



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

**ESTUDIO TAXONÓMICO DE LAS ESPECIES COLOMBIANAS DE
LA TRIBU AMORPHEAE (LEGUMINOSAE: PAPILIONOIDEAE)**

LISETH PAOLA PIÑEROS URREGO

Universidad Nacional de Colombia
Facultad De Ciencias, Departamento De Biología
Instituto De Ciencias Naturales
Bogotá- Colombia
2018

ESTUDIO TAXONÓMICO DE LAS ESPECIES COLOMBIANAS DE LA TRIBU AMORPHEAE (LEGUMINOSAE: PAPILIONOIDEAE)

LISETH PAOLA PIÑEROS URREGO

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:

Magister en Ciencias- Biología

Director:

Ph.D. Favio González

Línea de Investigación:

Sistemática y Taxonomía

Grupo de Investigación:

EVO-DEVO en Plantas

Universidad Nacional de Colombia

Facultad De Ciencias, Departamento De Biología

Instituto De Ciencias Naturales

Bogotá- Colombia

2018

Agradecimientos

El autor expresa sus agradecimientos a la Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá, Convocatoria Nacional de Proyectos para el Fortalecimiento de la Investigación, Creación e Innovación 2016-2018, proyecto SIUN 37247; al Jardín Botánico de Bogotá “José Celestino Mutis”, Estímulos a la Investigación “Thomas van del Hammen”; a las becas Exención de derechos académicos y Auxiliar docente de la Universidad Nacional de Colombia; al Laboratorio Evo-Devo en Plantas, Universidad de Antioquia, al Centro Nacional de Secuenciación Genómica, SIU, Universidad de Antioquia; al profesor Orlando Rangel y su equipo de trabajo, por el apoyo logístico dentro del Proyecto Caracterización Físico-Biótica, Social y de Servicios Ecosistémicos en Sitios Priorizados por Parques Nacionales Naturales; a los curadores de los herbarios CAUP, COL, FMB, HUA, JAUM, MEDEL, NY, PSO, UDBC, UPTC y VALLE; al profesor Favio González por la dirección de este trabajo; a la profesora Natalia Pabón Mora, directora del Laboratorio Evo-Devo en Plantas por la orientación en los procesos de laboratorio; al grupo de investigación Evo-Devo en plantas de la Universidad de Antioquia y la Universidad Nacional de Colombia; al grupo de investigación Biodiversidad y Conservación de la Universidad Nacional de Colombia y a los biólogos Angie González, Dumar Parrales y Harold Suarez..

Resumen

La tribu de leguminosas Amorpheae comprende ocho géneros y cerca de 248 especies exclusivamente americanas. De los géneros de la tribu, solo *Dalea* ha sido registrada para Colombia. Este género comprende 172 especies, de las cuales cuatro se han registrado para el país. La filogenia de la tribu ha sido estudiada previamente, pero solo tres especies de Suramérica han sido incluidas, una de ellas colombiana. A partir de estudios de colecciones en diez herbarios nacionales y uno internacional, se planearon y realizaron salidas de campo a siete zonas de bosque y matorral seco del país para la observación de características ecológicas y recolección de material para extracción de ADN y estudios de caracteres morfológicos y micromorfológicos. Como resultados, se presenta el tratamiento taxonómico de *Dalea* en Colombia, que incluye cinco especies de *Dalea* en Colombia, de las cuales una se propone como especie nueva; se reevalúan los caracteres diagnósticos de la especie *D. cuatrecasasii*; se propone un neotipo para la especie *D. coerulea*; se presenta una clave de identificación de las especies colombianas del género *Dalea*; se incluyen las especies colombianas en los análisis filogenéticos realizados previamente para la tribu; y se utilizan caracteres moleculares como parte de la diagnosis de la especie propuesta como nueva.

Palabras clave: bosque seco tropical, *Dalea*, desarrollo y morfología floral, filogenia molecular, glándulas foliares, matorrales secos andinos, valles interandinos.

Abstract

The legume tribe Amorpeae comprises eight genera and approximately 248 species that are distributed throughout the Americas. Only the genus *Dalea*, from this tribe, has been reported in Colombia. This genus comprises 172 species, of which four has been reported in the country. On the other hand, the phylogeny of the tribe has been studied previously, but only three species from South America have been included, one from Colombia. During this study, we carried out herbarium work in nine national and one international herbaria, and field work in seven dry forest's places of the country, with the aims of observing ecological characteristics; collecting material for DNA extraction and morphological and micromorphological characters. Our main results are: the treatment of *Dalea* for the Flora of Colombia, including five species of *Dalea*, one of which is proposed as a new species; the diagnostic characters of *D. cuatrecasasii* are reevaluated; a neotype for the species *D. coerulea* is designated; a key to identify the Colombian species of the genus *Dalea*; the inclusion of the colombian species of *Dalea* in a broad-scale phylogenetic analysis of the tribe; and the use of molecular characters as part of the diagnosis of the new species that is proposed here.

Keywords: Andean dry thickets, *Dalea*, phylogeny, foliar glands, floral development and morphology, interandean valleys, tropical dry forest.

Contenido

	Pág.
Resumen	VII
Lista de figuras.....	XI
Lista de tablas	XII
Introducción	1
1. CAPITULO 1: TRATAMIENTO TAXONÓMICO.....	5
1.1 HISTORIA TAXONÓMICA.....	5
1.2 METODOLOGÍA.....	7
1.2.1 Fase de Herbario	7
1.2.2 Fase de campo	11
1.2.3 Microscopía electrónica de barrido.....	12
1.2.4 Microscopía de luz	13
1.3 RESULTADOS.....	13
1.3.1 MORFOLOGÍA.....	13
HÁBITO	13
HOJAS	14
INFLORESCENCIAS	18
FLOR	18
FRUTO	22
MICROMORFOLOGÍA DE LA EPIDERMIS DE LOS PÉTALOS	22
DESARROLLO FLORAL	25
ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA	28
Dalea como hospedero de <i>Pilostyles</i> (Apodanthaceae) en Colombia.....	36
1.3.2 TRATAMIENTO TAXONÓMICO	39
Tribu Amorpheae Borris.	39
Género Dalea.....	39
CLAVE DE LAS ESPECIES DE Dalea EN COLOMBIA.....	41
1. Dalea carthagenensis.....	43
2. Dalea coerulea	48
3. Dalea cuatrecasasii Barneby.....	58
4. Dalea foliolosa (Aiton) Barneby	67
5. Dalea sp. nov.	73
2. CAPÍTULO 2: ANÁLISIS FILOGENÉTICO.....	79
2.1 INTRODUCCIÓN.....	79
2.2 METODOLOGÍA.....	80

2.2.1	Extracción, amplificación y secuenciación de marcadores moleculares	80
2.2.2	Análisis filogenético	81
2.3	RESULTADOS	85
2.3.1	Análisis individuales	85
2.3.2	Análisis combinados	89
2.4	DISCUSIÓN	92
3.	Conclusiones y recomendaciones	97
3.1	Conclusiones.....	97
3.2	Recomendaciones.....	99
A.	Anexo: Nombrar el anexo A de acuerdo con su contenido	¡Error! Marcador no definido.
B.	Anexo: Nombrar el anexo B de acuerdo con su contenido	¡Error! Marcador no definido.
	Bibliografía	101

Lista de figuras

Pág.

No se encuentran elementos de tabla de ilustraciones.

Nota: Si es requerido, se pueden incluir lista de ilustraciones, graficas, diagramas, dibujos o fotografías. Tenga presente que estas lista deben ser generadas de forma automatizada utilizando las opciones que proporciona el software de procesamiento de texto.

Lista de tablas

	Pág.
Tabla 1-1: Medidas tomadas en los ejemplares estudiados de Dalea	8
Tabla 2-1: Número de accesión de las secuencias utilizadas en el estudio. NN= secuencias nuevas, obtenidas durante el presente estudio, aún no inscritas en el GenBank.....	83
Tabla 2-2: Estadísticos del análisis con Parsimonia.....	91

Introducción

La familia Leguminosae Juss. consta de seis subfamilias, 766 géneros y aproximadamente 19.580 especies (Stevens, 2001; LPWG, 2017). La distribución geográfica de la familia es subcosmopolita, aunque los trópicos concentran la mayoría de géneros actualmente reconocidos (Lock, 2005). La subfamilia Papilionoideae incluye cerca de 14000 especies (LPWG, 2017).

La tribu Amorpeae comprende ocho géneros y cerca de 248 especies (Lock, 2005) distribuidas a lo largo del continente americano, principalmente en el hemisferio norte y con mayor abundancia y diversidad en México (Barneby, 1977).

El género *Dalea* es uno de los ocho géneros que constituyen la tribu Amorpeae. *Dalea* comprende 172 especies (Estrada et al. 2011), distribuidas principalmente en ambientes secos a lo largo del continente americano; la mayor riqueza de especies se encuentra en México, seguido de la región Andina, desde Colombia hasta el Norte de Argentina y Chile (Barneby, 1977). En Colombia se distribuye en las zonas secas de los valles interandinos y los bosques secos tropicales de la región Caribe. Los caracteres diagnósticos dentro de la tribu Amorpeae son el número de pétalos, los cuales pueden variar de cero a cinco, y la inserción de los pétalos en el hipanto o en el tubo estaminal (Barneby, 1977); Sin embargo, se han encontrado nuevos caracteres que pueden ayudar a la delimitación de géneros; un ejemplo es el estudio realizado por McMahon & Hufford (2002) quienes encontraron que la presencia de la estemonozona (región intermedia entre el borde del hipanto y el punto de inserción de los pétalos epistamíneos) puede diferenciar los géneros *Dalea* y *Marina* de los restantes géneros de la tribu.

Las especies de *Dalea* se distinguen por su hábito herbáceo o arbustivo y sus tallos, hojas y, a veces, flores con glándulas punctiformes oscuras que segregan aceites aromáticos. Las hojas son imparipinnadas o rara vez trifolioladas, con estípulas herbáceas y

subglandulares; el raquis tiene generalmente un par de glándulas adaxiales y abaxiales en el punto de inserción de los peciólulos o los folíolos sésiles; algunas especies presentan cristales en la epidermis foliar (Zindler-Frank, 1987). Las inflorescencias son espigas o racimos. Las flores poseen cáliz tubular, con glándulas en patrones característicos para cada especie; los pétalos son blancos o de variados colores, el estandarte es de diferente color con respecto a los demás pétalos y es de diferente tamaño con respecto a la quilla; las alas y la quilla se encuentran unidos a la columna estaminal; la quilla puede ser libre o imbricada, las alas en algunas especies pueden estar ausentes; el androceo consta de 9 ó 10 estambres, cinco de los cuales son funcionales (Barneby, 1977); los estambres tienen glándulas terminales (Tucker, 1987). Las especies del género *Dalea* son elementos localmente dominantes en distintos biomas secos en las Américas, lo cual le aporta a estas especies un valor ecológico importante en cuanto a la conservación, el mantenimiento de la artropofauna local y la restauración y preservación de la capa vegetal de estos ecosistemas.

La gran mayoría de estudios sobre la tribu Amorpheae se han realizado en el género *Dalea*; de éstos, la gran mayoría se enmarcan en el área de la química y la farmacéutica, puesto que se han descubierto gran cantidad de metabolitos secundarios con potencial antibiótico (Dreyer, 1975). Desde el punto de vista ecológico, varios estudios corroboran la importancia de algunas especies para la restauración de ambientes perturbados (Cane, 2006) y otras recientemente han recibido la categorización de la UICN como amenazadas o en peligro (Edwards et al., 2004; Thompson et al., 2006).

