 644
19. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Bipennatulae</i>	16. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Bipennatulae</i>	Barneby (1991), p. 646
20. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Simplicissimae</i>	17. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Simplicissimae</i>	Barneby (1991), p. 652
21. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Polycephalae</i>	18. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Polycephalae</i>	Barneby (1991), p. 654
22. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Dicerasteae</i>	19. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Dicerasteae</i>	Barneby (1991), p. 686
23. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Discobolae</i>	20. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Discobolae</i>	Barneby (1991), p. 687
24. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Hirsutae</i>	21. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Hirsutae</i>	Barneby (1991), p. 690
25. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Brevipedes</i>	22. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Brevipedes</i>	Barneby (1991), p. 705
26. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Thomistae</i>	23. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Thomistae</i>	Barneby (1991), p. 716
27. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Pogocephalae</i>	24. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Pogocephalae</i>	Barneby (1991), p. 718
28. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Microcarpae</i>	25. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Microcarpae</i>	Barneby (1991), p. 728

	29. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Lanatae</i>	26. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Lanatae</i>	Barneby (1991), p. 737
	30. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Macrocalycinae</i>	27. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Macrocalycinae</i>	Barneby (1991), p. 738
	31. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Reptantes</i>	28. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Reptantes</i>	Barneby (1991), p. 741
	32. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Ramentaceae</i>	29. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Ramentaceae</i>	Barneby (1991), p. 753
	33. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Axillares</i>	30. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Axillares</i>	Barneby (1991), p. 754
	34. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Dryandroideae</i>	31. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Dryandroideae</i>	Barneby (1991), p. 758
	35. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Dutranae</i>	32. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Dutranae</i>	Barneby (1991), p. 760
	36. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Widgrenianae</i>	33. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Widgrenianae</i>	Barneby (1991), p. 761
	37. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Diffiisae</i>	34. Serie <i>Mimosa</i> subser. <i>Diffiisae</i>	Barneby (1991), p. 762

Tabla 8. Clados reconocidos, indicando las secciones y series de *Mimosa*, de acuerdo con la clasificación de Barneby (1991) y este estudio con base en el análisis de inferencia bayesiana. Se marcan en negritas los clados con una nueva delimitación taxonómica a nivel infragenérico (Figura 12).

Clados	Barneby 1991	Este estudio
A	Género <i>Mimosa</i>	Género <i>Mimosa</i>
B1	Sect. <i>Mimadenia</i> ser. <i>Glanduliferae-Myriadeniae-Revolutae</i>	Sect. <i>Mimadenia</i> ser. <i>Glanduliferae-Myriadeniae-Revolutae</i>
2	Sect. <i>Batocaulon</i> ser. <i>Rubicaules</i>	Sect. <i>Batocaulon</i> ser. <i>Honduranae ser. nov.</i>
3	Sect. <i>Batocaulon</i> ser. <i>Rubicaules-Leucaenoideae-Leiocarpae</i>	Sect. <i>Batocaulon</i> ser. <i>Leucaenoideae emend.</i>
4	Sect. <i>Batocaulon</i> ser. <i>Acantholobae-Leucaenoideae-Plurijugae</i>	Sect. <i>Batocaulon</i> ser. <i>Acantholobae emend.</i>
5	Sect. <i>Batocaulon</i> ser. <i>Bahamenses</i>	Sect. <i>Batocaulon</i> ser. <i>Bahamenses</i>
6	Sect. <i>Batocaulon</i> ser. <i>Andinae-Bimucronatae-Leiocarpae</i>	Sect. <i>Batocaulon</i> ser. <i>Andinae-Bimucronatae-Leiocarpae</i>
7	Sect. <i>Batocaulon</i> ser. <i>Boreales</i>	Sect. <i>Batocaulon</i> ser. <i>Boreales emend.</i>
8	Sect. <i>Batocaulon</i> ser. <i>Acanthocarpae-Boreales-Distachyae-Plurijugae</i>	Sect. <i>Batocaulon</i> ser. <i>Acanthocarpae emend.</i>
9	Sect. <i>Batocaulon</i> ser. <i>Leiocarpae-Rubicaules-Viejo Mundo.</i>	Sect. <i>Batocaulon</i> ser. <i>Leiocarpae emend.</i>
10	Sect. <i>Batocaulon</i> ser. <i>Rubicaules-Quadrivalves</i>	Sect. <i>Batocaulon</i> ser. <i>Rubicaules-Quadrivalves</i>
11	Sect. <i>Batocaulon</i> ser. <i>Plurijugae</i>	Sect. <i>Batocaulon</i> ser. <i>Plurijugae</i>
12	Sect. <i>Batocaulon</i> ser. <i>Paucifoliatae</i>	Sect. <i>Batocaulon</i> ser. <i>Paucifoliatae</i>
13	Sect. <i>Batocaulon</i> ser. <i>Quadrivalves</i>	Sect. <i>Batocaulon</i> ser. <i>Quadrivalves</i>
14	Sect. <i>Batocaulon</i> ser. <i>Cordistipulae</i>	Sect. <i>Batocaulon</i> ser. <i>Cordistipulae</i>
15	Sect. <i>Batocaulon</i> -Sect. <i>Habbassia</i>	Sect. <i>Batocaulon</i> -Sect. <i>Habbassia</i>
C	Sect. <i>Mimosa</i> -Sect. <i>Calothamnus</i>	Sect. <i>Mimosa emend.</i>

16	Sect. <i>Mimosa</i> ser. <i>Mimosa</i> subser. <i>Affines-Pudicae</i>	Sect. <i>Mimosa</i> ser. <i>Mimosa</i> subser. <i>Pudicae</i> emend.
17	Sect. <i>Mimosa</i> ser. <i>Mimosa</i> subser. <i>Affines-Mimosa-Castae</i>	Sect. <i>Mimosa</i> ser. <i>Mimosa</i> subser. <i>Affines-Mimosa-Castae</i>
18	Sect. <i>Mimosa</i> ser. <i>Mimosa</i> subser. <i>Pudicae -Polycephalae-Hirsutae-ser.</i> <i>Modestae</i>	Sect. <i>Mimosa</i> ser. <i>Mimosa</i> subser. <i>Pudicae -Polycephalae-Hirsutae-ser.</i> <i>Modestae</i>
19	Sect. <i>Mimosa</i> ser. <i>Mimosa</i> subser. <i>Bolivianae-Polycarpae-Pectinatae</i>	Sect. <i>Mimosa</i> ser. <i>Mimosa</i> subser. <i>Bolivianae-Polycarpae-Pectinatae</i>
20	Sect. <i>Calothamnus</i>	Sect. <i>Mimosa</i> ser. <i>Lepidotae</i> emend.
21	Sect. <i>Mimosa</i> ser. <i>Mimosa</i> subser. <i>Lactifluae</i>	Sect. <i>Mimosa</i> ser. <i>Lactifluae</i> emend.

Capítulo 5. DISCUSIÓN

5.1. Clados: *Mimosa*, *Parkia* y *Stryphnodendron*, incluido el género *Lachesiodendron* (Grupo Piptadenia)

De acuerdo con los resultados del análisis bayesiano, aquí realizado con base en las secuencias del gen *matK* del ADN del cloroplasto (Figura 1) y considerando la historia taxonómica y filogenética del Grupo Piptadenia, se reconoce a este grupo como un conjunto de géneros estrechamente relacionados. Asimismo, destacan las relaciones de cuatro subgrupos: 1) *Adenopodia*, *Mimosa* y *Piptadenia* (Clado C) reconocido recientemente como clado *Mimosa*; 2) *Microlobius*, *Parapiptadenia*, *Pityrocarpa*, *Stryphnodendron*, *Naiadendron*, *Gwilimia*, y *Marlimorimia* (Clados G y H) reconocido como clado *Stryphnodendron*; 3) *Anadenathera*, *Parkia* y *Vachellia* (no incluida en el análisis) (Clado F) este último, reconocido como clado *Parkia*; y 4) el género *Lachesiodendron* se recupera como un linaje independiente del Grupo Piptadenia al interior del Clado B.

5.1.1. Tribu Mimoseae

Los resultados de este análisis sugieren que los miembros de los clados *Mimosa*, *Stryphnodendron* y *Parkia*, incluyendo al género *Lachesiodendron* (Grupo Piptadenia) se encuentran estrechamente relacionados con otros grupos de la tribu Mimoseae (clados *Dichrostachys* y *Neltuma*), por lo que todavía no es factible reconocer, al menos al Grupo Piptadenia a nivel de subtribu, como parte de la tribu Mimoseae, como se ha señalado anteriormente (Luckow *et al.* 2003). También se confirma que el Grupo Piptadenia no es monofilético al estar relacionado con los géneros segregados de *Acacia* subg. *Aculeiferum*, incluidos en el análisis (*Acaciella*, *Mariosousa*, *Parasenegalia* y *Pseudosenegalia*; *Acaciella*) que forman parte del clado *Calliandra* (Hernández 2024) y el grado *Senegalia* (Maslin *et al.* 2024); estos resultados apoyan la hipótesis de Guinet (1969, 1990), que sugiere la relación de estos linajes de *Acacia* s.l. con miembros del Grupo Piptadenia, ya que comparten las asociaciones polínicas con exina areolada y tectum ondulado (irregular).

5.1.2. Relaciones *Adenopodia-Mimosa-Piptadenia*: Clado Mimosa

De acuerdo con nuestros resultados (Figura 1), el género *Adenopodia* se relaciona estrechamente con *Mimosa* y *Piptadenia* s. str., formando un conjunto parafilético con un buen valor de soporte (Clado C). Esta relación es congruente con la historia taxonómica de estos géneros: *Adenopodia* fue descrito en 1851, a partir de una especie de *Mimosa* (*M. spicata* E. Mey.). En 1928, Britton & Rose publicaron *Pseudoentada*, a partir de una especie de *Inga* (*I. patens* Hook. & Arn.). Aunque *Pseudoentada* fue reconocido en la primera delimitación del Grupo Piptadenia (Lewis & Elias 1981), Brenan (1986), lo consideró como sinónimo de *Adenopodia* e integró a algunas especies de *Entada* subg. *Acanthentada*, en una nueva delimitación de *Adenopodia* con *A. spicata* (E. Mey.) C. Presl como especie tipo. Los resultados confirman a estos tres géneros relacionados filogenéticamente con un alto valor de soporte de ramas (0.90) y coinciden con el clado Mimosa, reconocido en la nueva circunscripción de la tribu Mimoseae (Ringelberg *et al.* 2022; Bruneau *et al.* 2024; Borges *et al.* 2024a).

Los miembros del clado Mimosa se trataban anteriormente como parte del Grupo Piptadenia propuesto por Lewis & Elias (1981). No obstante, a lo largo de los últimos años, todos los géneros de este grupo informal han sido recuperados como tres clados monofiléticos en la nueva circunscripción de la tribu Mimoseae, que es equivalente a la antigua subfamilia Mimosoideae, más el género *Lachesiodendron* como un linaje independiente en este grupo (Bruneau *et al.* 2024; Borges *et al.* 2024a).

La monofilia de *Mimosa* ha sido ampliamente confirmada en estudios filogenéticos recientes (Bessega *et al.* 2008; Savassi-Coutinho 2009; Simon 2008; Bessega & Fortunato 2011; Särkinen *et al.* 2011; Simon *et al.* 2011; Santos-Silva 2013; Velázquez-Castañeda 2019; Velázquez-Castañeda *et al.* 2024); no obstante, nuestros resultados sugieren que los representantes de *Mimosa* sect. *Mimadenia* (Clado I) podrían separarse del resto de los miembros del género incluidos en este análisis (Clado D), aunque sería necesario un muestreo completo de esta sección que incluye 16 especies. En este trabajo a pesar de estos resultados, se mantiene a *M. sect. Mimadenia* como parte del género *Mimosa*, debido, a que el género ha sido recuperado ampliamente como un grupo monofilético (incluyendo los análisis filogenéticos (Figuras 12 y 13). Este linaje en *Mimosa* es considerado en este estudio como un grupo morfológicamente intermedio por sus características morfológicas

únicas en sus especies, como la presencia de nectarios en la base del pecíolo o el raquis de la hoja compartidos con los géneros *Adenopodia* y *Piptadenia*, así como la presencia de una extensión del conectivo en forma de mucrón que parece ser una reminiscencia de las glándulas en las anteras derivada ancestros piptadeinoides, que está ausente en el resto de las especies del género. Asimismo, diversos estudios filogenéticos (Jobson & Luckow 2007; Simon *et al.* 2016; Ribeiro *et al.* 2018) sugieren fuertemente la monofilia de *Piptadenia* s. str., después de segregar algunas especies a los géneros *Pityrocarpa* y *Lachesiodendron*. Sin embargo, la monofilia de *Piptadenia* puede ser cuestionada de acuerdo con los resultados de este análisis (Figura 1) y considerando su compleja historia taxonómica desde Bentham (1875), ya que este género ha sufrido varios cambios en su delimitación desde su descripción original y se muestra como un grupo parafilético en nuestros resultados. Las especies de *Piptadenia* incluidas en el análisis se agrupan en dos clados (Clados C y G), relacionando a *P. boliviana* con los miembros del clado MPPPS/*Stryphnodendron* y al resto de las especies de *Piptadenia* con *Adenopodia* y *Mimosa*. Estos resultados sugieren que *Piptadenia* es un conjunto polifilético como se ha demostrado previamente (Jobson & Luckow 2007), revelando su complejidad taxonómica y la necesidad de una nueva delimitación del género, que se ha propuesto muy recientemente (Borges *et al.* 2024a).

La relación de estos tres géneros puede ser sustentada por algunas sinapomorfias morfológicas. *Adenopodia*, *Mimosa* y *Piptadenia* presentan hojas bipinnadas con glándulas en la base del pecíolo o al menos en algunos de sus miembros, como ocurre en *M. sect. Mimadenia*. Estos géneros comparten inflorescencias en forma de espigas, aunque en *Mimosa* se presentan también racimos y capítulos. De igual manera *Adenopodia*, *Mimosa* y *Piptadenia* comparten flores pentámeras, aunque muchas especies de *Mimosa* tienen flores tetrámeras, aún en *M. sect. Mimadenia* (Brenan 1986; Martínez-Bernal *et al.* 2008; Ribeiro 2018). Sin embargo, algunos caracteres pueden ser compartidos con otros miembros de los clados *Parkia* y *Stryphnodendron*.

La estrecha relación entre *Mimosa* y *Piptadenia* s. str., previamente reconocida, tanto por sus caracteres morfológicos (Lewis & Elias 1981; Barneby 1991; Jobson & Luckow 2007) como por análisis filogenéticos moleculares (Jobson & Luckow 2007; Simon *et al.* 2016; Ringelberg *et al.* 2022; Borges *et al.* 2024a), se recupera en nuestro análisis (clado C).

Destaca la cercanía entre las especies de *Piptadenia* s. str. (clado J) “*Eupiptadenia clade*” de Jobson & Luckow (2007) y las de *M.* sect. *Mimadenia* (clado I). Sin embargo, *Mimosa* se distingue por el fruto dividido en artejos (craspedio) y el margen persistente (Barneby 1991; Jobson & Luckow 2007). En estado vegetativo, la mayoría de especies de *Piptadenia* son glabras y todas tienen nectarios extraflorales (Ribeiro *et al.* 2018), mientras que en *Mimosa* estos dos caracteres son variables (Barneby 1991). En el clado *Mimosa* reconocido actualmente, *Piptadenia* es el género hermano de *Adenopodia* y *Mimosa* (Borges *et al.* 2024a).

Los géneros *Adenopodia* y *Mimosa* comparten el fruto dividido en artejos, que puede señalar su relación. En *Adenopodia* persisten las suturas de los artejos (Brenan 1986), mientras que, en *Mimosa*, todas las especies mantienen el margen del fruto persistente, aún cuando algunas tienen fruto con las valvas enteras (Barneby 1991).

5.1.3. Relaciones *Gwilymia-Marlimorimia-Microlobius-Naiadendron-Parapiptadenia-Pityrocarpa-Stryphnodendron* “clado MPPPS” incluida *Piptadenia boliviana*: Clado *Stryphnodendron*

Recientemente, Borges *et al.* (2024b), con base en datos moleculares, señalan a este conjunto de géneros como el clado *Stryphnodendron* de la nueva circunscripción de la tribu Mimoseae (Bruneau *et al.* 2024). La definición del clado *Stryphnodendron* incluye siete géneros: *Gwilymia*, *Marlimorimia*, *Microlobius*, *Naiadendron*, *Parapiptadenia*, *Pityrocarpa* y *Stryphnodendron*.

La relación cercana entre estos géneros, ya ha sido mostrada en estudios filogenéticos previos (Jobson & Luckow 2007; Simon *et al.* 2016; Ribeiro *et al.* 2018; Sauter 2019; Ringelberg *et al.* 2022; Borges *et al.* 2024b) y es recuperada en nuestro análisis (Clado G) con un alto valor de soporte de ramas (1). Sin embargo, *Piptadenia boliviana* (no incluida en análisis anteriores del Grupo *Piptadenia*) se agrupa en este estudio con los miembros del clado MPPPS/*Stryphnodendron*, revelando nuevamente la complejidad para delimitar al género *Piptadenia*. Por su morfología, esta especie comparte las ramas inermes (Bentham 1875; Simon *et al.* 2016) con los miembros de este clado y se muestra más relacionada con las especies de *Parapiptadenia*, con las que comparte el margen del fruto levemente

engrosado y su área de distribución en Bolivia y Brasil (Bentham 1875; Brenan 1963; Lima & Lima 1984; Ribeiro *et al.* 2018).

Anteriormente, Simon *et al.* (2016) y Ribeiro *et al.* (2018), reconocieron a los géneros *Microlobius* y *Stryphnodendron* como los géneros más estrechamente relacionados dentro del clado MPPPS, ahora equivalente al clado *Stryphnodendron*. No obstante, esta relación había sido recuperada con bajos valores de soporte, ambos comparten la presencia de tricomas rojizos granulares, pero ésta no es una sinapomorfía putativa. Sin embargo, los resultados del análisis aquí presentado (Figura 1, clados G y H) muestran a *Naiadendron duckeanum* = *S. duckeanum* como un linaje independiente; un conjunto de ocho especies de *Stryphnodendron* caracterizadas morfológicamente, por sus folíolos alternos y la ausencia de tricomas en la base de los folíolos (excepto *S. porcatum*) que conforman un linaje con muy altos valores de soporte y un grupo de tres especies que hasta hace poco eran reconocidas como parte del género *Stryphnodendron*, ahora segregadas y reconocidas como el género *Gwilymia*: *Gwilymia coriacea* (Benth.) A.G.Lima, Paula-Souza & Scalón = *S. coriaceum*; *Gwilymia paniculata* (Poepp. & Endl.) A.G.Lima, Paula-Souza & Scalón = *S. paniculatum* y *Gwilymia racemifera* (Ducke) A.G.Lima, Paula-Souza & Scalón = *S. racemiferum*, caracterizadas por hojas con 2-4 pares de folíolos grandes (Simon *et al.* 2016) de (2) 2.3-5 (7) cm, relacionadas con *Marlimorimia*, *Microlobius* y *Pityrocarpa* (Clado H). Los resultados confirman estos linajes con los géneros anteriormente reconocidos por de Lima *et al.* (2022) y Borges *et al.* (2024b).

Recientemente, *Pseudopiptadenia* y *Parapiptadenia* han sido reconocidos como grupos hermanos (Simon *et al.* 2016, Ribeiro *et al.* 2018); morfológicamente estos géneros comparten las semillas aladas, comprimidas, sin pleurograma, lo que contrasta con otros géneros de este clado. Los resultados muestran a las especies recién segregadas del género *Pseudopiptadenia*, ahora como género *Marlimorimia* (*Ma. bahiana* y *Ma. contorta*) y *Pityrocarpa* (*Pi. Inaequalis*), como un grupos relacionados con *Gwilymia*, *Microlobius*, *Naiadendron* y *Stryphnodendron* con bajo soporte y una conclusión sobre esta última relación es preliminar, ya que resultados previos indican a *Parapiptadenia* como monofilético (Simon *et al.* 2016; Ribeiro *et al.* 2018; Sauter 2019). Adicionalmente, se ha segregado recientemente el género *Marlimorimia* a partir del género *Pseudopiptadenia* y que se ve relacionado en este clado.

El género *Pityrocarpa* se caracteriza por especies arbóreas o arbustivas inermes, que tienen una glándula puntiforme en las anteras, frutos moniliformes, constreñidos y semillas con testa blanca (Bentham 1875; Britton & Rose 1928; Jobson & Luckow 2007); el género fue propuesto por Britton & Rose (1928) a partir de la sect. *Pityrocarpa* del género *Piptadenia* de Bentham (1875), quien desde entonces sugirió una relación entre *Pseudopiptadenia* y *Pityrocarpa*, ya que incluyó a *Piptadenia inaequalis* en la sect. *Pityrocarpa*. Esta especie fue reconocida por Brenan (1955) como *Monoschisma inaequale* (Benth.) Brenan y transferida al género *Pseudopiptadenia* (*Ps. inaequalis*) por Rauschert en 1982; esta historia taxonómica y los resultados, permiten confirmar la transferencia de esta especie al género *Pityrocarpa* = *Pityrocarpa inaequalis* (Rauschert) L.P. Queiroz & Marc.F. Simon (Borges *et al.* 2022). En forma adicional y de acuerdo con análisis filogenéticos previos (Simon *et al.* 2016, Ribeiro *et al.* 2018), *Pseudopiptadenia brenanii* G.P. Lewis & M.P. Lima era otra especie que podría ser transferida al género *Pityrocarpa*, por compartir con *Pseudopiptadenia inaequalis* y *Pseudopiptadenia schumanniana* los frutos constreñidos entre las semillas y las ramas inermes (Britton & Rose 1928; Simon *et al.* 2016). Los resultados confirman estas hipótesis, ya que forman un subclado dentro del clado H con altos valores de soporte. Sin embargo, la reciente transferencia de *Ps. schumanniana* al género *Pityrocarpa* (Borges *et al.* 20022), debe ser analizada ampliamente para esclarecer sus relaciones de parentesco, ya que nuestros resultados la ubican en el clado A y la separan del resto de los miembros de la tribu Mimoseae, incluyendo al Grupo *Piptadenia* (clado B) como un linaje independiente del género *Pityrocarpa*. Estos resultados no permiten recuperar a *Pityrocarpa* como un género monofilético y resaltan la desaparición del género *Pseudopiptadenia* con la reciente segregación de sus especies a los géneros *Marlimorimia* y *Pityrocarpa*.

5.1.4. Relaciones *Anadenanthera*-*Parkia*-*Vachellia*: Clado *Parkia*

El género *Anadenanthera* fue establecido por Spegazzini en 1923, a partir de la segregación de *Piptadenia colubrina* Benth. y *P. peregrina* Benth. del género *Piptadenia* sect. *Niopa* Benth. *Anadenanthera* es un pequeño grupo con estas dos especies, que se caracterizan morfológicamente por ser árboles inermes, sus hojas con un nectario en la base del pecíolo, el fruto recto y las semillas planas, de color marrón oscuro, con márgenes marcados y sin endospermo (Brenan 1955). El género *Parkia* comprende ca. 35 especies, que se caracterizan por ser árboles de ca. 3 hasta 50 m de alto. Fue establecido por R. Brown en

1826 y ubicado en el orden Mimoseae [=tribu Mimoseae], señalando a este género como el más cercano a la tribu Caesalpinieae, por la estivación imbricada del cáliz, considerando que las Mimoseae suelen tener estivación valvada. En forma adicional, Bentham (1842) sugirió una conexión entre *Parkia* e *Inga*, debido a los estambres fusionados y al polen asociado en políades; además, Elias (1981), propuso que *Parkia* quizás, podría ser un género especializado de la tribu Ingeae [=tribu Mimoseae]. Sin embargo, nuestros resultados del análisis filogenético no revelan una relación directa entre las especies muestreadas de *Inga* y *Parkia*. Los géneros actualmente reconocidos en su conjunto como “Clado Inga” dentro de la tribu Mimoseae, tienen estambres monadelfos normalmente unidos en un tubo estaminal y asociaciones polínicas en poliades de 16, 18, 20, 24, 32 (35) mónades (Iganci *et al.* 2024). El género *Parkia*, tiene características florales muy particulares, llega a tener tres tipos de flores: estériles (1060-1325, en posición basal de la inflorescencia), secretoras de néctar (1090-3240 en posición media de la inflorescencia) y fértiles (120-160, en posición apical de la inflorescencia), incluyendo los ejes de inflorescencia compuestos, a veces muy alargados; los pedúnculos resistentes y a veces largos, colgantes o erectos; con olores florales fétidos, pero no poseen flores con estambres monadelfos. Las flores fértiles tienen los filamentos connados en la base, mientras que las secretoras de néctar poseen la corola y androceo adnados. Finalmente, las flores estériles tienen filamentos que a menudo presentan anteras diminutas no funcionales y gineceo ausente. Sin embargo, las asociaciones en políades si se comparten entre los géneros el Clado Inga y el género *Parkia* que presenta asociaciones de 16, 28 y 32 mónades (Hopkins *et al.* 2024).

La relación entre *Anadenanthera* y *Parkia* se recupera en nuestro análisis filogenético (Clado F) con un buen valor de soporte (0.98). Esta agrupación se ha encontrado en estudios filogenéticos anteriores (Simon *et al.* 2016; LPWG 2017; Ribeiro *et al.* 2018; Ringelberg *et al.* 2022; Hopkins *et al.* 2024). Aquí, es interesante analizar la taxonomía de estos dos géneros, basada en sus caracteres morfológicos, ya que existen diferencias entre ellos y en la actualidad, su relación es confirmada solo por los estudios filogenéticos basados en datos moleculares. *Parkia*, rara vez posee nectarios en el pecíolo y en el raquis de la hoja; además, su biología floral es altamente especializada, presenta hasta tres tipos de flores: las fértiles, las secretoras de néctar y otras con estaminodios (Hopkins 1986). A pesar de esto, *Anadenanthera* y *Parkia* comparten caracteres morfológicos que pueden

sustentar su relación al interior del clado *Parkia*, como el hábito arbóreo y el polen agrupado en políades.

Recientemente, Hopkins *et al.* (2024), con base en datos moleculares, señalan a este conjunto de especies incluido en los análisis como el clado *Parkia* de la nueva circunscripción de la tribu Mimoseae (Bruneau *et al.* 2024). La definición del clado *Parkia* incluye tres géneros: *Anadenanthera*, *Parkia* y *Vachellia*. Los géneros *Vachellia* y *Parkia* son de distribución pantropical, mientras de *Anadenanthera* está confinada al continente americano compartiendo morfológicamente los nectarios extraflorales.

5.1.5. Género *Lachesiodendron*

El género monotípico *Lachesiodendron* se recupera como un linaje independiente en la tribu Mimoseae (clado B), sin mostrar una relación clara con los otros miembros del Grupo Piptadenia. Morfológicamente se caracteriza por ser un árbol de (2-)3-20 m de alto o raramente un arbusto de ca. 1.5 m de alto, por la presencia de un par de espinas recurvadas en los nudos del tallo, por sus hojas alternas, bipinnadas, dispuestas en espiral y con nectarios en el pecíolo, en el ápice del raquis primario y en el ápice del raquis de cada pinna; la inflorescencia en forma de espiga con flores sésiles y pentámeras, el cáliz campanulado con 5 lóbulos cortos y erectos, 10 estambres de color verde amarillento, libres hasta la base. Se reconoce como un género segregado de *Piptadenia*, por la combinación de espinas estipulares pareadas y curvadas hacia abajo, espigas axilares, solitarias o en fascículos de 2-3, sus flores relativamente grandes, de 10-13 mm de largo (incluidos los estambres) con la corola cilíndrica mucho más larga que el cáliz y legumbres oblongas con valvas coriáceas y lisas (Ribeiro *et al.* 2018). Un carácter del polen que se considera para separar a *Lachesiodendron* del resto del Grupo Piptadenia, es la ornamentación rugulada de la exina, que no había sido reportada en ningún otro taxon del Grupo Piptadenia (Ribeiro *et al.* 2018). Sin embargo, Medina-Acosta *et al.* (2018), registran una ornamentación rugulada-microverrugada de la exina en algunas especies de *Mimosa*, semejante a lo ya reportado por Ribeiro *et al.* (2018) en *Lachesiodendron*.

Las filogenias más recientes de *Stryphnodendron* y *Lachesiodendron*, en las que se analizan una mayor cantidad de datos moleculares y morfológicos, señalan que este último género se encuentra más estrechamente relacionado con: *Microlobius*, *Parapiptadenia*,

Pityrocarpa, *Pseudopiptadenia* y *Stryphnodendron* (clado MPPPS/*Stryphnodendron*) (Simon *et al.* 2016; Ribeiro *et al.* 2018). La relación de *Lachesiodendron* con los géneros de este clado es soportada morfológicamente por la presencia de espigas axilares geminadas y un ovario estipitado largo, compartida con *Parapiptadenia* y *Stryphnodendron*. Con el género *Pityrocarpa*, *Lachesiodendron* comparte las inflorescencias axilares fasciculadas, pero se diferencia por las espinas estipulares y las legumbres con márgenes rectos y valvas planas, coriáceas, en comparación con las legumbres constreñidas entre las semillas y con valvas subleñosas y verrucosas de *Pityrocarpa* (Ribeiro *et al.* 2018). *Lachesiodendron* puede estar relacionado con algunas especies de *Mimosa* por la disposición del polen en políades elipsoidales, de 8 granos, arreglados en dos tétradas tetraédricas opuestas o rotadas (Lima *et al.* 2008; Santos-Silva 2013; Medina *et al.* 2018; Ribeiro *et al.* 2018).

5.2. Estimación de tiempos de divergencia y reconstrucción de estados morfológicos ancestrales

5.2.1. Tiempos de divergencia y origen del género *Mimosa*

Recientemente se ha sugerido, con base en la descripción del fruto fósil descrito como *Leguminocarpum olmensis* Centeno-González, Martínez-Cabrera, Porras-Múzquiz et Estrada-Ruiz, que el norte de México fue un sitio de radiación temprana de leguminosas y que esta familia fue abundante durante el Paleógeno en Norteamérica (Centeno-González *et al.* 2021). El registro fósil de mediados del Plioceno de Veracruz, México, incluye tétradas y poliadas de *Mimosa* (Graham 1992; Grether 1997), siendo las primeras comparables a *M. pigra* L. (Graham 1993; Grether 1997). En el presente estudio se utilizó una calibración secundaria reportada por Simon (2008). Cabe señalar que existe un fruto fósil encontrado en México, descrito del Oligoceno como *Mimosa tepexana* Magallón-Puebla et Cevallos-Ferriz (Magallón-Puebla & Cevallos-Ferriz 1994). Este fósil no se considera un verdadero ancestro de *Mimosa* (Simon 2008). En nuestro estudio, este fruto fósil no se utilizó para una calibración del análisis del reloj molecular, ya que es difícil relacionarlo con especies existentes del género; Magallón-Puebla & Cevallos-Ferriz (1994) relacionan *M. tepexana* con los frutos de varias especies como *M. affinis* B.L.Rob., *M. arenosa* (Willd.) Poir., *M. albida* Humb. & Bonpl. ex Willd., *M. ervendbergii* A.Gray, *M. goldmanii* B.L. Rob., *M. leucaenoides* Benth., *M. orthocarpa* Spruce ex Benth., *M. palmeri* Rose, *M. polyantha*

Benth., y *M. sinaloensis* Britton & Rose, entre otras. Estas especies se sitúan en clados diferentes recuperados en nuestro estudio, con tiempos de divergencia que no se corresponden con el Oligoceno, para el que está datada *M. tepexana*.

Con respecto al género *Mimosa*, Barneby (1991) y Simon *et al.* (2011) indican a Brasil como el principal centro de diversidad, seguido de México. Según el cronograma propuesto por Simon *et al.* (2011), *Mimosa* se originó en Sudamérica porque las especies de *M. sect. Mimadenia* se recuperan como las más tempranamente divergentes y se distribuyen principalmente en Sudamérica en países como Brasil, Bolivia, Ecuador y Perú (Barneby 1991). La especie más antigua distribuida en Brasil que se incluye en sus análisis es *M. lepidophora* Rizzini, que tiene un hábito arborescente o arbustivo. Anteriormente, las formas de vida arborescentes, arbustivas y lianas fueron reportadas como estados plesiomórficos, mientras que las formas de vida sufruticosas y herbáceas erectas, trepadoras y rastreras son estados derivados en *Mimosa* (Barneby 1991; Sauter 2019). El gran número de especies presentes en Sudamérica (incluido Brasil) puede deberse a que la mayoría son plantas herbáceas, lo que constituye una estrategia evolutiva que ha hecho posible la diversificación del género en las regiones neotropicales (Sauter 2019).

Con base en los resultados del análisis del reloj molecular (Figura 2), *M. revoluta* (Kunth) Benth. (árbol o arbusto) y *M. watsonii* B.L.Rob. (liana) (Nodo 6) tienen el mismo tiempo de divergencia. Esto se describe de manera similar en la filogenia del género reportada por Simon *et al.* (2011). *M. watsonii* y *M. guilandinae* (DC.) Barneby (esta última no está incluida en nuestro análisis), son lianas y se presentan en México y Centroamérica (Barneby 1991; Grether 1997; Martínez-Bernal *et al.* 2008). Por lo tanto, la hipótesis de que *Mimosa* pueda tener un origen mexicano/centroamericano no debería descartarse debido a la distribución de estas especies de *M. sect. Mimadenia*. La mayoría de las especies mexicanas son arbóreas y arbustivas (Barneby 1991; Grether 1997; Martínez-Bernal & Grether 2006; Grether *et al.* 2007; Martínez-Bernal *et al.* 2008; López-Mendoza 2018). Este estado se considera plesiomórfico (Barneby 1991; Sauter 2019). Nuestros resultados sugieren la realización de análisis filogenéticos fechados para el género, con un muestreo más completo de *M. sect. Mimadenia*, ya que los tiempos de divergencia de esta sección son similares en las especies distribuidas en México/Centroamérica y Sudamérica, tanto en este estudio como en Simon *et al.* (2011). El análisis también sugiere una evolución gradual y un gran número de linajes tras el descenso paulatino de la temperatura durante el Mioceno

medio (Holbourn *et al.* 2013) y hasta la actualidad, ya que nuestros resultados indican que se pueden encontrar especies con una edad media inferior a 1 m.a. (Figura 2).

Los resultados sugieren que la edad de *M. sect. Mimadenia* es más antigua que la estimada por Simon *et al.* (2011) en 14.3 [9.4-20.0] m.a., y la edad de *M. sect. Calothamnus* [= *M. sect. Mimosa* ser. *Lepidotae* emend. V. Velázquez & R. Grether] es más reciente que la edad sugerida por Simon *et al.* (2011) estimada en 6.9 [4.4-9.6] m.a.

De acuerdo con la hipótesis filogenética de Barneby (1991) y el cronograma propuesto por Simon *et al.* (2011), el segundo clado en divergir fue un conjunto de especies de *M. sect. Batocaulon* que se presenta comúnmente como árboles y arbustos. Los resultados (Figura 2) coinciden y sugieren un primer posible ancestro común para las especies de las secciones *Batocaulon*, *Habbasia*, *Calothamnus* y *Mimosa* estimado en 21.18 [17.98-24.17] m.a y un segundo ancestro (Clado 14) en 18.79 [15.35-22.47] m.a. durante el Mioceno inferior, edad Burdigaliense. El nodo 7 muestra el ancestro de la mayoría de las especies de *M. sect. Batocaulon*; está datado en 15.61 [10.77-21.18] m.a. Posteriormente, *M. sect. Mimosa* diverge con un predominio de especies sufruticosas y herbáceas (Nodo 17) en una fecha estimada de 11.45 [8.0-14.74] m.a y *M. sect. Habbasia* (Nodo 16) se estima en 9.22 [5.06-12.92] m.a, divergiendo ambas secciones durante el Tortoniense del Mioceno superior, y más recientemente *M. sect. Calothamnus* tratada aquí más adelante como un linaje dentro de la sección *Mimosa* a nivel serie (*Lepidotae* emend.) durante el Zancliamiense del Plioceno inferior.

Un aspecto importante de las especies del Viejo Mundo es su escasez en África continental (4 spp.) y Asia (3 spp.), a diferencia de las especies de *Mimosa* en Madagascar (32 spp.), la gran mayoría de las cuales son endémicas (Villiers 2002). Estas especies están emparentadas con *M. arenosa* var. *leiocarpa* (DC.) Barneby, con la que comparten un ancestro estimado en 10.07 [3.57-17.04] m.a. (Nodo 15). *Mimosa arenosa* (Willd.) Poir. se distribuye desde el oeste y sur de México hasta Brasil, lo que sugiere la dispersión del género desde las Américas hasta el Viejo Mundo (África, Madagascar y Asia) al menos hace 6.66 [2.18-11.96] m.a. (Figura 2). Esta distribución sólo puede ser resultado de la dispersión a larga distancia, ya que un evento de vicarianza no es posible; debido a que la separación de estos continentes se produjo hace ca. 100 m.a (Simon *et al.* 2011, Sauter 2019). Si tenemos en cuenta esta distribución disjunta y las Américas como centro de origen

del género, un mayor número de especies en Madagascar en contraste con África continental es una violación a la teoría de la biogeografía de islas propuesta por MacArthur & Wilson (1967). Sin embargo, este caso no es exclusivo del género *Mimosa*, ya que se ha expuesto en otros grupos de leguminosas, además de helechos arborescentes y vertebrados (Janssen *et al.* 2008; Masters *et al.* 2020; Simon *et al.* 2011). Nuestros resultados no reflejan suficiente información para proponer hipótesis sólidas sobre posibles escenarios biogeográficos, debido al limitado muestreo de especies del Viejo Mundo. Adicionalmente, los estudios con un enfoque de diversificación para las leguminosas de la isla de Madagascar son escasos (Masters *et al.* 2020), pero presentamos algunas posibles explicaciones para este enigma.

La riqueza de especies endémicas de Madagascar, en relación con su superficie, es única en el mundo (Wilme *et al.* 2006). Recientemente, se ha propuesto una alta diversidad de mimosoides presentes en la isla durante el límite Mioceno-Plioceno (Masters *et al.* 2020), que coincide con el intervalo estimado de la llegada de *Mimosa* al Viejo Mundo y del ancestro de las especies: *M. mossambicensis* y *M. rubicaulis* subsp. *himalayana* estimado en 4.92 [1.17-9.48] m.a. Las especies de Madagascar incluidas en nuestro análisis están datadas en 3.0 [0.48-6.48] m.a. Nuestra hipótesis es que *Mimosa* tuvo al menos unos pocos colonizadores malgaches procedentes de África a finales del Mioceno o principios del Plioceno, seguido de una rápida diversificación *in situ* en la isla de Madagascar. Estos antepasados pudieron dispersarse a través de puentes terrestres desde plataformas, ahora sumergidas en el Canal de Mozambique, durante un periodo húmedo a principios del Plioceno (Masters *et al.* 2020; Antonelli *et al.* 2022). Los nichos disponibles que compartían condiciones similares, y unidos a las oscilaciones climáticas, el cambio de gradientes altitudinales, las precipitaciones y el aislamiento insular, podrían facilitar la especiación en Madagascar a partir de ancestros africanos en un intervalo de tiempo relativamente corto.

5.2.2. Reconstrucción de estados morfológicos ancestrales

Los resultados sugieren homoplasia en los caracteres evaluados, la rápida pérdida de algunos caracteres como los nectarios extraflorales, la adquisición independiente de estados de caracteres como la presencia de estaminodios, y la tendencia a mantener estados de caracteres plesiomórficos, por ejemplo, craspedio y frutos oblongos. Nuestros hallazgos sugieren una tendencia a la reducción de partes florales, incluidos los estambres

y los lóbulos de la corola. Nuestra reconstrucción de los estados ancestrales muestra los tiempos hipotéticos de cambio de estado de los caracteres para los caracteres estudiados y las especies. Según los cambios de estado de los caracteres, en nuestros análisis, las especies pertenecientes a *M. sect. Batocaulon* son las más polimórficas del género, mostrando el mayor grado de homoplasia, lo que coincide con las hipótesis morfológicas propuestas por Barneby (1991). Nuestros resultados (Figuras 3-10) muestran que algunos ancestros seleccionados presentan incertidumbre en algunos caracteres (Nodos 3, 4, 8, 9, 10, 11, 12 y 13). Los caracteres evaluados en la reconstrucción de los estados morfológicos ancestrales se discuten a continuación.

Nectarios foliares: La reconstrucción de este carácter (Figura 3), sugiere que el ancestro común más reciente de *Mimosa* (Nodo 5) tenía una alta probabilidad (76%) de presentar nectarios foliares. De este ancestro se derivan dos linajes de *Mimosa*: uno con nectarios foliares, que dio lugar a *M. sect. Mimadenia*, ampliamente recuperada como monofilética (Simón 2008; Bessega & Fortunato 2011; Simón *et al.* 2011; Velázquez-Castañeda 2019; Velázquez-Castañeda 2024), caracterizada por la presencia de nectarios (este estado de carácter apoya a esta sección como monofilética Fig. 11C) y otro linaje que perdió rápidamente esta condición, del que derivan el resto de especies del género que no presentan nectarios, incluyendo a sus ancestros (Nodos 7-18). Este último linaje muestra que la ausencia de nectarios en la hoja es una condición derivada, una sugerencia previamente realizada por Barneby (1991) y Simon *et al.* (2011) y ahora confirmada en este estudio con una alta probabilidad (65-100%).

La presencia de este carácter en *Mimosa* no sugiere una ventaja evolutiva en la historia del género ni una adaptación a un tipo de ambiente o a un tipo de vegetación. Tampoco sugiere una asociación simbiótica, por lo que se puede deducir que *Mimosa* no forma grandes asociaciones con hormigas para su protección (Barneby 1991), y esto no podría explicar su éxito evolutivo, ya que la condición se perdió al principio de la historia evolutiva del género.

Braquiblastos: Los resultados (Figura 4) sugieren una temprana adquisición de este carácter en las especies de *M. sect. Mimadenia* como se observa en *M. revoluta* (Nodo 6) a 16.36 [14.57-18.34] m.a, y su presencia en especies con divergencia muy reciente, <2 m.a, como *M. calicicola* B.L.Rob., *M. montana* Kunth, *M. polyantha*, *M. similis* Britton & Rose, *M. texana* (A.Gray) Small (Fig. 11B), y la especie que reconocemos como *M. pueblensis*

R.Grether (Grether 1987; Velázquez-Castañeda 2019; Velázquez-Castañeda 2024), indican la homoplasia de este carácter a lo largo de la historia evolutiva de *Mimosa*. La presencia de braquiblastos en el género *Mimosa* (Fig. 11A) está ligada principalmente a ambientes secos. Esto permite a las especies del género una ventaja ecológica en estos ambientes y una gran capacidad de resiliencia a la deforestación y al fuego, factor importante para mantener su presencia en estos ecosistemas, combinado con otros factores como sus interacciones biológicas con hongos micorrízicos arbusculares (Camargo-Ricalde & Dhillon 2003; Chimal-Sánchez *et al.* 2019), bacterias de los géneros *Rhizobium*, *Bulkholderia* y *Ensifer* (Bontemps *et al.* 2016), y el cambio de su fenología (Grether 1997).