Dentro del género *Dalea* se han usado caracteres como número de folíolos, tipo de indumento, posición de glándulas con respecto al peciolo, tamaño del tubo del cáliz, presencia de glándulas en el cáliz, tipo de inflorescencia, diferenciación de pétalos, unión de los pétalos de la quilla, entre otros, como caracteres diagnósticos entre especies (Barneby, 1977). Sin embargo, debido a que se han explorado nuevos lugares en busca de especies del género, se han aportado nuevas colecciones que reportan variabilidad de los caracteres diagnósticos y han permitido proponer nuevos; por ejemplo, en México se observaron caracteres como brillo, textura y posición de los folíolos y posición de las glándulas foliares en la lámina de la hoja para la descripción de *Dalea daucosoma* Barneby (Barneby, 1981a); o la presencia de glándulas verrucosas en los tallos en *Dalea rupertii* A.E. Estrada, Villarreal & M. González (Estrada, et al., 2004). Por otro lado, caracteres

como la ubicación de las glándulas sobre las hojas y el raquis, la presencia de estipelas en las hojas, la variación de color de las flores en la inflorescencia y la morfología de frutos y semillas aún no han sido estudiados detalladamente en las especies de la tribu Amorpheae.

Para la tribu Amorpheae, se han desarrollado varios análisis filogenéticos. McMahon & Hufford (2002) llevaron a cabo un estudio de la homología estructural de la sinorganización corola-androceo, y llegaron a la conclusión que la presencia de una estructura llamada estemonozono permite inferir relaciones filogenéticas dentro de la tribu. McMahon & Hufford (2004) realizaron el primer estudio filogenético con datos moleculares para la tribu Amorpheae con base en secuencias de ADN de cloroplastos y ribosoma nuclear (intron *trnK*, *matK*, ITS1, ITS2 y 5.8S); dicho estudio recuperó los clados Daleoides y Amorphoides. Finalmente, McMahon (2005) estudia las relaciones filogenéticas de la tribu basados en secuencias de ADN de marcadores nucleares (CNGC4), que da mayor soporte a las hipótesis filogenéticas inferidas usando *trnK* e ITS y en donde se concluye que la tribu Amorpheae no está cercanamente relacionada con la tribu Psoraleae y que el género *Psorothamnus* debe ser dividido en dos géneros: *Psorothamnus* s. str. y *Psorodendron*.

La exploración de nuevos caracteres ha sido uno de los puntos clave en la investigación en Leguminosae; recientes estudios han abordado el análisis de caracteres como la microanatomía de los pétalos (Ojeda et al. 2009) y la anatomía de las glándulas (Turner, 1986), tanto como caracteres diagnósticos, como de importancia filogenética. Por otro lado, para la tribu Amorpheae se han realizado estudios tanto en desarrollo floral, tanto de flores papilionáceas como de arquetipos diferentes, encontrando diferencias entre la iniciación y elongación de los órganos dentro de la tribu (McMahon & Hufford, 2005)

Este estudio pretende contribuir al conocimiento de la taxonomía, morfología y la corología de las especies de la tribu Amorpheae presentes en Colombia. Se tuvo como base la revisión de cuatro géneros de la tribu realizada por Barneby (1977) y el concepto de la tribu Amorpheae establecido por Lock (2005). También se realizó la revisión de ejemplares tipo por medio de herramientas digitales y observación de ejemplares de herbario de las principales colecciones del país. Con esta información se ubicaron áreas estratégicas con el fin de tomar muestras frescas para observación de caracteres en estereoscopio, microscopio de luz y microscopio electrónico. Finalmente se presenta la descripción de los

caracteres morfológicos y ecológicos de las especies, la descripción del desarrollo floral y caracteres como la microanatomía de la epidermis de los pétalos y la anatomía de las glándulas foliares, una descripción de su distribución y una clave de identificación de las especies de la tribu Amorpheae presentes en Colombia y se propone una especie nueva para la ciencia del género *Dalea*, distribuida en los departamentos de Huila y Nariño; además, se aportan trece secuencias de cuatro especies del género *Dalea* y se incluyen en los análisis filogenéticos previamente publicados.

1. CAPITULO 1: TRATAMIENTO TAXONÓMICO

1.1 HISTORIA TAXONÓMICA

La actual tribu Amorpheae fue inicialmente propuesta por Bentham (1865) como subtribu Psoraleae dentro de la tribu Galegeae. En dicha subtribu, Bentham (1865) incluyó géneros que actualmente forman parte de las tribus Amorpheae, Brongniartieae, Indigofereae, Millettieae y Robinieae (Lock, 2005). Rydberg (1928) elevó el rango taxonómico de la subtribu a tribu Psoraleae. Posteriormente, se propusieron las tribus Amorpheae (Borissova, 1964), con el género *Amorpha*, y Daleae (Hutchinson, 1964), conformada por los géneros *Dalea*, *Kunhistera*, *Petalostemon* y *Thornbera*. Hutchinson (1964) diferenció a las tribus Daleae y Psoraleae por la posición de los pétalos; las especies de la tribu Daleae poseen pétalos internos unidos al tubo estaminal (epistamíneos sensu Barneby, 1977); por su parte, las especies de la tribu Psoraleae presentan pétalos internos unidos en el mismo punto que el estandarte directamente al borde del hipanto. Sin embargo, Barneby (1977) subrayó que el carácter que delimita estas dos tribus es ambiguo, por lo que incluyó la tribu Daleae en la tribu Amorpheae, junto con los géneros *Amorpha*, *Apoplanesia*, *Eysenhardtia*, *Errazurizia*, *Marina*, *Parryella* y *Psorothamnus*, hasta entonces miembros de la tribu Psoraleae (Barneby, 1977, 1981b; Lock, 2005).

El género *Dalea* fue descrito por Linneo (1737) pero fue posteriormente subordinado a la sinonimia de *Psoralea* por el mismo autor en la publicación *Species Plantarum* (1753). En la "Opera varia Linneana" (Anónimo, 1758) obra que recopiló todas las especies publicadas por Linneo hasta ese año, se revalidó el género *Dalea*. Jussieu (1789) redefinió a *Dalea* y lo diferenció de *Psoralea* por el número de estambres, cinco y diez respectivamente (Barneby, 1965).

Trabajos posteriores en la taxonomía del género llevaron a la conclusión de que la delimitación de los géneros *Dalea* y *Psoralea* no era consistente. Ventenat (1794) encontró especies de *Dalea* con cinco estambres, con lo cual se hizo necesario redefinir los caracteres diagnósticos para separar los dos géneros, usando la estructura de la corola y la inserción de los pétalos en el tubo estaminal (Barneby, 1965). De manera alterna, Richard (en Michaux, 1803) encontró el mismo problema de delimitación genérica, por lo que propuso el género *Petalostemum*, el cual incluía todas las especies de *Dalea* sensu Jussieu con cinco estambres (Barneby, 1965).

Willdenow (1805) adoptó el concepto de *Dalea* de Ventenat y posteriormente Persoon (1807) legitimó el género *Petalostemon*; sin embargo, este último fue reducido a la sección *Pentandrae* de *Dalea* (Sprengel, 1826) y retomado en varias ocasiones desde entonces (Pursh, 1814; Nuttall, 1818; de Candolle, 1825; Torrey & Gray, 1838; Endlicher, 1840; Bentham, 1865, Dalla Torre & Harms, 1901).

A lo largo del siglo XX la delimitación de los géneros *Dalea*, *Petalostemon* y *Psoralea* se mantuvo. Rickett & Staffeu (1961) adoptaron *Dalea* en el código de nomenclatura botánica por la publicación “*Opera Varia Linneana*” y asignaron a Linneo la autoría del género. Sin embargo, Barneby (1965) argumentó que la autoría del género no podía ser atribuida a Linneo, ya que la publicación “*Opera varia Linneana*” (Anónimo, 1758) no era autoría de él, legitimando el nombre *Dalea* L.C. Rich. in Michx (1803). Finalmente, Barneby (1977) en su tratamiento de la tribu *Amorpheae* legitimó el nombre *Dalea* Lucanus, otorgándole la autoría del género al ciudadano anónimo de la ciudad de Lucca, editor de la publicación “*Opera Varia Linneana*” (Anónimo, 1758).

Los demás miembros de la tribu *Amorpheae* fueron descritos durante el S XIX. El género *Apoplanesia* fue descrito por Presl (1832); posteriormente el género *Marina* fue definido por Liebmann (1853), aunque durante su historia taxonómica fuera parte de la tribu *Psoraleae*. Finalmente, Borissova (1865) propuso *Amorpha*, género sobre el cual basó la descripción de la tribu *Amorpheae* (Barneby, 1977).

Barneby (1977) publicó el tratamiento taxonómico más completo de la tribu *Amorpheae*, la cual incluye los géneros *Amorpha*, *Apoplanesia*, *Dalea*, *Errazurizia*, *Eysenhardtia*, *Marina*,

Parryella y Psorothamnus. En esta obra, enmendó el concepto del género Dalea, e incluyó en este género a todas las especies de Kunhistera, Psoralea, Petalostemun y Thornbera. Actualmente, la evidencia más reciente derivada de distintos marcadores moleculares ha constatado la monofilia de la tribu Amorpheae (McMahon & Hufford, 2004; McMahon, 2005).

Los más recientes estudios taxonómicos de la tribu Amorpheae se han enfocado principalmente en la descripción de nuevas especies del género Dalea. Se destacan los trabajos realizados en México para especies de los estados de Chiapas (Barneby, 1990), Durango (Estrada et al., 2004; Estrada & Villarreal, 2008; Estrada et al., 2011), Guerrero (Estrada & Villarreal, 2010) y Guanajuato, Nuevo León y Queretaro (Rzedowski & Calderón, 2015) y en Perú para especies del departamento de Cajamarca (Barneby, 1981a, 1988).

1.2 METODOLOGÍA

1.2.1 Fase de Herbario

Se realizó la consulta de los herbarios CAUP, COL, FMB, HUA, JAUM, MEDEL, NY, PSO, UDBC, UPTC y VALLE, donde se estudiaron cerca de 200 ejemplares del género *Dalea*. El material tipo fue examinado a través de las plataformas <https://plants.jstor.org> (consultada entre enero de 2016 y octubre de 2017), y de varios herbarios y bibliotecas virtuales, incluido el “Natural History Museum” (<http://www.nhm.ac.uk/our-science/collections/botany-collections.html>), la biblioteca del “Real Jardín Botánico de Madrid” (<http://bibdigital.rjb.csic.es/ing/index.php>), y el “Muséum National d’Histoire Naturelle” (<https://science.mnhn.fr/institution/mnhn/collection/p/item/search>)

Las referencias nomenclaturales y taxonómicas a nivel supragenérico y genérico seguidas en el presente trabajo corresponden a las presentadas por Barneby (1977),

Lock (2005) y McNeill et al (2012); de este último se sigue el Artículo 19.8 referente al uso del nombre de la familia Leguminosae y la subfamilia Papilionoideae: “When the *Papilionaceae* are included in the family *Leguminosae* (nom. alt.: Fabaceae; see Art. 18.5) as a subfamily, the name *Papilionoideae* may be used as an alternative to *Faboideae*”.

Se tomaron medidas de caracteres foliares en hojas totalmente desarrolladas, y caracteres reproductivos en flores en antesis de 141 ejemplares. Las medidas tomadas se muestran en la figura 1-1 y la tabla 1-1. Adicionalmente se examinaron caracteres cualitativos como forma, color, pubescencia, textura, distribución de las glándulas tanto de hojas como de estípulas, lóbulos del cáliz, pétalos y anteras.