Estambres: Los resultados (Figura 5) indican que algunos miembros de *M.* sect. *Batocaulon* (*M. tejupilcana* R.Grether & Mart.-Bern. y *M. antioquensis* var. *isthmensis* R.Grether), presentan flores haplostémonas, lo cual es característico de las especies de las secciones *Mimosa* y *Calothamnus* (Nodos 17 y 18), mostrando que este carácter es homoplásico y adquirido varias veces en la historia evolutiva del género. Nuestros resultados muestran que *M. antioquensis* Killip ex Rudd es la especie más antigua en el análisis con reducción de estambres a flores haplostémonas; sin embargo, este estado de carácter fue adquirido en una etapa de divergencia temprana en *M.* sect. *Mimadenia* (*M. myriadenia*). También observamos que *M. tejupilcana* (sect. *Batocaulon*) estimada en el Pleistoceno con un tiempo de divergencia de 1.13 [0.08-2.41] m.a., muestra esta reducción de estambres. En cuanto a las flores haplostémonas, predominan los estambres antisépalos, esto concuerda con Ramírez-Domenech & Tucker (1990). Nuestros análisis sugieren que las especies con divergencia más reciente, particularmente las de las secciones *Mimosa* y *Calothamnus* propuestas por Barneby (1991), tienden principalmente a reducir tanto el número de estambres como el número de lóbulos de la corola, lo cual es poco común en las especies de las secciones *Mimadenia*, *Batocaulon* y *Habbasia*, donde predominan las flores diplostémonas (Fig.11E).

Estaminodios: De acuerdo con nuestros resultados (Figura 6), este carácter podría haber sido adquirido por primera vez en la historia evolutiva de *Mimosa* durante el Plioceno, edad Zancleana, 5.06 [1.2-9.51] m.a que es el tiempo estimado para la especie: *M. malacophylla*. El nodo 18 incluye un ancestro con una alta probabilidad de presencia de este carácter (92%). En cuanto a los representantes de acuerdo con Barneby (1991) de *M.* sect.

Calothamnus (excepto *M. ctenodes* Barneby, *M. sect. Mimosa*) se consideran la sección más joven del género *Mimosa*, estimado en 4.0 [1.47-6.95] m.a (aquí propuesta como sect. *Mimosa* serie *Lepidotae*). Con base en los resultados, la presencia de estaminodios podría ser una novedad evolutiva. Sin embargo, según Burkart (1964) y Barneby (1991), los estaminodios sólo están presentes en algunas especies de esta sección.

Tipo de flores: Nuestros resultados (Figura 7), muestran que este caracter es homoplásico y sugieren una tendencia a la reducción tanto de los estambres como de los lóbulos de la corola en una fase temprana de la divergencia del género, representada por el ancestro de *M. sect. Mimadenia*, 16.36 [14.57-18.34] m.a, junto con la especie *M. watsonii*. Los resultados sugieren que las flores pentámeras dieron lugar a las flores tetrámeras y que el estado más reciente en el género son las flores trímeras; estas últimas se adquirieron a partir de un ancestro con flores pentámeras a finales del Mioceno 6.28 [14.57-18.34] m.a, según la estimación de divergencia de la especie *M. hexandra* Micheli (Nodo 8). Anteriormente, Grether (1997) y Simon *et al.* (2011) apuntan a una tendencia a la reducción de las partes florales, que fue evaluada en nuestro análisis.

Tipo de inflorescencia: De acuerdo con nuestros resultados (Figura 8), los racimos se muestran como un estado único en la especie *M. arenosa* en el Nodo 15, derivado de un ancestro hipotético que mostraba inflorescencias en capítulos como el estado más probable (44%) hace 10.07 [3.57-17.4] m.a. Sin embargo, los racimos no son un estado de carácter diagnóstico de *M. arenosa*, ya que los racimos están presentes en *M. myriadenia* y *M. lawranceana* Britton & Killip (no incluidas en el análisis), que pertenecen a la sect. *Mimadenia*, así como en especies de diferentes series de las secciones *Batocaulon* y *Mimosa* (Barneby 1991).

Cabe señalar, que las conclusiones para la reconstrucción de este caracter, con particular énfasis en el presente estudio, pueden ser limitadas debido al muestreo taxonómico de nuestros análisis; los racimos fueron adquiridos en una fase temprana de divergencia en el género, por algunas especies de *M. sect. Mimadenia*. Anteriormente, Grether (1997), en su revisión del género para Mesoamérica, sugirió que los racimos preceden a las espigas, y que las espigas a su vez preceden a los capítulos en la historia evolutiva del género *Mimosa*.

Dehiscencia del fruto: Nuestros resultados para la reconstrucción de este carácter (Figura 9) apoyan las hipótesis morfológicas de Barneby (1991), quien propuso que el fruto arquetípico de *Mimosa* tenía valvas divididas en artejos y que los frutos con valvas enteras son una especialización del género, incluyendo frutos curvos y pequeños. Basándonos en nuestros resultados, la dehiscencia del fruto es un carácter homoplásico que se observa en los representantes de *M.* sect. *Mimadenia*, estimados en el Mioceno, 16.36 [14.57-18.34] m.a., como *M. watsonii* que muestra un fruto dividido en artejos (craspedio); esta es una condición plesiomórfica que se ha mantenido en la mayoría de las especies de *Mimosa*.

Esto está posiblemente relacionado con una estrategia evolutiva asociada con la dispersión de las semillas. Sin embargo, las valvas enteras están presentes en *M. revoluta*, que también pertenece a *M.* sect. *Mimadenia*. Esto lleva a la conclusión de que, en el curso de la historia evolutiva del género, las valvas enteras se adquirieron tempranamente. Los resultados, sugieren que las valvas enteras se tratan de una condición derivada que se mantiene en algunas especies, principalmente en los miembros de *M.* sect. *Batocaulon* (Fig. 11I). La especie con valvas enteras que tiene el mayor tiempo de divergencia según nuestro muestreo de taxa después de *M. revoluta* es *M. quadrivalvis* L. (sect. *Batocaulon*), que se estima en 7.85 [1.71-14.6] m.a durante el Mioceno tardío. Por lo tanto, podemos inferir basándonos en nuestros resultados que los frutos con valvas enteras aparecieron de manera independiente mucho más tarde en la historia evolutiva de *Mimosa*. El resto de las especies de la serie *Quadrivalves* que se incluyeron en nuestros análisis: *M. rupertiana* B.L.Turner, *M. candollei* R.Grether, y *M. robusta* R.Grether, también se caracterizan por la presencia de frutos con valvas enteras. Otras especies pertenecientes a *M.* sect. *Batocaulon* que presentan el estado derivado (valvas enteras) se muestran en el clado 8 y son miembros de la serie *Acantholobae*. Una de ellas es *M. acantholoba* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Poir. (Fig. 11H), que tiene un tiempo de divergencia similar: 7.73 [2.57-12.96] m.a. Las especies de la serie *Boreales* se agrupan en el Clado 10. Todas se caracterizan por la presencia de frutos divididos en artejos, con la excepción de *M. purpusii* Brandege y *M. zygophylla* Benth., cuyo tiempo de divergencia se estima en 5.22 [1.68-9.34] m.a. Esto refleja homoplasia para este carácter y complejidad taxonómica para la clasificación infragenérica de *Mimosa*, basada en su morfología.

La mayoría de los miembros de la serie *Acanthocarpae* se agrupan en el Nodo 12. Este es un linaje en el que se encuentran principalmente frutos con valvas enteras y se estima en

3.9 [1.87-6.29] m.a. Dos especies con valvas enteras, de esta misma serie, se agrupan con la mayoría de los representantes de la serie *Distachyae*, que se caracterizan por frutos divididos en artejos, en el Nodo 13 y se estima en 5.07 [2.86-7.48] m.a. (aquí propuestos como un solo grupo a nivel serie de acuerdo con los análisis filogenéticos, Figuras 12 y 13). Los frutos con valvas enteras han evolucionado en linajes separados, en los que se han producido cambios en la forma especializada del fruto, por ejemplo, frutos tetragonales en representantes de la serie *Quadrivalves* y frutos elípticos en miembros de la serie *Acantholobae*. Las especies del Viejo Mundo (Nodo 15) estimadas en 6.66 [2.18-11.96] m.a presentan frutos con valvas divididas en artejos, conservando el estado de sus ancestros (Nodo 15). Todas las especies que representan las secciones *Habbasia*, *Mimosa* y *Calothamnus* de acuerdo con Barneby (1991), agrupadas en los Nodos 16-18, muestran frutos divididos en artejos, excepto *M. albolanata* Taub. (serie *Pachycarpae*). Según los resultados de nuestro análisis del reloj molecular (Figura 2), estas secciones taxonómicas son las más jóvenes de *Mimosa*, por lo que el fruto dividido en artejos (craspedio) es un estado de carácter plesiomórfico que se ha mantenido a lo largo de la historia evolutiva del género. El fruto dividido en artejos posee un alto valor ecológico y evolutivo. De acuerdo a los resultados, los linajes con mayor éxito evolutivo en *Mimosa* son los que conservan el fruto en craspedio, este estado de carácter les permite a las especies dispersar las semillas en diferentes estaciones del año, aumentando la tasa de supervivencia y germinación de las semillas.

Forma del fruto: Nuestros resultados para la reconstrucción de este carácter (Figura 10) sugieren que es homoplásico y que el estado oblongo es una plesiomorfia que se ha mantenido a lo largo de la historia evolutiva del género en todas las secciones (Figura 11A, G).

La forma lineal del fruto en *Mimosa* parece ser un estado derivado del fruto oblongo, adquirido como estado más probable según nuestros resultados hace 15.61 [10.77-21.18] m.a. durante el Mioceno medio, representado por el ancestro seleccionado del Nodo 7 (33%). Sin embargo, nuestro muestreo de especies indica que *M. arenosa* es la especie existente y con divergencia más temprana con frutos lineales, lo que sugiere que este estado puede haber sido adquirido al menos 10.07 [3.57-17.4] m.a, y que puede derivar de un ancestro con frutos oblongos como estado de carácter más probable (Nodo 15). Sólo las especies de *M. sect. Batocaulon* serie *Acantholobae* exhiben un fruto elíptico (Fig. 11H),

que, según nuestros resultados, se adquirió de un ancestro con una alta probabilidad (82%) de tener frutos lineales (Nodo 8), hace 7.73 [2.57-12.96] m.a., la edad estimada para *M. acantholoba* var. *acantholoba*. Los resultados sugieren que las especies de *M. sect. Batocaulon* serie *Quadrivalves* presentan el fruto tetragonal como carácter diagnóstico, pero muestran esta serie como parafilética y la adquisición de esta forma a partir de un fruto ancestral oblongo, con una edad estimada de 7.85 [1.71-14.6] m.a. para *M. quadrivalvis*. Una posible novedad evolutiva en *M. sect. Habbasia* es la presencia de un fruto obovado en *M. dormiens* Humb. & Bonpl. ex Willd. (serie *Habbasia*) adquirido 4.85 [1.33-8.56] m.a., derivado de un ancestro que, según nuestros resultados, presentaba el fruto oblongo como estado más probable (Nodo 16). Las especies agrupadas en los Nodos 17 y 18, representantes de las secciones *Mimosa* y *Calothamnus* con base en la clasificación de Barneby (1991), exhiben en su mayoría frutos oblongos, aunque una observación interesante que hicimos durante este estudio es que tienden hacia una reducción en el número de artejos (Fig. 11A).

En el género *Mimosa* se ha sugerido que las especies genéticamente estables (diploides) muestran una distribución más restringida y una morfología estable (Morales *et al.* 2010). Este último hallazgo puede explicar en gran medida el alto grado de homoplasia en los caracteres evaluados y en la morfología del género, así como la falta de resolución en algunos clados, ya que previamente se ha informado de un gran número de especies poliploides en *Mimosa* (Dahmer *et al.* 2011; Morales *et al.* 2010, 2012, 2014, 2018, 2020). Algunas de ellas, se incluyen en este análisis, por ejemplo, *M. biuncifera* Benth., *M. candollei*, *M. goldmanii*, *M. incana* (Spreng.) Benth., *M. pigra* var. *dehiscens* (Barneby) Glazier & Mackinder, *M. pudica*, *M. robusta*, *M. scabrella* Benth., *M. somnians* Humb. & Bonpl. ex Willd., y *M. velloziana* Mart.

Anteriormente, se han sugerido tres tasas de diversificación distintas para el género asociadas a las condiciones del nicho climático, considerando a *Mimosa* como el quinto género más grande de leguminosas, predominantemente en bosques tropicales estacionalmente secos (el bioma suculento propuesto por Schrire *et al.* (2005), con clados recientes en sabanas sudamericanas, así como en bosques húmedos tropicales, bosques secos subtropicales y bosques submontanos de roble y pino (Koenen *et al.* 2013). Los resultados de reconstrucción de estados ancestrales no aportan pruebas suficientes para considerar que algunos caracteres morfológicos analizados estén particularmente

asociados a cualquier tasa de diversificación en el género. En esta tesis se propone por primera vez, que una rápida diversificación en *Mimosa* está asociada a paralelismos morfológicos (estados plesiomórficos mantenidos) ligados a valores intermedios de conservadurismo filogenético de nicho (CNF), que han dado lugar a una elevada riqueza de especies. Destaca una variedad en la especificidad de nicho relacionada con los regímenes de precipitación dentro de algunos subclados, que han influido fuertemente en la evolución y distribución del género dentro de los continentes, de acuerdo con la filoregionalización de las mimosoideas propuesta por Ringelberg *et al.* (2023).

Finalmente, con base en los resultados, podemos inferir que el ancestro común más reciente de *Mimosa* se caracterizaba hipotéticamente por la presencia de nectarios en las hojas (76% de probabilidad), flores con dos verticilos de estambres (diplostémonas) (96%) y frutos divididos en artejos (craspedio) (77%). Algunos caracteres ancestrales se han mantenido en la historia evolutiva del género, en clados de divergencia temprana y también en clados con especies de divergencia muy reciente; estos caracteres incluyen la ausencia de braquiblastos, la presencia de flores diplostémonas, la ausencia de estaminodios y la presencia de frutos oblongos divididos en artejos (craspedio). Han surgido novedades evolutivas como la ausencia de nectarios en la base y el raquis de la hoja, flores haplostémonas y tetrámeras, estaminodios e inflorescencias en capítulos.

5.3. Relaciones filogenéticas y taxonomía del género *Mimosa*

5.3.1. Análisis filogenéticos y sus implicaciones taxonómicas

Con base en los clados reconocidos (Tabla 7) en el análisis de Inferencia Bayesiana (Figura 12) se proponen aquí, algunos cambios en la delimitación taxonómica de grupos a nivel infragenérico, tomando en cuenta la especie tipo a nivel de series y subseries y la prioridad de los nombres, conforme al Código Internacional de Nomenclatura para Algas, Hongos y Plantas (Greuter & Rankin 2018). Los taxa no incluidos en los análisis se mantienen dentro de la delimitación taxonómica propuesta en la clasificación de Barneby (1991). Para aquellos clados en los que se propone una nueva delimitación taxonómica, se incluye la especie tipo, el nombre correcto y la sinonimia, una diagnosis o descripción de la serie o subserie y las especies incluidas en estas nuevas propuestas.

Clado A—Género *Mimosa*: Los resultados de los análisis filogenéticos realizados, recuperan a *Mimosa* como un grupo monofilético con altos valores de soporte estadístico. Estos resultados han sido recuperados ampliamente por estudios previos (Bessega *et al.* 2008; Savassi-Coutinho 2009; Simon 2008; Bessega & Fortunato 2011; Särkinen *et al.* 2011; Simon *et al.* 2011; Santos-Silva 2013; Velázquez-Castañeda 2019; Velázquez-Castañeda *et al.* 2024). Adicionalmente, los resultados son congruentes con los obtenidos en los análisis filogenéticos realizados con cada marcador empleado y los análisis con datos combinados que incluyen los datos morfológicos.

Recientemente, un estudio filogenómico publicado por Ringelberg *et al.* (2022), basado en 997 genes nucleares, el género *Mimosa* ha sido ubicado dentro de un clado llamado “Clado *Mimosa*” en el que se señala a este género estrechamente relacionado con los géneros *Adenopodia* y *Piptadenia* (Ringelberg *et al.* 2022). *Mimosa* es reconocido taxonómicamente y filogenéticamente en este estudio (Clado A), por presentar el margen del fruto persistente como carácter diagnóstico (Barneby 1991; Simon *et al.* 2011) y por ser un género de plantas sensitivas, ya que presentan tignomastía, un mecanismo para plegar las hojas cuando reciben un estímulo mecánico; esto se debe a un movimiento del agua hacia las vacuolas del pulvínulo que responde como un mecanismo de defensa de la planta o para evitar la evaporación de agua. De acuerdo con los resultados se reconocen únicamente cuatro secciones del género *Mimosa*: *M. sect. Mimadenia* (Clado 1B), *M. sect. Batocaulon*, *M. sect. Habbasia* y *M. sect. Mimosa* (Clado C); *M. sect. Calothamnus* reconocida por Barneby (1991), está inmersa dentro de *M. sect. Mimosa* con la que comparte un ancestro, y esto permite reconocer a esta última sección como monofilética con un alto grado de soporte de ramas.

***M. sect. Mimadenia*:** Presencia de nectarios extraflorales en la base del peciolo y el raquis de la hoja y una extensión del conectivo de las anteras en forma de mucrón.

Clado 1B—Sect. *Mimadenia* ser. *Glanduliferae-Myriadeniae-Revolutae*: *Mimosa sect. Mimadenia* fue tratada por Bentham (1842, 1875) como una serie dentro de *Mimosa sect. Habbasia* sensu Bentham (*Mimosa sect. Habbasia* ser. *Glanduliferae*), junto con las otras especies de flores diplostémonas que ocasionalmente tienen tricomas setiformes. Barneby (1991), infirió, basándose en características morfológicas, que este grupo sería el más

estrechamente relacionado con el género *Piptadenia*. La proximidad morfológica entre estos dos géneros ya había sido mencionada por (Lewis & Elias 1981, Savassi-Coutinho 2009). La sect. *Mimadenia* es reconocida como un grupo monofilético con altos valores de soporte de ramas. Se caracteriza morfológicamente por presentar nectarios peciolares en la base de la hoja (Barneby 1991; Simon *et al.* 2011) y por la extensión del conectivo en forma de mucrón de acuerdo con los caracteres morfológicos analizados en este estudio. Las especies de esta sección propuesta por Barneby (1991) son consideradas como un grupo morfológicamente intermedio entre el resto de las especies de *Mimosa* y los géneros *Adenopodia* y *Piptadenia* que son considerados sus ancestros directos (Ringelberg *et al.* 2022), en los que se asemejan por la forma de sus nectarios extraflorales y por conservar en las anteras una extensión del conectivo en forma de mucrón (*Glanduliferae* y *Myriadeniae*); probablemente derivada de la glándula apical que presentan las anteras de los géneros *Adenopodia* y *Piptadenia*.

De manera adicional, el craspedio de *M. sect. Mimadenia* es particularmente similar al fruto presentado en *Adenopodia* en especial las especies de la serie *Glanduliferae* (Barneby, 1991), lo que puede sustentar la cercanía entre estos géneros. Debido a que esta sección taxonómica es reconocida ampliamente como un grupo monofilético debido a sus relaciones de parentesco altamente soportadas y autoapomorfías morfológicas no se propone una nueva delimitación para los taxa agrupados en este clado.

***M. sect. Batocaulon*:** Flores diplostémonas (3)4-5 meras (rara vez haplostémonas); rara vez con estaminodios, corola rosada o blanca, tricomas simples o setiformes.

La sect. *Batocaulon* principalmente agrupa especies con flores diplostémonas, es reconocida en 13 clados principales y se recupera como una sección no monofilética, incluyendo varias series propuestas en la clasificación de Barneby (1991), que de acuerdo con los resultados se recuperan como grupos parafiléticos, reflejando la necesidad de una nueva clasificación taxonómica a nivel de series al interior de la sección *Batocaulon*. *Mimosa* sect. *Batocaulon*, de acuerdo con Barneby (1991), es equivalente a *M. sect. Habbasia* de Bentham (1875), pero con una nueva delimitación y la inclusión de especies nuevas y del género *Schrankia* (Barneby 1991; Turner 1994a, 1994b, 1994c; Grether 2000). Adicionalmente, se incluyen especies con flores haplostémonas de *M. ser. Plurijugae* como

M. tejupilcana (Clado 8). De acuerdo con Barneby (1991), las series de *M. sect. Batocaulon* han sufrido en gran medida una radiación independiente en Norteamérica y Sudamérica, en donde solo unas pocas especies se extienden en ambas regiones del continente. Debido a esto, Barneby consideró práctico proporcionar claves separadas para tres regiones geográficas: a) Norteamérica, b) Las Antillas y c) Sudamérica.

Clado 2—Sect. *Batocaulon* serie *Honduranae*, ser. nov.: El clado 2 formado por las especies americanas, *M. ervendbergii* y *M. hondurana*, es recuperado con soporte de 1.0 en los resultados del análisis de Inferencia Bayesiana (Figura 12) y también es apoyado por el análisis de Máxima Verosimilitud con un valor de UFBootstrap de 94 (Figura 13, clado 6). *Mimosa ervendbergii* A.Gray fue reconocida por Grether (1987) con distribución en el este y sur de México a Costa Rica; Benth. (1875), ubicó a *M. costaricensis* Benth. (= *M. ervendbergii*) en *M. serie Rubicaules* y, por otra parte, incluyó a *M. ervendbergii* en *M. serie Asperatae*. *Mimosa hondurana* Britton se conoce del sur de México a Nicaragua.

De acuerdo con Barneby (1991), estas dos especies forman parte de *M. serie Rubicaules*, que es un grupo de cuatro especies americanas más *M. rubicaulis* y otras 8 a 10 especies africanas y asiáticas. Los representantes de esta serie se distribuyen en cuatro clados en nuestros resultados principales, correspondientes al análisis de Inferencia Bayesiana (Clados 2, 3, 9 y 10). De acuerdo con el análisis de reloj molecular (Figura 2), la serie *Honduranae* aquí propuesta, se estima con un tiempo de divergencia de 4.37 [1.04-8.02] m.a.

Tratamiento taxonómico:

Serie *Honduranae* V.Velázquez & R.Grether, ser. nov.

Mimosa sect. *Batocaulon* ser. *Honduranae* V.Velázquez & R.Grether, ser. nov.

Especie tipo: ***Mimosa hondurana*** Britton

M. sect. Habbasia ser. *Rubicaules* Benth. Trans. Linn. Soc. London 30: 419. 1875, ex parte.

M. XXXV. Watsoniae Britton & Rose, N. Amer. Fl. 23: 149, in clave. 1928, ex parte.

M. hondurana Britton

M. ervendbergii A.Gray

Diagnosis. Flowers with stamen filaments fused at the base (0.1-0.2 mm) around the stipe of the ovary. Fruits 1-4 per capitulum, stipitate, the stipe 2-10 mm, valves divided in compressed articles, 5-8.5 (10) mm long.

Diagnosis. Flores con estambres de filamentos fusionados en la base (0.1-0.2 mm) alrededor del estípite del ovario. Frutos 1-4 por capítulo, estipitados, el estípite de 2-10 mm, valvas divididas en artejos comprimidos, de 5-8.5 (10) mm de largo.

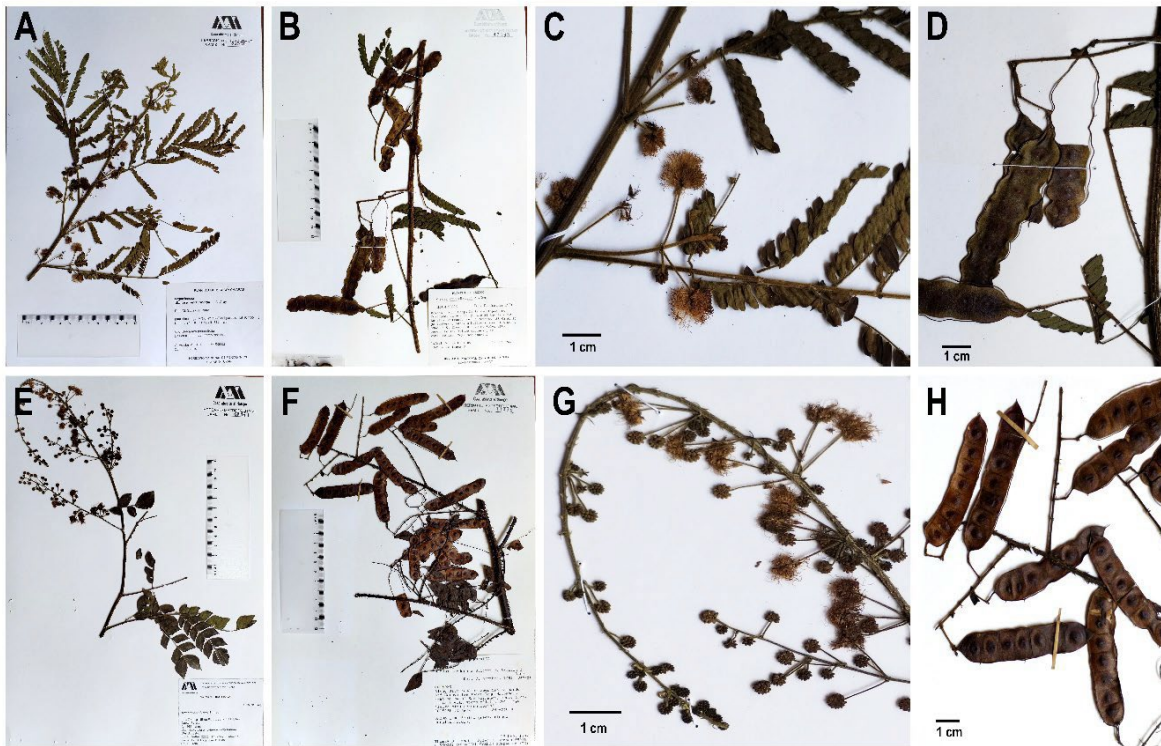


Figura 16. Representantes de la nueva serie *Honduranae* V.Velázquez & R.Grether, propuesta en este trabajo para *M. sect. Batocaulon*. **A.** *Mimosa ervendbergii* (G. Aguilar M. 3481) **B.** *Mimosa ervendbergii* (R. Torres C. 11090) **C.** Inflorescencia *Mimosa ervendbergii* (G. Aguilar M. 3481) **D.** Frutos *Mimosa ervendbergii* (R. Torres C. 11090) **E.** *Mimosa hondurana* (R. Grether 2365) **F.** *Mimosa hondurana* (T. B. Croat & D. P. Hannon 65016) **G.** Inflorescencias *Mimosa hondurana* (R. Grether 2365) **H.** Frutos *Mimosa hondurana* (T. B. Croat & D. P. Hannon 65016).

Clado 3—Sect. *Batocaulon* serie *Leucaenoideae* emend.: De acuerdo con los resultados (Figura 12), *M. malacophylla* (*Rubicaules*) se relaciona filogenéticamente con especies de *M. serie Leucaenoideae* (*M. leucaenoides* y *M. martindelcampoi*) y *M. serie Leiocarpae* (*M. puberula*); Barneby (1991) clasificó a esta última especie en la serie *Leiocarpae* de manera provisional, debido a que no observó ejemplares con frutos. Los resultados de Inferencia Bayesiana muestran a estas tres series como grupos parafiléticos. Un caso particular es el de *M. puberula*, que fue colectada en México después de casi 170 años, de haber sido descrita por Benthams (1846); esta especie se muestra separada filogenéticamente de las *Leiocarpae* y de las *Distachyae*, caracterizadas por frutos divididos en artejos y por flores agrupadas en espigas; esto pone de manifiesto el alto grado de homoplasia y su dudosa clasificación infragenérica, basada únicamente en caracteres morfológicos, hecha por Benthams (1875) y Barneby (1991). *Mimosa* serie *Leucaenoideae* fue propuesta por Barneby (1991), retomando el grupo monotípico *Leucaenoides* de Britton & Rose (1928), y en la que clasificó a tres especies. Este clado es la base para una nueva circunscripción de la serie *Leucaenoideae*.

Tratamiento taxonómico:

Serie *Leucaenoideae* Barneby emend. V.Velázquez & R.Grether

Mimosa sect. *Batocaulon* ser. *Leucaenoideae* Barneby emend. V.Velázquez & R.Grether.

Especie tipo: ***Mimosa leucaenoides*** Benth.

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

M. sect. Habbasia ser. *Rubicaules* Benth., Trans. Linn. Soc. London 30: 419. 1875, *ex parte*.

M. XII. *Distachyae* Britton & Rose, N. Amer. Fl. 23: 147, *in clave*. 1928, *ex parte*.

M. XVII. *Malacophyllae* Britton & Rose, N. Amer. Fl. 23: 148, *in clave*. 1928.

M. XXII. *Leucaenoides* Britton & Rose, N. Amer. Fl. 23: 145, *in clave*. 1928.

Mimosa sect. *Batocaulon* ser. *Leiocarpae* Barneby, Mem. New York Bot. Gard. 65: 119. 1991, *ex parte*.

Mimosa sect. *Batocaulon* ser. *Leucaenoideae* Barneby, Mem. New York Bot. Gard. 65: 174. 1991, *ex parte*.

Mimosa sect. *Batocaulon* ser. *Rubicaules* Benth., in: Barneby, Mem. New York Bot. Gard. 65: 176. 1991, *ex parte*.

M. malacophylla A.Gray

M. puberula Benth.

M. leucaenoides Benth.

M. martindelcampoi Medrano

Description. Trees or shrubs erect or climbing, 2-4.5 m, with tomentose to pubescent stems, rarely glabrous; branches ribbed with prickles along the ribs (*M. malacophylla*) or circular, unarmed (*M. martindelcampoi*), rarely with prickles; stipules subulate, 1-6 mm long, leaves with 2-10 pairs of pinnae and 2-15(40) pairs of leaflets per pinna, obovate or oblong. Inflorescences in spikes or capitula; flowers 4-5-merous, diplostemonous, rarely with a sterile stamen (*M. malacophylla*). Fruit sessile or stipitate, valves divided in 1-8 articles.

Descripción. Árboles o arbustos erectos o trepadores, de 2-4.5 m, con tallos tomentosos a pubescentes, rara vez glabros; ramas acostilladas con aguijones dispuestos a lo largo de las costillas (*M. malacophylla*) o circulares inermes (*M. martindelcampoi*), rara vez con aguijones; estípulas subuladas, de 1-6 mm de largo, hojas con 2-10 pares de pinnas y 2-15(40) pares de folíolos por pinna, obovados u oblongos. Inflorescencias en espigas o capítulos; flores 4-5 meras, diplostémonas, rara vez con un estambre estéril (*M. malacophylla*). Fruto sésil o estipitado, dividido en 1-8 artejos.

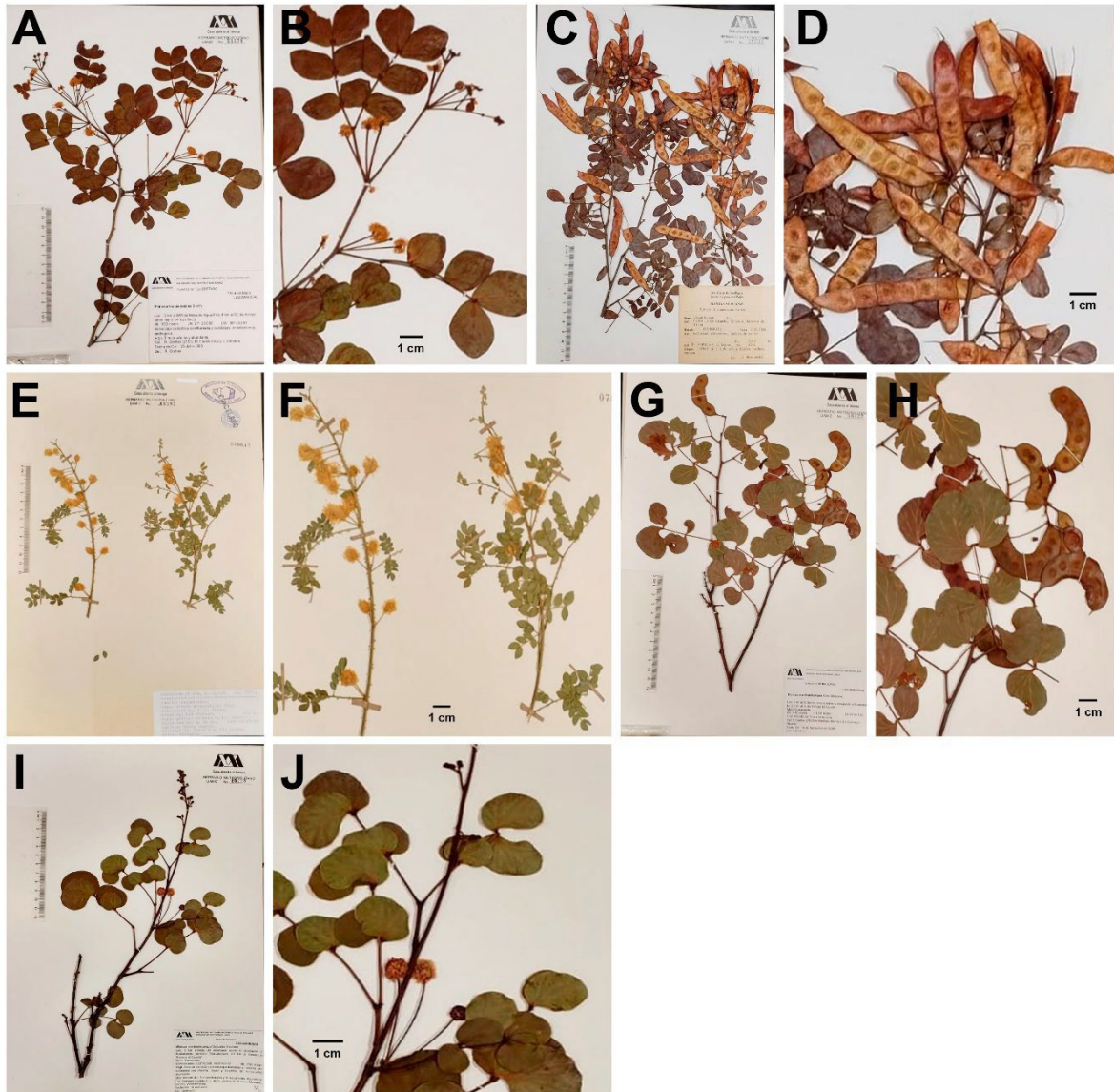


Figura 17. Representantes de la serie *Leucaenoideae* Barneby emend. V.Velázquez & R.Grether propuesta en este trabajo para *M. sect. Batocaulon*. **A.** *Mimosa leucaenoides* (R. Grether 2451) **B.** Inflorescencias *Mimosa leucaenoides* (R. Grether 2451) **C.** *Mimosa leucaenoides* (E. Ventura & K. López 6261) **D.** Frutos *Mimosa leucaenoides* (E. Ventura & K. López 6261) **E.** *Mimosa malacophylla* (H. et al. s.n.) **F.** Inflorescencias *Mimosa malacophylla* (H. et al. s.n.) **G.** *Mimosa martindelcampoi* (R. Grether 2829) **H.** Frutos *Mimosa martindelcampoi* (R. Grether 2829) **I.** *Mimosa martindelcampoi* (S. L. Camargo-Ricalde 527) **J.** Inflorescencias *Mimosa martindelcampoi* (S. L. Camargo-Ricalde 527).

Clado 4—Sect. *Batocaulon* serie *Acantholobae* emend.: *Mimosa acantholoba* y *M. platycarpa* (*Acantholobae*) se caracterizan por presentar un fruto estipitado, de forma elíptica con las valvas enteras. Nuestros resultados recuperan a esta serie como un grupo monofilético con un alto valor de soporte de ramas en el análisis de Inferencia Bayesiana (Figura 12), junto con *M. torresiae* (*Leucaenoideae*) y *M. leptocarpa* (*Plurijugae*); Britton & Rose (1928) clasificaron a *M. leptocarpa*, junto con *M. acantholoba* y *M. platycarpa*, en el género *Neomimosa*. Simon *et al.* (2011), sugirieron a la serie *Acantholobae* como un grupo monofilético que se muestra parcialmente resuelto, cercano a *M. torresiae* y *M. leptocarpa*, dentro del clado B. Aquí se propone una nueva circunscripción taxonómica para esta serie con la inclusión de estas dos últimas especies.

Tratamiento taxonómico:

Serie *Acantholobae* Barneby emend. V. Velázquez & R. Grether

Mimosa sect. *Batocaulon* ser. *Acantholobae* Barneby, Mem. New York Bot. Gard. 65: 105. 1991, emend. V. Velázquez & R. Grether.

Especie tipo: *Neomimosa eurycarpa* (B.L.Rob.) Britton & Rose = ***Mimosa eurycarpa*** B.L.Rob. = *M. acantholoba* var. *eurycarpa* (B.L.Rob.) Barneby.

M. sect. Habbasia ser. *Leptostachyae* Benth., Trans. Linn. Soc. London 30: 417. 1875, *ex parte*.

M. sect. Habbasia ser. *Acanthocarpae* Benth., Trans. Linn. Soc. London 30: 424. 1875, *ex parte*.

M. XXIX Argillotrophae Britton & Rose, N. Amer. Fl. 23: 148, in clave. 1928. Especie única: *M. argillotropa* B.L.Rob. = *M. leptocarpa* Rose

Neomimosa Britton & Rose, N. Amer. Fl. 23: 172. 1928, *ex parte*.

M. sect. Batocaulon ser. *Leucaenoideae* Barneby, Mem. New York Bot. Gard. 65: 174. 1991, *ex parte*.

M. torresiae R.Grether

M. leptocarpa Rose

M. acantholoba (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Poir.

M. platycarpa Benth.

Description. Trees or shrubs erect or climbing (1-)2-3(7) m, branches ribbed, rarely circular to striate (*M. platycarpa*), armed with prickles disposed on the internodes or along the ribs, rarely unarmed (*M. torresiae*); stipules linear-lanceolate or subulate, 1.5-6 mm long, leaves with (1)2-6(12) pairs of pinnae, with (6)7-22(26) pairs of leaflets per pinna, obliquely linear, oblong or elliptic. Inflorescences in capitula, rarely in spikes (*M. platycarpa*) axillary or clustered in racemes; flowers diplostemonous (4)5-merous, sessile or pedicellate, rarely haplostemonous (*M. leptocarpa*), glabrous. Fruit stipitate, the stipe 0.5-1.4 cm long, flat and elliptic or oblong, valves entire or divided in (3)6-8(10) articles, glabrous or setose.

Descripción. Árboles o arbustos erectos o trepadores (1-)2-3(7) m, ramas acostilladas rara vez circulares a estriadas (*M. platycarpa*), armadas con agujones dispuestos en los entrenudos o a lo largo de las costillas, rara vez inermes (*M. torresiae*); estípulas linear-lanceoladas o subuladas, de 1.5-6 mm largo, hojas con (1)2-6(12) pares de pinnas, con (6)7-22(26) pares de folíolos por pinna, oblicuamente lineares, oblongos o elípticos. Inflorescencias en capítulos, rara vez en espigas (*M. platycarpa*) axilares o agrupadas en racimos; flores diplostémonas (4)5 meras, sésiles o pediceladas, rara vez haplostémonas (*M. leptocarpa*), glabras. Fruto estipitado, el estípite de 0.5-1.4 cm de largo, plano y elíptico u oblongo, valvas enteras o divididas en (3)6-8(10) artejos, glabras o setosas.

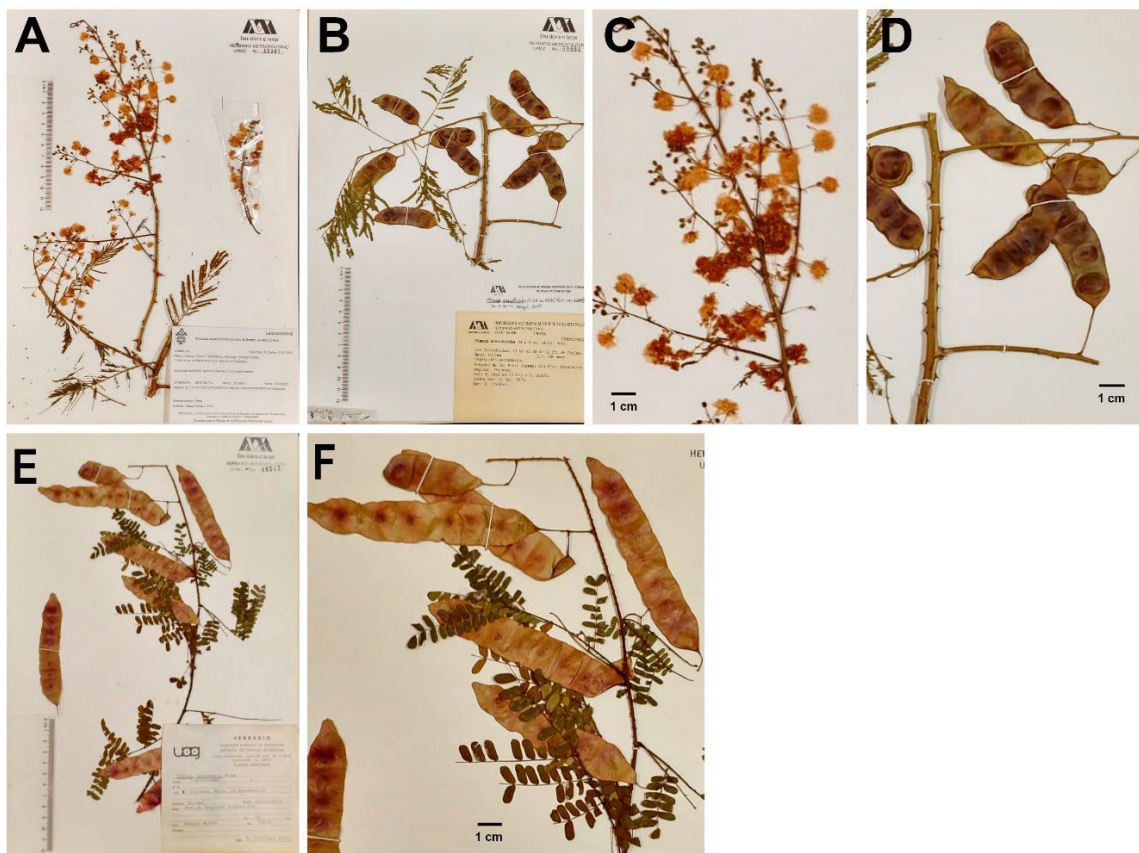


Figura 18. Representantes de la serie *Acantholobae* Barneby emend. V. Velázquez & R. Grether, propuesta en este trabajo para *M.* sect. *Batocaulon*. **A.** *Mimosa acantholoba* (M. Elorsa C. 5133) **B.** *Mimosa acantholoba* (R. Grether 1113) **C.** Inflorescencias *Mimosa acantholoba* (M. Elorsa C. 5133) **D.** Frutos *Mimosa acantholoba* (R. Grether 1113) **E.** *Mimosa leptocarpa* (M. Muñoz 12621) **F.** Frutos *Mimosa leptocarpa* (M. Muñoz 12621).