Tabla 1-1: Medidas tomadas en los ejemplares estudiados de *Dalea*

Órgano	Medida	abreviatura
Hoja	Longitud total de la hoja	Lth
	Longitud de la estípula	Lest
	Longitud del raquis	Lr
	Longitud del pecíolo	Lp
	Número de folíolos	Nf
	Longitud del folíolo terminal	Lft
	Ancho del folíolo terminal	Aft
	Longitud del peciólulo del foliolo terminal	Lftp
	Longitud del folíolo medio	Lf
	Ancho del folíolo medio	Afm

Tabla 1-2: Continuación

Órgano	Medida	abreviatura
Hoja	Longitud del peciólulo del foliolo medio	Lfp
Inflorescencia	Longitud del pedúnculo de la inflorescencia	Lpd
	Longitud del raquis de la inflorescencia	Lri
	Diámetro máximo de la inflorescencia	Dmax
	Longitud de la bráctea	Lb
Flor	Longitud total del cáliz	Lca
	Longitud del tubo del cáliz	Ltca
	Longitud del diente dorsal del cáliz	Ldca
	Número de glándulas en la membrana intercostal	Ng
	Longitud del estandarte	Le
	Longitud de la uña del estandarte	Lue
	Longitud de la lámina del estandarte	Lbe
	Ancho de la lámina del estandarte	Abe
	Longitud del ala	La
	Longitud de la uña del ala	Lua
	Longitud de la lámina del ala	Lba
	Ancho de la lámina del ala	Aba
	Longitud de la quilla	Lq
	Longitud de la uña de la quilla	Luq
	Longitud de la lámina de la quilla	Lbq

Tabla 1-3: Continuación

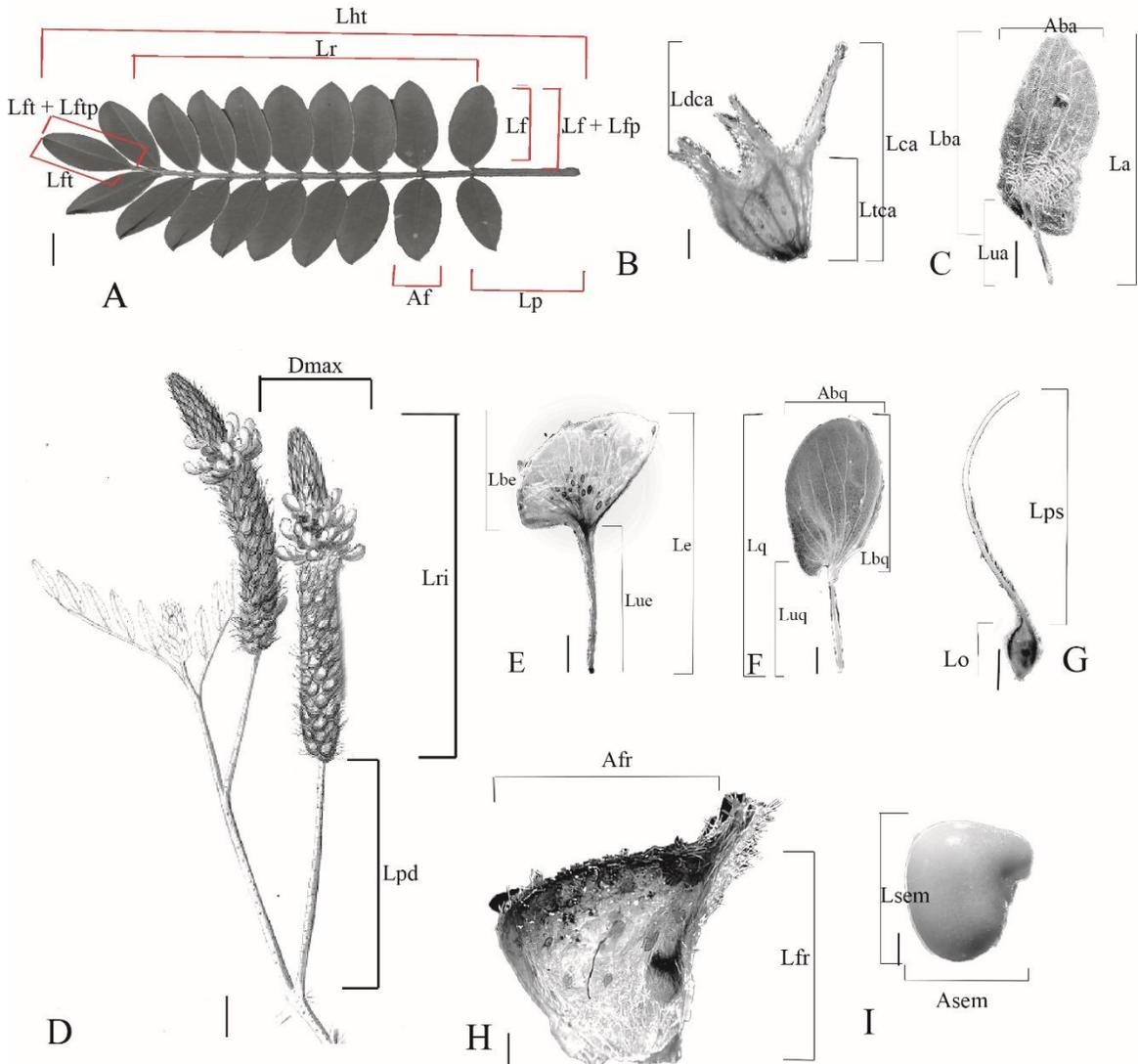
Órgano	Medida	abreviatura
Flor	Ancho de la lámina de la quilla	Abq
Estambres	Longitud del estambre	Let
	Longitud de la antera	Lan
	Longitud de la porción libre del filamento	Lfl
	Longitud de la columna estaminal	Lce
	Inserción de la quilla	Piq
	Inserción de las alas	Pia
Gineceo	Longitud del ovario	Lo
	Longitud del estilo	Lps
Fruto	Longitud del fruto	Lfr
	Ancho del fruto	Afr
Semilla	Longitud de la semilla	Lsem
	Ancho de la semilla	Asem

Las medidas foliares y de inflorescencias se realizaron con calibrador de 0,001 mm de precisión; los caracteres florales se midieron con micrómetro en estereomicroscopio ZEISS Stemi 305. La terminología para las descripciones morfológicas sigue a Barneby (1977), Font Quer (1982) y Hickey (1999); además, se empleó como referencia para la anatomía de las glándulas a Eames & McDaniels (1947) y para las superficies de pétalos a Ojeda et al. (2009).

En las descripciones de las especies, las medidas de tamaño total de la hoja incluyen longitud de pecíolo, raquis y folíolo terminal; tamaño total de los pétalos incluyen tanto

longitud de lámina como de la uña; todas las mediciones de ancho de los órganos se realizaron en el punto más amplio de la lámina.

Figura 1-1: Caracteres morfológicos medidos. A: Hoja; B: Cáliz; C: Ala; D: Inflorescencia; E: Estandarte; F: Quilla; G: Gineceo; H: Fruto; I: Semilla. Escalas: A, D= 1 cm; B, C, E-I= 10 µm.



1.2.2 Fase de campo

Se realizaron salidas de campo a los departamentos de Boyacá, Cauca, Cundinamarca, Huila, Nariño, Santander y Valle del Cauca. Los especímenes fueron recolectados bajo la

numeración LPPU77 a LPPU106. En campo se observaron caracteres de hábitat y ecología. Fueron recolectadas muestras convencionales de herbario, acompañadas de tejido foliar preservado en sílica gel y material foliar y floral fijado en EtOH al 70%. Todas las colecciones fueron georreferenciadas y complementadas con un detallado registro fotográfico *in vivo*. Los mapas de distribución de las especies colombianas del género *Dalea* se hicieron previa georreferenciación con el programa de libre acceso QGis v. 2.14.0 (Quantum Gis Development Team, 2017).

1.2.3 Microscopía electrónica de barrido

A partir del material fijado en EtOH al 70%, se prepararon varias inflorescencias en desarrollo y flores en anthesis, las cuales fueron disectadas en un estereomicroscopio ZEISS Stemi 305 y luego deshidratados en una serie de EtOH de 90%, 95% y 100% x 2 EtOH, por 30 minutos cada paso. El material deshidratado fue llevado a secado por punto crítico usando un equipo Balzer 790 CPD (Balzer Union, Furstentum, Liechtenstein, Rockville, MD) y cubierto con una aleación de oro y paladio en un equipo de metalización Hummer 6.2. Una vez metalizadas, las muestras fueron montadas en portamuestras de aluminio y examinadas en un Microscopio Electrónico de Barrido Jeol JSM-5410 LV a 10 kV.

Para los análisis de desarrollo floral, se tomaron fotografías de un ejemplar de *Dalea cuatrecasasii* con flores en diferentes estados de desarrollo. Para la observación de anatomía de pétalos, se fotografiaron flores en anthesis de siete ejemplares de *D. cuatrecasasii*, tanto por la parte ventral como por la parte dorsal, con dos ejes, uno horizontal y uno vertical desde la base hacia el ápice (Fig. 1-2.).

1.2.4 Microscopía de luz

Se realizaron observaciones de las glándulas foliares en microscopio de luz Nikon Apophot, Se tomó un folíolo de cada especie, del cual se realizaron cortes transversales a mano alzada, los cuales fueron coloreados con azul de metileno y montados en láminas para su observación y fotografía.

1.3 RESULTADOS

1.3.1 MORFOLOGÍA

HÁBITO

Las especies colombianas del género *Dalea* son subarbustos o arbustos que van desde los 0.3 hasta los 4 m de altura. Generalmente se observan individuos ramificados desde la base; sin embargo, en individuos grandes de *D. coerulea* y *D. cuatrecasasii* se observa un tallo de hasta 10 cm de diámetro que puede alcanzar hasta 1 m de altura sin ramificar.

Las ramas pueden ser glabras o con indumento, el cual generalmente es viloso, grisáceo o pardo, de mayor abundancia en las ramas jóvenes. *Dalea foliolosa* es la única especie que crece en el país con ramas y follaje totalmente glabro.

Las especies *Dalea carthagenensis*, *D. foliolosa* y *D. sp. nov.* presentan crecimiento simpodial, el cual se observa en la posición de las inflorescencias terminales por debajo de las cuales se producen los brotes de renuevo tanto vegetativos como reproductivos.

Por esta razón, con frecuencia (e.g. Barneby 1977) las inflorescencias de *Dalea* han sido descritas como opuestas a las hojas. Este tipo de ramificación causa que los individuos de *Dalea* desarrollen una copa ancha y una ramificación profusa y que el diámetro de copa eventualmente supere a la altura del individuo.

Los tallos de *Dalea cuatrecasasii* y *D. coerulea* suelen presentar domacios caulinares fusiformes (Fig. 1-16D), similares a los reportados en *Humboldtia* (Leguminosae; Chanam & Borges, 2017) y en especies de Asteraceae (Meyer & Maresquelle, 1983; Arévalo & Torres-Romero, 1987).

HOJAS

Estípulas -. La base foliar en las especies de *Dalea* desarrolla dos estípulas laterales, que varían de tamaño, color y forma dentro de una misma especie. Las estípulas pueden ser triangulares o lineariformes, y en algunos casos terminan en una pequeña glándula apical; pueden ser claras o rojizas y en especies como *D. foliolosa* son caedizas.

Pecíolo, raquis y lámina - Las hojas de las especies colombianas de *Dalea* son imparipinnadas (Fig. 1A), y presentan una amplia variación en tamaño y cantidad de folíolos. Dentro de una misma especie (p. ej. *D. foliolosa*), pueden encontrarse hojas de 15 folíolos hasta hojas de 35 folíolos, por otro lado, las hojas de las ramas proximales son hasta cuatro veces más grandes que las distales en especies como *D. carthagenensis*, *D. coerulea* y *D. cuatrecasasii*. El pecíolo y el raquis son generalmente planos o acanalados, varían desde glabros hasta vilosos (p. ej. en *Dalea sp. nov.*) y son punteados, con las glándulas dispuestas principalmente en los flancos. En una misma hoja, el tamaño y la forma de los folíolos puede variar. Por ejemplo, el folíolo terminal en las hojas de *D. carthagenensis* tiende a ser más grande y obovado, mientras que los demás folíolos son de menor tamaño y elípticos; algo similar ocurre en *D. foliolosa*, cuyo folíolo terminal es ligeramente más grande. Por el contrario, en las demás especies del

género presentes en Colombia, el folíolo terminal tiende a ser de menor tamaño. Todas las especies estudiadas del género *Dalea* presentan venación broquidódroma (Fig. 1-2), la cual es de difícil observación debido a las punteaduras y al indumento en el envés.