Clado 7—Sect. *Batocaulon* serie *Boreales* emend. Dentro de este clado se agrupan algunas de las especies de la serie *Boreales*, delimitada por Barneby (1991), mientras que otras se encuentran en el clado 8 (Figura 12), mostrando a esta serie como un grupo parafilético. De acuerdo con los resultados, se recupera un grupo monofilético con altos valores de soporte de ramas, lo que apoya una nueva circunscripción de la serie *Boreales*. Estos resultados fueron consistentes en todos nuestros análisis, incluyendo los realizados de manera individual con cada marcador de ADN del cloroplasto *trnD₂-trnT* y *rpS16*. Las otras especies: *M. calicicola*, *M. depauperata*, *M. emoryana*, *M. monancistra*, *M. similis* y *M.*

texana, clasificadas por Barneby (1991) dentro de esta serie, no son rescatadas dentro del clado *Boreales*, en el que se ubica la especie tipo de esta serie: *M. borealis*.

Tratamiento taxonómico:

Serie *Boreales* Barneby emend. V. Velázquez & R. Grether

Mimosa sect. *Batocaulon* ser. *Boreales* Barneby, Mem. New York Bot. Gard. 65: 110. 1991, emend. V. Velázquez & R. Grether.

Especie tipo: ***M. borealis*** A.Gray.

M. XXV. *Boreales* Britton & Rose, N. Amer. Fl. 23: 145, *in clave*. 1928, *ex parte*.

M. borealis A.Gray.

M. purpusii Brandegees

M. turnerii Barneby

M. unipinnata B.D.Parfitt & Pinkava

M. zygophylla Benth.

Description. Shrubs (0.4)1-2 m high, erect, rarely prostrate (*M. purpusii*), young branches always circular to striate, armed with infrastipular, solitary or irregular along internodes prickles, 1.5-7 mm long, often attached to an infrastipular aculei or irregularly disposed on the internodes; stipules linear, subulate to setiform, (0.5)1.5-4 mm long, leaves bipinnate, rarely pinnate, with (0)1-2(4) pairs of pinnae and (1)2-6(10) pairs of leaflets per pinna, oblong, to oblong-elliptic. Inflorescences always in capitula globose, subglobose or hemispherical,, solitary or in fascicles of 2-3, sometimes arising in brachyblasts; flowers diplostemonous, (4)5-merous, sometimes the ovary densely puberulent. Fruits linear or linear-oblong, 1-6 per capitulum, valves divided in (2)3-8(9) articles or with entire (*M. purpusii* and *M. zygophylla*), sessile or rarely stipitate, the stipe 3-4.5 mm long.

Descripción. Arbustos de (0.4)1-2 m de alto, erectos, rara vez rastreros (*M. purpusii*), ramas jóvenes siempre circulares a estriadas, armadas con armadas con agujones infraestipulares solitarios o irregulares a lo largo de los entrenudos de 1.5-7 mm de largo; estípulas lineares, subuladas a setiformes, de (0.5)1.5-4 mm de largo, hojas bipinnadas, rara vez pinnadas, con (0)1-2(4) pares de pinnas y (1)2-6(10) pares de folíolos por pinna, oblongos, a oblongo-elípticos. Inflorescencias siempre en capítulos globosos, subglobosos

o, solitarios o en fascículos de 2-3, que surgen a veces en braquiblastos, flores diplostémonas, (4)5 meras, en ocasiones el ovario densamente puberulento. Frutos lineares o linear-oblongos, 1-6 por capítulo, valvas divididas en (2)3-8(9) artejos o enteras (*M. purpusii* y *M. zygophylla*), sésiles o rara vez estipitados, el estípite de 3-4.5 mm de largo.

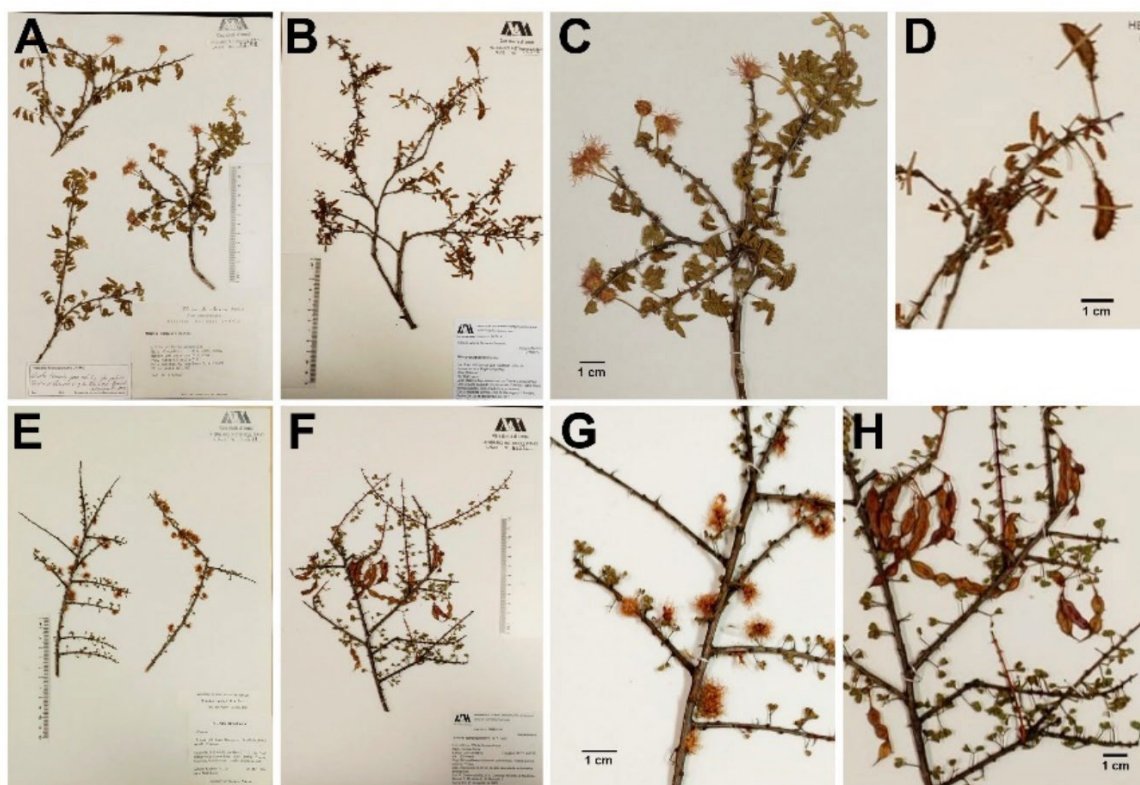


Figura 19. Representantes de la serie *Boreales* Barneby emend. V. Velázquez & R. Grether propuesta en este trabajo para *M. sect. Batocaulon*. **A.** *Mimosa purpusii* (E. M. Martínez 21619) **B.** *Mimosa purpusii* (A. Martínez-Bernal 420) **C.** Inflorescencias *Mimosa purpusii* (E. M. Martínez 21619) **D.** Frutos *Mimosa purpusii* (A. Martínez-Bernal 420) **E.** *Mimosa zygophylla* (M. Luckow 3124) **F.** *Mimosa zygophylla* (R. Grether 2950) **G.** Inflorescencias *Mimosa zygophylla* (M. Luckow 3124) **H.** Frutos *Mimosa zygophylla* (R. Grether 2950).

Clado 8—Sect. *Batocaulon* serie *Acanthocarpae* emend. Dentro de este clado monofilético, se incluyen taxa que habían sido clasificados en cuatro series: *Acanthocarpae*, *Boreales*, *Distachyae* y *Plurijugae*. Este clado de la serie *Acanthocarpae* está parcialmente resuelto al interior. En este conjunto de especies se recuperan cambios taxonómicos, previamente propuestos por Velázquez-Castañeda (2019) como la resolución del complejo

M. aculeaticarpa de Barneby (1991), para el que se distinguen como especies diferentes a *M. biuncifera* y *M. rhodocarpa*, se reubica en este grupo a *M. texana*, y se reconoce a *M. pueblensis* R. Grether, por sus frutos de valvas enteras, característicos de esta serie; las dos últimas fueron clasificadas por Barneby (1991) en la serie *Boreales*.

Este clado se reconoce como un grupo monofilético que resuelve la ubicación taxonómica de muchos de los taxa y que incluye a *M. tejupilcana*, clasificada previamente dentro de la serie *Plurijugae* (Grether & Martínez-Bernal 1996), por poseer flores haplostémonas. Los resultados sugieren la ubicación taxonómica de *M. mollis* dentro de la nueva delimitación propuesta en este trabajo para la serie *Acanthocarpae*. Con base en los resultados (Figura 12), y tomando el criterio del reconocimiento de clados en los que se ubica la especie tipo a nivel de serie, las series *Acanthocarpae* y *Distachyae* se muestran como grupos parafiléticos no resueltos, y estrechamente relacionados entre sí, de manera consistente en nuestros análisis. Además, el ancestro común de ambas series es reconocido en el clado 8, de manera que todos o algunos de los miembros de estas series pueden ser propuestos como un grupo monofilético, seleccionando el nombre más antiguo: serie *Acanthocarpae* con una nueva delimitación taxonómica. Anteriormente, Velázquez-Castañeda (2019) había propuesto la reubicación taxonómica de *M. calcicola* y *M. similis* hacia la serie *Distachyae* y se afirmó el reconocimiento de *M. similis* como una especie distinta de *M. monancistra*, ya que Barneby (1991), la había considerado como un sinónimo, pero más tarde, Grether *et al.* (2007) en la Flora del Bajío, la reconocieron como especie distinta, que se distingue de *M. monancistra* por un menor número de pinnas y folíolos separados por segmentos del raquis secundario de 1.5 a 3 mm de largo y por presentar inflorescencias en capítulos globosos, laxos, axilares y agrupados en ramas racemiformes cortas. Asimismo, *M. depauperata* es una especie que filogenéticamente se ha separado de la serie *Boreales*, de manera constante en los análisis previos y que fue reconocida por Velázquez-Castañeda (2019) como una serie incierta; los resultados muestran a esta especie como parte del conjunto de taxa del clado 8, resolviendo la incertidumbre de su ubicación taxonómica.

Tratamiento taxonómico:

Serie *Acanthocarpae* Benth. emend. V.Velázquez & R. Grether

Mimosa sect. *Batocaulon* ser. *Acanthocarpae* Benth. emend. V.Velázquez & R. Grether. *M.* sect. *Ameria* ser. *Acanthocarpae* Benth., J. Bot. (Hooker) 4: 408. 1842.—*M.* sect. *Habbasia* ser. *Acanthocarpae* Benth., Trans. Linn. Soc. London 30: 424. 1875, ex parte.

Especie tipo: ***M. acanthocarpa*** Willd. (lectotipo designado por Barneby (1991) = *M. aculeaticarpa* Ortega.

Mimosa sect. *Batocaulon* ser. *Plurijugae* Karsten *M. sect. Eumimosa* serie *Plurijugae*

Karsten, Fl. Columb. 2: 61. 1863, ex parte

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

M. XXV. Boreales Britton & Rose, N. Amer. Fl. 23: 145, in clave. 1928, ex parte.

M. XII. Distachyae Britton & Rose, N. Amer. Fl. 23: 145, in clave. 1928, ex parte.

M. XI. Spirocarpae Britton & Rose, N. Amer. Fl. 23: 145, in clave. 1928.

M. XIX. Polyancistræ Britton & Rose, N. Amer. Fl. 23: 145, in clave. 1928.

M. XXIV. Monancistræ Britton & Rose, N. Amer. Fl. 23: 145, in clave. 1928.

M. XXXI. Molles Britton & Rose, N. Amer. Fl. 23: 146, in clave. 1928.

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

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

M. sect. Batocaulon ser. *Boreales* Barneby, Mem. New York Bot. Gard. 65: 67. 1991 ex parte.

M. sect. Batocaulon ser. *Distachyae* Barneby, Mem. New York Bot. Gard. 65: 67. 1991.

M. costenya McVaugh

M. mollis Benth.

M. aspera M.E. Jones

M. emoryana Benth.

M. distachya Cav.

M. polyantha Benth.

M. similis Britton & Rose

M. calcicola B.L. Rob.

M. monancistra Benth.

M. guatemalensis (Hook. & Arn.) Benth.

M. huetamensis sp. nov. ined.

M. sotoi R. Grether & V.W. Steinm.

M. spirocarpa Rose
M. tejupilcana R.Grether & Mart.-Bern.
M. egregia Sandwith
M. benthamii J.F.Macbr.
M. luisana Brandegees
M. dysocarpa Benth.
M. palmeri Rose
M. adenantheroides (M. Martens & Galeotti) Benth. var. *hystricosa* R.Grether ined.
M. aculeaticarpa Ortega
M. galeottii Benth.
M. grahamii A. Gray
M. minutifolia B.L.Rob.
M. nanchititlana R.Grether & Barneby
M. pringlei S.Watson
M. rhodocarpa (Britton & Rose) R.Grether
M. zimapanensis Britton & Rose
M. pueblensis R.Grether
M. texana (A. Gray) Small
M. biuncifera Benth.
M. depauperata Benth.
M. lacerata Rose
M. barrancana Gentry
M. moniliformis (Britton & Rose) R.Grether & Barneby
M. gentryi Barneby
M. rhododactyla B.L.Rob.
M. pauli Barneby
M. guirocobensis Gentry
M. xochipalensis R.Grether
M. rosei B.L.Rob.

Description. Trees or shrubs (0.4) 2-9 m, branches circular to striate or ribbed, armed with 1-2 infrastipular prickles straight or recurved, (0.5) 1-10 (12) mm long, rarely 1 infrapetiolar prickles (0.5) 2-12 (15) mm, disposed on the internodes or along the ribs, branches rarely with brachyblasts; stipules erect, subulate-setiform, linear, ligulate, linear-subulate, linear-

lanceolate or filiform, (0.5) 1-10 (12) mm long, leaves with 1-26 (30) pairs of pinnae, with (2) 3-24 (25) pairs of linear-oblong, oblong-elliptic, lanceolate, elliptic, oblong, obovate leaflets, with mucronate, rarely acute apex. Inflorescences in globose capitula or in spikes, rarely in racemes; flowers diplostemonous, 4-5 merous, sessile, (8) 10 stamens, filaments free to base or shortly fused at the base, ovary stipitate, stipe 0.5-1 mm long. Fruit linear, linear-oblong, oblong, straight or recurved, rarely constricted between seeds or with spirally coiled valves, 1-10 per inflorescence, with entire valves and (3) 4-8 (9) seeds, margin rarely lacerate, or a craspedium with (1) 2-8 (11) articles, sessile or shortly stipitate, stipe (0.5) 1-4 (6) mm, 20-60 (75) mm long, 3-10 (12) mm wide.

Descripción. . Árboles o arbustos (0.4) 2-9 m, ramas circulares a estriadas o acostilladas, armadas con 1-2 aguijones Infraestipulares rectos o recurvados, de (0.5) 1-10 (12) mm de largo, rara vez 1 aguijón infrapeciolar de (0.5) 2-12 (15) mm, dispuestos en los entrenudos o a lo largo de las costillas, ramas rara vez con braquiblastos; estípulas erectas, subuladas-setiformes, lineares, liguladas, linear-subuladas, linear-lanceoladas o filiformes de (0.5) 1-10 (12) mm largo, hojas con 1-26 (30) pares de pinnas, con (2) 3-24 (25) pares de folíolos linear-oblongos, oblongo-elípticos, lanceolados, elípticos, oblongos, obovados, con ápice mucronado, rara vez agudo. Inflorescencias en capítulos globosos o en espigas, rara vez en racimos; flores diplostémonas, 4-5 meras, sésiles, (8) 10 estambres, filamentos libres hasta la base o cortamente fusionados en la base, ovario estipitado, estípite de 0.5-1 mm de largo. Fruto linear, linear-oblongo, oblongo, recto o recurvado, rara vez constreñido entre las semillas o con valvas enrolladas en espiral, 1-10 por inflorescencia, con valvas enteras y (3) 4-8 (9) semillas, margen rara vez lacerado, o fruto dividido en (1) 2-8 (11) artejos, sésil o cortamente estipitado, el estípite de (0.5) 1-4 (6) mm, de 20-60 (75) mm largo, 3-10 (12) mm ancho.



Figura 20. Representantes de la serie *Acanthocarpae* Benth. emend. V.Velázquez & R. Grether propuesta en este trabajo para *M.* sect. *Batocaulon*. **A.** *Mimosa aculeaticarpa* (I. N. Gómez-Escamilla 404) **B.** *Mimosa aculeaticarpa* (S. A. Montaño-Arias 120) **C.** Inflorescencias *Mimosa aculeaticarpa* (I. N. Gómez-Escamilla 404) **D.** Frutos *Mimosa aculeaticarpa* (S. A. Montaño-Arias 120) **E.** *Mimosa distachya* var. *oligacantha* (R. Grether 1342) **F.** *Mimosa distachya* var. *distachya* (A. L. Reina G. 99-437 y T. R. Van Devender) **G.** Inflorescencias *Mimosa distachya* var. *oligacantha* (R. Grether 1342) **H.** Frutos *Mimosa distachya* var. *distachya* (A. L. Reina G. 99-437y T. R. Van Devender).

Clado 9—Sect. *Batocaulon* serie *Leiocarpae* Benth. emend. V.Velázquez & R.Grether Bentham (1875), incluyó en su revisión taxonómica a las especies de *Mimosa* de África continental y Madagascar en *M.* sect. *Habbasia* serie *Rubicaules*. Sin embargo, los resultados reflejan a las especies del Viejo Mundo como un linaje emparentado con algunas especies americanas de la serie *Leiocarpae*, con las que comparten un ancestro común, que se reconoce en este clado. Recientemente, Velázquez-Castañeda *et al.* (2024), han propuesto que las especies del Viejo Mundo derivan de un ancestro compartido con las *Leiocarpae*, a finales del Mioceno.

En el estudio filogenético de Simon *et al.* (2011) la serie *Leiocarpae* es recuperada como un grupo polifilético en los clados “B, D y N” con base en el estudio de la región del cloroplasto *trnD₂-trnT*. Más tarde, Santos-Silva (2013), en su estudio filogenético de la serie *Leiocarpae*, sugirió ampliar el conjunto de datos moleculares para el estudio de la serie y con base en los marcadores del ADN del cloroplasto *matK-trnK*, *trnD-trnT* y *trnL-trnF* más la región nuclear *ITS*, confirmó que la serie *Leiocarpae* es un grupo polifilético recuperado en tres clados principales: “hapaloclada-dichroa”, *Leiocarpeae* s. str. y *gemmaclada* clade”.

De acuerdo con los resultados del análisis bayesiano (Figura 12), el clado hapaloclada-dichroa es rescatado dentro del Clado 6: Serie *Bimucronatae* Barneby emend. V. Velázquez & R. Grether. El clado considerado como *Leiocarpae* s. str. por Santos-Silva (2013), incluye a la especie tipo de la serie: *M. arenosa* var. *leiocarpa* (incluida en este estudio) y señala su monofilía al considerar únicamente a los taxa agrupados en este clado fuertemente soportado. Finalmente, el “clado *gemmaclada*” incluye a *M. tenuiflora* y *M. schomburgkii* recuperadas en el Clado 15.

Con base en las relaciones de parentesco del Clado 9, recuperado con altos valores de soporte de ramas, se propone una nueva delimitación taxonómica para la serie *Leiocarpae* en este trabajo, en la que se incluye a las especies del Viejo Mundo representadas en los análisis y a las *Leiocarpae* s. str. recuperadas por Santos-Silva (2013). Los resultados señalan que las especies del Viejo Mundo son un linaje derivado de un ancestro en común compartido con la especie tipo de esta serie (*M. arenosa* var. *leiocarpa*) hace 10.07 m.a. (Figura 12; Velázquez-Castañeda *et al.* 2024). Cabe señalar, que excluimos en esta delimitación, a especies pertenecientes a esta serie que no se agruparon en este clado, como son *M. tenuiflora* (Willd.) Poir. y *M. schomburgkii* Benth., debido a que los resultados no muestran una ancestría en común con éstas, que han sido recuperadas en el Clado 15.

Tratamiento taxonómico:

Sect. *Batocaulon* serie *Leiocarpae* Benth. emend. V. Velázquez & R. Grether

Mimosa sect. *Batocaulon* ser. *Leiocarpae* Benth., J. Bot. (Hooker) 4: 391. 1841. sensu Barneby, Mem. New York Bot. Gard. 65: 119. 1991, emend. V. Velázquez & R. Grether.

Especie tipo: ***Mimosa leiocarpa*** DC. = *M. arenosa* (Willd.) Poir. var. *leiocarpa* (DC.) Barneby (lectotipo designado por Barneby, 1991).

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

M. sect. Habbasia ser. *Rubicaules* Benth., Trans. Linn. Soc. London 30: 419, 1875, *ex parte*

M. sect. Batocaulon ser. *Bimucronatae* Barneby, Mem. New York Bot. Gard. 65: 160. 1991, *ex parte*.

M. mossambicensis Brenan

M. rubicaulis Lam. subsp. *himalayana*

M. onilahensis R.Vig.

M. volubilis Villiers

M. arenosa (Willd.) Poir. var. *leiocarpa*

M. pseudosepiaria Harms

M. bimucronata (DC.) Kuntze

M. acutistipula Benth.

M. ophthalmocentha Martius

M. mensicola Barneby

Description. Trees or shrubs erect or climbing (2) 3-8 (12) m, branches circular to striate or ribbed, mostly unarmed or rarely armed with prickles disposed along the ribs or with 1-3 infrastipular or along the internodes, (0.5) 1.5-8 (12) mm long; stipules straight, lanceolate or linear, 1-3 nerved, 1.5-8 mm long X 0.2-1.4 mm wide; leaves with (1) 2-10 (12) pairs of pinnae, with (1) 5-33 (42) pairs of leaflets. linear-oblong, oblong or obovate, commonly eglandular, occasionally simple, glandular trichomes on vegetative and reproductive structures. Inflorescences in spikes, axillary, solitary or in fascicles of 2-5, grouped in racemes or panicles, or grouped in axillary fascicles of 1-3 (5) capitula; flowers diplostemonous, 4 (5) merous, sessile or pedicellate, (8) 10 stamens, bisexual or staminate. Fruit (20) 30-60 (76) mm long X 4-7.5 (9.5) mm wide, linear, linear-oblong, oblong, sometimes planocompressed, sessile or stipitate, the stipe (1.5) 6.5-9 mm long, valves unarmed, divided in articles, 6-10 (11) seeds, margin unarmed.

Descripción. Árboles o arbustos erectos o trepadores (2) 3-8 (12) m, ramas circulares a estriadas o acostilladas, mayormente inermes o rara vez armadas a lo largo de las costillas o con 1-3 aguijones infraestipulares o en los entrenudos, de (0.5) 1.5-8 (12) mm de largo; estípulas rectas, lanceoladas o lineares, 1-3 nervadas, de 1.5-8 mm largo X 0.2-1.4 mm ancho; hojas con (1) 2-10 (12) pares de pinnas, con (1) 5-33 (42) pares de folíolos, linear-oblongos, oblongos u obovados, comúnmente eglandulares, ocasionalmente con tricomas glandulares simples, en las estructuras vegetativas y reproductivas. Inflorescencias en espigas axilares, solitarias o en fascículos de 2-5, agrupadas en racimos o panículas, o agrupadas en fascículos axilares de 1-3 (5) capítulos; flores diplostémonas, 4 (5) meras, sésiles o pediceladas, (8) 10 estambres, bisexuales o estaminadas. Fruto (20) 30-60 (76) mm largo X 4-7.5 (9.5) mm ancho, linear, linear-oblongo, oblongo, a veces planocomprimido, sésil o estipitado, el estípite de (1.5) 6.5-9 mm de largo, valvas inermes, divididas en artejos, 6-10 (11) semillas, margen inerme.



Figura 21. Representantes de la serie *Leiocarpae* Benth. emend. V.Velázquez & R.Grether propuesta en este trabajo para *M.* sect. *Batocaulon*. **A.** *Mimosa arenosa* (S.L Camargo-Ricalde 285) **B.** *Mimosa arenosa* (M. Elorsa C. 7665) **C.** Inflorescencias *Mimosa arenosa* (S.L Camargo-Ricalde 285) **D.** Frutos *Mimosa arenosa* (M. Elorsa C. 7665).

Clado 10—Sect. *Batocaulon* series *Rubicaules* y *Quadrivalves*: Barneby (1991) relacionó a *M. sinaloensis* con *M. ervendbergii*, ambas clasificadas en la serie *Rubicaules* por presentar un cáliz profundamente campanulado. No obstante, nuestros resultados muestran a *M. sinaloensis* filogenéticamente relacionada con la especie tipo de la serie *Quadrivalves* (*M. quadrivalvis*). Las relaciones de parentesco se consideran provisionales

para este par de especies, por lo que en este estudio se mantiene por ahora, a la especie *M. sinaloensis* como el único taxon americano dentro de las *Rubicaules* y se propone reconocer a la serie *Quadrivalves* como un grupo en espera de nueva evidencia, ya que la especie tipo de esta serie se agrupada en este clado, aislado del resto de las *Quadrivalves* incluidas en el Clado 13 (Figura 12).

Clado 13—Sect. *Batocaulon* serie *Quadrivalves*: De acuerdo con los resultados del análisis de Inferencia Bayesiana (Figura 12). En este clado, se agrupan las especies de la serie *Quadrivalves* (excepto la especie tipo). Los resultados del análisis filogenético de Inferencia Bayesiana, así como el análisis de Máxima Verosimilitud (Figuras 13 y 15) incluyendo el análisis de reloj molecular (Figura 2), sugieren a esta serie como parafilética y relacionada con *M. sinaloensis* (*Rubicaules*) en el Clado 10.

Este conjunto de taxa puede recuperarse con base en los resultados, como un grupo monofilético al excluir a la especie tipo (*M. quadrivalvis*, Clado 10). Anteriormente, Simon *et al.* (2011), sugieren a la serie *Quadrivalves* como un grupo monofilético (Clado G) al incluir a *M. sinaloensis* de la serie *Rubicaules*. Para este clado, se reconocen especies, que anteriormente fueron consideradas por Barneby (1991) como variedades de *M. quadrivalvis* tales como: *M. candollei* R.Grether, *M. nuttalli* (DC. ex Torrey & A.Gray) B.L.Turner, *M. robusta* R.Grether y *M. rupertiana* B.L.Turner. Adicionalmente, se han reconocido a nivel específico otras variedades de *M. quadrivalvis*, no incluidas en el análisis, como: *M. tetragona* R.Grether, *M. hystericina* (Small ex Britton & Rose) B.L.Turner, *M. latidens* (Small) B.L.Turner, *M. monclovensis* R.Grether & Marc.F.Simon, *M. paucijuga* (Britton & Rose) B.L.Turner, *M. potosina* (Britton & Rose) B.L.Turner y *M. roemeriana* Scheele, (Turner 1994a, 1994b, 1994c; Grether 2000; Grether & Simon 2018).

Las relaciones de parentesco y taxonomía de la serie *Quadrivalves* son complejas y poco estables. Las especies rescatadas en este clado, como se mencionó, anteriormente eran consideradas como variedades diferentes de *M. quadrivalvis*. Los resultados (Figura 12), confirman a estas especies, al separarlas en un clado distinto de *M. quadrivalvis*, sugiriendo a estas especies como divergentes a partir de ancestros distintos, con un valor de soporte de 1.0 y mostrando a este clado como el verdadero núcleo de las *Quadrivalves* (pero sin la especie tipo de la serie). No obstante, debido a que las relaciones entre *M. quadrivalvis* y *M. sinaloensis* pueden ser provisionales, no se propone separar a este conjunto de especies

de la serie *Quadrivalves* y se resalta la necesidad de incluir a *M. tetragona* Poir. y algunas variedades que no fueron incluidas en los análisis para tomar una decisión sobre este grupo.

Este conjunto de especies se caracteriza por presentar un fruto tetragonal. De acuerdo con la reconstrucción de estados ancestrales para forma del fruto (Figura 10), la adquisición de esta forma se obtuvo por primera vez a partir de un fruto ancestral oblongo, con una edad estimada de 7.85 [1.71-14.6] m.a. para *M. quadrivalvis*. El origen del fruto tetragonal es homoplásico y los resultados sugieren que se adquirió de manera independiente, por lo menos dos veces en el género a partir de un fruto oblongo.

***M. sect. Habbasia*:** Flores diplostémonas, 4(5) meras, corola rosada o blanca, tricomas basalmente dilatados y setiformes.

De acuerdo con los resultados del análisis filogenético bajo el criterio de Inferencia Bayesiana (Figura 12), *M. sect. Habbasia* es recuperada como un grupo parafilético con miembros de *M. sect. Batocaulon* (Clado 15). En forma adicional, el muestreo de taxa para esta sección es limitado en los análisis filogenéticos. por lo que no se propone ningún cambio para esta sección taxonómica en este trabajo.

***M. sect. Mimosa emend.*:** Flores haplostémonas 4(5) meras, a veces con estaminodios; tricomas simples, setiformes, medusiformes, barbelados o esteliformes; corola rosada o blanca, a veces amarilla.

Clado C—*M. sect. Mimosa emend.*: Benthams (1875), definió dos secciones para el género *Mimosa*: *Habbasia* y *Eumimosa*. En la sect. *Eumimosa* (ahora *M. sect. Mimosa*), caracterizada por flores haplostémonas, propuso 12 series: *Sensitivae*, *Modestae*, *Castae*, *Pectinatae*, *Pudicae*, *Hirsutae*, *Pedunculosae*, *Meticulosae*, *Myriophyllae*, *Spiciflorae*, *Obstrigosae* y *Lepidotae*. De acuerdo con la clasificación taxonómica de Barneby (1991), *M. sect. Mimosa* es equivalente la sect. *Eumimosa* de Benthams (1875), excluyendo a las series *Lepidotae* y *Spiciflorae*, aun cuando todas las especies de estas dos series tienen flores haplostémonas. Barneby (1991) estableció sólo tres series dentro de esta sección: *M. serie Myriophyllae*, *M. serie Mimosa*, que a su vez se divide en 37 subseries y *M. serie Modestae*. Las *Myriophyllae* se distinguen por el elevado número de pinnas por hoja,

combinado con la dehiscencia valvada de los pequeños frutos persistentes, similares a los de *M. sect. Habbasia* ser. *Pachycarpae*. Las *Modestae* se caracterizan por el desarrollo de articulaciones contráctiles en el raquis de cada pinna, entre cada par de folíolos. La mayoría de las especies de la sect. *Eumimosa* de Benthham (1875) fueron agrupadas por Barneby (1991) en *M. sect. Mimosa* y propuso una reorganización taxonómica, conservando algunas series de Benthham con un cambio de estatus a nivel de subseries de la serie *Mimosa*, aunque admitió que su reorganización podría ser objeto de una nueva circunscripción taxonómica.

De manera adicional, Barneby (1991), señala que, excluyó a las *Spiciflorae*, debido a que pueden tener un perianto tetrámero o pentámero, carecen de los tricomas setiformes característicos de *Eumimosa*, además tienen un hábito de crecimiento más compatible con los de los grupos de flores diplostémonas; por estas razones, transfiere a las especies de esta serie a *M. sect. Batocaulon* serie *Plurijugae*. Asimismo, consideró que las especies de *M. serie Lepidotae* de Benthham (1875), se distinguen por su particular indumento de tricomas plumosos o esteliformes y, con pocas excepciones, por los filamentos amarillos, así como por las flores haplostémonas. No obstante, las flores de varias especies conservan rudimentos del verticilo interno antipétalo de filamentos o estaminodios. Debido a esto, postuló que las *Lepidotae* surgieron independientemente de *M. sect. Mimosa*, directamente de ancestros con flores diplostémonas y con inflorescencias en espigas, a partir de *M. sect. Batocaulon*. Adicionalmente, sugirió que la supresión del conjunto de estambres antipétalos se produjo de forma independiente en *M. serie Lepidotae* (= *M. sect. Calothamnos* Barneby) y en *M. serie Spiciflorae*, ambas propuestas por Benthham (1875), una razón más del por qué separó a estas series de su definición de *M. sect. Mimosa*.

No obstante, los resultados de la reconstrucción de estados morfológicos ancestrales, sugieren que las *Lepidotae* emend. V.Velázquez & R.Grether (Clado 20, Figura 12) o *M. sect. Calothamnos* Barneby no derivaron a partir de un linaje de *M. sect. Batocaulon*, sino que éste es un linaje dentro de *M. sect. Mimosa* y contrario a lo que sugirió Barneby (1991), las especies de este grupo diversificaron a partir de ancestros con inflorescencias en capítulos y flores haplostémonas (Velázquez-Castañeda *et al.* 2024). Las flores de *Mimosa* sect. *Mimosa* emend. se caracterizan por tener cuatro pétalos, muy rara vez presentan flores pentámeras (Barneby, 1991), incluyendo las especies de *M. serie Lepidotae* emend. V.Velázquez & R.Grether (Clado 20, Figura 12).

Los resultados de los análisis filogenéticos brindan la oportunidad de un cambio de enfoque en la visualización del agrupamiento de los taxa basados en el reconocimiento de grupos monofiléticos. La nueva delimitación aquí propuesta, permite un nuevo enfoque para el reconocimiento taxonómico con base en las relaciones de parentesco y no únicamente en afinidades morfológicas, que no relacionan estrictamente a los taxa y son producto de la plasticidad del género en respuesta a factores abióticos. Adicionalmente, esta nueva propuesta está sustentada por valores altos de soporte de ramas y en la ancestría en común de los clados formados. Anteriormente, las secciones *Mimosa* y *Calothamnus* habían sido recuperadas ampliamente como grupos parafiléticos (Bessega *et al.* 2008; Savassi-Coutinho 2009; Simon 2008; Bessega & Fortunato 2011; Särkinen *et al.* 2011; Simon *et al.* 2011; Santos-Silva 2013; Velázquez-Castañeda 2019). No obstante, los resultados de los análisis filogenéticos (Figuras 12 y 13), muestran a estas dos secciones reconocidas por Barneby (1991), como un solo grupo monofilético. Si bien, es difícil encontrar un modelo de clasificación coherente con base en la morfología, en los sistemas de clasificación de Bentham (1875) y de Barneby (1991), los resultados de los análisis de Inferencia Bayesiana y el análisis de Máxima Verosimilitud permiten proponer un modelo de clasificación para las especies delimitadas con base en la ancestría en común, dando como resultado una nueva propuesta de clasificación para *M.* sect. *Mimosa*, en la que se considera a *M.* sect. *Calothamnus* como un linaje inmerso, perteneciente a *M.* sect. *Mimosa*.

Resulta difícil encontrar afinidades morfológicas, que sustenten claramente las relaciones monofiléticas de los clados, debido a que el género es morfológicamente muy inestable en muchos linajes; las homoplasias morfológicas se encuentran comúnmente en diferentes clados que incluyen taxa de varias series, reconocidas bajo criterios morfológicos. En este trabajo, se considera a estas homoplasias como respuesta a distintos niveles de CNF y a tiempos de divergencia recientes (Velázquez *et al.* 2024).

Clado 16—Sect. *Mimosa* serie *Mimosa* subser. *Pudicae* emend. V.Velázquez & R.Grether: De acuerdo con Barneby (1991), *M.* sect. *Mimosa* serie *Mimosa* subser. *Pudicae* está definida por taxa de las series *Pudicae*, *Pectinatae* y *Meticulosae* de Bentham (1875), más dos nuevas especies descritas en su tratamiento taxonómico: *M. guaviarensis* y *M. huberi* (no incluidas en los análisis). Bentham (1875), clasificó a las *Pudicae* principalmente por el número de pinnas y la presencia o ausencia de aguijones. Barneby (1991), consideró

que la clasificación de Benthams (1875), no era un modelo de clasificación coherente con el armamento y número de pinnas, ya que la morfología y el número de pares de folíolos de las pinnas es variable, además de que las especies agrupadas en esta subserie pueden estar armadas con aguijones o desarmadas. Para su agrupamiento de la subser. *Pudicae*, destaca estos últimos caracteres, así como el hábito, venación de los folíolos y forma del cáliz para incluir a *M. xanthocentra* y *M. verecunda*. No obstante, la morfología en este conjunto de especies sigue siendo variable y los resultados de los análisis filogenéticos permiten la propuesta de una nueva circunscripción para esta subserie, con la inclusión de *M. affinis*, morfológicamente similar a *M. pudica*, y muestran a *M. xanthocentra* emparentada con *M. sect. Mimosa* serie *Mimosa* subser. *Hirsutae*, con altos valores de soporte, por lo que esta última especie se excluye de las *Pudicae* en esta nueva propuesta de circunscripción taxonómica aquí presentada.

La subserie *Affines* fue considerada por Barneby (1991), como un grupo altamente especializado, notable por producir flores y semillas sólo una vez durante su ciclo de vida (anual) y por presentar capítulos pequeños formados por relativamente pocas flores; *M. affinis* y *M. disperma* se parecen morfológicamente a las plántulas de *M. pudica*, pero difieren en el número de flores y en el aspecto del capítulo. De manera adicional, *M. affinis* y *M. tequilana* son muy similares por sus capítulos casi hemisféricos con pocas flores, pero difieren por el número de aguijones, la nervadura de las estípulas y el número de pares de folíolos, así como su tamaño y forma. En *M. affinis* se presentan de 2-3 aguijones infraestipulares, estípulas 5-7 nervadas, 8-13 pares de folíolos por pinna, de 8-15 x 3-4 mm y de forma oblonga, mientras que en *M. tequilana*, se presentan 2-3 (4) aguijones en los entrenudos y solo uno es infraestipular, las estípulas son más grandes y con 3 nervaduras, solo tiene 2 pares de folíolos por pinna, de 15-35 X 10-20 mm y de forma obovada.

Técnicamente, *M. sect. Mimosa* subser. *Affines* estaría en sinonimia con la subserie *Pudicae*, debido a que la especie tipo de la subserie *Affines* (*M. affinis*) queda agrupada en esta última subserie, de manera que las especies restantes de la subser. *Affines* clasificadas por Barneby (1991), son provisionalmente ubicadas en la propuesta de nueva circunscripción de la subser. *Pudicae*, ya que no fueron incluidas en los análisis filogenéticos.

Tratamiento taxonómico:

Sect. *Mimosa* serie *Mimosa* subser. *Pudicae* Benth. emend. V.Velázquez & R.Grether

Mimosa sect. *Eumimosa* subdivisión *Pudicae* DC, Prodr. 2: 426. 1825, ex parte. *Mimosa* sect. *Mimosa* subs. *Pudicae* Benth., J. Bot. (Hooker) 4: 367. 1841. sensu Barneby, Mem. New York Bot. Gard. 65: 622. 1991, emend. V.Velázquez & R.Grether.

Especie tipo: ***M. pudica*** L.

M. subgen. *Astatandra* B.L.Rob. Proc. Amer. Acad. Arts 33: 307. 1898, ex parte.

M. III. *Pudicae* Britton & Rose, N. Amer. Fl. 23:144. 1928, in clave.

M. V. *Polydactylae* Britton & Rose, N. Amer. Fl. 23: 145. 1928, in clave.

M. XXXIII. *Tequilanae* Britton & Rose, N. Amer. R. 23: 146. 1928. in clave.

M. sect. *Mimosa* ser. *Mimosa* subser. *Affines* Barneby, Mem. New York Bot. Gard. 65: 649. 1991.

M. polydactyla Humb. & Bonpl. ex Willd.

M. affinis B.L.Rob.

M. pudica L.

M. huberi Barneby

M. guaviarensis Barneby

M. verecunda Benth.

M. disperma Barneby

M. tequilana S.Watson

M. niomarlei Afr.Fern.

Description: Herbs or suffruticose, rarely shrubs (0.2) 1-2 (3) m, branches circular to striate, unarmed or rarely armed along the ribs or with 1-2 (4) infrastipular prickles or irregular along internodes, (0.5) 1.5-5 (6.5) mm long; stipules erect, lanceolate, linear or linear-lanceolate, 1-7 (13) nerved, (2.5) 4-11 mm long X (0.25) 1-6 mm wide, leaves with (1) 2-3 (5) pairs of pinnae, with (2) 8-36 (65) pairs of linear, oblong, or obovate leaflets. Inflorescences in capitula; flowers haplostemonous, 4-merous, sessile, 4 stamens, bisexual or staminate. Fruit (5.5) 8-20 mm long X (2.7) 3.5-6.5 mm wide, linear or oblong, divided in articles, 2-4 (5) seeds, 3-10 (+30) fruits per capitulum.

Descripción: Hierbas o sufruticosas, rara vez arbustos (0.2) 1-2 (3) m, ramas circulares a estriadas, inermes o rara vez armadas a lo largo de las costillas o con 1-2 (4) aguijones infraestipulares o irregulares en los entrenudos, de (0.5) 1.5-5 (6.5) mm de largo; estípulas rectas, lanceoladas, lineares, o linear-lanceoladas, 1-7 (13) nervadas, de (2.5) 4-11 mm largo X (0.25) 1-6 mm ancho, hojas con (1) 2-3 (5) pares de pinnas, con (2) 8-36 (65) pares de folíolos lineares, oblongos, u obovados. Inflorescencias en capítulos; flores haplostémonas, 4- meras, sésiles, 4 estambres, bisexuales o estaminadas. Fruto (5.5) 8-20 mm largo X (2.7) 3.5-6.5 mm ancho, linear u oblongo, valvas divididas en artejos, 2-4 (5) semillas, 3-10 (+30) frutos por capítulo.



Figura 22. Representantes de la serie *Mimosa* subs. *Pudicae* Benth. emend. V.Velázquez & R.Grether propuesta en este trabajo para *M. sect. Mimosa* **A.** *Mimosa affinis* R. Grether 2351 **B.** Inflorescencias *Mimosa affinis* R. Grether 2351 **C.** Frutos *Mimosa affinis* R. Grether 2351 **D.** *Mimosa pudica* R. Grether & H. Quero 1719 **E.** Inflorescencias *Mimosa pudica* R. Grether & H. Quero 1719 **F.** Frutos *Mimosa pudica* R. Grether & H. Quero 1719.

Clado 20—Sect. *Mimosa* serie *Lepidotae* emend. V.Velázquez & R.Grether: El Clado 20 agrupa a las especies de *M. sect. Calothamnus* propuesta por Barneby (1991), con altos valores de soporte de ramas y aquí es tratada como *M. sect. Mimosa* serie *Lepidotae*. Barneby (1991), propuso un nombre nuevo y estatus nuevo para este grupo, que había sido considerado como miembro de la sect. *Mimosa* (Bentham, 1841, 1875; Burkart, 1964). Posteriormente, Savassi-Coutinho (2009), en sus análisis filogenéticos basados en datos

combinados de ADN del cloroplasto y nuclear, sugirió que este grupo estaba apoyado como monofilético a nivel de sección (*M. sect. Calothamnus* Barneby). No obstante, los resultados acerca de la monofilia de este grupo a nivel sección son cuestionables, debido a que no son estables y solo resultó ser una sección monofilética en un análisis basado en el criterio de parsimonia, con bajos valores de soporte de ramas.

Los resultados de los análisis filogenéticos de este estudio (Figura 12), muestran que estas dos secciones juntas son realmente un grupo monofilético altamente soportado por valores de ramas y morfológicamente por las flores haplostémonas. Con base en los resultados, se propone un cambio taxonómico a la clasificación de Barneby (1991), ya que el clado 20 forma un linaje completamente anidado dentro de *M. sect. Mimosa*, lo que apoya fuertemente la inclusión de este grupo a nivel de serie, que ya había sido nombrada como *M. serie Lepidotae* Benth.

Este conjunto de taxa es un grupo con un alto grado de endemismo, se distribuye principalmente en las regiones del sureste y sur de Brasil, con algunas especies extendiéndose a Paraguay y al norte de Argentina, generalmente asociados con áreas abiertas como campos rupestres, pero con algunas especies en “Floresta Ombrófila Mista” (Barneby 1991; Savassi-Coutinho 2009). Dentro del género *Mimosa*, los aguijones están presentes en diversas especies de todas las secciones tradicionalmente reconocidas por Barneby (1991), excepto en esta serie. Algo característico de esta serie es la presencia de tricomas ramificados, que es uno de los caracteres diagnósticos del grupo. Las inflorescencias pueden estar formadas totalmente por flores bisexuales o por flores bisexuales y flores funcionalmente estaminadas, situadas en la parte basal de la inflorescencia y algunas especies pueden presentar flores con estaminodios.

Tratamiento taxonómico:

Sect. *Mimosa* serie *Lepidotae* Benth. emend. V.Velázquez & R.Grether

Mimosa sect. *Eumimosa* serie *Lepidotae* Benth., J. Bot. (Hooker) 4: 386. 1841. *M. sect. Calothamnus* Barneby. Mem. New York Bot. Gard. 65: 109. 1991, *sinónimo nuevo*. Especie tipo: ***Acacia lepidota* Hook. & Arn. = *Mimosa bonplandii* Benth. (lectotipo aquí designado).**

M. incana (Spreng.) Benth.

M. flocculosa Burkart
M. leprosa (Benth.) Macbr.
M. scabrella Benth.
M. cylindracea Benth.
M. myuros Barneby
M. furfuracea Benth.
M. barretoii Hoehne
M. peduncularis Bong. ex Benth.
M. calodendron Mart. ex Benth.
M. macedoana Burkart
M. chrysastra Mart.
M. eryocarpa Benth.
M. lepidorepens Burkart
M. bathyrrhena Barneby
M. bonplandii (Gillies ex Hook. & Arn.) Benth.
M. urticaria Barneby
M. daleoides Benth.
M. psittaccina Barneby
M. rocae Lor. & Niederl.
M. berroi Burkart
M. plumosa Micheli
M. involucrata Benth.
M. mogolensis Burkart
M. roseoalba Sav.-Cout. & G.P.Lewis
M. taimbensis Burkart
M. longistipula V.F.Dutra & F.C.P.Garcia

Description. Trees or shrubs (0.2) 1-8 (20) m, branches circular to striate, unarmed, with branched, stellate or arborescently branched trichomes on stems and leaves. Stipules deltate, triangular-subulate or linear, 1 (3-5) nerved, 1-20 x 1-3 mm, leaves with 1-10 pairs of pinnae, 1-34 pairs of leaflets per pinna, oblong, elliptic or obovate. Inflorescences in spikes or capitula; flowers sessile, 4 (5) merous, haplostemonous, bisexual or some functionally staminate flowers in the basal part of the inflorescence, with often yellow

filaments (white or pink in some species). Fruit linear, oblong, elliptic or obovate, 7-39 X 2-8 mm, valves divided in articles, rarely entire (*M. berroi*), compressed.

Descripción. Árboles o arbustos (0.2) 1-8 (20) m, ramas circulares a estriadas, inermes, con tricomas ramificados, estrellados o plumosos en los tallos y hojas. Estípulas deltadas, triangular-subuladas o lineares, 1 (3-5) nervadas de 1-20 x1-3 mm, hojas con 1-10 pares de pinnas, 1-34 pares de folíolos por pinna, oblongos, elípticos u obovados. Inflorescencias en espigas o en capítulos; flores sésiles, 4 (5) meras, haplostémonas, bisexuales o algunas flores funcionalmente estaminadas en la parte basal de la inflorescencia, con filamentos frecuentemente amarillos (blancos o rosados en algunas especies). Fruto linear, oblongo, elíptico u obovado, 7-39 X 2-8 mm, valvas divididas en artejos, raro enteras (*M. berroi*), comprimido.

Clado 21—Sect. *Mimosa* serie *Lactifluae* Barneby (R.Grether) emend. V.Velázquez & R.Grether.

De acuerdo con los resultados del análisis filogenético de Inferencia Bayesiana (Figura 12), este clado es recuperado como monofilético con altos valores de probabilidad posterior bayesiana (1.0). Este conjunto de especies es un linaje con un origen de 3.41 [0.83-6.23] m.a., y con una diversificación reciente estimada desde el Plioceno, hasta la actualidad (Figura 2).

De acuerdo con Barneby (1991), este linaje de especies muestra una marcada tendencia hacia pocos y grandes folíolos y considera este conjunto de especies (excepto *M. acapulcensis* y *M. sousae*) a nivel de subserie dentro de *M. serie Mimosa*. Este grupo fue propuesto a nivel de serie hace más de 20 años, debido a que está bien delimitado por su hábito arbustivo o arbóreo, así como por su rango de distribución geográfica. Éste es un grupo principalmente mexicano, que se extiende hasta Costa Rica y la mayor diversidad de especies se encuentra en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México (Grether 2000). Aquí se amplía la circunscripción de este grupo, incluyendo a *M. acapulcensis* y *M. sousae* y a la especie *M. incarum*.

Tratamiento taxonómico:

***Mimosa* sect. *Mimosa* serie *Lactifluae* (Barneby) (R.Grether) emend. V.Velázquez & R.Grether.** *M. sect. Mimosa serie Mimosa subser. Lactifluae* Barneby, Mem. New York Bot. Gard. 65: 571. 1991.

Especie tipo: ***M. lactiflua*** Delile ex Benth.

M. sect. Eumimosa ser. Castae Benth., Trans. Linn. Soc. London 30: 393. 1875, *ex parte*.

M. sect. Eumimosa ser. Pectinatae Benth., Trans. Linn. Soc. London 30: 395. 1875, *ex parte*.

M. I. Sensitivae Britton & Rose, N. Amer. Fl. 23: 144. 1928, *in clave*.

M. VIII. Psilocarpae Britton & Rose, N. Amer. Fl. 23: 145. 1928, *in clave*.

M. IX. Michelianae Britton & Rose, N. Amer. Fl. 23: 145. 1928, *in clave*.

M. X. Xantiae Britton & Rose, N. Amer. Fl. 23: 145. 1928, *in clave*.

M. caerulea Rose

M. lactiflua Delile ex Benth.

M. goldmanii B.L.Rob.

M. psilocarpa B.L.Rob.

M. sousae R.Grether

M. acapulcensis B.L.Rob.

M. sicyocarpa B.L.Rob.

M. deamii B.L.Rob.

M. tricephala Schltdl. & Cham.

M. margaritae Rose

M. incarum Barneby

M. mellii Britton & Rose

Description. Trees or shrubs, rarely herbaceous to suffruticose, 1-6 m, branches circular to striate, rarely ribbed, unarmed or armed with 1-3 infrastipular prickles or irregular along internodes. Stipules triangular, linear, lanceolate or subulate, unnerved or 1-6 nerved, leaves with 1 (2) pairs of pinnae, 2-23 pairs of leaflets per pinna, oblong or elliptic to obovate. Inflorescences in axillary capitula or grouped in pseudoracemes; flowers 4 (5) merous,

haplostemonous, bisexual or staminate. Fruit linear or oblong, sessile or stipitate, stipe 1-10 mm, valves divided in articles, 1-5 seeds.

Descripción. Árboles o arbustos, raramente hierbas a sufruticosas, 1-6 m, ramas circulares a estriadas, rara vez acostilladas, inermes o armadas con 1-3 agujones infraestipulares o irregulares en los entrenudos. Estípulas triangulares, lineares, lanceoladas o subuladas, sin nervadura o 1-6 nervadas, hojas con 1 (2) pares de pinnas, 2-23 pares de folíolos por pinna, oblongos o elípticos a obovados. Inflorescencias en capítulos axilares o agrupadas en pseudoracimos; flores 4 (5) meras, haplostémonas, bisexuales o estaminadas. Fruto linear u oblongo, sésil o estipitado, estípite de 1-10 mm, valvas divididas en artejos, 1-5 semillas.

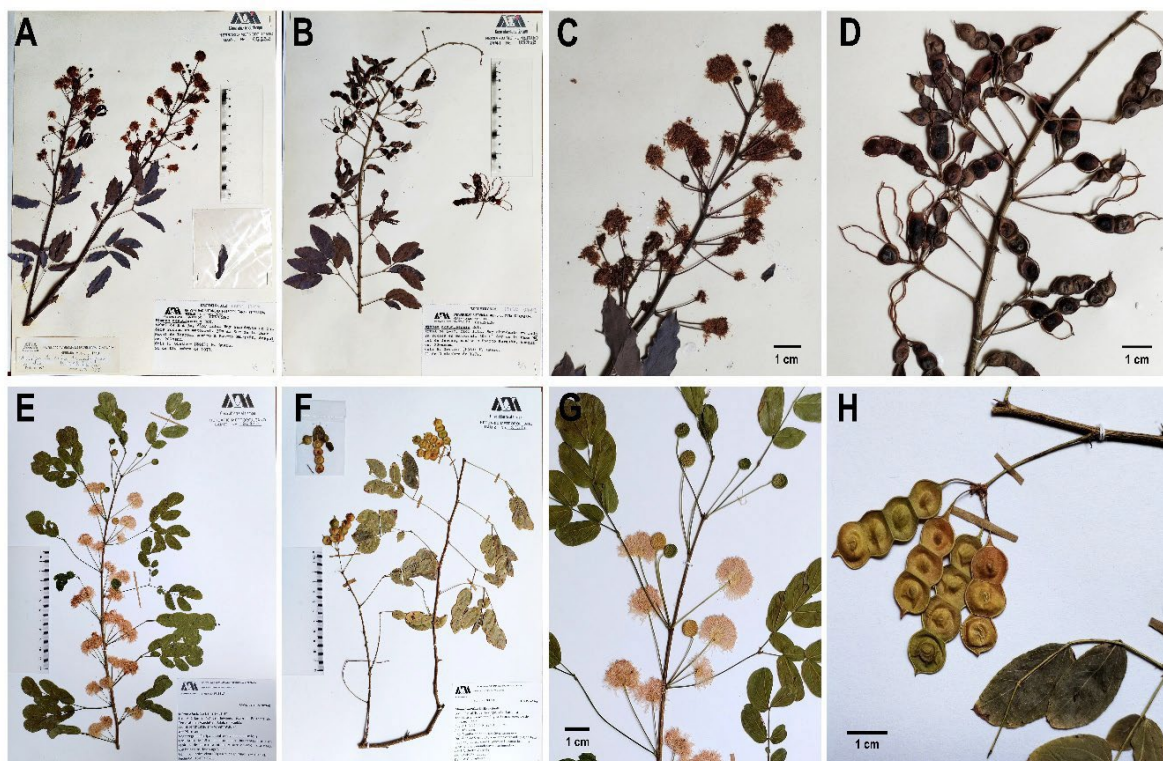


Figura 23. Representantes de la serie *Lactifluae* (Barneby) R.Grether emend. V.Velázquez & R.Grether propuesta en este trabajo para *M.* sect. *Mimosa* **A.** *Mimosa acapulcensis* (R. Grether 896) **B.** *Mimosa acapulcensis* (R. Grether 896) **C.** Inflorescencias *Mimosa acapulcensis* (R. Grether 896) **D.** Frutos *Mimosa acapulcensis* (R. Grether 896) **E.** *Mimosa lactiflua* (F. A. Onofre Vivar 68; M. M. Medina-Acosta 2Dr) **F.** *Mimosa lactiflua* (F. A. Onofre Vivar 29) **G.** Inflorescencias *Mimosa lactiflua* (F. A. Onofre Vivar 68; Ma. De M. Medina-Acosta 2D) **H.** Frutos *Mimosa lactiflua* (F. A. Onofre Vivar 29).

5.3.2. Análisis filogenéticos: Aspectos evolutivos, geográficos y ecológicos

A continuación, se discuten los clados más relevantes obtenidos en los análisis filogenéticos, considerando sus aspectos evolutivos, geográficos y ecológicos. Cabe destacar, que los clados obtenidos en el análisis de Inferencia Bayesiana se consideran como resultados principales (Figura 12).

Clado A—Género *Mimosa*: Los estudios filogenéticos están revelando que los principales nichos ecológicos, están más conservados que lo esperado, lo que implica que no se han logrado fácilmente las adaptaciones a cambios climáticos importantes en todos los linajes (incluyendo *Mimosa*). Algunos ejemplos que implican un conservadurismo de nicho tropical, incluyen disyunciones intercontinentales de grupos de plantas tropicales que son más diversos en los trópicos del Neotrópico, pero que también tienen varios linajes en África tropical, Madagascar y Asia, como ocurre en *Malpighiaceae* (Davis *et al.* 2002; 2004), algunos subgrupos dentro de *Melastomataceae* (Renner *et al.* 2001), *Lauraceae* (Chanderbali *et al.* 2001) y el género *Mimosa* (Velázquez-Castañeda *et al.* 2024), sugiriendo valores de conservadurismo de nicho filogenético (CNF) importantes a lo largo de la historia evolutiva de estos grupos.

Otro ejemplo claro, es la expansión de linajes de plantas tropicales alrededor del hemisferio norte después de la evolución de la tolerancia a los ambientes fríos y altamente estacionales de este hemisferio. Sólo unos pocos linajes han logrado salir de los trópicos y han tenido éxito en la zona templada del norte como las violetas (*Violaceae*), los sauces (*Salicaceae*) y algunas especies del género *Hypericum* L. (Donogue *et al.* 2008). Esto último, debido a las complejas modificaciones a nivel celular que implica desarrollar estas adaptaciones, como los cambios bioquímicos para mantener una capa lipídica fluida para una rápida transferencia del agua fuera de las células que evite la formación de cristales de hielo en el citoplasma, además del despliegue de proteínas y azúcares especiales para estabilizar las membranas cuando las células se secan y se condensan. Estos ejemplos, sugieren en particular una evolución de nicho, y bajos valores de CNF en representantes de dichos grupos, mostrando que rara vez, se producen adaptaciones para establecerse hacia nuevas condiciones ecológicas y grandes cambios de nicho con respecto a sus ancestros, para dar lugar a una especiación *in situ* en los nuevos nichos ecológicos colonizados.

Por otro lado, se puede considerar la relación que desempeña el CNF con la distribución disyunta y la radiación de plantas adaptadas a condiciones alpinas, que se originaron en el hemisferio norte (a menudo en Asia), y que a lo largo de su historia evolutiva se desplazaron por el hemisferio norte y luego, mucho más recientemente, se trasladaron hacia América del Sur, irradiado en los Andes (*Valerianaceae*, *Gentianella*, *Halenia* y *Lupinus*). No obstante, se ha sugerido que muchos linajes pertenecientes a estos grupos ya habían originado adaptaciones a grandes altitudes, antes de divergir en los Andes (Donoghue 2008), lo que indica un alto CNF altitudinal y refleja el papel que desempeña el CNF en la distribución e historia evolutiva de las plantas.

Recientemente, Ringelberg *et al.* (2023) han propuesto una filoregionalización de las mimosoides considerando los nichos de precipitación. Velázquez-Castañeda *et al.* (2024), sugieren que la rápida diversificación en *Mimosa* está asociada con paralelismos morfológicos (estados plesiomórficos mantenidos) ligados a valores intermedios de CNF, lo que resulta en una gran riqueza de especies. Destacan una variedad en la especificidad de nicho relacionada con los regímenes de precipitación y los gradientes altitudinales, que crean múltiples nichos distintos dentro de algunos subclados, que han influido fuertemente en la evolución y distribución del género.

Las radiaciones evolutivas en mimosoideas más recientes son ecológicamente diversas y están geográficamente dispersas. En particular, la rápida diversificación en *Mimosa* parece ser posterior a las radiaciones áridas de grupos de mimosoides e ingoides adaptados a la sequía reportadas por Ringelberg *et al.* (2023), así como al enfriamiento climático y la expansión global de los hábitats secos en el Oligoceno y el Mioceno hasta hace 13-8 m.a. (Arakaki *et al.* 2011; Ringelberg *et al.* 2023).

De acuerdo con los resultados de los análisis de Inferencia Bayesiana (Figuras 12 y 14) y Máxima Verosimilitud (Figuras 13 y 15); se observa una fuerte estructuración geográfica en las relaciones de parentesco, ya que las especies *Mimosa* de cualquiera de los clados reconocidos (1-21) tienden a habitar en la misma región geográfica. Estos resultados son congruentes con lo anteriormente reportado por Simon *et al.* (2011). La estructura geográfica en los resultados, se atribuye principalmente al conservadurismo de nicho filogenético (CNF), para el cual el clima tiene un efecto principal en la estructura filogenética y en el recambio filogenético. De manera adicional, se atribuye a la limitación de dispersión

geográfica (LD), para la cual el efecto principal es el espacio (Donoghue 2008; Simon *et al.* 2011; Ringelberg *et al.* 2023). Los factores clave que determinan el CNF y la LD tienen dimensiones tanto espaciales como temporales, lo que refleja la distribución espacial de los linajes y las escalas de tiempo evolutivas sobre las cuales se encuentran las barreras de la dispersión, ya sea ambientales (CNF) o espaciales (LD). No obstante, para las mimosoides, los gradientes de disponibilidad de agua, son el principal factor que determina el CNF y, por lo tanto, la diversificación de los linajes, ya que “es más fácil” moverse/migrar hacia nichos ecológicos similares (Donoghue 2008; Ringelberg *et al.* 2023) con respecto a sus ancestros comunes más recientes (ACMR), que evolucionar hacia ambientes con disponibilidad de agua distinta a la que accedieron sus ancestros, ya que esto último, implica desarrollar nuevas adaptaciones para expandirse hacia nuevos nichos ecológicos. Esto indicaría que la mayor parte de los linajes en *Mimosa* tienen considerables adaptaciones a nichos ecológicos similares a los de sus ancestros y han usado, en su diversificación corredores climáticos ya existentes (aún sin la necesidad de un cambio climático) para dispersarse, conservando las adaptaciones relevantes de sus ancestros. En este trabajo, se considera que estas adaptaciones están estrechamente relacionadas con el alto grado de homoplasia en los caracteres, tanto en las filogenias, como en los tratamientos taxonómicos; así como con la tendencia a conservar estados de carácter plesiomórficos en este género (Figuras 3-10).

Adicionalmente, los filogramas de los análisis de Inferencia Bayesiana (Figura 14) y Máxima Verosimilitud (Figura 15); muestran de manera general en los clados formados (1-21), una baja tasa de cambio para los taxa analizados con respecto al nodo de divergencia representado por los ancestros comunes más recientes. Los resultados de los filogramas de ambos análisis muestran en la mayoría de los clados una longitud corta de ramas de los taxa y reflejan una baja tasa de sustitución de los datos analizados con respecto al tiempo de divergencia transcurrido. Esta baja probabilidad de cambio, está relacionada principalmente con tres factores: 1) edades de divergencia recientes en *Mimosa* estimadas en el análisis de reloj molecular (Figura 2), 2) valores intermedios de conservadurismo de nicho filogenético y 3) la naturaleza de los datos analizados provenientes de ADN del cloroplasto, en los que anteriormente han sido reportadas bajas tasas de mutación para la mayoría de los linajes en mimosoideas (Lavin *et al.* 2005; Dugas *et al.* 2015; Wang *et al.* 2017).

Aunque los resultados de los análisis filogenéticos muestran en la mayoría de los clados una baja probabilidad de cambio en los caracteres de acuerdo con los filogramas, el género *Mimosa* es considerado el quinto género más grande de leguminosas (Koenen *et al.* 2013). El análisis de tiempos de divergencia (Figura 2), señala que es un grupo con un origen a finales del Oligoceno que ha tenido una gran y rápida diversificación de especies a pesar de su divergencia estimada en 24.05 m.a. [21.96-25.81] y muestra que el género aún se encuentra en plena diversificación principalmente en el continente americano, ya que encontramos especies con divergencias estimadas en el Pleistoceno (2.59-0.77 m.a.). Los resultados de reloj molecular (Figura 2), señalan una gran acumulación de linajes en los últimos 13 m.a. (Velázquez-Castañeda *et al.* 2024), y actualmente se siguen describiendo especies nuevas, hasta ahora, el género *Mimosa* cuenta con 615 especies (Borges *et al.* 2024a).

Clado B1—Sect. *Mimadenia* ser. *Glanduliferae-Myriadeniae-Revolutae*: Los representantes de *M.* sect. *Mimadenia*, Clado B1 (Figuras 12 y 13), recuperados como las especies más tempranamente divergentes del género, estimadas en 16.36 [14.57-18.34] m.a. (Figura 2), revelan una baja probabilidad de cambio a partir de su origen, de acuerdo con los filogramas (Figuras 14 y 15). Los taxa incluidos en los análisis se distribuyen principalmente en Sudamérica, Centroamérica y México. Las especies que presentan menor tasa de cambio son *Mimosa revoluta* y *M. guilandinae*.

Simon *et al.* (2011), señalan para las especies de *M.* sect. *Mimadenia*, dos subclados geográfica y ecológicamente distintos, uno que comprende elementos andinos de altitudes medias a altas y zonas estacionalmente secas (*M. revoluta*) y un segundo grupo de tierras bajas extendidas por todo el neotrópico, que incluye varias lianas de selvas tropicales, matorrales espinosos y sabanas. Por lo anterior, el alto CNF encontrado para las especies de este clado, está ligado a un par de gradientes de altitud y de disponibilidad de agua.

Particularmente, *Mimosa revoluta* es una de las especies del género que alcanza mayores rangos de altitud (2500-3300 m.), crece en laderas secas, a orillas rocosas de arroyos y en los márgenes de campos y terrazas de milpa, se distribuye en los Andes en Perú y Bolivia, en latitudes de 7°-18°S. En Perú crece principalmente en la vertiente del Amazonas, pero cruzando la cresta hacia el oeste en Áncash, Bolivia, al norte y sur de Yungas, en La Paz y

Cochabamba. Destaca por su fenología, ya que muestra en la mayor parte del año, flores maduras y braquiblastos con frutos curvados con dehiscencia muy parecida a la de algunas especies *M. sect. Batocaulon ser. Andinae* (Barneby 1991; este estudio) con las que se encuentra parcialmente en simpatría, siendo la especie viva más antigua del género *Mimosa*, que presenta braquiblastos, de acuerdo con la reconstrucción del estado ancestral de este carácter (Figura 4). No obstante, todos los miembros del clado B1, así como los miembros no incluidos de esta sección, conservan los nectarios extraflorales en el pecíolo y el raquis de la hoja como estado plesiomórfico (Figura 3).

M. myriadenia var. punctulata crece en bosques perturbados, en claros de bosques, plantaciones abandonadas y en la ribera de los ríos Uaupés, Solimões y otros afluentes del Amazonas en Brasil, en los ríos Amazonas y Putumayo en Loreto, Perú y en Ecuador. *M. guilandinae* tiene múltiples variedades y posee una amplia distribución en México, Costa Rica, Panamá y Colombia; en particular, la variedad típica, incluida en los análisis, se encuentra en bosques perturbados y márgenes de cañadas, por debajo de 300 m de altitud, desde la llanura costera atlántica en Guayana Francesa y en Amapá, Brasil. Por otra parte, *M. watsonii* es endémica de Centroamérica y el sur de México (Barneby 1991; Grether *et al.* 2015). *Mimosa guilandinae* y *M. watsonii* suelen estar en altitudes de 20-830 m (Grether 1997), creciendo en bosques de *Pinus* y selvas altas perennifolias (Barneby 1991; Martínez-Bernal *et al.* 2008).

Las bajas tasas de cambio a nivel genético y morfológico en los representantes de *M. sect. Mimadenia*, de acuerdo con los filogramas, pueden estar relacionadas con valores altos de CNF. Barneby (1991), reconoció 15 especies de *M. sect. Mimadenia* y los resultados del análisis de reloj molecular sugieren que las especies de esta sección son las más tempranamente divergentes del género, un CNF alto explicaría la delimitación geográfica de cada una de las especies de esta sección, que en conjunto se han dispersado ampliamente en su historia evolutiva y están presentes en el sur de México, Centroamérica y Sudamérica. De acuerdo con Donoghue (2008), no se adquieren adaptaciones a cambios de nicho climático fácilmente, lo que supone que las especies más tempranamente divergentes de *Mimosa*, pertenecientes a esta sección representada en el clado B1, no hayan desarrollado grandes cambios morfológicos con respecto a sus ancestros y tiendan a conservar altos valores de CNF. Esta tendencia a un CNF alto ha resultado en una alta extinción y/o una especiación limitada para la sección *Mimadenia*, lo que sugiere que estas

especies están especialmente adaptadas a condiciones ecológicas similares a las de sus ancestros.

Clado 6—Sect. *Batocaulon* ser. *Andinae-Bimucronatae-Leiocarpae*: El Clado 6 reconocido en el análisis filogenético de Inferencia Bayesiana (Figura 12) incluye representantes de tres series de la Sect. *Batocaulon* (*Andinae*, *Bimucronatae* y *Leiocarpae*) estimadas por un ancestro común en 10.69 [4.97-15.41] m.a. (Figura 2). Particularmente, este conjunto de especies revela una probabilidad de cambio variable a partir de su origen con respecto a sus ancestros comunes más recientes de acuerdo con los filogramas (Figuras 14 y 15).

Anteriormente, Koenen *et al.* (2013), han señalado altas tasas de diversificación para especies de *Mimosa* que se presentan en condiciones ecológicas del cerrado / campos rupestres; estas especies muestran un conjunto diverso de adaptaciones a gradientes altitudinales y al fuego, como una corteza engrosada y estípulas gruesas y persistentes que aparentemente han evolucionado varias veces en paralelo dentro de *Mimosa*, especialmente, esta alta tasa de diversificación corresponde a un conjunto de taxa del Clado O en la filogenia de Simon *et al.* (2011), formado por las series *Pachycarpae* y *Setosae* de *M.* sect. *Habbasia*, (Barneby, 1991), actualmente consideradas como una sola serie *Pachycarpae* (Borges *et al.* 2023).

Mimosa dichroa se incluye por primera vez en un análisis filogenético orientado al género (no incluida en los análisis de reloj molecular), anteriormente sólo se ha analizado la región *trnD₂-trnT* en un análisis de diversificación por Vasconcelos *et al.* (2020). Esta especie se distribuye en Brasil y está presente en condiciones ecológicas del cerrado en elevaciones de 550-700 m, localmente endémica del Planalto brasileño, conocida sólo de la cuenca de Paraná (Barneby, 1991), donde se tienen rangos de precipitación considerables con eventos extremos secos y húmedos en cualquier época del año (Zucarelli 2013). Los resultados de los análisis filogenéticos (Figuras 12 y 13) no muestran a *M. dichroa* (serie *Leiocarpae*) emparentada con *M. albolanata* perteneciente a la serie *Pachycarpae*, también presente en el cerrado. Cabe señalar que *M. dichroa* tiene una larga longitud de rama, de acuerdo con los filogramas, lo que sugiere que existen también altas tasas de cambio para especies de *M.* sect. *Batocaulon* sujetas a las condiciones ecológicas del cerrado y presiones ambientales extremas de precipitación y tolerancia al fuego. Sin embargo, las

relaciones de parentesco de *M. dichroa* no son claras, ya que en el análisis de Máxima Verosimilitud (Figuras 13 y 15), esta especie se agrupa dentro del Clado 8 con la serie *Acanthocarpae* emend. V.Velázquez y R.Grether, con bajos valores de soporte de ramas.

Adicionalmente, las especies representantes de la serie *Andinae* propuesta por Barneby (1991) incluidas en los análisis filogenéticos (*M. montana*, *M. quitensis* y *M. weberbaueri*), se encuentran distribuidas en Colombia, Perú y Ecuador, este conjunto de taxa ha sido estimado con una edad de divergencia en el Plioceno 5.29 [1.05-9.9] m.a. en el caso de *M. quitensis* y en el Pleistoceno 1.21 [0.03-3.14] m.a. para las especies *M. montana* y *M. weberbaueri* (Figura 2), lo que puede explicar su baja probabilidad de cambio, debido al poco tiempo de divergencia. No obstante, estas especies tienen como particularidad estar presentes en rangos altitudinales de 1350-3500 m, lo que puede indicar adaptaciones a nichos ecológicos altitudinales variables y gradientes de precipitación, que van desde matorrales (*M. quitensis*) a laderas rocosas, algunas veces estando en simpatría como *M. weberbaueri* y *M. montana*, o una notable vicarianza por lo accidentado del relieve como *M. andina* (no incluida en los análisis) y *M. montana*, diferenciándose por el número de pares de pinnas y folíolos, pero similares en la forma y dehiscencia de fruto (Barneby 1991). Por otra parte, *M. hexandra*, también crece en terrenos inundables, muy cerca de la costa, sujetos a fuertes vientos en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México, y presenta una distribución disyunta que se extiende en la costa del Atlántico en Brasil y Argentina (Barneby 1991).

Koenen *et al.* (2013), sugieren adicionalmente, un aumento en la tasa de diversificación dentro de *Mimosa* que corresponde a un subclado dentro del Clado C de Simon *et al.* (2011), algunas de estas especies están incluidas en los análisis filogenéticos realizados en este estudio y se ven agrupadas en el Clado 6. Este aumento en la tasa de diversificación en los hábitats montañosos, independientemente de su edad geológica, puede provocar aumentos en las tasas de especiación al acelerar el aislamiento de las poblaciones en sistemas similares a archipiélagos, ya que las montañas imponen barreras al flujo de genes, lo que lleva a tasas rápidas de especiación en linajes endémicos, circunstancias que también pueden resultar en tasas de extinción más altas y una rápida rotación de especies (Vasconcelos *et al.* 2020). No obstante, en todo este proceso de recambio filogenético en estos ambientes, se tiende a conservar filogenéticamente en gran medida el nicho ecológico de los ancestros (Donoghue, 2008). El bioma ancestral más probable para el Clado 6

(Figura 12), es el bosque tropical estacionalmente seco (Simon *et al.* 2011; Jordão *et al.* 2021) y la mayoría de estos eventos de cladogénesis tuvieron lugar antes del Pleistoceno, aunque encontramos especies con una divergencia estimada en el Pleistoceno como *M. montana* y *M. quitensis*. Los altos niveles de endemismo observados en los valles secos interandinos de Perú (Linares-Palomino 2006), Ecuador (Lewis *et al.* 2006) y Bolivia (Wood 2006) se atribuyen a la prolongada estabilidad tras el levantamiento de los Andes a mediados del Mioceno, que provocó el aislamiento de estas regiones (Pennington & Lavin 2015).

Particularmente, para el Clado 6 encontramos regímenes de precipitación variables de acuerdo con las altitudes de la distribución de estas especies. Los resultados sugieren valores altos de CNF relacionados con la altitud para las especies andinas, que señalan una baja probabilidad de cambio, con respecto a sus ancestros. En el caso de *M. dichroa*, se sugiere un bajo CNF, con una alta probabilidad de cambio, debido a las adaptaciones al fuego para crecer en el ambiente del cerrado, que es considerado como la sabana más húmeda del mundo, ya que tiene un suelo con una gran profundidad, que actúa como una esponja y almacena la lluvia durante la estación húmeda (Evans 2020).

Clado 8—Sect. *Batocaulon* / *Acanthocarpae* emend.: De acuerdo con los resultados del análisis de Inferencia Bayesiana (Figura 12), en este clado se agrupan un conjunto de especies principalmente mexicanas, que son endémicas en su mayoría y algunas que llegan a extenderse al sur de los Estados Unidos (*M. texana*), clasificadas en cuatro series de *M.* sect. *Batocaulon*, de acuerdo con Barneby (1991). Aquí se propone para este clado, un importante cambio en la circunscripción taxonómica, basado en la ancestría en común. Cabe señalar que, en el análisis de reloj molecular no se incluyen todos los taxa agrupados en este clado (no incluidas: *M. aspera*, *M. emoryana*, *M. huetamensis* sp. nov., y *M. zimapanensis*). No obstante, estas especies forman un clado con los mismos taxa que sí son incluidos en el análisis filogenético (Figura 12). De acuerdo con el análisis de tiempos de divergencia (Figura 2), este conjunto de especies se recupera con un origen estimado a finales del Mioceno en 7.18 [4.14-10.7] m.a. Recientemente, Ringelberg *et al.* (2023), sugieren para las mimosoides, radiaciones anidadas en el Mioceno tardío y durante el Plioceno, tanto de Madagascar como en el Amazonas, caso que observamos en este estudio, también para el género *Mimosa*. Adicionalmente, algo interesante es que las especies agrupadas en este clado tienen un menor tiempo de divergencia que las especies

representantes de Madagascar, lo que sugiere que las especies de *Mimosa* tienen una alta radiación en México y el norte de América.

Las especies que muestran la más baja tasa de probabilidad de cambio de caracteres para este clado son: *M. aculeaticarpa*, *M. adenantheroides* var. *histrycosa*, *M. distachya* var. *oligacantha*, *M. egregia*, *M. grahamii* var. *grahamii*, *M. guatemalensis*, *M. pueblensis*, *M. rhodocarpa*, *M. sotoi*, *M. spirocarpa*, *M. texana* y *M. zimapanensis*. De acuerdo con los resultados del análisis de reloj molecular, estas especies están estimadas a fines del Plioceno e incluso durante el Holoceno, en un rango de 0.29 a 3.9 m.a. Cabe destacar, que la mayoría de las especies en este clado se encuentra en una edad media de divergencia menor a un millón de años (Figura 2), lo que explica por qué estas taxa muestran una longitud de ramas muy corta, debido al poco tiempo de divergencia respecto a sus ancestros comunes más recientes.

Las especies con una probabilidad relativamente mayor de cambio de caracteres en su historia evolutiva son: *M. dysocarpa*, *M. palmeri*, *M. minutifolia*, *M. depauperata* y *M. lacerata*. Particularmente para este conjunto de especies, los resultados sugieren un tiempo de divergencia mayor, en contraste con las especies con una longitud de rama más corta. Las edades de divergencia estimadas para este conjunto de especies van de fines del Mioceno (7.18 m.a.) a fines del Pleistoceno (2.18 m.a.).

Especialmente en este clado se emparentan un conjunto de especies con una morfología muy lábil tanto en hábito, hojas, flores y frutos. Los resultados sugieren que para estas especies se comparte un ancestro común, en las que se incluye a las especies de las series *Acanthocarpaceae* y *Distachyaceae*, algunos miembros clasificados en la serie *Boreales* y *M. tejupilcana* (*Plurijugae*) de acuerdo con la propuesta taxonómica de Barneby (1991). Los taxa incluidos están distribuidos en rangos altitudinales de 300-3400 m (*M. nanchititlana*); así como en gradientes de precipitación muy variables. Esto se muestra más claramente al encontrar especies en diferentes tipos de vegetación como matorrales, bosques de *Quercus*, bosques de pino-encino, bosque de *Juniperus-Quercus*, pastizales, vegetación riparia y vegetación secundaria o sitios perturbados. También en su distribución, ya que encontramos taxa con distribuciones restringidas, así como con distribuciones disyuntas de algunas especies (Barneby 1991; Martínez-Bernal & Grether 2006; Grether *et al.* 2007; Martínez-Bernal *et al.* 2008; Grether & Steinm. 2014; Grether, 2023).

La inestabilidad climática también puede promover pulsos de alta especiación en áreas de topografía desigual mediante especializaciones en diferentes microclimas en especies de linajes endémicos (Vasconcelos *et al.* 2020). Los resultados sugieren que para este clado no se conservan altamente los nichos filogenéticos de los ancestros inmediatos, sino que encontramos especies en toda una variedad de regímenes de precipitación y altitud, incluyendo muchas especies en simpatria. Los modelos de diversificación evolutiva, sugieren que los niveles intermedios de CNF y evolución de nicho dan como resultado una mayor riqueza de especies. Según estos modelos, un nivel bajo de CNF da como resultado un número menor de especies más extendidas (Ringelberg *et al.* 2023). Lo que se observa analizando ampliamente este clado son ambos casos, prevaleciendo los valores intermedios de CNF, que reflejan la gran riqueza de especies que se encuentra en plena diversificación.

Clado 9—Sect. *Batocaulon* / *Leiocarpae-Rubicaules-Viejo Mundo*: Un caso particular, son las especies del Viejo Mundo agrupadas en el Clado 9 del análisis de Inferencia Bayesiana (Figura 12). Un resultado constante para este conjunto de especies es la estrecha relación con *M. arenosa* var. *leiocarpa*, también recuperada en el análisis de Máxima Verosimilitud (Figura 13) y en el análisis de reloj molecular (Figura 2), en la que destaca la distribución disyunta y pantropical del género *Mimosa*.

En la distribución pantropical, la distancia geográfica explica una fracción mucho mayor del recambio filogenético de las mimosoideas que la distancia climática. Esta distancia geográfica causada por las barreras oceánicas como el factor más importante da forma a la distribución global de los linajes. Sin embargo, a pesar de la alta LD, la dispersión transoceánica y las disyunciones en torno a la distribución, se explican no por la vicarianza, sino por una dispersión estocástica a larga distancia seguida de diversificación *in situ* dentro de los continentes (Ringelberg *et al.* 2023). Para *Mimosa*, esta dispersión a larga distancia supuso una alta diversificación *in situ* dentro de la isla de Madagascar, en la que se originó un “species-pump effect” (efecto de bombeo de especies) a partir de unos pocos colonizadores a finales del Mioceno o principios del Plioceno (Velázquez-Castañeda *et al.* 2024).

El ancestro común más reciente para estas especies se ha estimado en 10.07 [3.57-17.4] m.a. Las especies del Viejo Mundo están estimadas en 6.66 [2.18-11.96] m.a., de las cuales las especies de Madagascar se recuperan con una divergencia aún más reciente que las distribuidas en África y la India, lo que sugiere una muy rápida diversificación *in situ* en la isla, procedente de ancestros africanos y/o asiáticos, por lo menos hace 3.0 [0.46-6.48] m.a., que es el tiempo estimado de divergencia de los representantes de Madagascar incluidos en el análisis (Figura 2), ya que a la fecha, están reportadas 32 especies de *Mimosa* en Madagascar (Villiers 2002) la gran mayoría endémicas. Esta acelerada diversificación en un período geológico corto en Madagascar, supone para *Mimosa* bajas tasas de extinción y especializaciones de los linajes endémicos en diferentes microclimas, así como eventos ocasionales de hibridación con las especies estrechamente relacionadas, que se encuentran en simpatría.

M. arenosa var. *leiocarpa* se distribuye en Colombia, Venezuela y México, se presenta en laderas, costas secas y ambientes de matorral y sabana, en altitudes de 10-700 m, mientras que las especies incluidas del Viejo Mundo, que se distribuyen en Madagascar, se encuentran también a bajas altitudes, en la periferia de la isla, en matorrales xerófilos, al nivel del mar (*M. volubilis*) o en bosques caducifolios (*M. onilahensis*) en elevaciones hasta de 400 m; unas pocas especies alcanzan altitudes de 2500 m, como: *M. villersii* presente en vegetación montañosa, sobre rocas, pedregales y cerca de arroyos de montaña (Villiers 2002). En la India, *M. rubicaulis* subsp. *himalayana* alcanza altitudes hasta de 1500 m y está presente en un bioma tropical estacionalmente seco (Gamble 1920). Por otra parte, *M. mossambicensis*, endémica de Mozambique, se presenta a orillas de ríos, también en bajas altitudes (Brenan 1955), lo que sugiere que para las especies del Viejo Mundo predomina un CNF con valores intermedios, que se traduce en una gran riqueza de especies en un tiempo geológico muy corto, especialmente para las especies endémicas de la isla de Madagascar. Por lo tanto, en la historia evolutiva de este clado se ha mantenido una conservación en los nichos ecológicos con condiciones similares a los de los ancestros, tanto en altitudes como en gradientes de precipitación.

Clado 10—Sect. *Batocaulon* / *Rubicaules-Quadrivalves*: De acuerdo con los resultados del análisis de Inferencia Bayesiana (Figura 12), en este clado, se agrupan un par de especies muy interesantes que comparten un ancestro común inmediato, estimado la edad Tortoniense en 7.85 [1.71-14.6] m.a. (Figura 2). Anteriormente, Barneby (1991), asoció a

M. sinaloensis con *M. hondurana*, *M. ervendbergii* y *M. malacophylla* en la serie *Rubicaules*. En su monografía de especies para el género en el continente americano, consideró a estas especies norteamericanas como un grupo inseparable de la especie asiática *M. rubicaulis*.