Glándulas-. La presencia de glándulas foliares es un carácter diagnóstico en el género *Dalea* (Fig. 1-2). A lo largo del raquis se encuentran glándulas intrapeciolulares y postpeciolulares. Las glándulas intrapeciolulares, ubicadas entre los peciólulos, se forman en la parte ventral del raquis y por lo general son pareadas (Fig. 1-13D), aunque pueden estar ausentes o ser más numerosas. Las glándulas postpeciolulares se ubican en la parte dorsal del raquis, en la base de los peciólulos y son pareadas, generalmente prominentes y de color claro.

Las glándulas de la lámina de los folíolos son cavidades esquizógenas circulares (Fig. 1-3F, 1-3H), como las reportadas por Turner (1986) para la tribu Amorpheae. En la parte interna de cada cavidad se forma un epitelio uniestratificado bien definido (Fig. 1-3B, 1-3C, 1-3J), seguido por una capa de células densamente vacuolizadas y en contacto directo con las células del mesófilo. La distribución y tamaño de las glándulas en los folíolos varían dependiendo la especie; las glándulas del margen foliolar y de la vena media en *D. foliolosa* son de mayor tamaño y más conspicuas que las del resto de la lámina del folíolo; las glándulas marginales le dan a los folíolos una apariencia crenada. La distribución de las glándulas de las demás especies es más homogénea (Fig. 1-3). De acuerdo a Schrire (1989) estas glándulas también se forman en otros miembros de la tribu Amorpheae, y son resiníferas; las resinas contienen terpenoides que funcionan como repelentes de insectos. En efecto, aunque se encuentran numerosos insectos visitantes de *Dalea*, incluidas hormigas, el follaje o las flores no sufren daño por herbivoría.

Figura 1-2: Foliolos clareados de las especies del género *Dalea* presentes en Colombia. A: *D. carthagenensis* (Dugand 4072, COL). B: *D. coerulea* (Piñeros 103, COL); C: *D. cuatrecasasii* (Piñeros 83, COL). D: *D. foliolosa* (Piñeros 94, COL). E: *D. sp. nov.* (Piñeros 105, COL). F: Ilustración de un folíolo de *D. carthagenensis* (Dugand, 4072, COL); nótese la venación broquidódroma. Escalas: A-F: 1 mm.

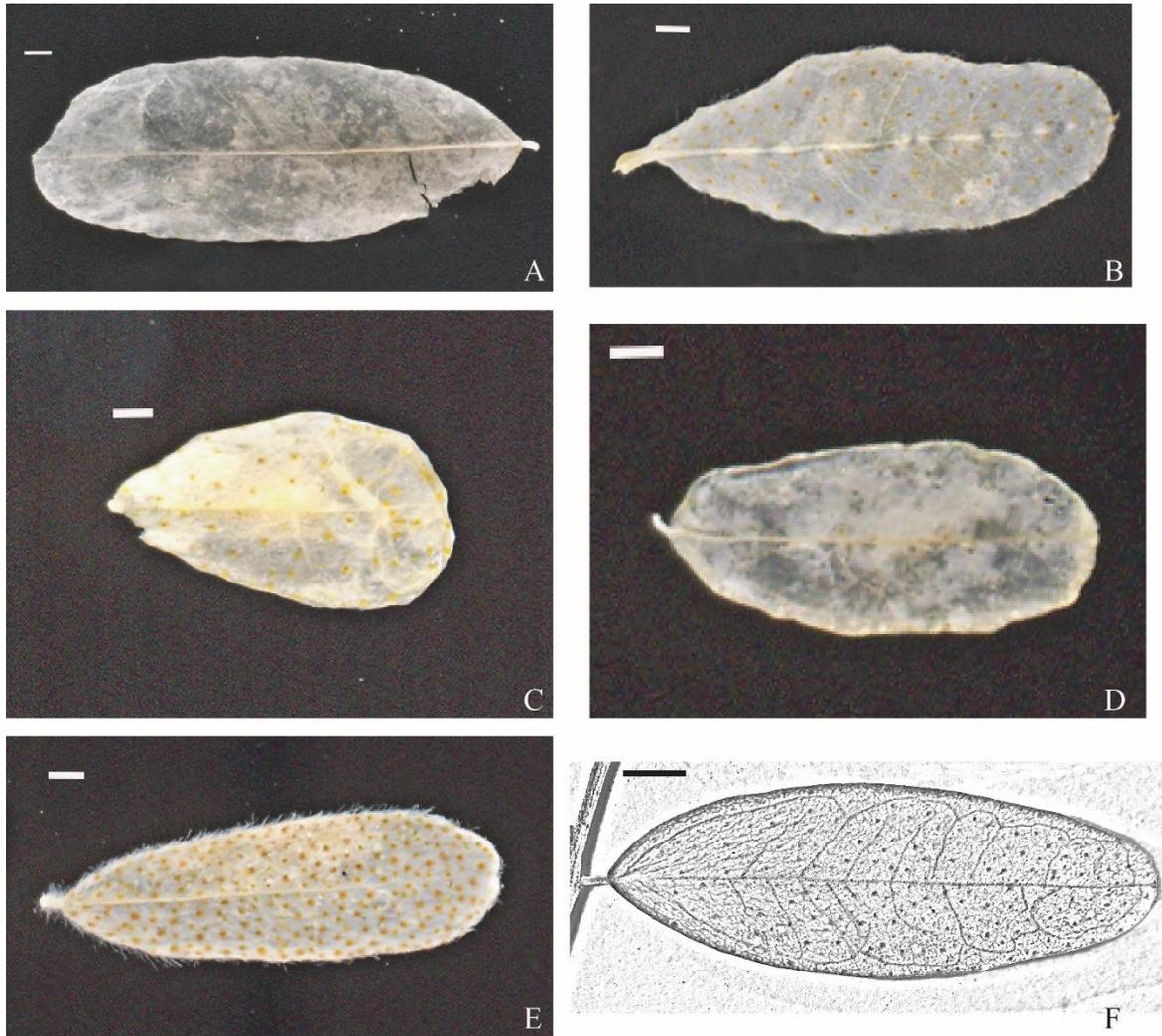
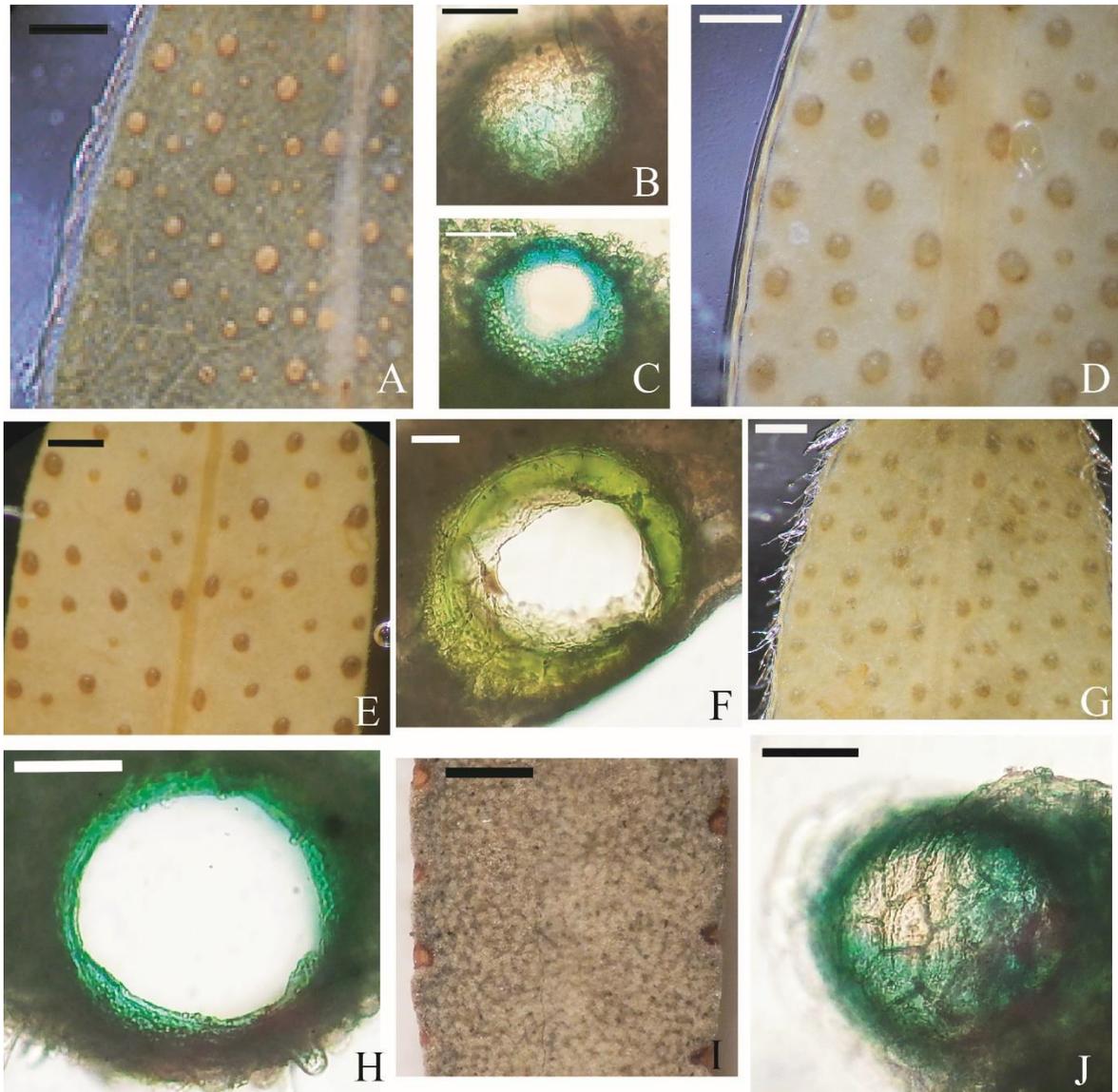


Figura 1-3: Glándulas de las especies colombianas del género *Dalea*. Fotografías en estereomicroscopio (A, D, E, G, I) y microscopio de luz (B, C, F, H, J). A-B: *Dalea carthagenensis* (Dugand 4072, COL). C-D: *Dalea* sp. nov. (Piñeros 105, COL) E-F: *Dalea coerulea* (Piñeros 103, COL); G-H: *Dalea cuatrecasasii* (Piñeros 83, COL); I-J: *Dalea foliolosa* (Piñeros 94, COL). Escalas: A, D, E, G, I= 500 μ m; B, C, F, H, J= 1 μ m.



INFLORESCIENCIAS

Las inflorescencias de las especies colombianas del género *Dalea* son espigas (Fig. 1D). *D. carthagenensis* tiene las espigas de menor tamaño y con menor número de flores que las demás especies del género estudiadas. El desarrollo floral a lo largo de cada espiga ocurre en dirección acrópeta, por lo cual los botones florales en formación se encuentran en la porción distal de la espiga y las flores en post-antesis y frutos en la porción proximal (Fig. 1-4 D). Luego de la antesis las flores pierden los pétalos, por lo que es usual encontrar flores con pétalos en la parte media y distal de la espiga. Las flores de *D. foliolosa* pierden los pétalos más tempranamente que las demás especies, por lo que las espigas sólo mantienen los cálices.

En una misma inflorescencia se pueden encontrar flores de diferentes colores. *Dalea carthagenensis* y *Dalea sp. nov.* tienen flores blancas o moradas oscuro a vinotinto en la misma inflorescencia (Fig. 1-21). Las brácteas son generalmente de color verde, con glándulas notorias; en *D. coerulea* las brácteas son persistentes hasta el desarrollo del fruto; por el contrario, en las demás especies las brácteas son caedizas en diferentes estados de desarrollo de la flor, desde antes de la antesis (p. ej. *D. cuatrecasasii* y *D. foliolosa*) o cuando la flor madura (p. ej. *D. carthagenensis* y *D. sp. nov.*).