Cabe señalar, que en la filogenia propuesta por Simon *et al.* (2011), basada en la región del cpDNA *trnD₂-trnT*, la especie *M. quadrivalvis* se muestra agrupada en un clado con el resto de las especies de la serie *Quadrivalves* incluidas en ese análisis (Clado G). Sin embargo, esta serie propuesta por Barneby (1991), no ha sido recuperada como un grupo monofilético en los análisis filogenéticos, incluyendo los resultados de Simon *et al.* (2011) y este estudio (Figuras 2, 12, y 13). Los resultados obtenidos basados en un análisis concatenado de las regiones del cpDNA *trnD₂-trnT* + *rpS16* + datos morfológicos, sugieren que *M. sinaloensis* es una especie hermana de *M. quadrivalvis*, rechazando la delimitación taxonómica de Barneby (1991) que incluyó a estas especies las series *Rubicaules* y *Quadrivalves*, respectivamente. Asimismo, los resultados sugieren que los caracteres en los que se basó Barneby (1991) para la delimitación de las series *Quadrivalves* y *Rubicaules*, así como para relacionar las especies norteamericanas, que incluyó en la serie *Rubicaules*, con las especies del Viejo Mundo (*M. rubicaulis*), representan o son homoplasias morfológicas en la historia evolutiva del género y no corresponden a una ancestría en común, por lo que estas especies no necesariamente están relacionadas, ya que los taxa restantes de estas series, incluidos en los análisis, son rescatados en diferentes clados de la filogenia. Considerando la conservación de nicho filogenético, la similitud morfológica de las *Rubicaules* americanas, propuestas por Barneby (1991), con las del Viejo Mundo puede deberse a sus adaptaciones a nichos ecológicos similares y no a que estén relacionadas directamente, ya que de acuerdo con los resultados del análisis de reloj molecular (Figura 2) y los análisis filogenéticos (Figuras 12, 13), las especies de *Mimosa* del Viejo Mundo están cercanamente emparentadas a las *Leiocarpae* y adicionalmente, las *Rubicaules* podrían, con nueva evidencia en el futuro, estar limitadas al Viejo Mundo, ya que no se emparentan con ningún taxon incluido por Barneby (1991) dentro de las *Rubicaules* del continente americano.

M. sinaloensis se distribuye en bosque espinoso en la Sierra Madre Occidental, por debajo de 450 m, conocida sólo de los estados de Sinaloa, Jalisco y Colima, México (Barneby 1991; Villaseñor 2016). Por otra parte, *M. quadrivalvis* es una especie en la que Barneby (1991), distinguió 15 variedades. Cabe señalar, que algunas de las variedades de *M.*

quadrivalvis, similares por su tallo espinoso y capítulos brevemente pedunculados, se confunden fácilmente con *M. diplotricha*. Esta especie incluye en la actualidad cinco variedades (*quadrivalvis*, *jaliscensis*, *diffusa*, *urbaniana* y *floridana*) que se distribuyen en México y el sur Estados Unidos y una endémica de Puerto Rico (*M. quadrivalvis* var. *urbaniana*), en distintos tipos de vegetación como sabanas, bosques de *Quercus*, vegetación secundaria y en altitudes del nivel del mar (*M. quadrivalvis* var. *quadrivalvis*) a 2100 m (*M. quadrivalvis* var. *jaliscensis*), presentes en nichos variables con respecto a la altitud y los regímenes de precipitación (Barneby 1991; Grether 2023). Para esta especie (*M. quadrivalvis*) se propone un CNF bajo con respecto a su ancestro común más reciente, debido a su amplia distribución. Las variedades de esta especie consideradas a la fecha tienen una distribución relativamente amplia en su conjunto y son distinguibles solamente por la longitud de los pedúnculos, número de pares de pinnas y folíolos, pubescencia en la venación del folíolo y por la longitud del fruto, así como por su distribución y hábitat. En el análisis filogenético está incluida la variedad típica, que se distribuye en bosques de pino-encino, en sabanas y en las dunas a lo largo y cerca de la costa del Golfo, en tierras bajas, endémica de Veracruz, México (Martínez-Bernal *et al.* 2008).

De acuerdo con los modelos de diversificación evolutiva, se espera un bajo CNF para este clado pequeño compuesto por dos especies, por su extensión geográfica y por el número bajo de linajes, a pesar de tener un tiempo de divergencia estimado a fines del Mioceno (Figura 2).

Clado 13—Sect. *Batocaulon* / *Quadrivalves*: La divergencia de este conjunto de especies está estimada en 6.08 [2.08-10.49] m.a. de acuerdo con el análisis de tiempos de divergencia (Figura 2) con un origen a fines del Mioceno, edad Messiniense. Algunas especies incluidas en el análisis son endémicas de México como *M. robusta*, algunas se encuentran distribuidas en México y se extienden hasta el norte a los Estados Unidos como *M. rupertiana* y *M. latidens*, otras son endémicas de Estados Unidos como *M. nuttallii*, *M. hystricina* y *M. microphylla* o llegan a ser de amplia distribución como *M. candollei*. Se presentan en bosques caducifolios, bancos de ríos, sabanas, campos abiertos, bosques de pino-encino y sitios perturbados (Barneby 1991; Grether 1997; Grether 2023) en altitudes bajas, comúnmente por debajo de 450 m, aunque su rango altitudinal es desde el nivel del mar hasta 1000 m (*M. candollei*).

De acuerdo con los filogramas (Figuras 14 y 15), estas especies muestran una longitud de ramas corta, sugiriendo valores altos de CNF, es un clado caracterizado por un fruto tetragonal, sin cambios morfológicos significativos desde su origen a fines del Mioceno hasta la actualidad. *Mimosa nuttalli* es la especie que refleja una longitud de rama más larga, lo que sugiere valores intermedios de CNF, con respecto a la divergencia de su ancestro inmediato, indicado en el nodo 13. Esta especie no fue incluida en el análisis de reloj molecular (Figura 2), por lo que desconocemos su tiempo de divergencia. Aunque Simon *et al.* (2011) sí incluyen esta especie en su análisis de reloj molecular, no muestran claramente las edades para las especies analizadas. Es interesante señalar que *M. nuttalli* es la especie de este clado más extendida del género, en Estados Unidos y es la única especie de este clado que crece en sitios perturbados (de igual manera, *M. latidens* y *M. tetragona*, no incluidas en el análisis) (Grether 2023), lo que puede explicar mayor probabilidad de cambio con respecto a su tiempo de divergencia.

Clado C—Sect. *Mimosa* emend.: De acuerdo con los resultados de los análisis filogenéticos (Figuras 12 y 13), en este clado se agrupan los taxa representantes de *M. sect. Mimosa* y *M. sect. Calothamnus*, esta última propuesta por Barneby (1991). Con base en los resultados, el clado C es recuperado como monofilético y es posible reconocerlo proponiendo una nueva delimitación taxonómica para *M. sect. Mimosa*, en la que se incluyen los taxa de *M. sect. Calothamnus*, con cambio de estatus, a nivel de serie (*M. ser. Lepidotae*) dentro de *M. sect. Mimosa*. Por lo tanto, aquí se reconocen las relaciones de parentesco con una nueva delimitación taxonómica de *M. sect. Mimosa*, en la que todos sus taxa divergen de un ancestro en común con un alto valor de soporte de ramas 1.0 (Clado C, Figuras 12 y 13) y no como lo postuló Barneby (1991), quien sugirió que las *Lepidotae* surgieron independientemente de *M. sect. Mimosa*, directamente de ancestros de *M. sect. Batocaulon* con flores diplostémonas y con inflorescencias en espiga. Por el contrario, nuestros resultados de tiempos de divergencia y de la reconstrucción de estados ancestrales de caracteres morfológicos, sugieren que divergen de ancestros con flores haplostémonas e inflorescencias en capítulos como un linaje inmerso en *M. sect. Mimosa* y que se originaron en el Plioceno (Figuras, 5 y 8).

De acuerdo con los resultados y la delimitación taxonómica aquí propuesta, *M. sect. Mimosa* se confirma como la sección taxonómica más grande del género. En todo este clado

encontramos una gran riqueza de especies, caracterizada por flores haplostémonas (Figura 5), aunque este estado de carácter no puede ser considerado como diagnóstico, debido a que puede encontrarse en algunos miembros de *M. sect. Mimadenia* y *M. sect. Batocaulon*. Sin embargo, las flores haplostémonas se consideran como el estado derivado en el género (Simon *et al.* 2011; Velázquez-Castañeda *et al.* 2024).

Por otra parte, se ha reportado que es muy común encontrar simbiosis mutualistas en algunas especies de *Mimosa*, entre insectos y flores, en ecosistemas tropicales húmedos (Aguilar & Smith, 2009), donde suelen estar presentes algunas especies de esta sección taxonómica (Simon *et al.* 2011). Sin embargo, aún no hay evidencia suficiente para considerar que únicamente la reducción de partes florales en *M. sect. Mimosa* como los estambres antipétalos y la presencia de estaminodios (*M. serie Lepidotae*) esté ligada a mecanismos reproductivos particulares que expliquen su éxito evolutivo. En forma adicional, aunque existen especies que pueden presentarse en forma de árboles y arbustos, muchas de las especies tienden a presentar hábito herbáceo y ciclos de vida anuales, que facilitan la adaptación a climas templados. Todos estos aspectos en su conjunto se consideran en este trabajo como caracteres, que le confieren a esta sección taxonómica la mayor riqueza de especies del género.

Las especies del clado C tienen una amplia distribución que va desde México, Centroamérica y las Antillas hasta Sudamérica, algunas de ellas son endémicas especialmente de Brasil, su principal centro de distribución con aproximadamente 369 especies (Barneby 1991; Simon *et al.* 2011; Dutra *et al.* 2020), cabe destacar que diversas especies se presentan en el cerrado, campos rupestres y regiones montañosas en Sudamérica. Algunas de ellas tienen una distribución pantropical como *M. pudica*, que se extiende a Estados Unidos, África, Asia, Indonesia y Oceanía, donde es comúnmente cultivada (Grether 2023).

En un contexto más amplio, las especies de *M. sect. Mimosa* pertenecientes a este clado, tienen una amplia distribución y han tenido una alta tasa de especiación en toda una gama de expansión altitudinal. Estas especies (incluyendo *M. serie Lepidotae*), se pueden encontrar en rangos altitudinales que van del nivel del mar como *M. daleoides* Benth. (*Lepidotae*) hasta por arriba de 3000 m (*M. polycarpa* Kunth). Se presentan en toda una diversidad de nichos ecológicos con distinta disponibilidad de agua y con régimen de

precipitación considerablemente variable, desde bosques, campo rupestre, laderas rocosas o arenosas, orillas de ríos y arroyos, matorrales, pastizales, sabanas, sitios perturbados y valles.

Muchas especies pertenecientes a *M. sect. Mimosa* habitan en campos rupestres. El campo rupestre es un ecosistema asociado a las zonas de mayor altitud del este de América del Sur, distribuido principalmente en la Cordillera Precámbrica de Espinhaço. Este tipo de ecosistema presenta una flora excepcionalmente rica y altamente endémica, que incluye aproximadamente el 15% de todas las especies de angiospermas encontradas en Brasil (Vasconcelos *et al.* 2020). Para este conjunto de especies que crecen en las condiciones ecológicas del campo rupestre, se han reportado altas tasas de diversificación en algunos subclados (Koenen *et al.* 2013). Si se toman en cuenta los recientes tiempos de divergencia estimados en el análisis de reloj molecular (Figura 2), para las especies de *M. sect. Mimosa*, estas altas tasas de diversificación implican bajas tasas de extinción en algunos subclados, por lo tanto, ese trata de un linaje dentro de *Mimosa*, que se encuentra en plena diversificación con altas tasas de especiación y siendo la sección taxonómica con mayor número de especies dentro del género.

El origen de esta sección de acuerdo con su ancestro común más reciente (Clado C), se estima con un tiempo de divergencia en 10.45 [8-14.74] m.a. durante el Mioceno, edad Tortonense (Figura 2). A pesar de tener un origen estimado en el Mioceno, la gran mayoría de las especies incluidas en el análisis filogenético tienen un tiempo de divergencia medio estimado en menos de 3.5 m.a., su diversificación en campos rupestres, durante este lapso de tiempo geológico, coincide con una inestabilidad climática ocurrida en el Pleistoceno. Esta inestabilidad climática ha ayudado a promover pulsos de alta especiación en esas áreas de topografía desigual, mediante especializaciones adaptadas a diferentes microclimas, en especies de linajes endémicos (Vasconcelos *et al.* 2020).

Con base en los resultados del análisis de Inferencia Bayesiana (Figura 12), se señalan a continuación, los tiempos de divergencia estimados para los clados obtenidos de acuerdo con el análisis de reloj molecular (Figura 2). Los representantes del Clado 16 (excepto *M. polydactyla*) están estimados con una divergencia a principios del Pleistoceno, edad Gelasciense, en 2.39 [0.18-5.59] m.a. Los taxa del Clado 17 incluidos en el análisis de reloj molecular (*M. velloziana*, *M. albida* var. *albida*, *M. albida* var. *strigosa* y *M. tequilana*), se

datan a finales del Mioceno, con una edad de 6.99 [3.5-10.34] m.a. En el caso de los taxa del Clado 18, las especies incluidas en el análisis de tiempos de divergencia (*M. virgula* y *M. hirsutissima*) se estiman con la edad más tempranamente divergente para el Clado C: 7.85 [4.96-10.96] m.a. Los taxa rescatados en el Clado 19 (excepto *M. ctenodes*), se estiman en 4.58 [1.93-7.59] m.a., a mediados del Zancliceno, durante el Plioceno. En el caso del Clado 20, reconocido por Barneby (1991), como la *M. sect. Calothamnus* (*M. sect. Mimosa* serie *Lepidota*, de acuerdo con nuestros resultados), se estima con una edad de 4.0 [1.47-6.96] m.a., a principios del Plioceno. Las especies agrupadas en el Clado 21 se estiman con un tiempo de divergencia a fines del Plioceno, en 3.41 [0.83-6.23] m.a.

Los filogramas (Figuras 14 y 15), muestran que los taxa analizados de esta sección tienen una muy corta longitud de ramas, en especial los clados 16, 19, 20 y 21; en parte, debido a que los tiempos de divergencia son muy recientes, datan de principios del Plioceno y algunas especies de los clados 16 y 20 divergen durante el Pleistoceno. Al considerar la longitud de ramas con respecto al tiempo de divergencia de los clados que conforman el Clado C, los clados 17 y 18 tienen los taxa con la longitud de ramas más larga (Figuras 14 y 15), que coincide con un mayor tiempo de divergencia dentro de los representantes de *M. sect. Mimosa* estimados a fines del Mioceno (Figura 2).

Dentro del clado 18, encontramos el caso particular de *M. hirsutissima* para la cual se han incluido dos variedades en los análisis. *Mimosa hirsutissima* se extiende más allá del cerrado, pero también muestra diversas adaptaciones al fuego, incluidos tallos decumbentes, que surgen cada año de un xilopodio y muchos de ellos son sufruticosos. De acuerdo con el análisis de reloj molecular, esta especie está estimada en 4.97 [2.48-7.8] m.a. y observamos una muy alta probabilidad de cambio en la variedad *barbigera*, con respecto a la variedad *grossa*; considerando la distancia genética y que ambas variedades se estiman con el mismo tiempo de divergencia, es posible reconocer a estas dos variedades incluidas en los análisis, a nivel específico por la longitud de ramas tan distinta. Recientemente, Méndez *et al.* (2024) *in press.*, han propuesto elevar a la variedad *grossa* a nivel específico = *M. grossa* (Barneby). *Mimosa hirsutissima* var. *barbigera* es endémica de Brasil y crece al borde de matorrales cerrados sobre arenisca y en praderas arenosas en el Planalto Brasileño y está confinada a las altitudes medias o altas, de (350) 400-1200 m. En contraste, la variedad *grossa* (= *M. grossa*) presente también en Brasil crece en el cerrado, en altitudes medias, de 500-800 m. Ambas están adaptadas a nichos ecológicos

de distintos regímenes de precipitación, pero con tolerancia al fuego. No obstante, *M. hirsutissima* var. *barbigera* ha sido afectada durante su historia evolutiva por procesos de diversificación en hábitats montañosos durante el Pleistoceno, en los que se han reportado eventos de diversificación *in situ* (Vasconcelos *et al.* 2020), sugiriendo una evolución de nicho y un CNF intermedio para esta variedad y explicando la tasa de cambio reflejada en la longitud de rama en contraste con *M. hirsutissima* var. *grossa* (= *M. grossa*) con un nicho ecológico más estable y un CNF alto.

Las especies del clado 20 (Figura 12), se distribuyen principalmente en Brasil (*M. leprosa* var. *parviceps*), pero se extienden de Brasil a Venezuela, Argentina, Costa Rica, (*M. scabrella*), Uruguay (*M. incana*) y Paraguay (*M. flocculosa*). Considerando todos los miembros de esta serie (*Lepidotae* emend.), están presentes también en Bolivia, (Barneby, 1991). Las especies de este clado pueden crecer en matorrales, tierras bajas o montañosas, en altitudes de 20-850 m (*M. incana*), matorrales perturbados y al borde de carreteras, a 250-400 m (*M. flocculosa*), hábitats montañosos, a 1750-2020 m (*M. leprosa* var. *parviceps*) y bosques perturbados o bosque de araucarias en las montañas, a 700- 1900 (*M. scabrella*). No obstante, su divergencia reciente revela una longitud de ramas muy corta, por lo que no ha pasado suficiente tiempo para desarrollar cambios o adaptaciones para una evolución de nicho ecológico, por lo tanto, su CNF es alto.

Para la delimitación de *M. sect. Mimosa* aquí propuesta, dominan los valores intermedios de CNF, debido a su gran riqueza de taxa. Las especies que se presentan en condiciones ecológicas del cerrado, tienden a conservar medianamente los nichos ecológicos de sus ancestros, variando su distribución en gradientes altitudinales. Lo mismo ocurre con las especies presentes en campos rupestres en Sudamérica, siendo que en ambas regiones existe una alta tasa de especiación y para algunas especies de estos clados, ya se han reportado altas tasas de diversificación, de acuerdo con Koenen *et al.* (2013). No obstante, algunas de ellas son endémicas de estos ambientes, sugiriendo que para varias especies del clado C, se conserva un valor muy alto de CNF, limitado su dispersión geográfica; como ocurre en los taxa considerados previamente como *M. sect. Calothamnus*. En contraste, podemos encontrar especies con un bajo CNF, como *M. pudica* con distribución pantropical. En este trabajo, se ha considerado que estas adaptaciones están estrechamente relacionadas con el alto grado de homoplasia en los caracteres morfológicos, observada en

las filogenias, y se relaciona también con la tendencia a conservar estados de carácter plesiomórficos en este género (Figuras 3-10).

Capítulo 6. CONCLUSIONES

Es posible proponer una nueva delimitación de *Parapiptadenia*, en la que *Piptadenia boliviiana* podría ser segregada al género *Parapiptadenia* de acuerdo con el alto grado de soporte de ramas en los resultados.

El género *Mimosa* se originó en el Oligoceno tardío y se estima en 24.05 [21.96-25.81] m.a.

De acuerdo a los resultados *Mimosa* podría tener un origen mexicano/centroamericano debido a la distribución y hábito mayormente arbóreo y arbustivo de *M. sect. Mimadenia*.

Las especies de *Mimosa sect. Mimadenia* se recuperan como las especies existentes más antiguas con una divergencia estimada en 16.36 [14.57-18.34] m.a.

El origen de *Mimosa sect. Batocaulon* se estima en 15.61 [10.77-21.18] m.a. con un predominio de árboles y arbustos.

El origen de *Mimosa sect. Mimosa* se estima en 11.45 [8.0-14.74] m.a., y la serie *Lepidotae* emend. [= *M. sect. Calothamnus* Barneby] se estima en 4.0 [1.47-6.95] m.a. con un predominio de especies sufruticosas y herbáceas.

El origen de *Mimosa sect. Habbasia* se estima en 9.22 [5.06-12.92] m.a.

Los resultados del reloj molecular sugieren una evolución gradual y acumulación de linajes tras el descenso paulatino de la temperatura durante el Mioceno medio y hasta la actualidad, posterior a las radiaciones áridas de grupos de mimosoides e ingoides adaptados a la sequía, enfriamiento climático y la expansión global de los hábitats secos en el Oligoceno y el Mioceno.

La rápida diversificación en *Mimosa* está asociada con paralelismos morfológicos (estados plesiomórficos mantenidos) ligados a valores intermedios de CNF, lo que resulta en una gran riqueza de especies.

Se destaca una variedad en la especificidad de nicho relacionada con los regímenes de precipitación y los gradientes altitudinales, que crean múltiples nichos distintos dentro de algunos subclados, que han influido fuertemente en la evolución y distribución del género.

Mimosa tuvo al menos unos pocos colonizadores malgaches procedentes de África a finales del Mioceno o principios del Plioceno, seguida de una rápida diversificación *in situ* en la isla de Madagascar. Estos antepasados pudieron dispersarse a través de puentes terrestres desde plataformas, ahora sumergidas en el Canal de Mozambique, durante un período húmedo a principios del Plioceno, en los que se mantuvo un alto CNF tropical.

El ancestro común más reciente de todo el género *Mimosa* se caracterizaba hipotéticamente por la presencia de nectarios en la hoja, flores con dos verticilos de estambres (diplostémonas) y fruto dividido en artejos (craspedio), y vivió en América durante el Oligoceno tardío hace 24.05 [21.96-25.81] m.a

El trabajo taxonómico, las relaciones filogenéticas y la reconstrucción de estados morfológicos ancestrales mostró una fuerte homoplasia en los caracteres evaluados. Este alto grado de homoplasia y la tendencia a conservar plesiomorfías morfológicas en *Mimosa* están relacionadas con las adaptaciones a gradientes altitudinales y distintos regímenes de precipitación, como respuesta a distintos niveles de CNF y como resultado de tiempos de divergencia recientes.

La historia evolutiva de *Mimosa* señala la rápida pérdida de nectarios extraflorales.

La historia evolutiva de *Mimosa* señala la adquisición de estaminodios de manera independiente.

A lo largo de la divergencia de género *Mimosa* existe una tendencia a mantener estados de carácter plesiomórficos como la ausencia de braquiblastos, flores diplostémonas, ausencia

de estaminodios, el craspedio, los frutos oblongos y una tendencia hacia la reducción de partes florales como estambres y lóbulos de la corola.

Durante la historia evolutiva de *Mimosa* han surgido novedades evolutivas como la ausencia de nectarios en la base del pecíolo y en el raquis de la hoja, inflorescencias en capítulos, flores haplostémonas, tetrámeras y con estaminodios.

Los resultados de los análisis filogenéticos confirman la monofilia del género *Mimosa* con altos valores de soporte.

Al reconocer a *M. sect. Calothamnus* como un linaje anidado dentro de *M. sect. Mimosa*, dándole el estatus de una serie, la clasificación de *Mimosa* incluye ahora cuatro secciones.

El género *Mimosa* se encuentra en plena diversificación, en el presente y sus especies más jóvenes derivan de las siguientes secciones taxonómicas: *Batocaulon*, *Habbasia* y *Mimosa* emend. V.Velázquez & R.Grether.

Se confirma la monofilia de *M. sect. Mimadenia* soportada con altos valores de probabilidad posterior bayesiana y UFBootstrap. Morfológicamente esta sección taxonómica se reconoce por la presencia de nectarios en la base del pecíolo y el raquis de la hoja y por una extensión del conectivo de la antera en forma de mucrón.

Los resultados de los análisis filogenéticos nos llevan a proponer una serie nueva y cambios en la circunscripción de cinco series de *M. sect. Batocaulon*.

La estructura geográfica de los resultados, se atribuye principalmente al conservadurismo de nicho filogenético (CNF), para el cual el clima tiene un efecto fundamental en la estructura filogenética y en el recambio filogenético.

Durante su diversificación, los linajes de *Mimosa* han usado corredores climáticos ya existentes (aún sin la necesidad de un cambio climático) para dispersarse, conservando las adaptaciones relevantes de sus ancestros.

Capítulo 7. PERSPECTIVAS

A la fecha no se cuenta con avances significativos en genomas completos de los miembros del conjunto de géneros analizados en este estudio (Wang *et al.* 2017; Yang *et al.* 2018; Souza *et al.* 2019), lo que ha impedido realizar el análisis de grandes conjuntos de datos en este grupo y en otros de la tribu *Mimoseae* (Yang *et al.* 2018); sin embargo, existen algunos proyectos que marcan el inicio del camino para la era genómica en un futuro cercano, como el proyecto "1000 plantas" (1KP; <http://www.onekp.com/index.html>) o el proyecto 10000 genomas, ya dirigido a más de 300 géneros de leguminosas (Cheng *et al.* 2018). En los últimos años, la familia Leguminosae ha sido considerada como un modelo en estudios genómicos (Gepts *et al.* 2005) y el uso de estas herramientas produce filogenias con mejores soportes (Shavvon *et al.* 2017).

En este trabajo, se sugiere realizar un análisis con una mayor cantidad de datos moleculares y morfológicos, en el que se ponga a prueba la monofilia de *Pityrocarpa* y *Pseudopiptadenia*, incluyendo más especies de ambos géneros, ya que la reciente segregación de *Pseudopiptadenia schumanniana* como parte de *Pityrocarpa* (*Pityrocarpa schumanniana*), no se recupera como parte de este último género, dentro del clado H de este estudio. Esto último pone de manifiesto que aún no están claros los límites entre estos dos géneros.

Es necesario incluir un mayor número de especies del género *Piptadenia* en futuros análisis, ya que la única especie no incluida en análisis anteriores (*P. boliviana*) no permite recuperar la monofilia del género en este análisis usando la región *matK*, a pesar de que esta especie no ha presentado problemas de ubicación taxonómica desde su descripción por Benthham (1875). Además, es necesaria una filogenia de *Mimosa*, que incluya representantes del género *Adenopodia* para esclarecer su relación y poner a prueba la monofilia de *Mimosa*.

Nuestros resultados sugieren la realización de análisis filogenéticos fechados para el género, con un muestreo más completo de *M.* sect. *Mimadenia* para esclarecer el origen del género *Mimosa* en América, ya que los tiempos de divergencia de esta sección son similares en las especies distribuidas en México/Centroamérica y en Sudamérica, tanto en este estudio como en el de Simon *et al.* (2011). Asimismo, un muestreo completo de especies pertenecientes a África, Madagascar y Asia, que permita el conocimiento de sus

relaciones filogenéticas y tiempos de divergencia, en muchos casos desconocidos hasta ahora.

Asimismo, es necesario analizar más a detalle variables climáticas a lo largo de la historia de *Mimosa*, que permitan analizar estadísticamente los principales factores que determinan el conservadurismo de nicho filogenético en los subclados de *Mimosa* a lo largo de su historia evolutiva.

De manera adicional, los análisis filogenéticos solo han logrado resolver de manera parcial algunos subclados en la historia evolutiva de *Mimosa* y es necesario un muestreo más completo de especies y el aumento de datos morfológicos y moleculares a futuro.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguilar, C.I. & Smith, A.H. 2009. Abejas visitantes de *Mimosa pigra* L. (Mimosaceae): comportamiento de pecoreo y cargas polínicas. *Acta Biológica Colombiana* 14 (1): 109-120.
- Alfaro, M.E. & Holder, M.T. 2006. The Posterior and the Prior in Bayesian Phylogenetics. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37: 19-42. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110021>.
- Amandita, F., Rembold, K., Vornam, B., Rahayu, S., Siregar, I., Kreft, H., Finkeldey, R. 2018. DNA barcoding of flowering plants in Sumatra, Indonesia. *Ecology and Evolution* 9: 1858-1868. DOI: <https://doi.org/10.1002/ece3.4875>.
- Antonelli, A., Smith, R.J., Perrigo, A.L., Crottini, A., Hackel, J., Testo, W., Farooq, H., Torres, M.F., Andela, N., Andermann, T., Andriamanohera, A.M., Andriambololonera, S., Bachman, S. P., Bacon, C.D., Baker, W.J., Belluardo, F., Birkinshaw, C., Borrell, J.S., Cable, S., Canales, N.A., Carrillo, J.D., Clegg, R., Clubbe, C., Cooke, R.S.C., Damasco, G., Dhanda, S., Elder, D., Faurby, S., de Lima, P., Fisher, B.L., Forest, F., Gardiner, L.M., Goodman, S.M., Grace, O.M., Guedes, T.B., Henniges, M.C., Hill, R., Lehmann, C.E.R., Lowry, P.P. II., Marline, L.P., Matos-Maraví, J., Moat, B., Neves, M.G.C., Nogueira, R.E., Onstein, A.S.T., Papadopoulos, O.A., Perez-Escobar, L., Phelps, N., Phillipson, P.B., Pironon, S., Przelomska, N.A.S., Rabarimanarivo, M., Rabehevitra, D., Raharimampionona, J., Tiana, M., Rajaonary, F., Rajaovelona, L.R., Rakotoarinivo, M., Rakotoarisoa, A.A., Rakotoarisoa, S.E., Rakotomalala, H. N., Rakotonasolo, F., Ralaiveloarisoa, B. A., Ramirez-Herranz, M., Randriamamonjy, J.E.N., Randriamboavonjy, T., Randrianasolo, V., Rasolohery, A., Ratsifandrihamanana, A.N., Ravololomanana, N., Razafiniary, V., Razanajatovo, H., Razanatsoa, E., Rivers, M., Sayol, F., Silvestro, D., Vorontsova, M.S., Walker, K., Walker, B.E., Wilkin, P., Williams, J., Ziegler, T., Zizka, A. & Ralimanana, H. 2022. Madagascar's extraordinary biodiversity: Evolution, distribution, and use. *Science* 378: eabf0869.
- Atahuachi, M. & Hughes, C.E. 2006. Two new species of *Mimosa* (Fabaceae) endemic to Bolivia. *Brittonia* 58 (1): 59-65.

- Arakaki, M., Pascal-Antoine, C., Nyffeler, R., Lendel, A., Eggli, U., Ogburn, R., Spriggs, M., E., Moore, M.J. & Edwards, E. J. 2011. Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages. *PNAS* 108: 8379-8384.
- Barneby, C. R. 1985a. The identity and synonymy of *Acacia guilandinae*, *Mimosa obovata*, *M. pseudo-obovata*, and *M. laticifera* (Mimosaceae). *Brittonia* 37 (1): 85-87.
- Barneby, C. R. 1985b. The genus *Mimosa* (Mimosoideae) in Bahia, Brazil: new taxa and nomenclatural adjustments. *Brittonia* 37: 125-153.
- Barneby, R.C. 1986. A contribution to the taxonomy of *Piptadenia* (Mimosaceae) in South America. *Brittonia* 38: 222-229. DOI: <https://doi.org/10.2307/2807344>.
- Barneby, R.C. 1991. Sensitivae Censitae. A description of the genus *Mimosa* Linnaeus (Mimosaceae) in the New World. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 65: 1-835. ISBN: 0-89327-366-X.
- Bässler, M. 1998. *Mimosa*. In: Flora de la República de Cuba. *Mimosaceae*. Ed. Koeltz Scientific Books, Fascículo 2: 32-54.
- Benson, D.A., Karsch-Mizrachi, I., Lipman, D.J., Ostell, J. & Sayers, E.W. 2009. GenBank. *Nucleic Acids Research* 38: D46-D51. DOI: <https://doi.org/10.1093/nar/gkp1024>.
- Bentham, G. 1841. *Piptadenia*, In: Notes on Mimoseae, with a short synopsis of species. *Journal of Botany* (Hooker) 4: 334.
- Bentham, G. 1842. Notes on Mimoseae, with a short synopsis of species. *Journal of Botany* (Hooker) 4: 323-418.
- 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. *Transactions of the Linnaean Society of London* 30: 335-664.
- Bessegga, 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. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 95: 567-579. DOI: <https://doi.org/10.3417 / 2006012>.
- Bessegga, C. & Fortunato, R.H. 2011. Section *Mimadenia*: its phylogenetic relationships within the genus *Mimosa* (Leguminosae, *Mimosoideae*) using plastid *trnL-F* sequence data. *Australian Systematic Botany* 24: 104-110. DOI: <https://doi.org/10.1071 / SB10022>.

- 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 Phytologist* 209: 319-333.
- 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, M.F. & Rubens, P.J. 2017. Less is more. Adjusting the taxonomy of the polytypic *Mimosa setosa* (Leguminosae, Mimosoid). *Rodriguésia* 68(2): 515-540.
- Borges, L.M., Inglis, P.W., Simon, M.F., Ribeiro, P.G. & de Queiroz, L.P. 2022. Misleading fruits: The non-monophyly of *Pseudopiptadenia* and *Pityrocarpa* supports generic re-circumscriptions and a new genus within mimosoid legumes. In: Hughes, C.E., de Queiroz, L.P., Lewis, G.P. (Eds.). *Advances in Legume Systematics* 14. Classification of Caesalpinioideae Part 1: New generic delimitations. *PhytoKeys* 205: 239-259. DOI: <https://doi.org/10.3897/phytokeys.205.82275>.
- Borges, L.M., Pastore, J.F., Souza, A., Pirani, J.R. & Simon, M.F. 2023. Let there be clades: phylogenetics of *Mimosa* series *Pachycarpae* and *Setosae* (Fabaceae) improves the infrageneric classification of the genus. *Botanical Journal of the Linnean Society* (201): 1. 61-79. DOI: 10.1093/botlinnean/boac029.
- Borges, L.M., Simon, M.F., Morales, M., Luckow, M., Ribeiro, P.G. & Grether, R. 2024a. *Mimosa* clade. In: Bruneau, A., Queiroz, L.P., Ringelberg, J.J. (Eds). *Advances in Legume Systematics* 14. Classification of Caesalpinioideae. Part 2: Higher-level classification. *PhytoKeys* 240: 332-342. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.240.101716>.
- Borges, L.M., Simon, M.F., Ribeiro, P.G., Luckow, M., Lima, A.G. 2024b. 24. Stryphnodendron clade. In: Bruneau, A., Queiroz, L.P., Ringelberg, J.J. (Eds). *Advances in Legume Systematics* 14. Classification of Caesalpinioideae. Part 2: Higher-level classification. *PhytoKeys* 240: 319-331. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.240.101716>.
- 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. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 57: 495-508. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.07.019>.

- Brenan, J.P.M. 1955. Notes on *Mimosoideae*. *Kew Bulletin*. 10 (2): 161-192.
- 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. 1963. A further note on *Piptadenia*. *Kew Bulletin*. 17: 227-228.
- Brenan, J.P.M. 1986. The genus *Adenopodia* (Leguminosae). *Kew Bulletin* 41: 73-90. DOI: <https://doi.org/10.2307/4103034>.
- 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.
- Burkart, A. 1964. Sinopsis de las especies de *Mimosa* de la serie Lepidotae. *Darwiniana* 13: 343-427.
- Bruneau, A., Queiroz, L.P., Ringelberg, J.J., Borges, L.M., Bortoluzzi, R.L.C., Brown, G.K., Cardoso, D.B.O.S., Clark, R.P., Conceição, A.S., Cota, M.M.T., Demeulenaere, E., Duno de Stefano, R., Ebinger, J.E., Ferm, J., Fonseca-Cortés, A., Gagnon, E., Grether, R., Guerra, E., Haston, E., Herendeen, P.S., Hernández, H.M., Hopkins, H.C.F., Huamantupa-Chuquimaco, I., Hughes, C.E., Ickert-Bond, S.M., Iganci, J., Koenen, E.J.M., Lewis, G.P., Lima, H.C., Lima, A.G., Luckow, M., Marazzi, B., Maslin, B.R., Morales, M., Morim, M.P., Murphy, D.J., O'Donnell, S.A., Oliveira, F.G., Oliveira, A.C.S., Rando, J.G., Ribeiro, P.G., Ribeiro, C.L., Santos, F.S., Seigler, D.S., Silva, G.S., Simon, M.F., Soares, M.V.B., & Terra, V. 2024. Advances in Legume Systematics 14. Classification of *Caesalpinioideae*. Part 2: Higher-level classification. *PhytoKeys* 240: 1-552. DOI: <https://doi.org/10.3897/phytokeys.240.101716>.
- 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.
- Centeno-González, N.K., Martínez-Cabrera, H.I., Porras-Múzquiz, H., & Estrada-Ruiz, E., 2021. Late Campanian fossil of a legume fruit supports Mexico as a center of Fabaceae radiation. *Communications Biology* 4: 41.
- Chanderbali, A.S., Van den Werff, H., & Renner, S.S. 2001. Phylogeny and historical biogeography of *Lauraceae*: Evidence from the chloroplast and nuclear genomes. *Annals of Missouri Botanical Garden* 88:104-134.

- Cheng, S., Melkonian, M., Smith, S.A., Brockington, S., Archibald, J.M., Delaux, P.M., Li F.W., Melkonian, B., Mavrodiev, E.V., Sun, W., Fu, Y., Yang, H., Soltis, D., Graham S.W., Soltis, P., Liu, X., Xu, X. & Ka-Shu, W.G. 2018. 10KP: A phylodiverse genome sequencing plan. *GigaScience* 7 (3): giy013. DOI: <https://doi.org/10.1093/gigascience/ giy013>.
- Chimal-Sánchez, E., Sénes-Guerrero, C., Varela, L., Montañó, N.M., García-Sánchez, R., Pacheco, A., Montañó-Arias, S.A., & Camargo-Ricalde, S.L. 2019. *Septoglomus mexicanum*, a new species of arbuscular mycorrhizal fungi from semiarid regions in Mexico. *Mycologia* 112: 121-132.
- Choi, H.K., Luckow, M.A., Doyle, J. & Cook D.R. 2006. Development of nuclear gene-derived molecular markers linked to legume genetic maps. *Molecular Genetics and Genomics* 276(1): 56-70. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00438-006-0118-8>.
- Ciaccio, M., Russo, R., Palla, F., Giamminola, E. & de Viana M.L. 2017. A genetic study on subtropical *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan var. *cebil* (Griseb.) Altschul tree from Northwestern Argentina. *Journal of Forest Research* 22 (3): 191-194. DOI: <http://dx.doi.org/10.1080/13416979.2017.1283975>.
- Dahmer, N., Simon, M.F., Schifino-Wittmann, M.T., Hughes, C.E., Sfoggia, S.T., & Giuliani, J.C. 2011. Chromosome numbers in the genus *Mimosa* L.: cytotaxonomic and evolutionary implications. *Plant Systematics and Evolution* 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. DOI: <https://doi.org/10.1038/nmeth.2109>.
- Davis, C.C., Bell, C.D., Mathews, S. & Donoghue, M.J. 2002. Laurasian migration explains Gondwanan disjunctions: Evidence from *Malpighiaceae*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99 (10): 6833-6837.
- Davis, C.C., Fritsch, P.W., Bell, C.D. & Mathews, S. 2004. High-latitude Tertiary migrations of an exclusively tropical clade: Evidence from *Malpighiaceae*. *International Journal of Plant Sciences* 165 (4): S107-S121.
- De Lima, A.G., de Paula-Souza, J., Ringelberg, J.J., Simon, M.F., de Queiroz, L.P., Borges, L.M., de Freitas, Mansano, V., Souza, V.C. & Scalón, V.R. 2022. New segregates from the Neotropical genus *Stryphnodendron* (Leguminosae, Caesalpinioideae, mimosoid clade). In: Hughes, C.E., de Queiroz, L.P., Lewis, G.P. (Eds) *Advances in Legume Systematics* 14. Classification of Caesalpinioideae Part 1: New generic

- delimitations. *PhytoKeys* 205: 203-237. DOI: <https://doi.org/10.3897/phytokeys.205.82220>.
- Donoghue, M.J. 2008. A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105: 11549-11555. DOI: 10.1073/pnas.0801962105.
- Doyle, J.J. & Doyle, J.L. 1987. A rapid DNA isolation method for small quantities of fresh tissue. *Phytochemical Bulletin of the Botanical Society of America* 19: 11-15.
- 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. *American Journal of Botany* 84 (4): 541-554. DOI: <https://doi.org/10.2307/2446030>.
- Drummond, A.J. & Rambaut, A. 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology* 7: 214.
- 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: <https://doi.org/10.1038/srep16958>.
- Dutra, V.F. 2009. *Diversidade de Mimosa L. (Leguminosae) nos campos rupestres de minas gerais: Taxonomia, Distribuição geográfica e Filogeografia*. Tese de Doutorado. Universidade de Viçosa, Viçosa.
- Dutra, V.F. & Garcia, F.C.P. 2013. Three New Species of *Mimosa* (Leguminosae) from Minas Gerais, Brazil. *Systematic Botany* 38 (2):398-405.
- Dutra, V.F., Morales, M., Jordão, L.S.B., Borges, L.M., Silveira, F.S., Simon, M.F., Santos-Silva, J., Nascimento, J.G.A. & Ribas, O.D.S. 2020. *Mimosa*. In: Flora do Brazil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. DOI: <http://floradoBrazil.jbrj.gov.br/reflora/floradoBrazil/FB23084>.
- Elias, T. 1974. The genera of Mimosoideae (Leguminosae) in the southeastern United States. *Journal of the Arnold Arboretum* 55(1): 67-118.
- Elias, T. 1981. *Mimosoideae*. In: Polhill, R.M., Raven, P.H, (Eds). *Advances in Legume Systematics*. Part. 1. Royal Botanic Gardens, Kew. 143-151 pp.
- Egan, A.N. 2019. Advances in legume research in genomic era. *Australian Systematic Botany* 32: 459-483. DOI: <https://doi.org/10.1071/SB19019>.

- Evans, M. 2020. El cerrado brasileño: el bosque invertido que necesita del fuego, Los secretos bajo tierra de la sabana más húmeda del mundo. Think Landscape. Global Landscapes Forum.
- Felsenstein, J. 1981. Evolutionary Trees from DNA Sequences: A Maximum Likelihood Approach. *Journal of Molecular Evolution* 17: 368-376.
- Felsenstein, J. 2004. Inferring Phylogenies. Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland, Massachusetts Eds. 1-681 pp.
- Gamble, J. S. 1920. The Indian species of *Mimosa*. *Bulletin of Miscellaneous Information. Royal Botanical Gardens, Kew*. No.1: 1-5.
- Gene Codes Corporation. 2007. SEQUENCHER 5.4.6. Ann Arbor, Michigan.
- Gepts, P., Beavis, W.D., Brummer, E.C., Shoemaker, R.C., Stalker, H.T., Weeden, N.F. & Young, N.D. 2005. Legumes as a Model Plant Family. Genomics for Food and Feed Report of the Cross-Legume Advances through Genomics Conference. *Plant Physiology* 137: 1228-1235. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.105.060871>.
- Glazier, D. & Mackinder, B.A. 1997. Nomenclatural Notes on South American *Mimosa* (Leguminosae-Mimosoideae). *Kew Bulletin* 52(2): 459-463.
- Glenn, T.C. 2011. Field guide to next-generation DNA sequencers. *Molecular Ecology Resources* 11: 759–769.
- González-Medrano, F. 1982. *Mimosa martindelcampoi* Medrano (Leguminosae), una especie nueva del sudoeste de Tamaulipas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 43: 39-42.
- Graham, A. 1992. The current status of the legume fossil record in the Caribbean region. Pp. 161-166. In: P.S. Herendeen and D. L. Dilcher (Eds.). *Advances in Legume Systematics* Part 4. Royal Botanical Gardens, Kew.
- Graham, A. 1993. Historical factors and biological diversity in Mexico. Pp. 109-127 In: T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot., and J. Fa. (Eds.). *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. New York: Oxford University Press.
- Grether, R. 1978. A general review of the genus *Mimosa* in México. *Bulletin of the International Group for the Study of Mimosoideae* 6: 45-50.
- Grether, R. 1981. *Mimosa sousae*, a new species of *Sensitiva* (Leguminosae) from Oaxaca, Mexico. *Phytologia* 48(5): 369-372.
- Grether, R. 1987. Taxonomic and nomenclatural notes on the genus *Mimosa* (Leguminosae). *Journal of the Arnold Arboretum* 68: 309-322.