FLOR

La morfología floral de los taxones que conforman la tribu Amorpheae varía desde flores no papilionáceas, con un número variable de pétalos o estambres a flores papilionáceas típicas (*sensu* McMahon & Hufford, 2004). Las flores de todas las especies aquí examinadas son típicamente papilionadas (Figs. 11 E, 14 A, 17 A, 20 A y 22 A). Uno de los caracteres diagnósticos en el género *Dalea* es la manera en la que se insertan los pétalos en el hipanto y la columna estaminal. Tanto las alas como la quilla son

epistémonos y se insertan en la columna estaminal, las primeras en un punto más basal que las segundas, mientras que el estandarte, en posición adaxial, se une al borde del hipanto.

El color de la flor varía entre los pétalos epistémonos y el estandarte. En *Dalea coerulea* y *D. cuatrecasasii* los pétalos epistémonos son de color azul o morado y presentan variación de color en el estandarte dependiendo del estado de desarrollo de la flor; en botones florales y flores en antesis temprana, el estandarte es de color blanco en la mitad distal y amarillo punteado en el orificio de la uña, sin embargo, durante la antesis el estandarte adquiere color fucsia o morado.

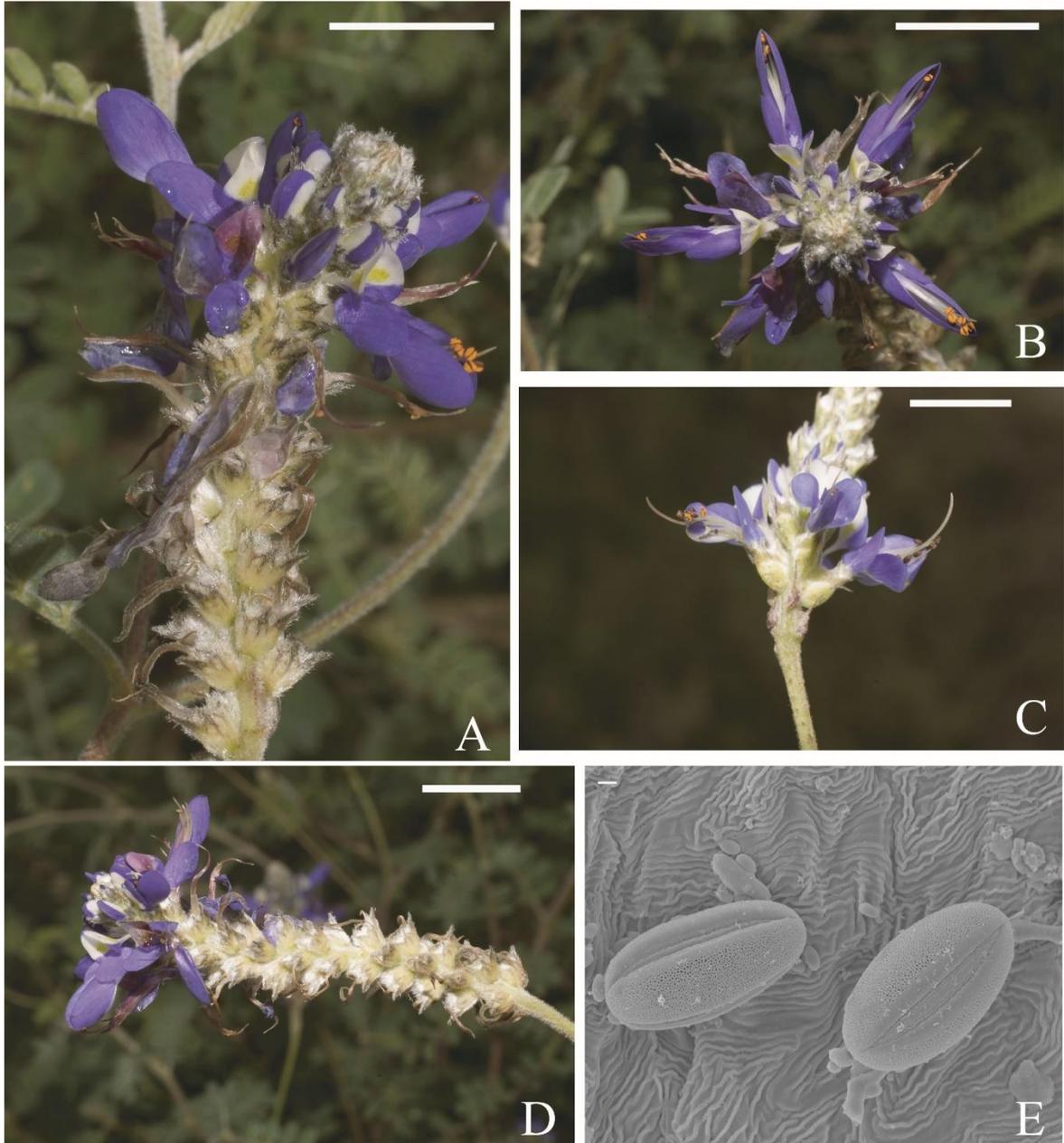
Las flores de *Dalea carthagenensis* pueden ser amarillas, blancas, crema o moradas oscuras. Una variación similar fue observada en *Dalea sp. nov.*, cuyas flores son blancas o vinotinto, pero difieren de las flores de *D. carthagenensis* en el tamaño del estandarte, el cual posee glándulas y escotaduras marginales alrededor de la uña de color amarillo.

Dalea foliolosa posee las flores más pequeñas entre las especies colombianas del género *Dalea*. La quilla mide entre 3.3 y 4.25 mm de largo, mientras que en las demás especies su longitud es mayor a 4.7 mm; en esta especie los pétalos son de color rosado a púrpura y son precozmente deciduos durante la antesis.

Los estambres son diez, monadelfos; los filamentos de los estambres dorsales son ligeramente más largos que los demás estambres (Fig. 1-4). Las anteras son elipsoides, pequeñas, < 1 x 0.6 mm. En conjunto, los diez estambres son fértiles y se curvan ligeramente hacia arriba y sobresalen parcialmente de la quilla durante antesis (Fig. 1-4D). El polen en todas las especies colombianas es de color anaranjado. Los granos de polen son tricolpados, prolado, con exina microreticulada (*sensu* Punt et al. 2007; Fig. 1-4E).

El ovario es viloso en la parte distal y posee glándulas prominentes, como p. ej. *Dalea carthagenensis* y *D. sp. nov*); en *D. foliolosa* el ovario es eglandular. El estilo es de aproximadamente igual longitud que los estambres durante antesis temprana y media, pero se elonga y logra una mayor longitud que los estambres durante antesis tardía (Fig. 1-4C); la porción basal del estilo generalmente es vilosa. El estigma es indiferenciado, punctiforme.

Figura 1-4: *Dalea cuatrecasasii* (Piñeros 79). A: Inflorescencia; nótese las anteras de color anaranjado, y los frutos en la porción proximal de la espiga; B: vista superior de la inflorescencia con flores en antesis; C: vista lateral de la inflorescencia; nótese el estilo elongado durante antesis tardía; D: vista lateral de la inflorescencia; nótese los estambres curvados que sobresalen a los pétalos; E: Polen. Escalas: A-D=1 cm; E=10 μ m.



FRUTO

Los frutos de las especies colombianas del género *Dalea* son lomentos uniseminados con una porción del estilo persistente en la parte apical-lateral (Fig. 1-11). El cáliz es persistente en el fruto, y mantiene los dientes plumosos recurvados, lo cual facilita la exozoocoría ya que los tricomas de los dientes se adhieren fácilmente a algunas superficies. El exocarpo presenta glándulas esquizógenas de anatomía similar a las de los órganos vegetativos. Estas glándulas también pueden tener efectos insecticidas, ya que en otras especies de la tribu Amorpheae, tales como *Amorpha fruticosa*, *Errazurizia rotundata* y *Parryella filifolia*, se ha detectado un compuesto tóxico llamado "amorpha", el cual actúa como insecticida por contacto y por ingestión (Birch et al. 1989).

Las semillas son reniformes y varían de color, desde blanco, crema y amarillo hasta diferentes tonos de café.

MICROMORFOLOGÍA DE LA EPIDERMIS DE LOS PÉTALOS

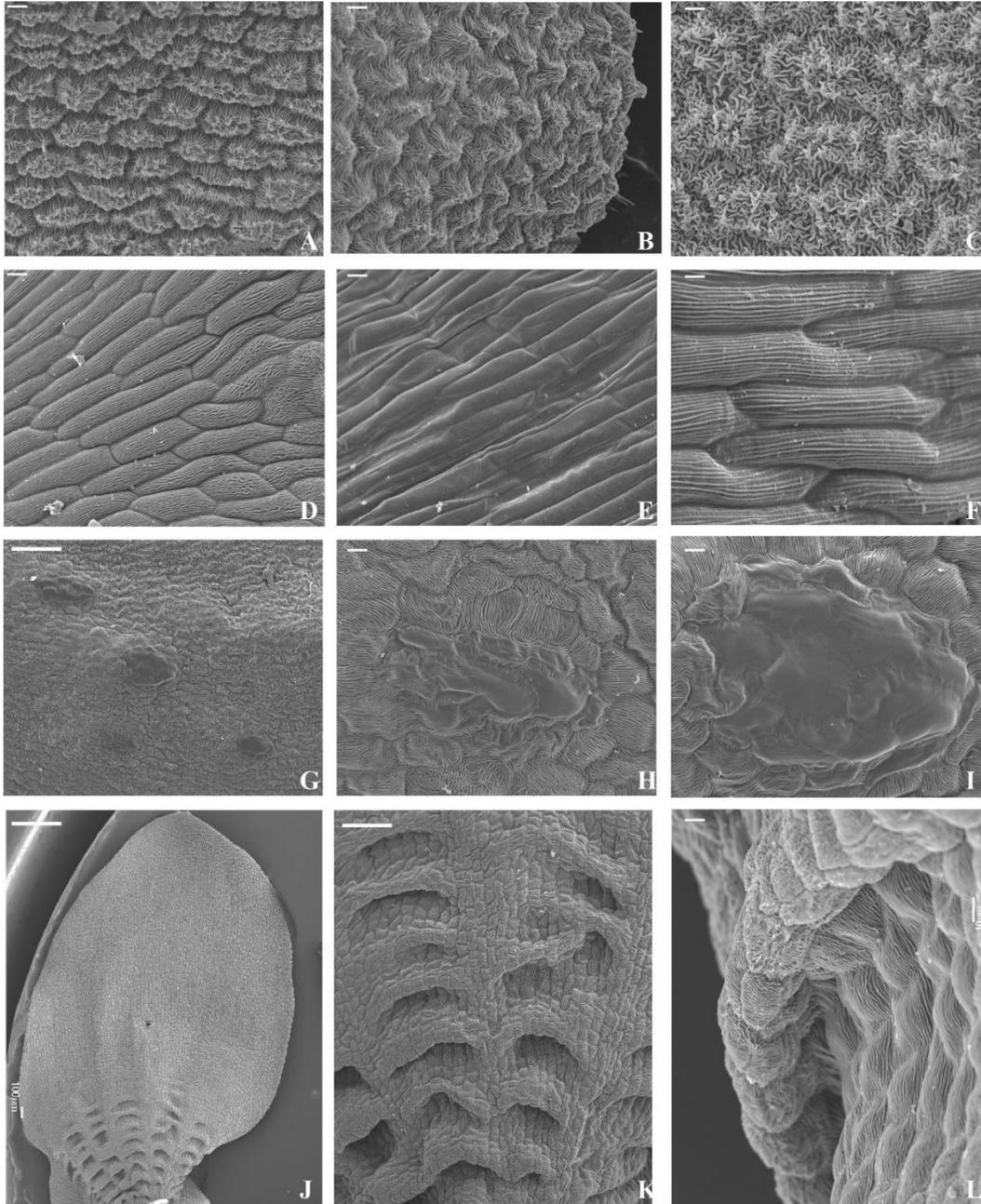
La micromorfología de los pétalos ha sido explorada como posible carácter diagnóstico a nivel de tribus dentro de las Papilionoideae (Ojeda et al. 2009). Se examinaron bajo el microscopio electrónico de barrido las epidermis adaxial y abaxial de las especies colombianas, fin de constatar si los patrones epidérmicos de las especies aquí estudiadas de *Dalea* también poseen la micromorfología epidérmica previamente reportada en otras especies de la tribu Amorpheae por Ojeda et al. (2009). Las especies aquí estudiadas de *Dalea* presentan el mismo tipo de células epidérmicas en cada uno de los pétalos y no se encontró variación entre individuos. La epidermis de las alas, el estandarte y la quilla presentan células tabulares rugosas estriadas (TRS *sensu* Ojeda et al. 2009, Fig. 1-5A- 1-5C) a lo largo de la lámina, tanto en la parte abaxial como en la parte adaxial, aunque las células epidérmicas de la porción basal se elongan considerablemente en sentido longitudinal y son células planas estriadas (TFS *sensu*

Ojeda et al. 2009) en la uña (Fig. 1-5D- 1-5F). La transición entre las células TFS y las células TRS ocurre gradualmente a lo largo de la zona limítrofe entre la uña y la lámina de los pétalos.

Dos caracteres epidérmicos particulares se presentan en la superficie del estandarte y de las alas en todas las especies examinadas. En la epidermis abaxial de la base del estandarte se observan glándulas subepidérmicas de diferentes tamaños, también de tipo esquizógeno (Fig. 1-5G- 1-5I) y similares en estructura a las glándulas foliares. Por su parte, en la porción basal de las alas la superficie abaxial es ondulada y forma hileras longitudinales de cavidades o domacios cuya epidermis está formada por el mismo tipo de célula que el resto de la lámina (Fig. 1-5J- 1-5L). Se desconoce la función de estas cavidades, aunque pueden corresponder a acarodomacios.

De acuerdo a estudios micromorfológicos en los pétalos de miembros de la tribu Amorpheae (e.g. Ojeda et al. 2009), no hay diferenciación en la micromorfología de la epidermis entre pétalos y entre superficie dorsal y ventral; especies como *Apoplanesia paniculata*, *Marina sp.* y *Psorothamnus arborescens* presentan TRS en las dos superficies de todos los pétalos; solo la especie *Dalea leporina* ha sido reportada con micromorfología epidérmica diferente entre la superficie dorsal (conformada por células TRS) y la superficie ventral (conformada por células papilosas cónicas, estriadas, o PCS, *sensu* Ojeda et al, 2009). Nuestras observaciones en especies colombianas de *Dalea* constituyen el primer reporte de ocurrencia de transición de células TRS/TFS a lo largo de la epidermis de un mismo pétalo; una transición similar ha sido previamente reportada en especies del género *Lathyrus* (Ojeda et al. 2009).

Figura 1-5: Micromorfología de la epidermis de los pétalos de *Dalea cuatrecasasii* (Piñeros 80, COL). Microfotografías al Microscopio Electrónico de Barrido. A: Superficie abaxial de la lámina del ala. B: Superficie adaxial de la lámina del ala. C: Detalle de la superficie abaxial de la lámina del ala. D: Superficie abaxial de la uña de la quilla. E: Superficie adaxial de la uña de la quilla. F: Detalle de la superficie abaxial de la uña de la quilla. G-I: Glándulas del estandarte. J: Ala completa, vista Adaxial; K-L: Detalle de las cavidades del ala. Escalas: A, B, D, E, H, I, L= 10 μm ; C, F=20 μm ; G, K= 100 μm ; J= 200 μm .



DESARROLLO FLORAL

La iniciación de los órganos florales de *Dalea* ocurre en dirección abaxial-adaxial, y difiere claramente del desarrollo floral arquetípico en verticilos florales; es decir, las flores no desarrollan sus verticilos en secuencia cáliz>corola>androceo>gineceo. El desarrollo inicia con la formación del sépalo abaxial, seguido por los pétalos que conformarán la quilla y los estambres antesépalos (Fig. 1-6B). Los estambres inician su desarrollo como primordios libres, pero durante la elongación se fusionan de manera postgénita para formar la columna estaminal; el desarrollo continúa en sentido abaxial-adaxial, sin distinción entre el tipo de órgano (pétalos o estambres) (Fig. 1-6C y 1-6D). Finalmente, la iniciación de los estambres antepétalos ocurre casi simultáneamente con la iniciación del gineceo, el cual está reducido a un único carpelo dispuesto con la sutura en posición adaxial (Fig. 1-6E). Los sépalos, los estambres antesépalos y el gineceo inician el proceso de elongación mientras que los estambres antepétalos y los pétalos tardan un poco más en elongarse (Fig. 1-6F.). Los estambres antesépalos inician el proceso de diferenciación entre antera y filamento antes que los antepétalos; una vez este proceso ha terminado en todos los estambres, se forma la columna estaminal.

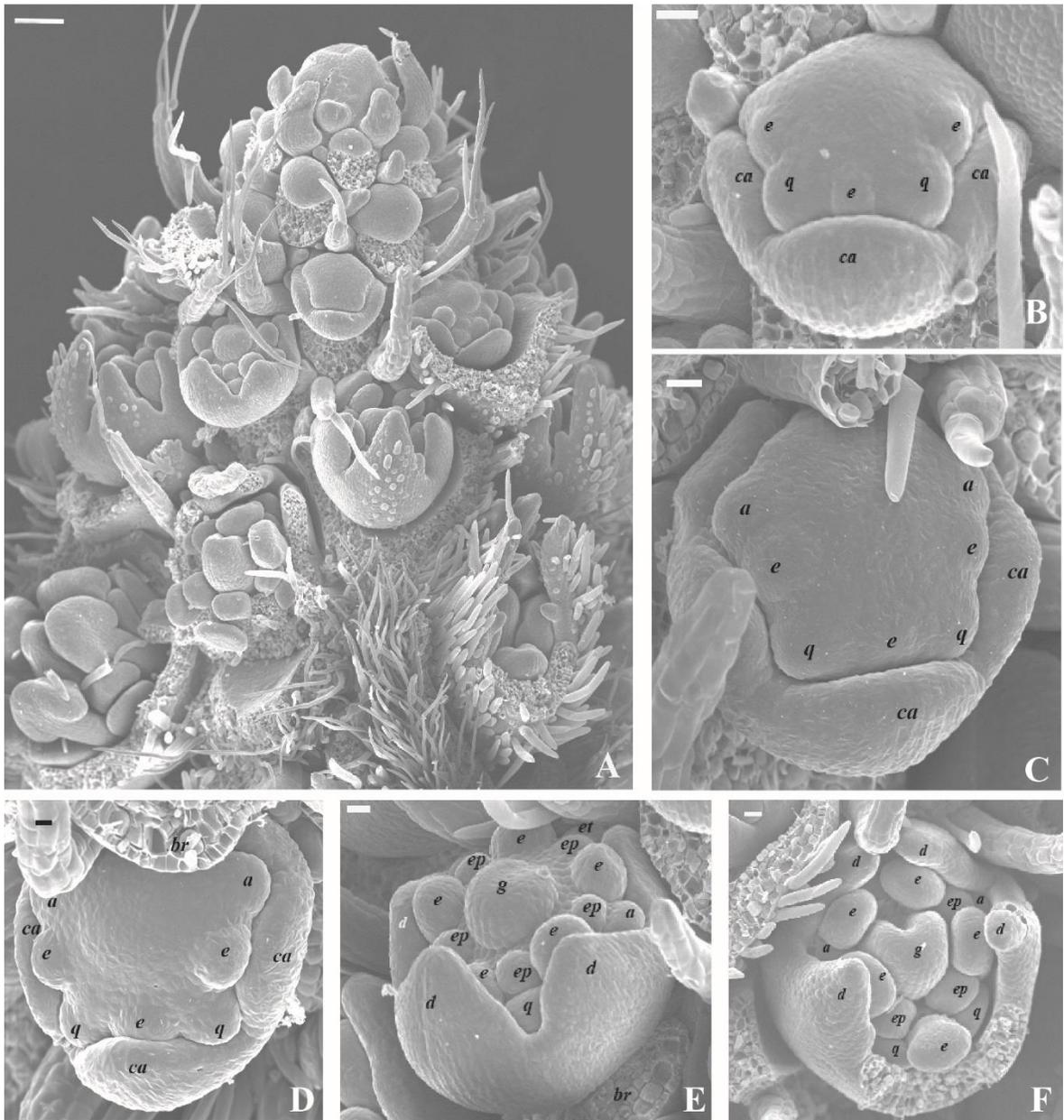
En la mayoría de especies de la subfamilia Papilionoideae estudiadas, el desarrollo ontogenético ocurre empezando por el cáliz, en sentido undireccional abaxial- adaxial; luego, inicia el desarrollo de los pétalos, los estambres antesépalos, los estambres antepétalos, culminando con el desarrollo del gineceo (Tucker, 1987). Sin embargo, nuestro estudio indica que en *Dalea* se presenta una superposición en el desarrollo de los verticilos, fenómeno reportado previamente en especies como *Astragalus caspicus* Bieb., *Genista tinctoria* L., *Medicago truncatula* Gaertn. y *Pisum sativum* L. (Tucker, 1987; Tucker, 1989; Benlloch et al, 2003, Movafeghi et al, 2010).

Estudios previos en la ontogenia floral de otros miembros de las Papilionoideae han detectado seis patrones diferentes en el desarrollo del cáliz: bidireccional, unidireccional, unidireccional modificado, secuencial, tendiente a verticilado y verticilado (Prenner, 2004). El presente estudio indica que el desarrollo del cáliz en *Dalea* corresponde al

patrón unidireccional, similar al que ocurre en las flores de especies como *Kennedia nigricans* Lindl., cuyo sépalo abaxial inicia su desarrollo primero, y es seguido por los dos sépalos laterales y luego los dos sépalos adaxiales (Prenner, 2004).

El desarrollo floral en las especies aquí estudiadas de *Dalea* difiere de los demás taxones estudiados del clado Daleoides, ya que los estambres antesépalos inician su desarrollo antes que el carpelo, el cual empieza su diferenciación una vez se han desarrollado el estambre antepétalo adaxial y los dos laterales. En contraste, estudios en ontogenia floral de otras especies del clado Daleoides (*sensu* McMahon & Hufford, 2004) muestran que la iniciación de los sépalos es unidireccional, comenzando con el sépalo abaxial, seguido por los laterales y finalizando con los adaxiales; tanto los pétalos adaxiales como el gineceo inician su desarrollo simultáneamente, seguidos por los pétalos laterales primero y el adaxial después; los estambres antesépalos adaxiales inician su desarrollo luego de los pétalos, continuando unidireccionalmente hacia la parte adaxial; los últimos órganos en desarrollarse son los estambres antepétalos (McMahon & Hufford, 2002). En especies de cinco estambres como *Dalea candida* Willd. no hay evidencia de primordios de los estambres antepétalos (McMahon & Hufford, 2002).