- Grether, R. 1990. Two New Taxa of *Mimosa* (Leguminosae) from Oaxaca, Mexico. *Systematic Botany* 15(3): 435-441.
- Grether, R. 1997. *Revisión taxonómica del género Mimosa (Leguminosae) en Mesoamérica*. Tesis de Doctorado. Ciudad de México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Grether, R. 2000. Nomenclatural changes in the genus *Mimosa* (Fabaceae, Mimosoideae) in southern Mexico and Central America. *Novon* 10: 29-37.
- Grether, R. 2001. *Mimosa*. In: Stevens, D., Ulloa-Ulloa, C., Pool, A. & Montiel, M. (Eds.). Flora de Nicaragua. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 85: 1487-1497.
- Grether, R. 2023. *Mimosa*. In: Boufford, D.E., Kiger, R.W., Strother, J.L., Charron, T.M., Lammers, T.G., Vincent, M.A., Gandhi, K., Levin, G.A., Zarucchi†, J.L., Hill, M.J. and Raveill, J.A. (Eds.). Flora of North America, North of Mexico. *Magnoliophyta: Fabaceae*, part 1. Subfamilies *Cercidoideae*, *Detarioideae*, *Caesalpinioideae*, and *Faboideae*, tribes *Sophoreae* to *Loteae*. New York, Oxford University Press. Vol. 11: 93-104 pp.
- 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. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 53: 55-72.
- Grether, R. & Martínez-Bernal, A. 1996. *Mimosa tejupilcana*, a New Species of Series *Plurijugae* (Leguminosae) from the State of Mexico, Mexico. *Systematic Botany* 21 (4) 617-621.
- Grether, R. & Steinmann, V.W. 2014. *Mimosa sotoi* (Leguminosae), a new species from Michoacán, Mexico. *Brittonia* DOI: <https://doi.org/10.1007/s12228-014-93-46-0>.
- Grether, R., Camargo-Ricalde S.L. & Martínez-Bernal A. 1996. Especies del género *Mimosa* (Leguminosae) presentes en México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 58: 149-152.
- 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., Camargo-Ricalde, S.L., Martínez-Bernal, A., Montaña-Arias, S.A. & Fraile, M. E. 2015. Diversity and geographical distribution patterns of the genus *Mimosa* in the United States, Mexico, and Central America. Pp. 57–68. *In*: R.H. Fortunato (Ed.). *Avances en Leguminosas, V Conferencia Internacional de Leguminosas, Memorias in Extenso*, Buenos Aires: Ediciones CICCUS.
- Grether, R. & Simon, M.F. 2018. *Mimosa monclovensis* (Leguminosae), a new name flora taxon in ser. *Quadrivalves* in the southern USA and northeastern Mexico. *Phytoneuron* 2018-39: 1-3.
- Greuter, W. & Rankin, R. 2018. Código Internacional de Nomenclatura para algas, hongos y plantas (Código de Shenzhen). Regnum Vegetabile, 159, International Association for Plant Taxonomy (Europe), Koeltz Cientific Books. Germany.
- Guinet, P. 1969. *Les Mimosaceés, étude de palynologie fondamentale corrélations, évolution*. Travaux de la Section Scientifique et Technique, *Institut Français Pondichéry* 9 : 1-293.
- Guinet, P. 1990. The genus *Acacia* (Leguminosae: Mimosoideae): its affinities as borne out by its pollen characters. *Plant Systematics and Evolution* 5: 81-90. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-7091-9079-1_7.
- Hernández, H.M. 2024. 27. Calliandra clade. *In*: Bruneau, A., Queiroz, L.P. & Ringelberg, J.J. (Eds). *Advances in Legume Systematics* 14. Classification of Caesalpinioideae. Part 2: Higher-level classification. *PhytoKeys* 240: 358-370. DOI: <https://doi.org/10.3897/phytokeys.240.101716>.
- Herrera, F., Carvalho, M.R., Wing, S.L., Jaramillo, C. & Herendeen P.S. 2019. Middle to Late Paleocene Leguminosae fruits and leaves from Colombia. *Australian Systematic Botany* 32: 385-408.
- Hollingsworth, P.M., Li, D.Z., Van derBank, M. & Twyford, A.D. 2016. Telling plant species apart with DNA: from barcodes to genomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B. Biological Sciences* 371: 20150338. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0338>.
- Hopkins, H. 1986. *Parkia* (Leguminosae: Mimosoideae). *In*: *Flora Neotropica*. 43: 1-123. New York Botanical Garden Press on behalf of Organization for Flora Neotropica. ISSN: 0071-579.
- Hopkins, H., Seigler, D.S., Ebinger, J.E. & Terra, V. 2024. *Parkia* clade. *In*: Bruneau A., Queiroz, L.P., Ringelberg, J.J. (Eds.). *Advances in Legume Systematics* 14.

- Classification of Caesalpinioideae. Part 2: Higher-level classification. *PhytoKeys* 240: 299-315. DOI: <https://doi.org/10.3897/phytokeys.240.101716>.
- Holbourn, A., Wolfgang, K., Clemens, S., Prell, W., & Andersen, N. 2013. Midle to late Miocene stepwise climate cooling: Evidence from a high-resolution deep water isotope curve spanning 8 million years. *Paleoceanography* 28: 688-699.
- Hughes, C., Eastwood, R.J. & Bailey, C.D. 2006. From famine to feast? Selecting nuclear DNA sequence loci for plant species-level phylogeny reconstruction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B. Biological Sciences* 361: 211-225. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1735>.
- Iganci, J., Guerra, E., Morim, M.P., Oliveira, A.C.S., Fonseca-Cortés, A., Ribeiro, C.L., Santos, F.S., Oliveira, F.G., Ferm, J. & Queiroz, L.P. 2024. Inga clade. In: Bruneau, A., Queiroz, L.P., Ringelberg, J.J. (Eds.). *Advances in Legume Systematics* 14. Classification of Caesalpinioideae. Part 2: Higher-level classification. *PhytoKeys* 240: 466-486. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.240.101716>.
- Isely, D. 1971. Legumes of the United States. IV. *Mimosa*. The American Midland Naturalist. 85(2): 410-424.
- Janssen, T., Bystrakova, N., Rakotondrainibe, F., Coomes, D., Labat, J. N. & Schneider, H. 2008. Neoendemism in madagascan scaly tree ferns results from recent, coincident diversification bursts. *Evolution* 62: 1876-1889.
- Jobson, R.W. & Luckow, M. 2007. Phylogenetic study of the genus *Piptadenia* (Mimosoideae: Leguminosae) using plastid *trnL-F* and *trnK/MatK* sequence data. *Systematic Botany* 32: 569-575. DOI: <https://doi.org/10.1600/036364407782250544>.
- Jordão, L., Morim, M.P., Dutra, V.F., & Baumgratz, J.F.A. 2021. New species of *Mimosa* (Leguminosae) from Brazil. *Systematic Botany* 46: 339-351.
- Júnior, J. & Santos-Silva J. 2019. Clado Mimosoide (Leguminosae e Caesalpinioideae) no Parque Estadual da Serra dos Montes Altos, Bahia, Brasil. *Rodriguésia* 70: e04162017. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/2175-7860201970093>.
- Kalyaanamoorthy, S., Minh, B. & Wong, T. 2017. ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates. *Nature Methods* 14: 587-589 DOI: <https://doi.org/10.1038/nmeth.4285>.
- Kluge, A. G. 1998. Total evidence or taxonomic congruence: cladistics or consensus classification. *Cladistics* 14: 151-158.

- Koenen, E.J.M., De Vos, J. M., Atchison, G.W., Simon, M.F., Schrire, B.D., de Souza, E.R., de Queiroz, L.P. & Hughes, C. 2013. Exploring the tempo of species diversification in legumes. *South African Journal of Botany* 89: 19-30.
- Koenen, E.J.M., Ojeda, D.I., Steeves, R., Migliore, J., Bakker, F.T., Wieringa, J.J., Kidner, C., Hardy, O.J., Pennington, R.T., Bruneau, A. & Hughes, C.E. 2020. Large-scale genomic sequence data resolve the deepest divergences in the legume phylogeny and support a near-simultaneous evolutionary origin of all six subfamilies. *New Phytologist* 225: 1355-1369. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.16290>.
- Koenen, E.J.M., Ojeda, D.I., Bakker, F.T., Wieringa, J.J., Kidner, C., Hardy, O.J., Pennington, R.T., Herendeen, P.S., Bruneau, A. & Hughes, C.E. 2021. The origin of the Legumes is a complex paleopolyploid phylogenomic tangle closely associated with the Cretaceous–Paleogene (K–Pg) Mass Extinction event. *Systematic Biology* 70(3): 508-526. DOI: <https://doi.org/10.1093/sysbio/syaa041>.
- Lavin, M., Herendeen, P.S. & Wojciechowski, M.F. 2005. Evolutionary rates analysis of Leguminosae implicates a rapid diversification of lineages during the Tertiary. *Systematic Biology* 54: 575-594. DOI: <http://dx.doi.org/10.1080/10635150590947131>.
- León, J.L., Grether, R. & Domínguez-Cadena, R. 2015. On the identity of *Mimosa margaritae* and *M. tricephala* in Baja California, Mexico. *Acta Botanica Mexicana* 112: 5-17.
- León, J. A. & Gómez-Acevedo, S. L. 2018. Reconstruction of ancestral character states in neotropical ant-acacias. 161-191 pp. In: *Acacia Characteristics, Distribution and Uses*, New York: Nova Publishers Inc.
- Lewis, G.P. 1991a. A new combination in *Pseudopiptadenia* (Leguminosae: *Mimosoideae*) *Kew Bulletin* 46:118. DOI: <https://doi.org/10.2307/4110749>
- Lewis G.P. 1991b. Another new combination in *Pseudopiptadenia*. *Kew Bulletin* 46: 118. DOI: <https://doi.org/10.2307/4110749>.
- Lewis G.P. 1993. A new species of *Parapiptadenia* (Leguminosae: *Mimosoideae*) from Brazil. *Kew Bulletin* 49: 99-101. DOI: <https://doi.org/10.2307/4110203>.
- Lewis, O.P. 2001. A Likelihood Approach to Estimating Phylogeny from Discrete Morphological Character Data. *Systematic Biology* 50: 913-925.

- Lewis, G.P. & Elias, T.S. 1981. Mimoseae. 155-168 pp. *In*: Polhill, R.M. & Raven, P.H. (Eds.). *Advances in legume systematics*, Part 1. Richmond, U.K.: Royal Botanic Gardens, Kew.
- Lewis, G.P. & Lima, M.P.M. 1991. *Pseudopiptadenia* Rauschert no Brasil (Leguminosae: *Mimosoideae*). *Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro* 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. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 77: 75-77.
- Lewis, G.P., Klitgaard, B.B. & Schrire, B.D. 2006. Seasonally Dry Forests of Southern Ecuador in a Continental Context: Insights from Legumes. *In*: Pennington, R.T., Lewis, G.P. & Ratter, J.A. (Eds.). Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests. *CRC Press, Boca Raton*, 281-314 pp. DOI: <https://doi.org/10.1201/9781420004496-12>.
- Li, X.W., Yang, Y., Henry, R.J., Rossetto, M., Wang, Y.T. & Chen, S.L. 2015. Plant DNA barcoding: from gene to genome. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 90: 157-166. DOI: <https://doi.org/10.1111/brv.12104>.
- Lima, M.P.M. & Lima, H.C. 1984. *Parapiptadenia* Brenan (Leguminosae: *Mimosoideae*): estudo taxonômico das espécies brasileiras. *Rodriguésia* 36: 23-30. DOI: <https://doi.org/10.1590/2175-78601984366004>.
- Lima, L.C.L., Silva, F.H.M. & Santos, F.A.R. 2008. Palinologia de espécies de *Mimosa* L. (Leguminosae–*Mimosoideae*) do semiárido brasileiro. *Acta Botanica Brasilica* 22: 794-805. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0102-33062008000300016>.
- Lima, R.A., de Oliveira, A.A., Dalla, G., Bevilacqua, F.T., Gayoso, R.L., Dias, P., Ponzoni, F.G., Iribar, A., Ribeiro, R.R., Castro, S.V. & Chave, J. 2018. Can plant DNA barcoding be implemented in species-rich tropical regions?. A perspective from São Paulo State, Brazil. *Genetics and Molecular Biology* 41(3): 661-670. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/1678-4685-gmb-2017-0282>.
- Linares-Palomino, R. 2006. Phytogeography and Floristics of Seasonally Dry Tropical Forests in Peru. *In*: Pennington, R.T., Lewis, G.P. & Ratter, J.A. (Eds.). Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests. *CRC Press, Boca Raton*, 257-279 pp. <https://doi.org/10.1201/9781420004496-11>.
- Lineo, C. 1753. *Species plantarum* 1. 516-523.

- Löhne, C. & Borsch, T. 2005. Molecular evolution and phylogenetic utility of the petD group II intron: A case study in basal angiosperms. *Molecular Biology and Evolution* 22: 317-332. DOI: <https://doi.org/10.1093/molbev/msi019>.
- López-Mendoza, A. 2018. Revisión Taxonómica del Género *Mimosa* (Leguminosae-Mimosoideae) en el Estado de Guerrero, México. Tesis de Maestría. Ciudad de México: Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa.
- 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. 2013. Legume phylogeny and classification in the 21st century: Progress, prospects and lessons for other species-rich clades. *Taxon* 62: 217-248. DOI: <https://doi.org/10.12705/622.8>.
- LPWG. 2017. A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *Taxon* 66: 44- 77. DOI: <https://doi.org/10.12705/661.3>.
- LPWG. 2023. The World Checklist of Vascular Plants (WCV): Fabaceae (Govaerts R (Ed.), 2023.v3). *Royal Botanic Gardens*, Kew. DOI: <https://www.checklistbank.org/dataset/2304/about>.
- Luckow, M. 2005. Tribe Mimoseae. In: Lewis, G., Schrire, B., Mackinder, B., Lock, M. (Eds.). *Legumes of the World*. Richmond, Surrey: The Royal Botanic Gardens, Kew. 162-183 pp.
- Luckow, M., White, P.J. & Bruneau, A. 2000. Relationships among the basal genera of mimosoid legumes. In: Polhill, R.M. & Raven, P.H., (Eds.). *Advances in legume Systematics* Part 9. Royal Botanic Gardens, Kew, 165-180 pp. ISBN: 1-84246-017-X.
- 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. & Bruneau, A. (Eds.). *Advances in legume systematics* Part 10. Royal Botanic Gardens, Kew. 197-220 pp. ISBN: 1-84246-054-4.
- Luckow, M., Fortunato, R., Sede, S. & Livshultz, T. 2005. The Phylogenetic Affinities of Two Mysterious Monotypic Mimosoids from Southern South America. *Systematic Botany* 30(3): 585-602. DOI: 10.1600/0363644054782206.
- Lyson, T.R., Miller, I.M., Bercovici, A.D., Weissenburger, K., Fuentes, A.J., Clyde, W.C., Hagadorn, J.W., Butrim, M.J., Johnson, K.R., Fleming, R.F. & Barclay, R.S. 2019.

- Exceptional continental record of biotic recovery after the Cretaceous–Paleogene mass extinction. *Science* 366: 977-983.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton: Princeton University Press.
- Magallón-Puebla, S. & S. Cevallos-Ferriz. 1994. Fossil legume fruits from tertiary strata of Puebla, Mexico. *Canadian Journal of Botany* 72(7):1027-1038. DOI:10.1139/b94-129.
- Manzanilla, V. & Bruneau, A. 2012. Phylogeny reconstruction in the Caesalpinieae grade (Leguminosae) based on duplicated copies of the sucrose synthase gene and plastid markers. *Molecular Phylogeny and Evolution* 65: 149-162. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.05.035>.
- 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. Leguminosae I, Mimosoideae: *Mimosa*. 1-8 pp. In: G. Castillo-Campos (Ed.). *Flora de Veracruz*, Fascículo 147. Instituto de Ecología A.C. y Centro de Investigaciones Tropicales (CITRO).
- Maslin, B.R., Terra, V., Seigler, D.S., Ebinger, J.E. & Hughes, C.E. 2024. Senegalia grade. In: Bruneau, A., Queiroz, L.P. & Ringelberg, J.J. (Eds.). Advances in Legume Systematics 14. Classification of Caesalpinioideae. Part 2: Higher-level classification. *PhytoKeys* 240: 343-357. DOI: <https://doi.org/10.3897/phytokeys.240.101716>.
- Masters, J.C., Génin, F., Zhang, Y., Pellen, R., Huck, T., Mazza, P.A., Rabineau, M., Doucouré, M. & Aslanian D. 2020. Biogeographic mechanisms involved in the colonization of Madagascar by African vertebrates: Rifting, rafting and runways. *Journal of Biogeography* 48: 492-510.
- Medina-Acosta, M., Grether, R., Martínez-Bernal, A. & Ramírez-Arriaga, E. 2018. Comparative study of pollen morphology and exine ultrastructure in tetrads, octads and polyads of the genus *Mimosa* (Leguminosae). *Palynology* 43(2): 188-212. DOI: <https://doi.org/10.1080/01916122.2018.1446470>.
- Mendes, P.T., Simon, M.F., Alonso, A.A., Da Silva, M.J. 2021. *Mimosa brevicalyx* (Leguminosae-Caesalpinioideae): a new species based on molecular, anatomical,

- and morphological data. *Plant Systematics and Evolution* 307: 32. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00606-021-01745-4>.
- Minh, B.Q., Nguyen, T.M.A. & Haeseler, A. 2013. Ultrafast Approximation for Phylogenetic Bootstrap. *Molecular Biology and Evolution* 30: 1188-1195. DOI: <https://doi.org/10.1093/molbev/mst024>.
- Minh, B.Q., Schmidt, H.A., Chernomor, O., Schrempf, D., Woodhams, M.D., Haeseler, A. von. & Lanfear, R. 2020. IQ-TREE 2: New models and efficient methods for phylogenetic inference in the genomic era. *Molecular Biology and Evolution* 37: 1530-1534. DOI: <https://doi.org/10.1093/molbev/msaa015>.
- Miller, J.T., Grimes, J.W., Murphy, D.J., Bayer, R.J. & Ladiges, P.Y. 2003. A Phylogenetic Analysis of the *Acacieae* and *Ingeae* (*Mimosoideae*: *Fabaceae*) based on *trnK*, *matK*, *psbA-trnH*, and *trnL/trnF* Sequence Data. *Systematic Botany* 28(3): 558-566. DOI: <http://www.bioone.org/doi/full/10.1043/02-48.1>.
- Morales, M., Wulff, A.F., Fortunato, R.H., & Poggio L. 2010. Chromosome and morphological studies in the *Mimosa debilis* complex (*Mimosoideae*, *Leguminosae*) from southern South America. *Australian Journal of Botany* 58: 12-22.
- Morales, M., Ribas, O.S. & Santos-Silva, J. 2012. A new polyploid species of *Mimosa* (*Leguminosae*, *Mimosoideae*) from highlands of southern Brazil. *Systematic Botany* 37: 399-403.
- Morales, M., Wulff, A.F., Fortunato, R.H., & Poggio, L. 2014. Chromosome studies in southern species of *Mimosa* (*Fabaceae*, *Mimosoideae*) and their taxonomic and evolutionary inferences. *Plant Systematics and Evolution* 300: 803-817.
- Morales, M., Fradkin, M., Bessega, C., Poggio, L. & Fortunato, R.H. 2018. Cytogeography and morphological characterization of a taxonomic, polyploid complex of *Mimosa* (*Leguminosae*) from subtropical South America. *Australian Systematic Botany* 31: 190-208.
- Morales, M., Fortunato, R.H. & Simon. M.F. 2020. A new species of *Mimosa* L. series *Bipinnatae* DC. (*Leguminosae*) from the Cerrado: Taxonomic and Phylogenetic Insights. *Plants* 9: 934.
- Müller, K., Quandt, D., Müller, J. & Neinhuis, C. 2010. PhyDE®: Phylogenetic Data Editor, v. 0.997. <http://www.phyde.de>.
- Murphy, D.J., Udovicic, F. & Ladiges, P.Y. 2000. Phylogenetic Analysis of Australian *Acacia* (*Leguminosae*: *Mimosoideae*) by using Sequence Variations of an Intron and Two

- Intergenic Spacers of Chloroplast DNA. *Australian Systematic Botany* 13: 745-754. DOI: <https://doi.org/10.1071/SB99027>.
- 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(1): 7-19. DOI: <https://doi.org/10.1002/tax.591002>.
- Muscarella, R., Uriarte, M., Erickson, D., Swenson, N.G., Zimmerman, J.K. & Kress, J. 2014. A Well-Resolved Phylogeny of the Trees of Puerto Rico Based on DNA Barcode Sequence Data. *PLoS ONE* 9(11): e112843. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0112843>.
- Nixon, K.C. 1999-2004. WinClada ASADO V1.61 TNT-MRBayES SLAVER vl.5.30. Published by the author, Ithaca, NY, US.
- Oliver, D. 1871. Flora of tropical Africa. Vol. II. Leguminosae to Ficoideae. London: L. Reeve & CO., 5, Henrietta Street, Covent Garden. 335-336.
- Pagel, M. & Meade, A. 2022. BayesTraits. (RRID:SCR_014487).
- Paradis, E. & Schliep, K. 2019. Ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics* 35: 526-528.
- Parfitt, B.D. & Pinkava, D.J. 1978. A new species of *Mimosa* (Leguminosae) from Coahuila, Mexico. *Brittonia* 30(2): 172-174.
- Pennington, R.T. & Lavin, M. 2015. The contrasting nature of woody plant species in different neotropical forest biomes reflects differences in ecological stability. *New Phytologist* 210: 25-37. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.13724>.
- Pérez-Morfi, A., Dorantes-Euan, A., Rodríguez, R., Ramírez-Arriaga, E., Dupuy-Rada, J.M. & Canto, A. 2024. Diversity, structure, and composition of melliferous and non-melliferous vegetation surrounding meliponaries of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Botanical Sciences* 102(4): 1109-1128. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsoci.3497>.
- Polhill, R.M., Raven, P.H. & Stirton, C.H. 1981. Evolution and systematics of the Leguminosae. In: Polhill, R.M. & Raven, P.H. (Eds.). *Advances in Legume systematics* Part 1. Royal Botanic Gardens, Kew, pp. 1-26. ISBN: 0-855212-14-1.
- Queiroz, L.P., Koenen, E.J.M., Hughes, C.E., Luckow, M., Lewis, G.P., Ringelberg, J.J., & Bruneau, A. 2024. Tribe Mimoseae. In: Bruneau, A., Queiroz, L.P., Ringelberg, J.J. (Eds.). *Advances in Legume Systematics 14*. Classification of *Caesalpinioideae*. Part 2: Higher-level classification. *PhytoKeys* 240: 201-206. DOI: <https://doi.org/10.3897/phytokeys.240.101716>.

- R Studio Team (2020). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC, Boston, MA
URL <http://www.rstudio.com/>.
- Ramírez-Domenech, J.I. & Tucker, S.C. 1990. Comparative Ontogeny of the Perianth in Mimosoid Legumes. *American Journal of Botany* 77: 624-635.
- Rauschert, S. 1982. Nomina nova generica et combinationes novae Spermtophytorum et Pteridophytorum. *Taxon* 31(3): 559. DOI: <https://doi.org/10.2307/1220694>.
- Renner, S.S., Clausen, G. & Meyer, K. 2001. Historical biogeography of *Melastomataceae*: The roles of Tertiary migration and long-distance dispersal. *American Journal of Botany* 88(7):1290-1300.
- Revell, L.J. 2012. Phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution* 3: 217-223.
- Ribeiro, G.P. 2018. Filogenia molecular do Grupo Piptadenia (Leguminosae, Caesalpinioideae, Clado Mimosoide) e taxonomia do gênero *Piptadenia* Benth. Tese Doutorado. Universidade Estadual de Feira de Santana.
- Ribeiro, G.P., Luckow, M., Lewis, G.P., Simon, M.F., Cardoso, D., de Souza, E.R., Conceição, A.P., Marcel, C.J., Dos Santos, F.A.R., Azevedo, V. & de Queiroz, L.P. 2018. *Lachesiodendron*, a new monospecific genus segregated from *Piptadenia* (Leguminosae: *Caesalpinioideae*: mimosoid clade): Evidence from morphology and molecules. *Taxon* 67(1): 37-54. DOI: <https://doi.org/10.12705/671.3>.
- Rico-Arce, L. & Bachman S. 2006. A taxonomic revision of *Acaciella* (Leguminosae, *Mimosoideae*). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 63(2): 189-244. DOI: <https://doi.org/10.3989/ajbm>.
- Ringelberg, J.J., Koenen, E.J.M., Iganci, J.R., de Queiroz, L.P., Murphy, D.J., Gaudeul, M., Bruneau, A., Luckow, M., Lewis, G.P. & Hughes, C.E. 2022. Phylogenomic analysis of 997 nuclear genes reveals the need for extensive generic re-delimitation in *Caesalpinioideae* (Leguminosae). In: Hughes, C.E., de Queiroz, L.P. & Lewis, G.P. (Eds). *Advances in Legume Systematics* 14. Classification of *Caesalpinioideae*. Part 1: New generic delimitations. *PhytoKeys* 205: 3-58. DOI: <https://doi.org/10.3897/phytokeys.205.85866>.
- Ringelberg, J., Koenen, E.J.M., Sauter, B., Aebli, A., Rando, J., Iganci, J., de Queiroz, L.P., Murphy, D., Gaudeul, M., Bruneau, A., Luckow, M., Lewis, G., Miller, J., Simon, M.F., Jordão, L., Morales, M., Bailey, C., Nageswara-Rao, M., Nicholls, J., Loiseau, O., Pennington, T., Dexter, K., Zimmermann, N. & Hughes, C. 2023. Precipitation is the

- main axis of tropical plant phylogenetic turnover across space and time. *Science Advances* 9: eade4954.
- Ronquist, E. & Huelsenbeck, J. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572-1574. DOI: <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg180>.
- Robinson, B.L. 1898. Revision of the North American and Mexican species of *Mimosa*. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 33: 305-331.
- Santos-Silva, J. 2013. Filogenia, estudos micromorfológicos e revisão taxonômica de *Mimosa* ser. *Leiocarpae* Benth. (Leguminosae–Mimosoideae). Tese Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Brasil.
- Santos-Silva, J. & Ferreira, M. 2008. O gênero *Mimosa* (Leguminosae–Mimosoideae) na microrregião do vale do ipanema, Pernambuco. *Rodriguésia* 59(3): 435-448.
- Santos-Silva J., de Azevedo, A.M.G., Simon, M.F., Guedes, N. & Morales, M. 2013. Evolution of trichome morphology in *Mimosa* (Leguminosae– Mimosoideae). *Phytotaxa* 119: 1-20.
- 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. DOI: <https://doi.org/10.1002/tax.601012>.
- Sauter, B. 2019. Evolutionary Diversification of *Mimosa* and the Piptadenia Group– An Example of Phylogenetic Biome Conservatism. Dissertation. Zurich: University of Zurich, Switzerland.
- 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, Brasil.
- Schliep, K., Potts, A.J., Morrison, D.A. & Grimm, G.W. 2017. Intertwining phylogenetic trees and networks. *Methods in Ecology and Evolution* 8: 1212-1220.
- Schmidt, S.F., Bordignon, S.L.A., & Sfoggia, M.S.T. 2016. A New Endemic *Mimosa* (Leguminosae, *Mimosoideae*) from Pampa Biome, Brazil. *Phytotaxa* 245(3): 197-206. DOI: [10.11646/phytotaxa.245.3.2](https://doi.org/10.11646/phytotaxa.245.3.2).
- Schmidt, S.F., de Vargas, W., Fortuna-Perez, A.P. & Sfoggia, M.S.T. 2019. A new glandular *Mimosa* species from Southern Brazil and insights about its glandular trichomes

- micromorphology. *Acta Botanica Brasilica* 1-8. DOI: <https://doi.org/10.1590/0102-33062019abb0112>.
- Schrire, B.D., Lavin, M. & Lewis, G.P. 2005. Global distribution patterns of the Leguminosae: insights from recent phylogenies. *Biologiske Skrifter* 55: 375-422.
- Seigler, D.S., Ebinger, J.E. & Miller J.T. 2006a. The genus *Senegalia* from the New World (Fabaceae: *Mimosoideae*). *Phytologia* 88: 38-93. DOI: <https://doi.org/10.5962/bhl.part.17845>.
- Seigler, D.S., Ebinger, J.E. & Miller, J.T. 2006b. *Mariosousa*, a new segregate genus from *Acacia* s.l. (Fabaceae, *Mimosoideae*) from Central and North America. *Novon* 16: 413-420. DOI: 10.3417/1055-3177(2006)16[413:MANSGF]2.0.CO;2
- Seigler, D.S., Ebinger, J.E., Riggins, C.W, Terra, V. & Miller, J.T. 2017. *Parasenegalia* and *Pseudosenegalia* (Fabaceae): New Genera of the *Mimosoideae*. *Novon* 25(2): 180-205. DOI: 10.3417/2015050.
- Shavvon, R.S., Kazempour, O.S., Asghar, M.A., Moharrek, F., Karaman, E.S., Lemmon, A.R., Moriarty, L.E., Michalak, I., Muellner-Riehl, A.N. & Favre A. 2017. Increasing phylogenetic support for explosively radiating taxa: The promise of high-throughput sequencing for *Oxytropis* (Fabaceae). *Journal of Systematics and Evolution* 55: 385-404. DOI: <https://doi.org/10.1111/jse.12269>.
- Shaw, J., Lickey, E.B., Beck, J.T., Farmer, S.B., Liu, W., Miller, J., Kunsiri, C., Siripun, C.T. Winder, E., Schilling, E. & Small, R.L. 2005. The tortoise and the hare ii: relative utility of 21 noncoding chloroplast DNA sequences for phylogenetic analysis. *American Journal of Botany* 92(1): 142-166.
- Silva, R. 2010. Filogenia e filogeografia molecular de *Anadenanthera* Speg., Leguminosae (*Mimosoideae*). Tese de Doutorado. Universidade de Viçosa. Viçosa, Brasil..
- Simon, M.F. 2008. Systematics and evolution of *Mimosa* L. (Leguminosae) and the assembly of a Neotropical plant diversity hotspot. Doctoral Thesis, University of Oxford. Oxford, UK.
- Simon, M.F., Grether, R., de Queiroz, L.P., Skema, C., Pennington, R.T. & Hughes, C.E. 2009. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106(48): 20359-20364. DOI : <https://doi.org/10.1073/pnas.0903410106>.
- 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. *American Journal of Botany* 98(7): 1201-1221. DOI: <https://doi.org/10.3732 / ajb.1000520>.
- Simon, M.F., Pastore, J.F., Souza, A, Borges, L.M., Scalón, 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. *International Journal of Plant Sciences* 177(1): 000-000. DOI: <https://doi.org/10.1086/684077>.
- Soltis, E.D., Albert, V.A., Savolainen, V., Hilu, K., Qiu, Ying-Long., Chase, M.W., Farris, J.S., Stefanovic, S., Rice, D.W., Palmer, J.D. & Soltis, P. 2004. Genome-scale data, angiosperm relationships, and 'ending incongruence': a cautionary tale in phylogenetics. *Trends in Plant Science* 9(10): 477-483.
- Sousa, M. & Andrade G. 1992. Identidad de *Microlobius* y *Goldmania* (Leguminosae: Mimosoideae: Mimoseae) y nuevas combinaciones. *Anales del Instituto de Biología UNAM, Serie Botánica* 63(1): 10-107.
- Souza, U.J.B., Nunes, R., Targueta, C.P., Diniz-Filho, J.A.F. & de Campos, T.M.P. 2019. The complete chloroplast genome of *Stryphnodendron adstringens* (Leguminosae-Caesalpinioideae): comparative analysis with related Mimosoid species. *Scientific Reports* 9: 14206. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-019-50620-3>.
- Souza, É. R., Luz, A.R.M., Rocha, L. & Lewis, G.P. 2022. Molecular and morphological analysis supports the separation of *Robrichia* as a genus distinct from *Enterolobium* (Leguminosae: Caesalpinioideae: Mimosoid Clade). *Systematic Botany* 47: 268-277.
- Sulaiman, S., Culham, A., & Harborne, J. 2003. Molecular Phylogeny of Fabaceae based on *rbcL* sequence data: with special emphasis on the tribe Mimoseae (Mimosoideae). *Asia-Pacific Journal of Molecular Biology and Biotechnology* 11(1): 9-35.
- Thiers, B. 2021. Index Herbariorum. A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <https://sweetgum.nybg.org/science/ih/>.
- Turner, B.L. 1994a. Texas species of *Schrankia* (Mimosaceae) transferred to genus *Mimosa*. *Phytologia* 76: 412-420.
- Turner, B.L. 1994b. Northern Mexican species of *Schrankia* (Mimosaceae) transferred to *Mimosa*. *Phytologia* 76: 421-425.

- Turner, B. L. 1994c. *Mimosa rupertiana* B.L.Turner, a new name for *M. occidentalis* (Wootton & Standley) B.L.Turner, not *M. occidentalis* Britton & Rose. *Phytologia* 77 (2): 77-82.
- Vasconcelos, T.N.C., Alcantara, S., Andrino, C.O., Forest, F., Reginato, M., Simon, M.F. & Pirani, J.R. 2020. Fast diversification through a mosaic of evolutionary histories characterizes the endemic flora of ancient Neotropical mountains. *Proceedings of the Royal Society of Biological Sciences* 287: 20192933. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.2933>.
- Velázquez-Castañeda, V. 2019. Análisis filogenético del género *Mimosa* sect. *Batocaulon*: series *Acanthocarpace*, *Boreales* y *Distachyae* (Leguminosae), basado en datos moleculares. Tesis Maestría en Biología. Universidad Autónoma Metropolitana. Ciudad de México, México.
- Velázquez-Castañeda, V., Grether, R., Arias, S. & Martínez, M. 2024. Estimation of divergence times and reconstruction of ancestral morphological characters of the genus *Mimosa* (Leguminosae, Caesalpinioideae). *Systematic Botany* 49(3): 522-546 pp. DOI: <https://doi.org/10.1600/036364424X17267811220443>.
- Villaseñor, J. L. 2016. Checklist of the native vascular plants of México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* (87): 3. 329 pp. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017>.
- 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. *Royal Botanic Gardens, Kew*, 170-194 pp.
- Vincent, M.A., Zarucchi, J.L. & Gandhi, K.N. 2018. A new varietal combination in *Mimosa pigra*. *Phytoneuron* 2018-70: 1-2.
- Wang, Y-H., Xiao-Jian, Q., Si-Yun, C., De-Zhu, L. & Tingshuang, Y. 2017. Plastomes of *Mimosoideae*: structural and size variation, sequence divergence, and phylogenetic implication. *Tree Genetics & Genomes* 13: 41. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11295-017-1124-1>.
- Wendel, J.F. & Doyle, J.J. 1998. Phylogenetic Incongruence: Window into Genome History and Molecular Evolution. In: Soltis, P.S., Soltis D.E. & Doyle, J.J. (Eds.). *Molecular Systematics of Plants II*, Kluwer, Dordrecht. 265-296 pp.
- Wilme, L., Goodman, S.M. & Ganzhorn, J.U. 2006. Biogeographic Evolution of Madagascar's Microendemic Biota. *Science* 312: 1063-1065.
- Wing, S.L., Herrera, F., Jaramillo, C.A., Gómez-Navarro, C., Wilf, P. & Labandeira, C.C. 2009. Late Paleocene fossils from the Cerrejón Formation, Colombia, are the earliest

- record of Neotropical rainforest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 18627-18632.
- Wojciechowski, M.F., Lavin, M. & Sanderson, M.J. 2004. A phylogeny of legumes (Leguminosae) based on analysis of the plastid *matK* gene resolves many well-supported subclades within the family. *American Journal of Botany* 91(11): 1846-1862. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.91.11.1846>.
- Wood, J.R.I. 2006. Inter-Andean Dry Valleys of Bolivia-Floristic Affinities and Patterns of Endemism: Insights from Acanthaceae, Asclepiadaceae and Labiatae. *In*: Pennington, R.T., Lewis, G.P. & Ratter, J.A. (Eds.). Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests. CRC Press, Boca Raton, 235-256 pp. DOI: <https://doi.org/10.1201/9781420004496.ch10>.
- Yang, X., Qian, X. & Wang, Z. 2018. The complete chloroplast genome of *Mimosa pudica* and the phylogenetic analysis of mimosoid species. *Mitochondrial DNA part b* 3 (2): 1265-1266 DOI: <https://doi.org/10.1080/23802359.2018.1532831>.
- Yessoufou, K. 2012. *Phylogenetic analysis of plant community assemblages in the Kruger National Park, South Africa*. Doctoral Thesis. University of Johannesburg. Johannesburg, South Africa.
- Zimmer, E.A. & Wen, J. 2013. Using nuclear gene data for plant phylogenetics: Progress and prospects. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 66: 539-550. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.01.005>.
- Zimmer, E.A. & Wen, J. 2015. Using nuclear gene data for plant phylogenetics: Progress and prospects II. Next-gen approaches. *Journal of Systematics and Evolution* 53: 371-379. DOI: <https://doi.org/10.1111/jse.12174>.
- Zucarelli, G. V. 2013. Identificación de eventos hídricos extremos en la cuenca del río Paraná. Nota Técnica. *Tecnología y Ciencias del Agua* 4(5): 181-187.

Anexo 1. Información sobre los números de acceso al GenBank de los taxa utilizados en este estudio para los clados *Mimosa*, *Parkia* y *Stryphnodendron*, incl., al género *Lachesiodendron*.

Outgroup: *Acacia acatlensis* DQ371890.1, *Acacia penninervis* AF274159.1, *Acaciella angustissima* EU025882.1, *Acaciella chamelensis* HM020734.1, *Acaciella glauca* EU812042.1, *Acaciella tequilana* EU812044.1, *Albizia julibrissin* AY386855.1, *Calliandra californica* AY386844.1, *Calliandropsis nervosus* AF521816.1, *Desmanthus leptophyllus* KX302326.1, *Inga punctata* AY386922.1, *Leucaena retusa* AY386858.1, *Lysiloma candidum* KX302335.1, *Mariosousa russelliana* KY858988.1, *Mariosousa salazarii* KY858989.1, *Mariosousa sericea* KX302337.1, *Mariosousa usumacitensis* KY858991.1, *Parasenegalia visco* KY858993.1, *Propopis glandulosa* var. *torreyana* AY386851.1, *Pseudosenegalia feddeana* KY858983.1, *Pseudosenegalia riograndensis* KY858986.1-

Piptadenia Group: *Adenopodia patens* KX302291.1, *Anadenanthera colubrina* AF521813.1, *Anadenanthera peregrina* AF521814.2, *Lachesiodendron viridiflorum* MG001287.1, *Gwilymia coriácea* AF521863.1, *Gwilymia paniculata* KT364174.1, *Gwilymia racemifera* KT364176.1, *Marlimorimia bahiana* MG001290.1, *Marlimorimia contorta* KX302348.1, *Microlobius foetidus* KY118205.1, *Mimosa aculeaticarpa* AF521843.1, *Mimosa acutistipula* var. *acutistipula* KX422258.1, *Mimosa adenophylla* var. *adenophylla* KX422259.1, *Mimosa albida* var. *willdenowii* AY944555.1, *Mimosa arenosa* var. *arenosa* KX422260.1, *Mimosa artemisiana* KX422261.1, *Mimosa bimucronata* KX422262.1, *Mimosa boliviana* KT364209.1, *Mimosa candollei* KT364211.1, *Mimosa ceratonia* KT364208.1, *Mimosa gemmulata* var. *gemmulata* KX422263.1, *Mimosa gracilis* KT364214.1, *Mimosa grandidieri* KX302338.1, *Mimosa guilandinae* KY045938.1, *Mimosa hexandra* KX422264.1, *Mimosa incarum* KY045880.1, *Mimosa lepidophora* KX422255.1, *Mimosa lewisii* KX422265.1, *Mimosa minarum* KT364215.1, *Mimosa ophthalmocentra* KX422266.1, *Mimosa palmeri* KT364212.1, *Mimosa pilulifera* var. *pilulifera* KX422267.1, *Mimosa pithecolobioides* KY118262.1, *Mimosa pseudosepiaria* KX422268.1, *Mimosa pteridifolia* KX422269.1, *Mimosa quitensis* AF521844.1, *Mimosa scabrella* KX422270.1, *Mimosa sericantha*

KX422272.1, *Mimosa similis* HM020739.1, *Mimosa ursina* KT364210.1, *Mimosa verrucosa* KX422274.1, *Naiadendron duckeanum* DQ790615.1, *Parapiptadenia ilheusana* KY046081.1, *Parapiptadenia pterosperma* DQ790608.1, *Parapiptadenia zehntneri* KX302341.1, *Parkia bahiae* KY046204.1, *Parkia biglandulosa* AF521850.1, *Parkia decusata* KY118189.1, *Parkia discolor* KX581232.1, *Parkia leiophylla* KY046207.1, *Parkia madagascariensis* KY046208.1, *Parkia multijuga* KY046209.1, *Parkia nítida* KY046210.1, *Parkia panurensis* KY046211.1, *Parkia pendula* KY046219.1, *Parkia sumatrana* KY046214.1, *Parkia timoriana* KY046217.1, *Parkia velutina* KY046084.1, *Piptadenia adiantoides* DQ790612.1, *Piptadenia boliviana* KY045882.1, *Piptadenia buchtienii* DQ790614.1, *Piptadenia irwinii* DQ790621.1, *Piptadenia macradenia* DQ790623.1, *Piptadenia peruviana* DQ790628.1, *Piptadenia pteroclada* DQ790630.1, *Piptadenia ramosissima* DQ790631.1, *Piptadenia stipulacea* DQ790635.1, *Pityrocarpa inaequalis* KY045981.1, *Pityrocarpa leucoxylon* DQ790622.1, *Pityrocarpa moniliformis* AF521854.1, KX458481.1, *Pityrocarpa oblicua* KT364206.1, *Pityrocarpa schumanniana* KY045998.1, *Stryphnodendron cristalinae* KT364189.1, *Stryphnodendron gracile* KT364177.1, *Stryphnodendron heringeri* KT364190.1, *Stryphnodendron obovatum* KT364183.1, *Stryphnodendron porcatum* AY944564.1, *Stryphnodendron pulcherrimum* DQ790642.1, *Stryphnodendron pumilum* KT364178.1, *Stryphnodendron roseiflorum* KT364193.1.

Anexo 2. Información de los ejemplares de respaldo y números de acceso al GenBank de los especímenes utilizados en este estudio. Las secuencias descargadas de la región *trnD₂-trnT* y las secuencias generadas en este estudio se muestran en el siguiente orden: Taxón, espécimen voucher, país, herbario y números de acceso al GenBank para *trnD₂-trnT* y el intrón *rpS16*. Los números de acceso en negrita son secuencias nuevas.