Figura 1-6: Desarrollo floral de *Dalea cuatrecasasii* (Piñeros 79, COL). Microfotografías al Microscopio Electrónico de Barrido. A: Porción distal de la inflorescencia. B-C: Iniciación en dirección abaxial- adaxial de sépalos, pétalos y estambres antesépalos. D: Iniciación de las alas. E: Iniciación de estambres antesépalos y gineceo. F: Elongación de los órganos florales. a, alas; br, bráctea; ca, cáliz; d, diente del cáliz; e, estambre antesépalo; ep, estambre antepétalo; et, estandarte; g, gineceo; q, quilla. Escalas: A= 100 µm; B-F=20 µm



ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

Las especies de *Dalea* se distribuyen principalmente en ambientes secos a lo largo del continente americano; la mayor riqueza de especies se encuentra en México, seguido de la región Andina de Ecuador, Perú y en norte de Argentina y Chile (Barneby, 1977). La mayor diversidad del género en las regiones templadas y subtropicales de Norte- y Centroamérica, por una parte y de Suramérica por otra, contrasta con el bajo número de especies al sur de Centroamérica y al norte de Suramérica. Este patrón ha sido detectado en otros grupos, y es consistente con distribuciones similares en diversos grupos de angiospermas como parte de la llamada Disjunción Anfitropical ampliamente tratada por autores como Bray (1848), Johnston (1940), Campbell (1944), Constance (1963) y Solbrig (1972), entre otros.

Las especies del género *Dalea* son elementos localmente dominantes en distintos biomas secos en las Américas, lo cual les aporta a estas especies un valor ecológico importante en cuanto a la conservación, el mantenimiento de la artropofauna local y la restauración y preservación de la capa vegetal de estos ecosistemas. Desde el punto de vista ecológico, varios estudios corroboran la importancia de algunas especies para la restauración de ambientes perturbados (Cane, 2006) y otras recientemente han recibido la categorización de la UICN como amenazadas o en peligro (Edwards et al., 2004; Thompson et al., 2006).

Las especies colombianas del género *Dalea* se distribuyen en matorrales secos y subxerofíticos del país. Es común encontrarlas en laderas y al borde de caminos y carreteras. *Dalea carthagenensis* se distribuye de manera alopátrica en los departamentos de Atlántico, Bolívar y Magdalena, al norte del país, y en el departamento de Cundinamarca, al centro del país, a elevaciones por debajo de 1730 m (Fig. 1-7). *Dalea foliolosa* se encuentra en matorrales secos de los departamentos de Boyacá y Santander, y abunda en pastizales y zonas intervenidas en la cuenca del río Chicamocha (Fig. 1-8). *Dalea cuatrecasasii* también se encuentra en los departamentos de Boyacá,

Cundinamarca y Norte de Santander (Fig. 1-7). La especie aquí propuesta como nueva (*Dalea* sp. nov.) se encuentra un poco más al sur del país, en los departamentos de Huila (valles del río Cabrera, Baraya) y Nariño (valle del río Juananbú, Buesaco) (Fig. 1-7). Finalmente, la especie con mayor rango de distribución es *D. coerulea*, la cual se distribuye en Antioquia, y en el sur occidente del país en los departamentos de Cauca, Huila y Nariño (Fig. 1-8).

Las especies del género *Dalea* en Colombia son abundantes localmente, se encuentran en suelos pedregosos, arcillosos o arenosos, en zonas planas o pendientes de hasta 60%, a borde de camino o en áreas de pastizales, potreros o matorrales, generalmente asociadas a cauces de ríos, en suelos bien drenados.

Una comparación de los regímenes climáticos de cinco localidades representativas para las especies de *Dalea* en Colombia indica que los requerimientos de estas especies incluyen precipitaciones menores a 260 mm mensuales y 1300 mm anuales, con régimen de distribución de lluvias bimodal a lo largo del año, a excepción de *Dalea carthagenensis*, cuya localidad tipo tiene un régimen de precipitación monomodal. Las temperaturas de estas localidades oscilan entre los 10°C y los 25°C. Para todas las localidades se observan periodos en los que las precipitaciones mensuales están por debajo de la evapotranspiración; por otro lado, todas las localidades analizadas, a excepción de Túquerres (Nariño), presentan periodos ecosecos de tres a cuatro meses, donde la relación entre precipitación y temperatura es menor a 2 (Figura 9).

De acuerdo a DRYFLOR (2016), las localidades analizadas pertenecen al bioma de Bosque Seco Estacional Neotropical, caracterizado por precipitaciones por debajo de 1800 mm anuales y periodos de 3 a seis meses con lluvias menores a 100 mm. Las áreas de los valles interandinos de Colombia son más similares a los bosques secos de Centro América y el norte de Sur América desde el punto de vista florístico, los cuales tienen los más altos porcentajes de especies exclusivas (luego de los bosques secos costeros de México) (DRYFLOR, 2016; Pennington et al, 2000).

Las regiones áridas y semiáridas de los valles interandinos de Colombia presentan matorrales como tipo fisionómico principal, aunque se presentan algunos tipos de vegetación boscosa, usualmente asociadas a los bordes de arroyos y quebradas. Por ejemplo, en la cuenca alta del río Chicamocha, una de las localidades en la que confluyen *Dalea cuatrecasatii*, *D. coerulea* y *D. foliolosa*, las familias de plantas representativas son Asteraceae, Burseraceae, Euphorbiaceae, Cactaceae, Leguminosae y Poaceae (Albesiano & Rangel, 2006). Esta región se caracteriza por pendientes muy fuertes con predominio de suelos esqueléticos, con profundidad menor a 10 cm o con afloramientos rocosos; también se puede encontrar zonas planas ya sea en terraza o a lo largo de cursos de agua, donde predominan los suelos bien drenados, pedregosos y profundos formados por el río Chicamocha y sus afluentes (Albesiano & Rangel, 2006). Durante la fase de campo del presente estudio a zonas por debajo de 1500 m de altitud en la cuenca baja del río Chicamocha, no fue posible detectar la presencia de *Dalea*, lo cual evidencia que la distribución zonal de *Dalea*, por lo menos a lo largo del Cañón del Chicamocha, parece estar restringida a elevaciones por encima de esta cota.

De manera similar, localidades como el ‘desierto’ de La Tatacoa y alrededores, otra de las localidades donde prospera *Dalea* en Colombia se caracterizan por tener suelos superficiales, erosionados y con afloramientos rocosos (Figueroa & Galeano, 2007). En esta localidad, *Dalea* está asociada a cursos de ríos (Río Cabrera) con suelos pedregosos, arcillosos y bien drenados, y se encuentra entre las cotas 580- 680 m de altitud. Durante el presente estudio, no se encontraron ejemplares de *Dalea* por encima de los 700 m de altitud en esta localidad.

En cuanto a los bosques secos del Caribe colombiano, desde el punto de vista biogeográfico, se combinan elementos tanto del norte como México y el Caribe costero, como de la parte húmeda, occidental del país. Las familias más representativas de la planicie Caribe colombiana son las Leguminosae, las Rubiaceae, las Poaceae, las Malvaceae y las Asteraceae (Cuadros e Idárraga, 2014). Esta región, a diferencia de los valles interandinos, se caracteriza por tener suelos con pendientes bajas, más profundos y arcillosos (vertisoles), aptos para la producción agrícola y ganadera (Malagón, 2003).

Los hábitat en los que prosperan las especies de *Dalea* en Colombia presentan alto grado de perturbación y pérdida de la capa vegetal en suelos bastante pobres. Debido a que las especies de *Dalea* son xerófilas y de rápido crecimiento y propagación, se constituyen como elementos importantes ya que proporcionan abundante materia orgánica, amplia cobertura vegetal y nitrificación del suelo. Existe evidencia de que leguminosas leñosas de desierto y de zonas áridas son elementos cruciales en la fijación de nitrógeno en tales ecosistemas. Por ejemplo, *Dalea spinosa*, un pequeño arbusto de desierto, logra fijar aproximadamente 30% del nitrógeno (Rundel, 1989). Finalmente, es de destacar que ninguna especie de *Dalea* ha sido reportada como nociva, invasora o maleza. Todas estas propiedades permiten el aprovechamiento de las especies del género en procesos de restauración ecológica de suelos degradados en áreas secas de Colombia.

Figura 1-7: Mapa de distribución de tres de las especies del género *Dalea* en Colombia. *Dalea carthagensis*; ● *Dalea cuatrecasasii*; ▲ *Dalea* sp. nov.★

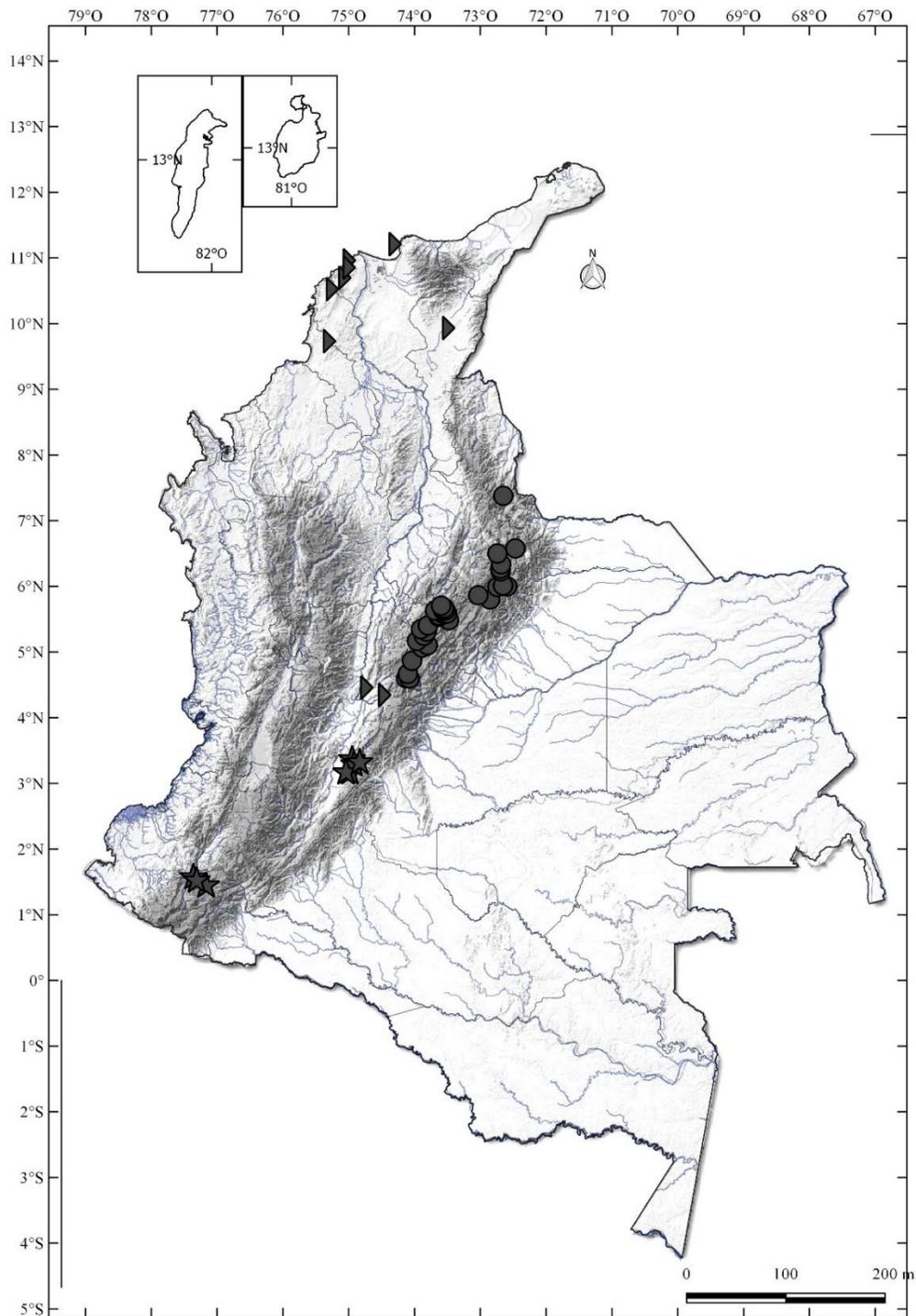


Figura 1-8: Mapas de distribución de dos de las especies del género *Dalea* en Colombia. ▲ *Dalea coerulea*; ■ *Dalea foliolosa*.