Grupo interno: sect. **Batocaulon** — *Mimosa acantholoba* (Willd.) Poir. var. *acantholoba*, R. Eastwood 118, Peru, FHO, FJ981977; M.F. Simon 832, Mexico, UAMIZ, **OQ615809**. *M. acantholoba* Poir. var. *eurycarpa* (B.L.Rob.) Barneby, S.A. Montaña-Arias 28, Mexico, UAMIZ, FJ981978, **OQ615810**. *M. aculeaticarpa* Ortega, M.F. Simon 808, Mexico, MEXU, FJ981980; R. Grether 2988, Mexico, UAMIZ, **OQ615811**. *M. adenantheroides* (Martens & Galeotti) Benth. var. *hystriosa* (Brandeggee) R.Grether, ined., P. Tenorio 21201, Mexico, MEXU, FJ981983; L.A. Pérez 105, Mexico, UAMIZ, **OQ615812**. *M. antioquensis* Killip ex Rudd var. *isthmensis* R.Grether, M.F. Simon 860, Mexico, MEXU, FJ981995, **OQ615817**. *M. arenosa* (Willd.) Poir. var. *leiocarpa* (DC.) Barneby, A. Martínez-Bernal 923, Mexico, UAMIZ, FJ981998; J. Cortes 114, Mexico, UAMIZ, **OQ615818**. *M. aspera* M.E.Jones, Simon 817, Mexico, MEXU, FJ982000; —. *M. bahamensis* Benth., Way 132, Mexico, K, FJ982003; R. Grether 2942, Mexico, UAMIZ, **OQ615819**. *M. benthamii* J.F.Macbr., M.F. Simon 848, Mexico, MEXU, FJ982004; A. López-Mendoza 6, Mexico, UAMIZ, **OQ615820**. *M. biuncifera* Benth., M.F. Simon 805, Mexico, MEXU, FJ982007; R. Grether 2989, Mexico, UAMIZ, **OQ615821**. *M. borealis* A.Gray, M.F. Simon 873, USA, FHO, FJ982010; J.D. Peredes 153, USA, TEX, **OQ615823**. *M. calcicola* B.L.Rob., M.F. Simon 846, Mexico, MEXU, FJ982015; R. Grether 2864, Mexico, UAMIZ, **OQ615824**. *M. candollei* R.Grether, C.E. Hughes 2394, Bolivia, FHO, FJ982020, C.E. Hughes 2394, Bolivia, **OQ615825**. *M. costenya* McVaugh, M.F. Simon 833, Mexico, MEXU, FJ982032, R. Grether 2902, Mexico, UAMIZ, **OQ615826**. *M. depauperata* Benth., M.F. Simon 801, Mexico, MEXU, FJ982045; R. Grether 2975 **OQ615828**. *M. diplotricha* C.Wright ex Sauvalle var. *diplotricha*, Simon 877, Taiwan, FHO, FJ982050; —. *M. dichroa* Barneby M.L. Fonseca 6159, Brasil, MT459513; —. *M. distachya* Cav. var. *oligacantha* (DC.) Barneby, Ku 365, Mexico, MEXU, FJ982052; R. Grether 3012, Mexico, UAMIZ, **OQ615829**. *M. dysocarpa* Benth., Newman 296, USA, K, FJ982059; R. Grether 2992, USA, UAMIZ, **OQ615831**. *M. egregia* Sandwith, T. Chehaibar 325, Mexico, MEXU, **OQ615800**, **OQ615832**. *M. emoryana* Benth., R. Grether 2842, Mexico, UAMIZ, FJ982061; —. *M. ervendbergii* A.Gray, E.

Martínez 35132, Mexico, MEXU, FJ982062; *G. Aguilar* 3506, Mexico, MEXU, **OQ615833**.
M. galeottii Benth., *M.F. Simon* 840, Mexico, MEXU, FJ982069; *S.A. Montaña-Arias* 205,
Mexico, MEXU, **OQ615834**. *M. grahamii* A. Gray, *R. Grether* 2991, Mexico, UAMIZ,
OQ615799. **OQ615836**. *M. guatemalensis* (Hook. & Arn.) Benth., *M.F. Simon* 831, Mexico,
MEXU, FJ982077; *G. Aguilar* 273, Mexico, UAMIZ, **OQ615837**. *M. hapaloclada* Malme, *J.*
Santos-Silva 1175, Brazil, —, MT459548; *M.F. Simon* 2458, Brazil, CEN, **OQ615838**. *M.*
hexandra Micheli, *M.F. Simon* 711, Brazil, FHO, FJ982084, **OQ615839**. *M. hondurana*
Britton, *M.F. Simon* 858, Mexico, MEXU, FJ982087, **OQ615842**. *M. huetamensis* sp. nov.
J.C. Soto Nuñez 372. *M. lacerata* Rose, *C.E. Hughes* 2057, Mexico, FHO, FJ982099; *R.*
Grether 3034, Mexico, UAMIZ, **OQ615843**. *M. leptocarpa* Rose, *Rico* 1014, Mexico, K,
FJ982109; —. *M. leucaenoides* Benth., *S.A. Montaña-Arias* 8, Mexico, UAMIZ, FJ982110,
OQ615844. *M. luisana* Brandegees, *M.F. Simon* 844, Mexico, FHO, FJ982114, *V.*
Velázquez-Castañeda 14, Mexico, UAMIZ, **OQ615845**. *M. malacophylla* A.Gray, *S.L.*
Camargo-Ricalde 530, Mexico, UAMIZ, FJ982115; *R. Grether* 2963, Mexico, UAMIZ,
OQ615846. *M. martindelcampoi* Medrano, *S.L. Camargo-Ricalde* 527, Mexico, UAMIZ,
FJ982117, **OQ615847**. *M. minutifolia* B.L.Rob. & Greenm., *M.F. Simon* 810, Mexico, MEXU,
FJ982121; *González Adame* 1056, Mexico, MEXU, **OQ615848**. *M. mollis* Benth., *M.F.*
Simon 850, Mexico, MEXU, FJ982123, **OQ615849**. *M. monancistra* Benth., *M.F. Simon*
809, Mexico, MEXU, FJ982124; *E.L. Martínez-Olivares* 50, Mexico, UAMIZ, **OQ615850**. *M.*
montana Kunth var. *montana*, *C.E. Hughes* 2225, Peru, FHO, FJ982125, **OQ615851**. *M.*
mossambicensis Brenan, *R.K. Brummitt* 8896, Malawi, K, FJ982126, —. *M. nanchititlana*
R.Grether & Barneby, *R. Grether* 2938, Mexico, UAMIZ, FJ982129, **OQ615852**. *M.*
onilahensis *R.Vig., D.J. Du Puy* M899, Madagascar, K, FJ982138, —. *M. orthocarpa* Spruce
ex Benth., *M.F. Simon* 855, Mexico, MEXU, FJ982141, **OQ615854**. *M. palmeri* Rose, *M.F.*
Simon 823, Mexico, MEXU, FJ982142, **OQ615855**. *M. platycarpa* Benth. var. *platycarpa*,
M.F. Simon 859, Mexico, MEXU, FJ982152, **OQ626848**. *M. polyantha* Benth., *M.F. Simon*
829, Mexico, MEXU, FJ982153; *S.A. Montaña-Arias* 216, Mexico, UAMIZ, **OQ626849**. *M.*
pringlei *S.Watson*, *R. Grether* 3023, Mexico, UAMIZ, **OQ447443**, **OQ626850**. *M. puberula*
Benth., *R. Grether* 2999, Mexico, UAMIZ, **OQ615801**, **OQ626851**. *M. pueblensis* *R.Grether*,
M.E. Simon 845, Mexico, MEXU, FJ982207; *V. Velázquez-Castañeda* 16, Mexico, UAMIZ,
OQ626853. *M. purpusii* Brandegees, *M.F. Simon* 841, Mexico, MEXU, FJ982167,
OQ626854. *M. quadrivalvis* L. var. *quadrivalvis*, *S.L. Camargo-Ricalde* 532, Mexico,
UAMIZ, FJ982169, **OQ626855**. *M. quitensis* Benth., *Lewis* 2856, Ecuador, K, HM353116;
R. Grether 3036, Ecuador, UAMIZ, **OQ626856**. *M. rhodocarpa* (Britton & Rose) *R. Grether*,

C.E. Hughes 2161, Mexico, FHO, FJ982175; *E.L. Martínez-Olivares* 24, Mexico, UAMIZ, **OQ646845**. *M. robusta* R. Grether, *M.E. Simon* 818, Mexico, MEXU, FJ982176, **OQ646846**. *M. rubicaulis* Lam. subsp. *himalayana* (Gamble) H. Ohashi, *Thomas* 24/1, Nepal, K, FJ982177, —. *M. rupertiana* B.L. Turner, *R. Bye* 12884, Mexico, MEXU, FJ982179, **OQ646847**. *M. schomburgkii* Benth., *Hellin* 15, Honduras, FHO, FJ982183; —. *M. similis* Britton & Rose, *M.F. Simon* 807, Mexico, MEXU, FJ982191; *V. Velázquez-Castañeda* 6, Mexico, UAMIZ, **OQ646848**. *M. sinaloensis* Britton & Rose, *M.F. Simon* 828, Mexico, MEXU, FJ982192, **OQ646849**. *M. sotoi* R. Grether & V.W. Steinm., *V.W. Steinmann s.n.*, Mexico, UAMIZ, **OQ615802**, **OQ646851**. *M. spirocarpa* Rose, *M.F. Simon* 825, Mexico, MEXU, FJ982198; *V.W. Steinmann* 4327, Mexico, MEXU, **OQ646853**. *M. tejupilcana* R. Grether & Mart.-Bern., *S.A. Montaña-Arias* 16, Mexico, UAMIZ, FJ982204, **OQ646854**. *M. tenuiflora* (Willd.) Poir., *Simon* 698, Brazil, FHO, FJ982205; —. *M. texana* Small, *M.F. Simon* 803, Mexico, MEXU, FJ982208; *V. Velázquez-Castañeda* 8, Mexico, UAMIZ, **OQ646856**. *M. torresiae* R. Grether, *Torres-Colin* 10040, Mexico, MEXU, FJ982209; —. *M. turnerii* Barneby, *R. Grether* 2953, Mexico, UAMIZ, **OQ447444**, **OQ646858**. *M. unipinnata* B.D. Parfitt & Pinkava, *Carranza* 2355, Mexico, MEXU, FJ982215; *J. Henrickson* 29433, USA, TEX, **OQ646859**. *M. volubilis* Villiers, *D. J. Du Puy* M739, Madagascar, K, FJ982226, —. *M. weberbaueri* Harms, *C.E. Hughes* 2043, Peru, FHO, FJ982229, **OQ646863**. *M. zimapanensis* Britton, *R. Grether* 3005, —, —. *M. zygophylla* Benth., *S.L. Camargo-Ricalde* 525, Mexico, UAMIZ, FJ982234, **OQ646865**.

Sect. **Calothamnus** — *M. flocculosa* Burkart, *CNPF s/n*, Brazil, FJ982067, —; *M. incana* (Spreng.) Benth., *Dahmer* 2, Brazil, ICN, FJ982091, —. *M. leprosa* (Benth.) Macbride var. *parviceps* Barneby, *V.F. Dutra* 358, Brazil, VIC, JF694263, —. *M. scabrella* Benth., *Lima* 4055, Brazil, RB, FJ982181; —.

Sect. **Habbasia** — *M. albolanata* Taub., *M.F. Simon* 667, Brazil, UB, FJ981994; *R. Grether* 3030, Brazil, UAMIZ, **OQ615816**. *M. camporum* Benth., *Faria* 729, Brazil, RB, FJ982019; —. *M. dormiens* Humb. & Bonpl. ex Willd., *M.A. Guadarrama* 6841, Mexico, MEXU, FJ982056; *P. Tenorio* 243872, Mexico, MEXU, **OQ615830**. *M. occidentalis* Britton & Rose, *M.F. Simon* 821, Mexico, MEXU, FJ982136, **OQ615853**. *M. pigra* var. *asperata* (L.) Zarucchi, Vincent & Gandhi *Camargo-Ricalde* 531, Mexico, UAMIZ, FJ982147; —. *M. pigra* L. var. *dehiscens* (Barneby) D. Glazier & Mackinder, *C.E. Hughes* 2414, Bolivia, FHO, FJ982148, **OQ626847**. *M. somnians* Humb. & Bonpl. Ex Willd. var. *lasiocarpa* (Benth.) Barneby, *M. F. Simon* 736, Brazil, FHO, FJ982194; *R. Grether* 3034, Brazil, UAMIZ, **OQ646850**. *M. strigillosa* Torr. & A. Gray, *Lievens* 2666, USA, MEXU, FJ982201; —.

Sect. **Mimadenia** — *M. guilandinae* (DC.) Barneby var. *guilandinae* , Prévost 3958 , French Guiana, K, FJ982078; —. *M. myriadenia* (Benth.) Benth. var. *punctulata* (Benth.) Barneby, Acevedó-Rdgz 7483, Ecuador, K, FJ982127; —. *M. revoluta* Benth., C.E. Hughes 2278, Bolivia, FHO, FJ982174; N.M. Montaña 1, Peru, UAMIZ, **OQ646844**. *M. watsonii* B.L.Rob., M.F. Simon 857, Mexico, MEXU, FJ982228, **OQ646862**.

Sect. **Mimosa** — *M. acapulcensis* B.L.Rob., Otero R2 , Mexico, MEXU, FJ981979; —. *M. affinis* B.L.Rob., M.F. Simon 814, Mexico, MEXU, FJ981992; A. López-Mendoza 16, Mexico, UAMIZ, **OQ615813**. *M. albida* Humb. & Bonpl. ex Willd. var. *albida*, C.E. Hughes 2083, Mexico, FHO, FJ981993; S.A. Montaña-Arias 207, Mexico, UAMIZ, **OQ615814**. *M. albida* Humb. & Bonpl. ex Willd. var. *strigosa* (Willd.) B.L. Rob., S.A. Montaña-Arias 227, Mexico, UAMIZ, **OQ615798**, **OQ615815**. *M. boliviana* Benth., C.E. Hughes 2426, Bolivia, FHO, FJ982009, **OQ615822**. *M. caerulea* Rose, S.A. Montaña-Arias 209, —. —. *M. casta* L., Johnson 2189-80, Panamá, MEXU, FJ982021; —. *M. ctenodes* Barneby, C.E. Hughes 2212, Peru, FHO, FJ982036, **OQ615827**. *M. deamii* B.L.Rob., Martínez-Bernal 919, Mexico, UAMIZ, FJ982040; —. *M. debilis* Humb. & Bonpl. ex Willd. var. *debilis*, Hughes 2393, Bolivia, FHO, FJ982041; —. *M. goldmanii* B.L.Rob., A. Martínez-Bernal 921, Mexico, UAMIZ, FJ982072; S.A. Montaña-Arias 215, Mexico, UAMIZ, **OQ615835**. *M. hirsutissima* Mart. var. *barbigera* (Benth.) Barneby, M.F. Simon 765, Brazil, FHO, FJ982085, R. Grether 3035, Brazil, **OQ615840**. *M. hirsutissima* Mart. var. *grossa* Barneby, L.P. Queiroz 12854, Brazil, HUEFS, FJ982086, **OQ615841**. *M. lactiflua* Delile ex Benth., Hughes 2079, Mexico, FHO, FJ982100; —. *M. nuda* Benth. var. *nuda*, Hughes 2396, Bolivia, FHO, FJ982133; —. *M. pectinatipinna* Burkart, C.E. Hughes 2036, Peru, FHO, FJ982144, **OQ626846**. *M. polydactyla* Humb. & Bonpl. ex Willd., Coradin 8682, Brazil, CEN, FJ982156; —. *M. pudica* L., M.F. Simon 669, Brazil, UB, FJ982166; E. Blancas 5, Mexico, UAMIZ, **OQ626852**. *M. sensitiva* L. var. *sensitiva*, Almeida 4 , Brazil, HUEFS, FJ982184; —. *M. sicyocarpa* B.L.Rob., Calóncio 4936 , Mexico, MEXU, FJ982190; —. *M. skinneri* Benth. var. *desmodioides* (Benth.) Barneby, Simon 746, Brazil, FHO, FJ982193; —. *M. sousae* R.Grether, A. Martínez-Bernal 918, Mexico, UAMIZ, FJ982195, **OQ646852**. *M. tequilana* S.Watson, M.F. Simon 813, Mexico, MEXU, FJ982206, **OQ646855**. *M. tricephala* Cham. & Schltdl. var. *nelsonii* (B.L.Rob.) Chehaibar & R.Grether, A. Martínez-Bernal 920, Mexico, UAMIZ, FJ982211; S.A. Montaña-Arias 224, Mexico, UAMIZ, **OQ646857**. *M. ursina* Mart., Simon 704, Brazil, FHO, FJ982217; —. *M. velloziana* Mart. var. *velloziana* M.F. Simon 721, Brazil, FHO, FJ982218, M.F. Simon 856, Mexico, UAMIZ, **OQ646860**. *M. virgula* Barneby, Silva 5134, Brazil, UB, FJ982225; R. Grether 3032, Brazil, UAMIZ, **OQ646861**. *M. woodii*

Atahuachi & C.E.Hughes, *C.E. Hughes* 2285, Bolivia, FHO, FJ982231, **OQ646864**. *M. xanthocentra* Mart. var. *subsericea* (Benth.) Barneby, *Hughes* 2403, Bolivia, FHO, FJ982232; —.

Grupo externo: *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan, *C.E. Hughes* 2308, Bolivia, FHO, FJ981975, **OQ615803**. *Lachesiodendron viridiflorum* (Kunth) P.G.Ribeiro, L.P.Queiroz & Luckow, *C.E. Hughes* 1681, Mexico, FHO, FJ982241; A. Torres-Hernández 1014, Mexico, MEXU, **OQ615804**. *Piptadenia buchtienii* Barneby, *C.E. Hughes* 2427, Bolivia, FHO, FJ982237, **OQ615805**. *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville, *M.F. Simon* 734, Brazil, FHO, FJ982244; R. Grether 3031, Brazil, UAMIZ, **OQ615806**. *Stryphnodendron microstachyum* Poepp. *D.J. Macqueen* 164, Costa Rica, MEXU, **OQ615797**, **OQ615807**. *Stryphnodendron roseiflorum* (Ducke) Ducke, *Romão* 987, Brazil, ESA, KT364144; R. Grether 3028, Brazil, UAMIZ, **OQ615808**.

Anexo 3. Ejemplares de respaldo analizados para el conjunto de datos morfológicos. Taxón, País, Estado/Provincia, Colector y número, Herbario (siglas según Index Herbariorum, Thiers, 2021) y número de código se incluyen para los especímenes observados directamente o en formato digital.

Grupo interno: *M. acantholoba* var. *acantholoba*: Ecuador, Guayaquil, A.J.A. Bonpland 3800 (P): P00135202; México, Nayarit, A. Benites—Paredes 3837 (MEXU): 767827; México, Oaxaca, M. Elorsa 3061 (MEXU): 1003091; Ecuador, Guayas, E. Asplund 15908 (NY): 1344748; Perú, Tumbes, A.H. Gentry 58181 (NY): 1344742. ***M. acantholoba* var. *eurycarpa*:** México, Oaxaca, E.W. Nelson 2741 (K): K000082497; México, Oaxaca, G. Castillo et al. 9346 (MEXU): 638397; (MEXU): 889184, México, Oaxaca, E. Torres & H. Morales 792 (MEXU): 889184; México, Oaxaca, E. Cruz 129 (IEB) 220283; México, Colima, R. McVaugh 1560 (NY): 550356; México, Oaxaca, M. Elorsa 3444 (NY): 1452381; México, Oaxaca, A. Martínez-Bernal 917 (QMEX): —; México, Oaxaca, A. Martínez-Bernal 927 (QMEX): —. ***M. aculeaticarpa*:** México, Veracruz, F. Müller 996 (K): K000082092; México, Michoacán, Arsene s.n. (K): K000082093; México, San Luis Potosí, E.M. Lira et al. 192 (MEXU): 1069561; México, Jalisco, A. Delgado 274 (MEXU): 197394; México, Querétaro, E. González 631 (MEXU): 731298; México, San Luis Potosí, J.G. Schaffner 598 (NY): 550453. México, Guanajuato, M. Martínez 7977 (QMEX): —; México, Guanajuato, M. Martínez 6072 (QMEX): —; México, San Luis Potosí, A. K. Gudiño-Cano et al. 380 (QMEX): —; México, Querétaro, M. Martínez 6876 (QMEX): —; México, Oaxaca, A. Martínez-Bernal et al. 942 (QMEX): —; México, Querétaro, P. Balderas 675 (QMEX): —; México, Querétaro, A.L. Suárez 319 (QMEX): —; México, Querétaro, Y. Pantoja 10 (QMEX): —; México, Querétaro, Y. Pantoja 68 (QMEX): —; México, Querétaro, F. Magallán et al. 540 (QMEX): —; México, Querétaro, T. Lobato et al. 634 (QMEX): —; México, Querétaro, V. Serrano 312 (QMEX): —; México, Querétaro, M. Martínez 8206 (QMEX): —; México, Querétaro, F. Aguilar et al. 853 (QMEX): —. México, Nuevo León, R. Grether 2961 (UAMIZ): —; México, Nuevo León, R. Grether 2962 (UAMIZ): —. ***M. adenantheroides* var. *hystriosa*:** México, —, C.A. Purpus 4242 (BM): BM000952353, (F): F0058263F, (NY): 00002591. México, Oaxaca, P. Tenorio 21021 (UAMIZ): —. ***M. affinis*:** México, Sinaloa, W.G. Wright 1218 (MO): MO12753; México, Guerrero, C. Catalán & S. Vázquez 780 (MEXU): 499494; México, Oaxaca, M. Sousa 8436 (MEXU): 210180; México, Oaxaca, D. Sandoval & R. Martínez 1208 (IEB): 258870; México, Nayarit, C. Feddema 481 (NY): 550480. ***M. albida* var. *albida*:** México, —, Sessé & Mociño 3795 (MA): MA601630; Perú, Moche, A.J.A.

Bonpland 375-*b* (P): P00679330; México, Oaxaca, *G. Shapiro* 362 (MEXU): 188130; México, Michoacán, *G. Ibarra* 6575 (IEB): —; México, San Luis Potosí, *C. G. Pringle* 3970 (NY): 550920; Costa Rica, —, *C.W. Palmer* 36 (NY): 1452722. ***M. albida*** var. ***strigosa***: Venezuela, Orinoco, *A.J.A Bonpland & F.W.H.A. von Humboldt* s.n. (P): P00679329; México, Oaxaca, *A. Campos* 3248 (MEXU): 561410; México, Michoacán, *G. Cornejo* 2043 (MEXU): —; Nicaragua, León, *W.D. Stevens* 23041 (NY): 1452742; México, Oaxaca, *J. Pascual* 1935 (UAMIZ): —. ***M. albolanata***: Brasil, Goyas, *A. Glaziou* 21100 (P): P00705101; Brasil, Brasília, *H.S. Irwin* 8510 (S): S-R-8529; Brasil, Goiás, *H.S. Irwin* 13560 (NY): 932804, 932827, 932828. Brasil, Goiás, *R. Grether et al.* 3030 (UAMIZ): —. ***M. antioquensis*** var. ***isthmensis***: México, Oaxaca, *A. Saynes & A. Sánchez* 5185 (MEXU): 1179944, (NY): 1452427; México, Oaxaca, *M. Elorsa* 3789 (NY): 1003088, México, Oaxaca, *F. López* 217 (NY): 1452428; México, Oaxaca, *A. Delgado* 6416 (NY): 1452429. ***M. arenosa*** var. ***leiocarpa***: México, Michoacán, *J. Cortés & P. Coba* 177 (IEB): 00231152; Venezuela, Falcón, *C.D. Johnson* 3873-85 (NY): 1345000; México, Oaxaca, *C.D. Mell* 2135 (NY): 550648; Colombia, —, *H.H. Smith* 35 (NY): 1345104; Colombia, —, *H.H. Smith* 302 (NY): 1452431; México, Jalisco, *E. J. Lott* 3902 (NY): 550633; Colombia, Magdalena, *O.L. Haught* 4359 (NY): 1345102. ***M. bahamensis***: Bahamas, —, *G. Nash & N. Taylor* 1273 (US): US00988945; México, Campeche, *J. Calónico* 21738 (MEXU): 1025306; México, Yucatán, *M.A. Pérez* 190 1303912; México, Yucatán, *G. Cornejo et al.* 4360 (MEXU): 1467382; Bahamas, Crooked Island, *D.S. Correll* 44436 (NY): 1452172; Guatemala, Petén, *R.T. Ortiz* 1510 (NY): 1452442. ***M. benthamii***: México, Jalisco, *A. Rodríguez et al.* 2342 (IEB): —; México, Puebla, *M. Sousa* 10323 (MEXU): 242327; México, Oaxaca, *M. Sousa et al.* 6217 (MEXU): 200809; Mexico, Jalisco, *R. McVaugh* 378 (NY): 551346; México, Jalisco, *J.A. Machuca* 7221 (NY): 550671; México, Guanajuato, *A.J.A. Bonpland & F.W.H.A. von Humboldt* s.n. (P): P00679353. ***M. biuncifera***: México, Guanajuato, *Hartweg* 69 (K): K000082094; México, CDMX, *F. Mirando* 250 (MEXU): 73638; México, Durango, *L. Soria* 5 (MEXU): 116560; México, Puebla, *A. Martínez-Bernal et al.* 215 (MEXU): 1412847; México, Querétaro, *V. Serrano* 116 (QMEX): —; México, Querétaro, *M. Gómez et al.* 635 (QMEX): —; México, Querétaro, *M. Martínez* 6933 (QMEX): —; México, Querétaro, *E. Sánchez et al.* 330 (QMEX): —; México, Querétaro, *N. Hernández* 68 (QMEX): —; México, Guanajuato, *R. Ocampo* 11 (QMEX): —; México, Querétaro, *A. Cabrera & Luna* 5914 (QMEX): —; México, Querétaro, *A.L. Suárez* 184 (QMEX): —; México, Querétaro, *E.I. Martínez* 148 (QMEX): —; México, Guanajuato, *M. Martínez* 8294 (QMEX): —; México, Guanajuato, *M. Martínez* 8331 (QMEX): —; México, Querétaro, *G. Ocampo y E. Pérez* 966

(QMEX): —; México, Querétaro, *V. Hernández s.n.* (QMEX): —; México, Querétaro, *R. Hernández et al. 11417* (QMEX). ***M. boliviana***: Bolivia, La Paz, *G. Mandon 756* (NY): 2698, 2699, (TEX): TEX00371144; Bolivia, La Paz, *S.G. Beck 12086* (NY): 1345049; Bolivia, La Paz, *S.G. Beck 13409* (NY): 1345051; Bolivia, La Paz, *M.A. Lewis 37338* (NY): 1345054; Bolivia, La Paz, *Badcock 875* (NY): 1345059; Bolivia, Santa Cruz, *M.H. Nee 52040* (NY): 1345069; Bolivia, La Paz, *L.J. Dorr 6897* (NY): 1345075. ***M. borealis***: Estados Unidos, —, *F.J. Lindheimer 607* (MO): MO-2289253; Estados Unidos, —, *A. FenLDer 193* (MO): MO-2289257; Estados Unidos, Oklahoma, *R.C. Barneby 18066* (NY): 1452998; Estados Unidos, Nuevo México, *R.C. Barneby 17872* (NY): 145299; Estados Unidos, Texas, *R.C. Barneby 17963* (NY): 1453033; Estados Unidos, Texas, *A.A. Heller 1594* (NY): 1453021; Estados Unidos, Texas, *F.A. González 3609* (NY): 1552745; Estados Unidos, Texas, *J.N. Rose 24104* (NY): 1453055. ***M. calcicola***: México, Puebla, *C.G. Pringle 6765* (AC): AC00319915, (CM): CM1048, (JE): JE00001140, (KFTA): KFTA0002177, (MEXU): MEXU00096012, (MSC): MSC0092385, (NY): 2527, (US): US00000811; México, Puebla, *R. Medina & E. Martínez 5693* (MEXU): 1365950; México, Puebla, *I.R. Rosas et al. 356* (MEXU): 1328879; México, Puebla, *C.A. Purpus 10684* (NY): 550735; México, Puebla, *M.A. Luckow 3191* (NY): 550738. ***M. candollei***: Nicaragua, —, *C. Wright s.n.* (US): US01150283; Bolivia, El Beni, *A. Krapovickas 35034* (NY): 1345239; Venezuela, Monagas, *R.A. Pursell 8098* (NY): 1345252; French Guiana, Cayenne, *C. Girod 2936* (NY): 1345992; Venezuela, Bolívar, *C. Knab-Vispo 1375* (NY): 1345993; Venezuela, Falcón, *L.J. Dorr 9109* (NY): 1345994. ***M. costenya***: México, Jalisco, *J. Rzedowski 17800* (MICH): MICH1104194, (NY): NY01452459; México, Nayarit, *R. McVaugh 19085* (NY): 550751; México, Jalisco, *C. Feddema 2601* (NY): 550750; México, Nayarit, *C. Feddema 1123* (NY): 550749. ***M. ctenodes***: Perú, Cajamarca, *D.N. Smith 6170* (K): K000532749, (MO): MO—954290, (US): US00170472; Perú, Cajamarca, *P.C. Hutchinson 5434* (NY): 1345305; Perú, Cajamarca, *A. Sagástegui 15162* (NY): 1345304. ***M. depauperata***: México, Hidalgo, *J.G. Graham 187* (GH): GH00040807, (K): K000082493; México, Hidalgo, *Coulter s.n.* (K): K000082492; México, Hidalgo, *A. Martínez-Bernal et al. 814* (MEXU): 1412840; México, Hidalgo, *J. M. Díaz 131* (NY): 550820; México, Hidalgo, *R.M. King 4198* (NY): 550818; México, Querétaro, *J.N. Rose 11143* (NY): 550817; México, Querétaro, *J.N. Rose 9847* (NY): 550819; México, Querétaro, *C.P. Cowan 5481* (NY): 550816; México, Querétaro, *O. García 906* (QMEX): —; México, Querétaro, *O. García 839* (QMEX): —; México, Querétaro, *A. Cabrera & J. Luna 5900* (QMEX): —; México, Querétaro, *R. Sierra s.n.* (QMEX): —. ***M. distachya*** var. ***oligacantha***: México, Yucatán, *M.L. Rico-Arce 1164* (NY): 550789; México,

Yucatán, *C.L. Lundell* 8102 (NY): 550790; Colombia, —, *H.H. Smith* 33 (NY): 1345533; México, Yucatán, *E. Cabrera* 8831 (NY): 551099; Cuba, —, *Fr. León* 5723 (NY): 1452233; Cuba, —, *Fr. León* 8924 (NY): 1452234; Cuba, —, *E.L. Ekman* 13207 (NY): 1452235; Aruba, —, *I. Boldingh* s.n. (NY): 1345539; Curaçao, —, *M.A. Broeders* 3936 (NY): 1345537.

M. dormiens: Colombia, —, *H. Humbert et al.* 26950 (COL): COL000189951; Ecuador, —, — s.n. (MA): MA812424; Venezuela, —, *A.J.A. Bonpland* 819 (P): P00679340; Venezuela, Cumana, *F.W.H.A. von Humboldt* 107 (F): F0BN001322, (P): P00798330; México, Veracruz, *G. Martínez* 1930 (NY): 550814; Brasil, Pará, *E. de Oliveira* 3422 (NY): 1345602; Venezuela, Apure, *G. Davidse* 12115 (NY): 1345611; Brasil, Pará, *B.V. Rabelo* 3762 (NY): 1345600.

M. dysocarpa: Estados Unidos, Texas, *C. Wright* 163 (GH): GH00065126, (K): K000791075, (US): US01163720, (NY): NY00002507; México, —, *M.E. Jones* s.n. (RSA): RSA0026464; México, Sonora, *A.L. Reina* 243 (MEXU): 1460578; México, Sonora, *A.L. Reina* 811 (MEXU): 1460581; México, Chihuahua, *C.G. Pringle* 359 (NY): 550847; Estados Unidos, Nuevo México, *G. Thurber* s.n. (NY): 1453095; México, Chihuahua, *J. S. Henrickson* 5879 (NY): 1452489; México, Durango, *D.S. Correll* 20043 (NY): 550832; México, Chihuahua, *J.W. Van Cott* 1352 (NY): 550839; México, Sonora, *E.K. Smith* s.n. (NY): 550902; México, Sonora, *I.L. Wiggins* 377 (NY): 550836; México, Aguascalientes, *M. de la Cerda* 7531 (QMEX): —. México, Sonora, *A.L. Reina & T.R. Van Devender* 416 (UAMIZ): —; México, Sonora, *A.L. Reina & T.R. Van Devender* 493 (UAMIZ): —; México, Sonora, *A.L. Reina & T.R. Van Devender* 545 (UAMIZ): —; México, Sonora, *A.L. Reina & T.R. Van Devender* 811 (UAMIZ): —; México, Sonora, *T.R. Van Devender & A.L. Reina* 466 (UAMIZ): —; México, Sonora, *T.R. Van Devender & A.L. Reina* 1083 (UAMIZ): —; México, Sonora, *A.L. Reina* 889 (UAMIZ): —; México, Sonora, *A.L. Reina* 958 (UAMIZ): —; México, Sonora, *T.R. Van Devender* 778 (UAMIZ): —; México, Sonora, *T.R. Van Devender* 840 (UAMIZ): —; México, Sonora, *T.R. Van Devender* 1050 (UAMIZ): —.

M. egregia: México, Guerrero, *G.B. Hinton* 6907(A): A00065103, (BM): BM000952352, (K): K000082083; (RSA): RSA0003543; México, Guerrero, *G.B. Hinton et al.* 6907; México, Guerrero, *G.B. Hinton* 6314 (K): K000082082, (NY): 2541; 2543; México, Michoacán, *J.C. Soto* 15980 (MEXU): 1436242; México, Guerrero, *G.B. Hinton* 5864 (NY): 550856; México, Guerrero, *G.B. Hinton* 6296 (NY): 550853; México, —, *G.B. Hinton* 7887 (NY): 550851; México, Guerrero, *G.B. Hinton* 8519 (NY): 550858; México, Guerrero, *J.C. Soto* 19103 (NY): 3176642.

M. ervendbergii: México, Veracruz, *L.C. Ervendberg* 2 (P): P02948461, (PH): PH00017689, (US): US00000837; Belice, Jacinto, *W.A. Schipp* 1306 (MO): MO-127544; (NY): 550872; México, Chiapas, *E. Cabrera* 1898 (NY): 550874; México, Chiapas, *E.*

Martínez 13472; (NY): 550873; México, Chiapas, *E. Martínez* 15320 (NY): 550869; México, Oaxaca, *M. Sousa* 13060; (NY): 550878, México, Chiapas, *E. Martínez* 14483; (NY): 550868, México, Veracruz, *M.H. Nee* 29335 (NY): 550882; México, Chiapas, *D.E. BreeLDove* 57213 (NY): 1452490; Costa Rica, Alajuela, *A.M. Brenes* 5882. ***M. flocculosa***: Paraguay, Alto Paraná, *K. Fiebrig* 5629 (BM): BM000545294, (G): G00400319, (LIL): LIL000639, (SI): SI002259; Paraguay, Caaguazú, *E. Hassler* 9244 (NY): 1345663; Brasil, Minas Gerais, *A.E. Brina* s.n. (NY): 957837; Brasil, Paraná, *G.G. Hatschbach* 26682 (NY): 419384; Brasil, Paraná, *G.G. Hatschbach* 21117 (NY): 419383. ***M. galeottii***: México, Oaxaca, *H.G. Galeotti* 3165 (K): K000082096, (P): P00732590; México, Guerrero, *B. González* 1368 (MEXU): 1008503; México, —, *E. Langlassé* 54 (K): K000082097; México, Michoacán, *M.A. Luckow* 2954 (NY): 550886; México, —, *G.B. Hinton* 8427 (NY): 550897; México, México, *K.E. Roe* 1788 (NY): 550895; México, Sonora, *A.L. Reina* 97-1414 (NY): 550884; México, Morelos, *C.G. Pringle* 8026 (NY): 550889. México, Jalisco, *M. Martínez* 7377 (QMEX): —; México, Jalisco, *L. Hernández* 5312 (QMEX): —. ***M. goldmanii***: México, Oaxaca, *E.W. Nelson* 2628 (K): K000082464, (GH): GH00040815, (NY): NY00002551, (US): US00000848; México, Puebla, *A. Martínez-Bernal et al.* 282 (MEXU): 1412842; México, Oaxaca, *R. Torres* 5588 (NY): 550933; México, Guerrero, *C. Feddema* 2766 (NY): 550930; México, Oaxaca, *T.B. MacDougall* s.n. (NY): 550934; México, Puebla, *D.J. Seigler* 15986 (NY): 3137672. México, Oaxaca, *E. Martínez et al.* 32408 (QMEX): —; México, Oaxaca, *M. Elorsa* 6299 (QMEX): —. ***M. grahamii*** var. ***grahamii***: Estados Unidos, Nuevo México, *C. Wright* 1042 (GH): GH00065129, GH00065140, (MO): MO-356344; México, —, *B.C. Seemann* 2196 (K): K000082432, K000117770, K000117771; México, Hidalgo, *D. Ward & R. Salazar* s.n. (MEXU): 407093; Estados Unidos, Arizona, *T.R. Van Devender* 724 (NY): 1453129; México, Jalisco, *R. McVaugh* 12016 (NY): 550942; México, Sonora, *E.K. Smith* s.n. (NY): 1453132; Estados Unidos, Arizona, *G.C. Neally* 238 (NY): 1453138; Estados Unidos, Nuevo México, *R.D. Worthington* 14016 (NY): 1453134; Estados Unidos, Arizona, *L.R. Landrum* 9305 (NY): 1453130; Estados Unidos, Nuevo México, *R.W. Spellenberg* 6326 (NY): 3082937; Estados Unidos, Arizona, *M.A. Baker* 8397 (NY): 3082938; México, San Luis Potosí, *A.K. Gudiño et al.* 380 (QMEX): —; México, Querétaro, *M. Martínez* 6858 (QMEX): —; México, Guanajuato, *M. Martínez* 8205 (QMEX): —; México, Querétaro, *R. Hernández et al.* 9725 (QMEX): —; México, Querétaro, *Y. Pantoja* 161 (QMEX): —; México, Querétaro, *C. Pedraza* 25 (QMEX): —; México, Querétaro, *L. Hernández* 5760 (QMEX): —; México, Querétaro, *R. Mireles* 68 (QMEX): —; México, Querétaro, *R. Chávez & J. Hernández* 89 (QMEX): —; México, Querétaro, *R. Hernández*

et al. 9725 (QMEX): —. México, Sonora, A.L. *Reina* 690 (UAMIZ): —; México, Sonora, A.L. *Reina* 883 (UAMIZ): —; México, Sonora, A.L. *Reina* 925 (UAMIZ): —. ***M. guatemalensis***: México, Nayarit, *Barclay* s.n. (K): K000082080, K000478117; México, Nayarit, *M.E. Jones* s.n. (RSA): RSA0026461; México, Estado de México, A. *Martínez-Bernal et al.* 747 (MEXU): 1412863; México, Sinaloa, *P. Tenorio* 8422 (NY): 550951; México, Nayarit, *R. McVaugh* 712 (NY): 550952; México, Guerrero, *E. Martínez* 3601 (NY): 550959; México, Nayarit, *J.N. Rose* 14471 (NY): 550961. ***M. hapaloclada***: Brasil, Goiás, *A.P. Duarte* 10320 (NY): 933528; Brasil, Mato Grosso, *G.O.A. Malme* 1308 (NY): 00888241. ***M. hexandra***: Paraguay, —, *B. Balansa* 4442 (P): P00756007; Paraguay, —, *B. Balansa* 1423 (BM): BM000545244, (CORD): CORD00002923, (F): F0058450F, (L): L0019116, (P): P00756005 P00756006; Paraguay, —, *E. Hassler* 6501 (MO): MO-954275; México, Oaxaca, *F. Sánchez et al.* 566 (MEXU): 1451267; Colombia, Atlántico, *A. Dugand* 6458 (NY): 442480; Brasil, Pernambuco, *S.M. de Faria SMF1856* (NY): 1046041; Brasil, Mato Grosso, *S.M. de Faria SMF1429* (NY): 980760; Brasil, Mato Grosso, *S.M. de Faria SMF1418* (NY): 1045967; Brasil, Mato Grosso, *S.M. de Faria SMF1416* (NY): 1045968; Brasil, Piaul, *A.G. Fernandes* s.n. (NY): 442478. ***M. hirsutissima*** var. ***barbigera***: Brasil, Brasília, *G. Gardner* 3132 (K): K000532698, (K): K000532699, (W): W0027791; Brasil, Goyas, *Weddell* 3016 (K): K000532696; Brasil, Concelcao, *W.J. Burchell* 8209 K000532700; Brasil, Minas Gerais, *W.R. Anderson* 11337 (NY): 933901; Brasil, Minas Gerais, *H.M. Longhi-Wagner CFCR9406* (NY): 933896; Brasil, Minas Gerais, *A.M. Giuliatti CFCR1789* (NY): 933875; Brasil, Minas Gerais, *A.M. Giuliatti CFCR2422* (NY): 933874; Brasil, Mato Grosso, *D. Philcox* 4085 (NY): 933904; Brasil, Minas Gerais, *E. Pereira* 8955 (NY): 933873; Brasil, Goiás, *W.R. Anderson* 7110 (NY): 933902; Brasil, Minas Gerais, *M.M. Arbo* 5235 (NY): 933900. Brasil, Distrito Federal, *R. Grether* 3035 (UAMIZ): —. ***M. hirsutissima*** var. ***grossa***: Brasil, —, *H.S. Irwin et al.* 1510 (NY): NY00002855; Brasil, Minas Gerais, *A.C. Sevilha* 1795 (NY): 933521; Brasil, Bahia, *H.S. Irwin* 31339 (NY): 442500; Brasil, Bahia, *H.S. Irwin* 31339 (NY): 442501. ***M. hondurana***: Honduras, Lancetilla, *P.C. StanLDeY* 54073 (A): A00065112, (F): F0058273F, (US): US00000859, (NY): NY00002558; México, Chiapas, *M.S. Geck* 567 (MEXU): 1433637; Belice, Cayo, *C. Whitefoord* 10523 (MEXU): 1434340; El Salvador, Santa Ana, *G.P. Lewis* 1730 (NY): 1452497; México, Chiapas, *A.S. Ton* 7105 (NY): 1452495; Belice, Cayo, *M.J. Balick* 3685 (NY): 86230; Honduras, Colón, *J.G. Saunders* 997 (NY): 1452496. ***M. incana***: Brasil, Brasília, *H.L. Sello* s.n. (BM): BM000949938; Brasil, —, *F. Sellow* s.n. (BR): BR0000006493103, (G): G00371476, (GH): GH00058289; Brasil, Rio Grande do Sul, *A. Sehnem* 16769 (NY): 442526; Brasil, Rio Grande do Sul, *L. Scur* 164

(NY): 442528; Brasil, Rio Grande do Sul, *A. Sehnem* 11791 (NY): 442523; Brasil, Rio Grande do Sul, *A. Sehnem* 10650 (NY): 442524; Brasil, Rio Grande do Sul, *R. Salvador* 5953 (NY): 442981; Brasil, Rio Grande do Sul, *R.A. Wasum* 6116 (NY): 442982; Uruguay, —, *W.G.F. Herter* 1011a (NY): 442529; Brasil, Rio Grande do Sul, *A. Sehnem* 10646 (NY): 442525. ***M. lacerata***: México, Puebla, *C.G. Pringle* 6247 (BM): BM000952349, (E): E00383724, (HBG): HBG519399, (K): K000082430, (MEXU): MEXU00267056, (MIN): MIN1001733, (MSC): MSC0092387, (VT): UVMVT026258; México, Oaxaca, *J. López-Moreno* 69 (MEXU): 1197756; México, Puebla, *S.H. Salas M. & A. Sánchez* 4861 (MEXU): 1203916; México, Puebla, *M.F. Simon et al.* 842 (MEXU): 1204155; México, Oaxaca, *A. García-Mendoza & S. Franco* 8763 (MEXU): 1212935; México, Hidalgo, *C.L. Hitchcock* 7270 (NY): 550980; México, Guerrero, *G.B. Hinton* 6865 (NY): 550979; México, Hidalgo, *G.L. Fisher s.n.* (NY): 550982; México, Querétaro, *R. Fernández* 1598 (NY): 550983; México, Hidalgo, *V.H. Chase* 7146 (NY): 550981; México, Oaxaca, *C. Conzatti* 5299 (NY): 550972. México, Querétaro, *O. García* 817 (QMEX): —; México, Querétaro, *O. García* 858 (QMEX): —. ***M. leprosa*** var. ***parviceps***: Brasil, Minas Gerais, *H.S. Irwin et al.* 29136 (G): G00371484, (K): K000504987, (LE): LE00002180, (P): P00756074, (R): R000162668, (S): S-R8 588, (NY): NY00002884; Brasil, Minas Gerais, *I. Andrade* 40 (NY): 933479; Brasil, Minas Gerais, *S.M. de Faria SMF1782* (NY): 957836; Brasil, Minas Gerais, *P.I.S. Braga s.n.* (NY): 933476; Brasil, Minas Gerais, *P. Clausen* 502 (NY): 933457; Brasil, Minas Gerais, *H.S. Irwin* 30204 (NY): 933450; Brasil, Minas Gerais, *L.E. de Mello Filho* 3544 (NY): 933480. ***M. leucaenoides***: México, Hidalgo, *T. Coulter s.n.* (K): K000082487, (US): US00000875; México, San Luis Potosí, *C.G. Pringle* 3750 (NY): 551025; México, Tamaulipas, *T.L. Wendt* 177 (NY): 551023; México, Hidalgo, *R. Hernández* 6234 (NY): 551020; México, Tamaulipas, *D.S. Seigler DS14243* (NY): 1452514; México, Querétaro, *D.S. Seigler* 13698 (NY): 551021; México, San Luis Potosí, *B.M. Bartholomew* 3487 (NY): 551018; México, San Luis Potosí, *M.H. Nee* 24535 (NY): 551024. México, Querétaro, *S. Zamudio* 5894 (QMEX): —; México, Querétaro, *L. López* 52 (QMEX): —; México, Querétaro, *L. López* 476 (QMEX): —; México, Tamaulipas, *M. Martínez* 5474 (QMEX): —; México, Tamaulipas, *J. Martínez & G. Martínez* 244 (QMEX): —; México, Tamaulipas, *L. Hernández* 4444 (QMEX): —; México, Querétaro, *S. Zamudio* 7305 (QMEX): —; México, Querétaro, *R. Hernández* 12219 (QMEX): —; México, Querétaro, *A. Herrera* 254 (QMEX): —; México, Hidalgo, *R.E. Guízar et al.* 5129 (QMEX): —; México, Querétaro, *E. González* 566 (QMEX): —; México, Querétaro, *E. González* 649 (QMEX): —. México, San Luis Potosí, *R. Grether* 2767 (UAMIZ): —. ***M. luisana***: México, Puebla, *C.A.*

Purpus 2647 (BM): BM000952354, (F): F0058265F, (GH): GH00040821, (MO): MO 127547, (NY): NY00002565, (UC): UC101611, (US): US00000880; (MEXU): 1118484; México, Puebla, A. Salinas 7785 (MEXU): 1225686; México, Puebla, G.J. Breckon 1306 (NY): 551033; México, Puebla, J.L. Panero 3998 (NY): 551030; México, Puebla, C.A. Purpus 3177 (NY): 551032; México, Puebla, H. Humbert 31207 (NY): 551031. **M. malacophylla**: México, —, J. Gregg 207 (GH): GH00065133; México, Tamaulipas, E. Martínez & A. Contreras 41696 (MEXU): 1340577; Estados Unidos, Texas, C.L. Lundell & A.A. Lundell 13332 (MEXU): 530264; México, Nuevo León, Wieder 1 (NY): 551043; Estados Unidos, Texas, D.S. Correll 27652 (NY): 1453149; México, Nuevo León, C.G. Pringle 2685 (NY): 551039; México, Nuevo León, C.G. Pringle 9764 (NY): 551040; 551035, México, Nuevo León, C.G. Pringle 1905 (NY): 551038; Estados Unidos, Texas, R.C. Barneby 18207 (NY): 3082939; Estados Unidos, Texas, S.R. Hill 10645 (NY): 3082940; Estados Unidos, Texas, S.R. Hill 18252 (NY): 1453146. **M. martindelcampoi**: México, Tamaulipas: F. González-Medrano et al. 9818 (K): K000082485. México, Tamaulipas, L. Hernández 4463 (QMEX): —. **M. minutifolia**: México, Jalisco, C.G. Pringle 5142 (GH): GH00065124, (MEXU): MEXU00024608, (NY): NY00002578, (VT): UVMVT026260; México, Guanajuato, J.I. Guadián 753 (MEXU): 1346400; México, Jalisco, C.G. Pringle 5442; (NY): 551053; México, Jalisco, J.N. Rose 2673 (NY): 551054. México, Guanajuato, A. González 1031 (QMEX): —. **M. mollis**: México, Puebla, G. Andrieux 400 (K): K000082079, (M): M0218626, (P): P00756058; México, Puebla, A. Martínez-Bernal et al. 761 (MEXU): 1412848; México, Puebla, K. Vega 2356 (MEXU): 1468834; México, Oaxaca, A.S. Magallanes et al. 75 (MEXU): 1344611; México, Puebla, J.N. Rose 4690 (NY): 551066; México, Guerrero, W.W. Thomas 2858 (NY): 551058; México, Guerrero, W.W. Thomas 3800 (NY): 551060; México, Guerrero, D.E. BreeLDove 36002 (NY): 551064; México, Guerrero, J.C. Soto 21133 (NY): 3145998. México, Guerrero, J.C. Soto 21360 (QMEX): —. **M. monancistra**: México, Aguascalientes, K.T. Hartweg 70 (E): E00383742, (FI): FI004966, (K): K000082495, (LD): LD1221675, (NY): NY00002580, (P): P03151762, (US): US00000890; México, Tamaulipas, A. Martínez-Bernal et al. 784 (MEXU): 1412866; México, Tamaulipas, A. Martínez-Bernal & M.E. Fraile 779bis (MEXU): 1412864; México, Zacatecas, M.M. Martínez s.n. (NY): 551078; México, Morelos, N.L.H. Krauss 894 (NY): 551180; México, Guanajuato, R. Galván 2628 (NY): 551081; México, Querétaro, W.R. Anderson 5045 (NY): 551172; México, Tamaulipas, M.H. Nee 24455 (NY): 551069; México, Aguascalientes, M.H. Nee 25259 (NY): 551166. México, Guanajuato, N. Sandoval 390 (QMEX): —; México, Querétaro, M.F. Cruz s.n. (QMEX): —; México, Querétaro, A.M.

Olvera 1 (QMEX): —; México, Querétaro, *V. Serrano 406* (QMEX): —; México, Querétaro, *P. Balderas 313* (QMEX): —; México, Guanajuato, *D. Hernández et al. s.n.* (QMEX): —; México, Querétaro, *J. Mosqueda 1* (QMEX): —; México, Querétaro, *M.J. Soulé s.n.* (QMEX): —; México, Querétaro, *P.G. Silva 38* (QMEX): —; México, Querétaro, *L. Hernández 3682* (QMEX): —. ***M. montana*** var. ***montana***: Perú, —, *T.E. Särkinen et al. 2223* (NY): 3229902; Perú, Huaylas, *A. López M. 7396* (NY): 3229900. ***M. mossambicensis***: Mozambique, Manica, *M.C. Lotter & B.C. Turpin 2084* (BNRH): BNRH0021296; Mozambique, —, *J. Kirk s.n.* (K): K000232403; Mozambique, Senna, *Peters 8* (K) K000232401; Mozambique, Senna, *J. Kirk s.n.* (K) K000232404. ***M. nanchititlana***: México, Estado de México, *M. Sousa 4000* (MEXU), MEXU00225583, MEXU00634809; México, Estado de México, *G.B. Hinton 4381* (NY): 551190; México, Estado de México, *G.B. Hinton 4387* (NY): 551188; México, Estado de México, *G.B. Hinton 8889* (NY): 551189; México, Estado de México, *M.L. Rico-Arce 859* (NY): 551187. ***M. occidentalis*** var. ***occidentalis***: México, Nayarit, *J.N. Rose 3295* (F): F0058268F, (GH): GH00065024, (K): K000082471, (MEXU): MEXU00246989, (NY): NY000002584, (US): US00000917; (NY): 551087; México, Chiapas, *D.E. BreeLDove 52863* (NY): 551092; México, Oaxaca, *R. Torres 4544* (NY): 551096; México, Chiapas, *D.T. MacDougal 4* (NY); México, Chiapas, *D.E. BreeLDove 21954* (NY): 551094; México, Veracruz, *C.D. Mell s.n.* (NY): 551089. ***M. onilahensis***: Madagascar, —, *H. Perrier de la Bâthie 17384* (K): K000264853, (P): P00367668, P00367670; Madagascar, —, *H. Perrier de la Bâthie 3069* (P) P00367669; Madagascar, —, *H. Humbert 2738* (P): P00367672, (US): US00000916. ***M. orthocarpa***: Brasil, Pará, *R. Spruce 518* (F): F0BN001350, (K): K000504913, K000504914, (LE): LE00002188, (NY): NY00002946, (W): W18890018376; Colombia, —, *J. Cuatrecasas & H. García 1994* (COL): COL000190016; Brasil, —, *R. Spruce 284* (M): M0218613; México, Veracruz, *J. Calónico & B. Gómez 27514* (MEXU): 1367247; México, Veracruz, *J. Calónico & P. Sinaca 28565* (MEXU): 1367215; México, Chiapas, *E. Ventura 387* (NY): 551100; Venezuela, Bolívar, *B.M. Boom 6276* (NY): 1346256; Colombia, Boyacá, *J. Blydenstein 1257* (NY): 1346262; México, Chiapas, *C.A. Purpus 9068* (NY): 551104; Brasil, Pará, *T.C. Plowman 9121* (NY): 1346255; Brasil, Piauí, *A.G. Fernandes s.n.* (NY): 934378; Brasil, Pará, *G.A. Black 52-12492* (NY): 1346264; Brasil, Amazonas, *G.A. Black 52 – 14571* (NY): 1346263; México, Chiapas, *D.E. BreeLDove 28563* (NY): 551101. ***M. palmeri***: México, Sonora, *E. Palmer 628* (GH), GH00065025, (K): K000082078, (NY): NY00002585, (UC): UC82301, (US): US00902056; México, Sonora, *H.S. Gentry 4779* (NY): 551116; México, Sonora, *H.S. Gentry 1583* (NY): 551114; México, Michoacán, *J.C.*

Soto 9147 (NY): 1452518; México, Sonora, *T.R. Van Devender* 97 – 100 (NY): 551112; México, Michoacán, *J.C. Soto* 18199 (QMEX): —; México, Guerrero, *J.C. Soto* 20253 (QMEX): —; México, Michoacán, *J.C. Soto* 16195 (QMEX): —; México Sonora, *A.L. Reina* 1107 (UAMIZ): —; México Sonora, *A.L. Reina* 1159 (UAMIZ): —. ***M. pectinatipinna***: Perú, Guancabamba, *A.J.A. Bonpland* 3570 (P): P00679332; Perú, Cajamarca, *R.T. Pennington* 806 (NY): 1346283; Perú, Amazonas, *R.A. Ferreyra* 15642 (NY): 1346286; Perú, Cajamarca, *T.C. Plowman* 14229 (NY): 1346289; Perú, Cajamarca, *T.E. Särkinen* 2188 (NY): 1346288. ***M. pigra*** var. ***dehiscens***: Colombia, *Villela, J. Triana* 6831 (COL): COL000190071; Brasil, Brasília, *H.S. Irwin et al.* 15310 (US): US00385903, (NY): NY00002970; Paraguay, —, *E. Hassler* 12636 (NY): 1346588; Brasil, Paraná, *J.M. Silva* 2941 (NY): 442950; Brasil, Rio Grande do Sul, *R.A. Wasum* 11139 (NY): 442939; Brasil Goiás, *G.J. Shepherd* 3577 (NY): 934291; Brasil, Minas Gerais, *E.T. Neto* 30 (NY): 934265; Brasil, Minas Gerais, *O. dos S. Ribas* 1307 (NY): 934263; Brasil, Minas Gerais, *R.P. Martins* s.n. (NY): 934286; Brasil, Bahia, *L. Coradin* 6195 (NY): 442940; Brasil, Minas Gerais, *T.S.M. Grandi* 157 (NY): 934271; Brasil, Distrito Federal, *D. Philcox* 4797 (NY): 778641; Brasil, Mato Grosso, *M. Schessl* 103/2–2 (NY): 934288; Brasil, Amazonas, *W.R. Anderson* 12095 (NY): 1346573. ***M. platycarpa*** var. ***platycarpa***: Guatemala, —, *Skinner* s.n. (K): K000082482; Guatemala, Baja Verapaz, *E. Contreras* 11075 (NY): 1452405; México, Chiapas, *E. Martínez* 20257 (NY): 551191; Guatemala, El Progreso, *G.J. Breckon* 2128 (NY): 1452396; Guatemala, —, *J.J. Castillo* 2400 (NY): 200562; Costa Rica, Guanacaste, *H.M. Hernández* 697 (NY): 1452403; Guatemala, El Progreso, *A. Molina* 24971 (NY): 1452395; Nicaragua, Matagalpa, *W.D. Stevens* 9825 (NY): 1452398; Nicaragua, Boaca, *W.D. Stevens* 22955 (NY): 1452399. ***M. polyantha***: Mexico, —, *C.G. Pringle* 8406 (K): K000082085, K000082086; Mexico, Puebla, *G. Andrieux* 397 (M): M0218600; México, Oaxaca, *A. Martínez-Bernal et al.* 943 (MEXU): 1340680; México, Puebla, *M.F. Simon et al.* 843 (MEXU): 1204217; México, Morelos, *R. Ramírez et al.* 4933 (MEXU): 1426825; (NY): 1300312; México, Oaxaca, *I.L. Wiggins* 48 (NY); México, Sinaloa, *H.S. Gentry* 5375 (NY): 551194; México, Durango, *P. Tenorio* 6284 (NY): 551192; México, Guerrero, *R. Torres* 7689 (NY): 551209; México, Puebla, *M.A. Luckow* 3263 (NY): 551215; México, Puebla, *J.L. Panero* 5671 (NY): 551202; México, Oaxaca, *C.G. Pringle* 4635 (NY): 551726; México, Guerrero, *G.B. Hinton* 8516 (NY): 551207; México, Morelos, *R.M. King* 2914 (NY): 551201; México, Michoacán, *G.B. Hinton* 7874 (NY): 551198; México, Oaxaca, *C. Conzatti* 5325 (NY): 551212. México, Oaxaca, *A. Martínez-Bernal et al.* 944 (QMEX): —; México, Michoacán, *J.C. Soto* 15804 (QMEX): —; México, Michoacán, *J.C. Soto* 15804

(QMEX): —; México, Michoacán, *J.C. Soto* 16792 (QMEX): —. México Sonora, *T.R. Van Devender & A.L. Reina* 1281 (UAMIZ): —. ***M. pringlei***: México, Chihuahua, *C.G. Pringle* 724 (COLO): COLO00378299, (E): E00383753, (LA): LA00000139, (NDG): NDG24075, (NY): 551225, 551222, (PH): PH00017853, PH00017854, (VT): UVMVT026262; México, Chihuahua, *D. Ward* 81 —361 (NY): 551226; México, Querétaro, *Y. Pantoja* 495 (QMEX): —; México, Guanajuato, *M. Martínez* 7640 (QMEX): —; México, San Luis Potosí, *R. Grether* 2754 (UAMIZ): —; México, San Luis Potosí, *R. Grether* 2755 (UAMIZ): —; México, San Luis Potosí, *R. Grether* 2765 (UAMIZ): —; México, San Luis Potosí, *R. Grether* 2766 (UAMIZ): —. ***M. puberula***: México, Hidalgo, *Coulter* s.n. (K): K000082488; México, Querétaro, *L. Hernández* 6071 (MEXU): 1449355; México, Hidalgo, *T. Coulter* s.n. (NY): 551728. México, Querétaro, *L. Hernández* 6071 (QMEX): —; México, Querétaro, *A. Herrera* s.n. (QMEX): —. ***M. pudica***: Benin, Ouidah, *P.E. Iser* s.n. (C): C10004186; Indonesia, Jawa, *F. Junghuhn* 719 (K): K000791072; Jamaica, —, *Anon.* s.n. (LINN): LINNHS1598–84; México, —, *Sessé & Mocino* 3771 (MA): MA601635; México, Oaxaca, *L. Cortés* 1029 (MEXU): 1403728; México, Oaxaca, *M.S. Geck* 68 (MEXU): 1433635; French Guiana, —, *J.J. de Granville* 17337 (NY): 1346676; Estados Unidos, Florida, *T. Henrickson* 598 (NY): 1453262; Nicaragua, Carazo, *D. Dudey* 510 (NY): 1452590; Bolivia, Santa Cruz, *M.L. Rico-Arce* 1389 (NY): 1346674; Puerto Rico, Rio Grande, *M.A. Vincent* 15412 (NY): 2144417; Puerto Rico, Maricao, *J.A. Cedeño* 272 (NY): 1004742; Puerto Rico, Vieques, *F.S. Axelrod* 4879 (NY): 1004748; Puerto Rico, San Juan, *G.P. Goll* 4 (NY): 1004750; México, Oaxaca, *D.G. LeDoux* 2211 (NY): 551251; Venezuela, Amazonas, *G.A. Romero* 1932 (NY): 1346675; Brasil, Pará, *V. de F. Mansano* 609 (NY): 1184063; Dominica, Saint Paul, *S.R. Hill* 21331 (NY): 1452294; México, Chiapas, *E. Martínez* 14729 (NY): 551248; Brasil, Rio de Janeiro, *W. Hoehne* 5658 (NY): 443058; Brasil, Santa Catarina, *A.C. Cervi* 6995 (NY): 776871; Brasil, Amazonas, *M.A.S. Costa* 53 (NY): 1346670; Brasil, Bahia, *M.M. Arbo* 7380 (NY): 459051; Brasil, Rondônia, *M.F. Simon* 1480 (NY): 2144697; Belice, Belice, *J. Rietsema* 10306 (NY): 840084. México, Veracruz, *P. Balderas* 220 (QMEX): —. México, Oaxaca, *R. Trujillo* 773 (UAMIZ): —. ***M. pueblensis***: México, Puebla, *C.A. Purpus* 3175 (ARIZ): ARIZ –BOT – 0004119, (GH): GH00040835, (US): US00000968, (MO): MO–356258, (NY): NY00003135; México, Puebla, *C.A. Purpus* 3858 (NY): 551469; México, Puebla, *C.A. Purpus* 3859 (NY): 551468. ***M. purpusii***: México, Puebla, *C.A. Purpus* 3183 (BM): BM000884797, (F): F0058271F, (GH): GH00040827, (NY): NY00002602, (NY): 551271, (MO): MO–128318, (UC): UC125738; México, Puebla, *R. Medina & E. Martínez* 5719 (MEXU): 1365758; México, Puebla, *M.F. Simon et al.* 841 (MEXU): 1204156; México, Puebla, *C.A. Purpus*

5842 (NY): 551270; México, Puebla, C.A. *Purpus* 1198 (NY): 551267; México, Puebla, J.N. Rose 11280 (NY): 551268. ***M. quitensis***: Colombia, Rioblanco, J. Cuatrecasas 5816 (COL): COL000190251, COL000190252; Ecuador, Quito, Hall 49 (K): K000532763; Ecuador, Quito, W. Jameson s.n. (TCD): TCD0004723; (NY): 2059990; Ecuador, Pichincha, B. MacBryde 367; Colombia, Nariño, B.R. Ramírez 4693 (NY): 1346823; Ecuador, Imbabura, L.B. Holm-Nielsen 23205 (NY): 1346828; Ecuador, Carchi, A. Ortiz 323 (NY): 89111; Ecuador, Loja, G.P. Lewis 2856 (NY): 1346839; Colombia, —, R. Espinosa E2910 (NY): 1346815; Ecuador, —, R. Spruce 6892 (NY): 1346833; Ecuador, Tungurahua, H. Balslev 62442 (NY): 1346831. ***M. revoluta***: Perú, Caxamarca, A.J.A. Bonpland & F.W.H.A. von Humboldt 3694 (P): P00679358; Bolivia, La Paz, L.J. Dorr 6880 (NY): 1346865; Bolivia, Santa Cruz, J. Steinbach 8625 (NY): 1346881; Perú, Cuzco, A.L. Bernardi 16733 (NY): 1346852; Perú, Cuzco, A.L. Bernardi 16733b (NY): 1346853; Perú, —, H. Ellenberg 729 (NY): 1346855; Bolivia, —, M. Bang 1317 (NY): 1346871, 1346872; Bolivia, —, H.H. Rusby 1299 (NY): 1346873; Bolivia, —, M. Cárdenas 1155 (NY): 1346876; Perú, Ancash, P.C. Hutchinson 4329 (NY): 1346856; Bolivia, La Paz, M.H. Nee 36702 (NY): 1346861. Perú, Cuzco, N.M. Montaña 1 (UAMIZ): —. ***M. rhodocarpa***: México, Michoacán, E.W. Nelson 6550 (GH): GH00040837, (NY): NY00003144, (US): US00000972; México, Tlaxcala, A. Martínez-Bernal et al. 596 (MEXU): 1412837; México, Tlaxcala, A. Martínez-Bernal et al. 594 (MEXU): 1412821; México, Michoacán, A. Martínez-Bernal et al. 796 (MEXU): 1412865; México, Puebla, A. Martínez-Bernal et al. 470 (MEXU): 1412858; México, Tlaxcala, A. Martínez-Bernal et al. 585 (MEXU): 1340682, (QMEX); México, Querétaro, Y. Pantoja 673 (QMEX): —; México, Tlaxcala, A. Martínez-Bernal et al. 599 (QMEX): —; México, Guanajuato, M. Martínez 8306 (QMEX): —; México, Querétaro, R. Vega 1 (QMEX): —; México, Querétaro, O. García Rubio 515 (QMEX): —; México, Querétaro, O. García Rubio 660 (QMEX): —; México, Querétaro, O. García Rubio 1404 (QMEX): —; México, Querétaro, O. García Rubio 1466 (QMEX): —; México, Querétaro, A. Cabrera & L. Bautista 5466 (QMEX): —; México, Querétaro, S. Zamudio et al. 11919 (QMEX): —; México, Querétaro, E. González 631 (QMEX): —. ***M. robusta***: México, Jalisco, E. Palmer 267 (GH): GH00065822, (K): K000082479, (NDG): NDG24039; México, Oaxaca, R. Torres & A. Zaldivar 17959 (MEXU): 1468863; México, Oaxaca, M. Sousa 9896 (MEXU): 223976; México, Nayarit, C. Feddema 288 (NY): 551298; México, Guerrero, G.B. Hinton 10836 (NY): 551302; México, Jalisco, C.G. Pringle 4454 (NY): 551291; México, Nayarit, E. Lehto 24264 (NY): 551297. ***M. rubicaulis*** subsp. ***himalayana***: India, Gwalior, C. Maries s.n. (BM): BM000946903; India, —, H.H. Haines 2651 (K): K000791062. ***M.***

rupertiana: Estados Unidos, Nuevo Mexico, *G.L. Fisher* 190 (GH): GH00064660, (P): P00756034, (NY): NY00003161, (US): US00000771; Estados Unidos, Texas, *B.H. Warnock* 7897 (MEXU): 854955; Estados Unidos, Kansas, *T.G. Lammers* 12564 (NY): 1921430; México, Chihuahua, *D.S. Correll* 20323 (NY): 551331; México, Chihuahua, *T.L. Wendt* 9927 (NY): 551332; Estados Unidos, Texas, *C.S. Lieb* 527 (NY): 1453400; México, Chihuahua, *Wallace* 143 (NY): 551333; Estados Unidos, Texas, *T.R. Van Devender* s.n. (NY): 1453399; Estados Unidos, Nuevo Mexico, *L.C. Higgins* 8819 (NY): 1453396; Estados Unidos, Texas, *A. Kugel* 2428 (NY): 1453397. **M. scabrella:** Brasil, Minas Gerais, *F. Sellow* 4450 (BR): BR0000005171422, (F): F0BN001370, (G): G00371534, (K): K000504982, (NY): NY000003031, (MEL): MEL2039719, (P): P00756032, (W): W0028150; Venezuela, Distrito Capital, *G. Davidse* 28100 (NY): 443179; Brasil, Rio Grande do Sul, *B. Rambo* 34547 (NY): 443191; Brasil, Rio de Janeiro, *J.M.A. Braga* 2592 (NY): 1802228; Brasil, Minas Gerais, *M.P.M. de Lima* 446 (NY): 1801080; Brasil, Minas Gerais, *L.V. Costa* s.n. (NY): 443178; Brasil, Rio Grande do Sul, *A. Brunetto* 90 (NY): 2447542; Brasil, Rio de Janeiro, *H.C. de Lima* 2019 (NY): 443218; Brasil, Rio de Janeiro, *C. Farney* 343 (NY): 443217; Brasil, Rio de Janeiro, *G.K. Gottsberger* 439966 (NY): 443209; Brasil, Rio Grande do Sul, *G. Grazziotin* 1829 (NY): 443188; Brasil, Paraná, *E.M. Francisco* s.n. (NY): 443170; Brasil, Paraná, *L.R.M. Souza* s.n. (NY): 443169; Brasil, Paraná, *C. Kozera* 159 (NY): 443177; Brasil, Paraná, *J.C. Lindeman* 2363 (NY): 443176; Brasil, Paraná, *G. do N. Cecotto* 21 (NY): 443171; Brasil, Santa Catarina, *A. Krapovickas* 43981 (NY): 443208; Brasil, Rio de Janeiro, *E. Pereira* 7134 (NY): 443213; Brasil, São Paulo, *R.A. Wasum* 8780 (NY): 443193; Brasil, Rio Grande do Sul, *G.F.J. Pabst* 6282 (NY): 443189; Brasil, Paraná, *Moreira* s.n. (NY): 443172. **M. similis:** México, San Luis Potosí, *C.A. Purpus* 5179 (BM): BM000793086, (GH): GH00065042, (MEXU): MEXU01167181, (MO): MO-1 28323, (NY): NY00002615, (US): US00005246. México, Querétaro, *S. Zamudio* 2476 (QMEX): —; México, Querétaro, *S. Zamudio* 2549 (QMEX): —; México, Querétaro, *S. Zamudio* 3263 (QMEX): —; México, Querétaro, *S. Zamudio* 3706 (QMEX): —; México, Querétaro, *S. Zamudio & L. Beltrán* 14241 (QMEX): —; México, Querétaro, *E. Carranza* 2788 (QMEX): —; México, San Luis Potosí, *R. Grether* 2751 (UAMIZ): —; México, San Luis Potosí, *R. Grether* 2753 (UAMIZ): —; México, San Luis Potosí, *R. Grether* 2758 (UAMIZ): —; México, San Luis Potosí, *R. Grether* 2761 (UAMIZ): —; México, San Luis Potosí, *R. Grether* 2763 (UAMIZ): —; México, San Luis Potosí, *R. Grether* 2764 (UAMIZ): —. **M. sinaloensis:** México, Sinaloa, *J.N. Rose et al.* 13830 (NY): NY00002616; México, Sinaloa, *P. Tenorio* 8488 (NY): 551385. **M. somnians** var. **lasiocarpa:** Brasil, Minas Gerais, *P. Claussen* s.n.

(K): K000532549, K000532550; Brasil, Goiás, *M.L. Fonseca* 736 (NY): 936073; Brasil, Minas Gerais, *G.K. Gottsberger* 72 – 7386 (NY): 936088; Brasil Goiás, *A. Macedo* 3650 (NY): 936082; Brasil, Maranhão, *T.C. Plowman* 9337 (NY): 936084; Brasil, Minas Gerais, *W.R. Anderson* 6973 (NY): 936059; Brasil, Goiás, *W.R. Anderson* 7011 (NY): 936091. México, Nayarit, *B.A. Treviño* 107 (QMEX): —; Brasil, Goiás, *R. Grether* 3034 (UAMIZ): —. ***M. sotoi***: México, Michoacán, *V.W. Steinmman* 7357 (UAMIZ): —. ***M. sousae***: México, Oaxaca, *M. Sousa* 9507 (GH): GH00065043, (MEXU): MEXU00311113, MEXU00311122, MEXU00311123, (NY): NY00002617, (UAMIZ): UAMIZ0003307, (US): US00000937; México, Oaxaca, *R. Grether* 1232 (NY): 551413; México, Oaxaca, *M. Sousa* 8633 (NY): 551412. ***M. spirocarpa***: México, Sinaloa, *E. Palmer* 1476 (ARIZ): ARIZ – BOT – 0004118, (FI): FI005147, (GH): GH00065044, (LIL): LIL000645, (MICH): MICH1104208, (P): P00755937, (NY): NY00002618, NY00002619, (RSA): RSA0003566, (S): S1024219, (SI): SI002330, (U): U0003409, (UC): UC770264, (US): US00000938, US00930839; México, Michoacán, *G. Cornejo* 4032 (MEXU): 1458971; México, Michoacán, *F. Guevara et al.* 12766 (MEXU): 1459985; México, Michoacán, *F. Guevara et al.* 12768 (MEXU): 1459987; México, Michoacán, *J. Cortés* 129 (MEXU): 1358942; México, Michoacán, *J. Cortés* 149 (MEXU): 1358945. México, Michoacán, *J.C. Soto* 16689 (QMEX): —. México, Sinaloa, *R. Grether* 2489 (UAMIZ): —. ***M. tejupilcana***: México, Estado de México, *R. Grether et al.* 2581 (MEXU): MEXU00958899, (UAMIZ): UAMIZ0068832, UAMIZ0068833, UAMIZ0068834. ***M. tequilana***: México, Jalisco, *E. Palmer* 378 (BM): BM000617166, (GH): GH00065046, (NY): NY00002621, (MICH): MICH1104210, (US): US00930836, US00000964; México, Nayarit, *C. Feddema* 710 (NY): 551434; México, Jalisco, *C.G. Pringle* 4596 (NY): 551435. ***M. texana***: México, Coahuila, *M.E. Jones* 197 (GH): GH00263382, Estados Unidos, Nuevo México, *C. Wright s.n.* (RSA): RSA0010052, RSA0026891; México, Tlaxcala, *A. Martínez-Bernal et al.* 741 (MEXU): 1412868; Estados Unidos, Texas, *G. Webster* 32336 (MEXU): 919179; Estados Unidos, Texas, *D.S. Seigler* 14887 (MEXU): 1037316; México, Nuevo León, *A.E. Estrada* 1471 (NY): 551464; Estados Unidos, Texas, *R.C. Barneby* 18221 (NY): 1453519. México, Querétaro, *S. Zamudio* 2931 (QMEX): —. ***M. tricephala*** var. ***nelsonii***: México, —, *E. Palmer* 88 (A): A01154787; México, —, *E.W. Nelson* 2775 (GH): GH01154786, (K): K000082462; México, Oaxaca, *F. Sánchez* 399 (MEXU): 1435922; México, Guerrero, *P. Tenorio* 3114 (NY): 551510; México, Oaxaca, *T.B. MacDougal s.n.* (NY): 551508; México, Chiapas, *D.E. BreeLDove* 42152 (NY): 551532; México, Chiapas, *D.E. BreeLDove* 53713 (NY): 551531. ***M. turneri***: Estados Unidos, Texas, *R.C. Barneby* 17970 (NY): NY00002504, (TEX): TEX00371162, (US): US00005455;

Estados Unidos, Texas, C.S. *Lieb* 993 (NY): 1453526; Estados Unidos, Texas, T.L. *Steiger* 1754 (NY): 1453527; México, Nuevo León, M.C. *Johnston* 11614 (NY): 551525; Estados Unidos, Texas, U.T. *Waterfall* 4841 (NY): 1453525. México, Coahuila, A. *Martínez-Bernal* 988 (UAMIZ): —. ***M. unipinnata***: México, Coahuila, T. Reeves & D.J. *Pinkava* P13073 (ASU): ASU0019172, ASU0019173, (NY): NY00002624; México, Coahuila, M.C. *Johnston* 10329 (NY): 551526. ***M. velloziana*** var. ***velloziana***: Brasil, —, F.C. *Raben* 462 (BR): BR0000013453251; Brasil, Brasilia, C.F.P. *von Martius* 173 (M): M0218711, (W): W0028320; México, Oaxaca, M.S. *Geck* 159 (MEXU): 1433634; México, Oaxaca, M.S. *Geck* 454 (MEXU): 1433633; México, Veracruz, J. *Calónico* 27546 (MEXU): 1367242; México, Veracruz, J. *Calónico* 28080 (MEXU): 1367308; Brasil, Paraná, G. *Pereira-Silva* 10390 (MEXU): 1427259; Panamá, Bocas del Toro, V.C. *Dunlap* 293 (NY): 1452853; Argentina, Corrientes, T.M. *Pedersen* 4577 (NY): 1452011; México, Chiapas, A.S. *Ton* 3540 (NY): 551542; Ecuador, Loja, B.B. *Klitgaard* 459 (NY): 1452013; México, Oaxaca, R. *Torres* 4422 (NY): 551541; Bolivia, Tarija, R. *Ehrich* 512 (NY): 1747149; Venezuela, Zolia, G.S. *Bunting* 12414 (NY): 459000; Brasil, Bahia, A. M.V. *de Carvalho* 4274 (NY): 458997. ***M. virgula***: Brasil, Goiás, W.R. *Anderson* 10292 (GH): GH00064642, (K): K000532718, (LE): LE00002227, (P): P00710321, (R): R000162610, (S): S – R – 8640, (NY): NY00003119; Brasil, Goiás, R.F. *Monteiro* 118 (NY): 2703520; Brasil, Goiás, M.F. *Simon* 1548 (NY): 2144703; Brasil, Goiás, H.S. *Irwin* 10902 (NY): 957788; Brasil, Goiás, H.S. *Irwin* 34134 (NY): 749016, 957791; Brasil, Goiás, H.S. *Irwin* 19285 (NY): 957790; Brasil, Goiás, H.S. *Irwin* 19350 (NY): 957789; Brasil, Goiás, P.G. *Delprete* 10156 (NY): 1019190. ***M. volubilis***: Madagascar, —, D.J. *Du Puy* M739 (K): K000232378, (MO): MO – 357419, (P): P00059466. ***M. watsonii***: Guatemala, Vera Paz y Chiquimula, S. *Watson* 323 (GH): GH00065047; GH00065048, (US): US00000957; (NY): 1452861; Guatemala, Izabal, P.C. *StanLDey* 24492; Guatemala, Alta Verapaz, H. *von Türckheim* 7844 (NY): 1452862; Nicaragua, Río San Juan, W. *Robleto* 1847 (NY): 1452863; México, Oaxaca, M. *Sousa* 8816 (NY): 551552; Costa Rica, —, N.A. *Zamora* 2409 (NY): 551558; México, Oaxaca, A. *Delgado* 924 (NY): 551550. México, Oaxaca, A. *Martínez-Bernal et al.* 913 (QMEX): —; México, Chiapas, E. *Martínez* 16077 (QMEX): —. ***M. weberbaueri***: Perú, —, A. *Weberbauer* 4321 (F): F0BN001444, F0042958F; Perú, Cajamarca, T.F. *Stuessy* 12599 (NY): 2064275; Perú, Cajamarca, M. *Sánchez* 7187 (NY): 3229903; Perú, Santiago de Chuco, A. *Sagátessgui* 11713 (NY): 3229904; Perú, Cajamarca, B. *Becker* 1387 (NY): 3229906. ***M. woodii***: Bolivia, Cochabamba, J.R.I. *Wood et al.* 18699 (K): K000848764; K000848765, (LPB): LPB0000686. ***M. zygophylla***: México, Coahuila, F.A. *Wislizenus* 300

(GH): México, Coahuila, *J. Gregg* 182 GH00065051; (GH): GH00065049, GH00065050, (NY): NY00002631, NY00002652; México, Coahuila, *J.A. Encina et al.* 4401 (MEXU): 1426700; México, Coahuila, *R.T. Clausen* 7608 (NY): 551568; México, Zacatecas, *J.S. Henrickson* 6302 (NY): 1452865; México, Zacatecas, *M.C. Johnston* 10447 (NY): 551588; México, San Luis Potosí, *M.A. Luckow* 2691 (NY): 551585; México, Zacatecas, *M.C. Johnston* 11587 (NY): 551589; México, Coahuila, *C.G. Pringle* 3703 (NY): 551564; México, Zacatecas, *F. Chiang* 7871 (NY): 551586; México, Zacatecas, *F.E. Lloyd* 44 (NY): 551587.

Grupo externo: *Anadenanthera colubrina*: Brasil, *C.F.P. von Martius* 1105 (M): M0218658; Brasil, Brasilia, *F. Sellow s.n.* (TUB): TUB009705; Brasil, Bahia, *L. Coradin et al.* 6472 (MEXU): 445536; Brasil, Bahia, *R.M. Harley* 22448 (MEXU): 315944; Brasil, Rio de Janeiro, *R.C. Araujo* 25 (NY): 02704110; Brasil, Rio de Janeiro, *J.A. Lira Neto & J.M.A. Braga* 86 (NY): 02607937. ***Lachesiodendron viridiflorum*:** Brasil, Paranaguá, *G. Gardner* 2558 (K): K000090289, K000090290; México, Chiapas, *M. Sousa* 11809 (MEXU): —; México, Oaxaca, *A. Torres & L. Hernández* 1014 (MEXU): 1288766; México, Guerrero, *J.L. Contreras* 1896 (FMCE): —; Brasil, Piauí, *G.P. Lewis* 1079 (NY): 934810; Brasil, Bahia, *L.P. de Queiroz* 3534 (NY): 459362. ***Piptadenia buchtienii*:** Bolivia, Milliguaya, *O. Buchtien* 4180 (HBG): HBG519294, HBG519295, (NY): 00003203, (US): US00005290.

***Stryphnodendron adstrigens*:** Brasil, —, *C.F.P. von Martius s.n.* (M): M0218791; Brasil, Brasilia, *P.C.D. Clausen* 219 (TUB): TUB009707. ***Stryphnodendron microstachyum*:** Brasil, Brasilia, *E.F. Poeppig* 2738 (W): W0002775; Costa Rica, Limon, *D.J. Macqueen* 104 (MEXU): 543711; Brasil, Acre, *C.A. Cid Ferreira* 2922 (NY): 03075145; Costa Rica, Guanacaste, *C. Moraga* 888 (NY): 1476153; Costa Rica, Heredia, *S. Salas* 195 (NY): 1476154. ***Stryphnodendron roseiflorum*:** Brasil, E. São Raymundo, *A. Ducke s.n.* (RB): RB00540075; Brasil, Manãos, *A. Ducke* 10406 (K): K000504725; Brasil, Amazonas, *M.J.G. Hopkins* 1471 (NY): 1204097; Brasil, Amazonas, *C.A. Cid Ferreira* 5591 (NY): 1204089; Brasil, Amazonas, *G.T. Prance* 10425 (NY): 1204091.

Anexo 4. Artículo de requisito.

Velázquez-Castañeda V, Grether R, Arias S, Martínez M. 2024. Estimation of Divergence Times and Reconstruction of Ancestral Morphological characters of the Genus *Mimosa* (Leguminosae, Caesalpinioideae). Systematic Botany 49 (3): 522-546.



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

ACTA DE DISERTACIÓN PÚBLICA

No. 00161

Matrícula: 2193801608

ANÁLISIS FILOGENÉTICO BASADO
EN DATOS MOLECULARES Y
EVOLUCIÓN DE CARACTERES
MORFOLÓGICOS DE GÉNERO
MIMOSA L. (LEGUMINOSAE).

En la Ciudad de México, se presentaron a las 11:00 horas del día 5 del mes de junio del año 2025 en la Unidad Iztapalapa de la Universidad Autónoma Metropolitana, los suscritos miembros del jurado:

DRA. ROSAURA GREYER GONZALEZ
DR. ANGEL SALVADOR ARIAS MONTES
DR. HECTOR MANUEL HERNANDEZ MACIAS
DRA. MARTHA HERNANDEZ RODRIGUEZ
DRA. MAHINDA MARTINEZ Y DIAZ DE SALAS

Bajo la Presidencia de la primera y con carácter de Secretaria la última, se reunieron a la presentación de la Disertación Pública cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

DE: VICTOR VELAZQUEZ CASTAÑEDA

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

Aprobar

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



VICTOR VELAZQUEZ CASTAÑEDA
ALUMNO

REVISÓ

MTRA. ROSALIA SERRANO DE LA PAZ
DIRECTORA DE SISTEMAS ESCOLARES

DIRECTOR DE LA DIVISIÓN DE CBS

DR. JOSE LUIS GOMEZ OLIVARES

PRESIDENTA

DRA. ROSAURA GREYER GONZALEZ

VOCAL

DR. ANGEL SALVADOR ARIAS MONTES

VOCAL

DR. HECTOR MANUEL HERNANDEZ MACIAS

VOCAL

DRA. MARTHA HERNANDEZ RODRIGUEZ

SECRETARIA

DRA. MAHINDA MARTINEZ Y DIAZ DE SALAS