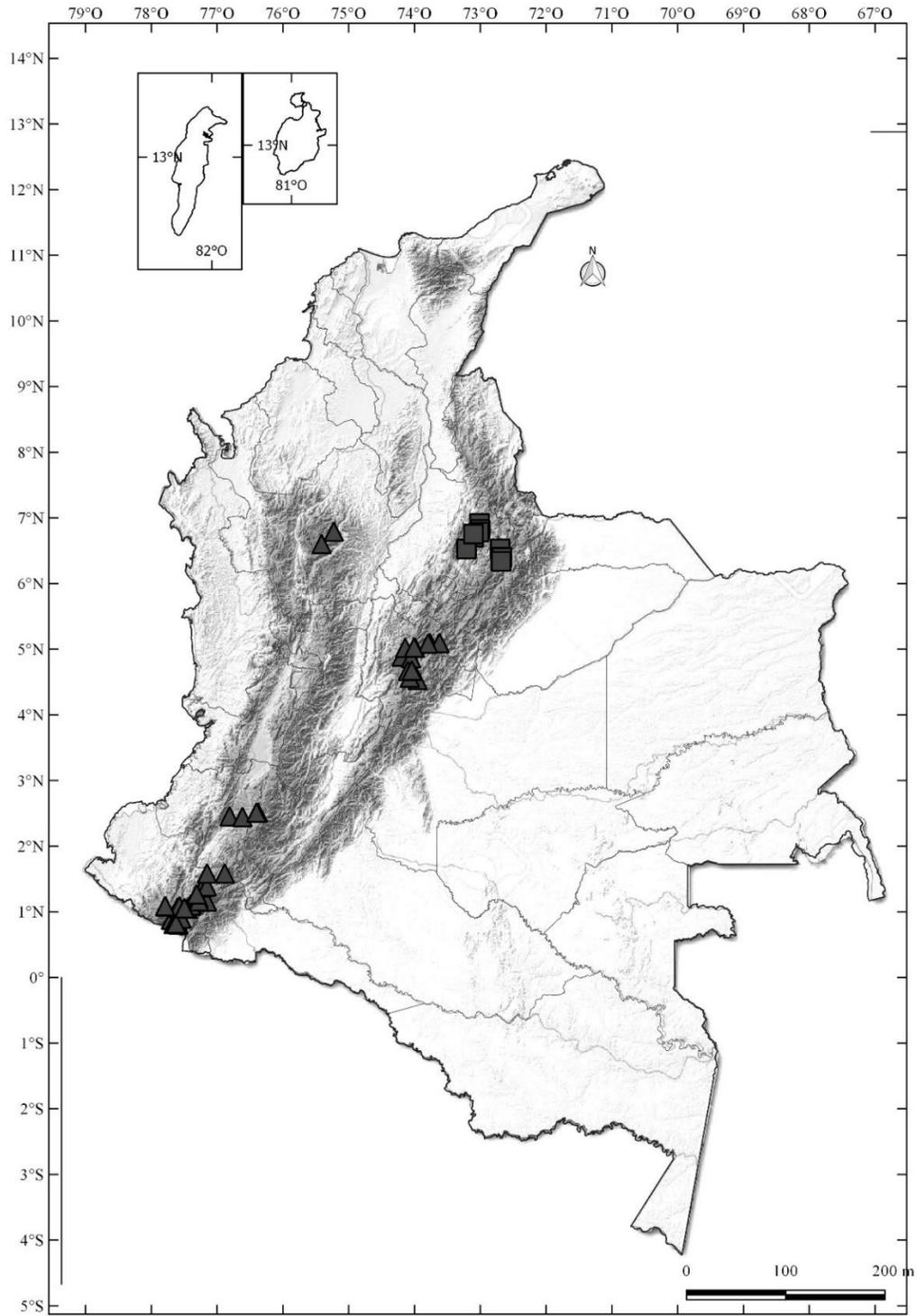


Figura 1-9: Balances hídricos (BH) y diagramas ombrotérmicos (DO) de cinco localidades representativas para las especies colombianas del género *Dalea*. A: BH de Baraya, localidad de *D. sp. nov.* (*Piñeros 100*, COL). B: DO de Baraya; C: BH de Capitanejo, localidad de *D. foliolosa* (*Piñeros 94*, COL). D: DO de Capitanejo; E: BH de Cartagena, localidad de *D. carthagenensis*; F: DO de Baraya; G: BH de Túquerres, localidad de *D. coerulea* (*Piñeros 103*, COL). H: DO de Túquerres; I: BH de Villa de Leyva, localidad de *D. cuatrecasasii* (*Piñeros 79*, COL). J: DO de Villa de Leyva.



***Dalea* como hospedero de *Pilostyles* (Apodanthaceae) en Colombia.**

Varias especies de *Dalea* son hospederas de especies holoparasíticas del género *Pilostyles* (Apodanthaceae) en el Sur de los Estados Unidos, México y el norte de Centro América. *Pilostyles* consta de 12 especies distribuidas en el sur de Estados Unidos, México, Centro- y Sur América, África, Irán, Irak y Australia (González & Pabón-Mora 2014b). Todas las especies parasitan hospederos de la familia Leguminosae. La presencia de *Pilostyles* en linajes distintos de cuatro de las seis subfamilias de Leguminosae (*sensu* LPWJ, 2017) y en 4 continentes, así como la forma de vida holoparasítica evidencia que la relación de parasitismo leguminosas-*Pilostyles* pudo haber estado presente en el ancestro de las leguminosas, el cual data de 56-59 My (Lavin et al. 2005), antes del fraccionamiento de Gondwana. Debido a su condición de holoparásita obligada, es altamente improbable que la distribución actual de *Pilostyles* se deba a eventos de dispersión intercontinental.

Recientemente, *Dalea cuatrecasasii*, distribuída en el altiplano cundiboyacense y el Santander, fue reportada como la única especie de *Dalea* hospedera de *Pilostyles* en Sur América (González & Pabón-Mora 2014a, 2014b). Aunque inicialmente esta asociación por parasitismo obligado fue hallada únicamente en poblaciones de Villa de Leyva y alrededores (Boyacá), durante la realización de trabajo de campo del presente trabajo, se encontraron nuevas poblaciones en Soatá, al norte de Boyacá, y en Nemocón, Cundinamarca.

Los ejemplares de *Dalea* parasitados por *Pilostyles* presentan, como signo inicial de infección, ampollas de color más claro en la parte basal del tallo, los cuales pueden ser confundidas con lenticelas (Fig. 1-10A). A medida que las flores de *Pilostyles* se van desarrollando y emergen rompiendo la corteza de *Dalea*, la peridermis de *Dalea* se rompe en fisuras longitudinales y permite que los botones florales de *Pilostyles* emerjan a la superficie (Fig. 1-10B). Estos botones florales, de color morado oscuro o vinotinto (Fig.

1-10D), se desarrollan completamente en el interior del tallo del hospedero (Fig. 1-10C). El crecimiento de *Pilostyles* a lo largo de los tallos de *Dalea* La ocurre de manera isofásica, y está sincronizada con la elongación de las ramas de *Dalea* (González & Pabón-Mora, 2014a; 2014b).

De las poblaciones estudiadas de *Dalea cuatrecasasii* para el presente estudio, cerca del 30% de los individuos presentaban infección con *Pilostyles boyacensis*; una vez la infección es muy abundante, los individuos de *D. cuatrecasasii* mueren.

Pilostyles boyacensis es la única especie de este género en Suramérica que parasita *Dalea*. las restantes tres especies de *Pilostyles* presentes en Suramérica parasitan especies de leguminosas de los géneros *Inga*, *Mimosa* (Caesalpinioideae), *Bauhinia* (Cercidoideae) y *Berlinia*, *Brachystegia*, *Julbernardia* (Detarioideae), *Adesmia*, *Dioclea*, *Galactia* (Papilionoideae) (González & Pabón-Mora, 2014a). En Colombia, solo existe un registro histórico de la especie *P. blanchetii* (Gardner) R. Br. parasitando una leguminosa mimosoide, probablemente del género *Calliandra* (González & Pabón-Mora, 2014b).

Figura 1-10: *Dalea cuatrecasasii* como hospedero de *Pilostyles boyacensis*. A: Individuo de *D. cuatrecasasii* con abundantes flores de *P. boyacensis*. B-E Diferentes estados de desarrollo de *P. boyacensis* en *Dalea cuatrecasasii*. B-C: Las primeras flores de *Pilostyles* emergiendo del hospedero; D: Flores maduras de *P. boyacensis* sobre el tallo de *D. cuatrecasasii*; E: Frutos de *P. boyacensis* en el tallo de *D. cuatrecasasii*; F: Tallo de *D. cuatrecasasii* infectado (izquierda) y no infectado (derecha); G: Corte transversal de un tallo de *D. cuatrecasasii* infectado; H: Flores de *P. boyacensis* emergiendo del tallo de *Dalea cuatrecasasii*. Escalas: A-F=1 cm; G-H= 5 mm



1.3.2 TRATAMIENTO TAXONÓMICO

Tribu Amorpheae Borris.

Hierbas, arbustos o árboles con células grasas presentes en la epidermis de los tallos, hojas, cáliz ó en algunas zonas de los pétalos, por lo que el follaje es glandular-punteado; pubescencia de tricomas basifijos; óvulos 1-2 (excepcionalmente 3-7); inflorescencia en espiga, racimo o flores capitadas; fruto indehiscente, uniseminado (Barneby, 1977).

Tribu conformada por ocho géneros y 248 especies distribuidas en el continente americano, principalmente en el hemisferio Norte y con mayor abundancia y diversidad en México. Durante la realización del presente trabajo se constató que en Colombia la tribu se encuentra representada únicamente por especies del género *Dalea*.

Género *Dalea*

Dalea Lucanus en Linnaei Opera Varia 244, 1758.

Especie tipo. *Dalea cliffortiana* Willd.

Parosela Cav. Descripción de las Plantas 185–187. 1802. Especie tipo: *Parosela mutabilis* Cav. (= *Dalea obovatifolia* Ortega).

Petalostemon Michx. Flora Boreali-Americana (Michaux) 2: 48–50, pl. 37. 1803.
Especie tipo: *Petalostemon candidus* (Willd.) Michx. (= *Dalea candida* Willd.).

Thornbera Rydb., Journal of the New York Botanical Garden 20(231): 66. 1919.
Especie tipo: *Thornbera albiflora* (A. Gray) Rydb. (= *Dalea albiflora* A.Gray).

Kuhnistera Lam. Encyclopédie Méthodique, Botanique 3(2): 370. 1792. Especie tipo: *Kuhnistera carolinensis* Lam. (= *Dalea pinnata* (J.F.Gmel.) Barneby).

Subarbustos o arbustos hasta de 3 m de altura. **Ramas** delgadas, glabras, vilosas o pilosas cuando jóvenes, ligeramente verrucosas y tallo generalmente lenticelado. **Hojas** pecioladas, con estípulas lineares o triangulares; pecíolo generalmente glandular-punteado; láminas imparipinadas, dimórficas, las proximales generalmente más grandes y con mayor cantidad de folíolos que las distales, alternas, dispuestas helicoidalmente en las ramas, generalmente discoloras (el envés más claro), punteadas, glabras o vilosas, peciólulo de color más claro que la lámina del folíolo, glabro, viloso o con tricomas esparcidos, el folíolo apical generalmente de diferente forma y tamaño que los demás folíolos, ligeramente separado del último par o saliendo del mismo punto, raquis generalmente punteado, glándulas intrapeciolulares dos en la base de los peciólulos (en algunos individuos con más de dos glándulas espiculiformes) o ausentes, glándulas postpeciolulares dos, conspicuas. **Inflorescencias** en espiga, variables en tamaño y número total de flores. **Flores** sésiles, bisexuales, con una bráctea decidua o persistente que envuelve la porción basal del cáliz. **Cáliz** con cinco dientes, el dorsal más largo, con diez costillas que confluyen en la base del cáliz en forma de venación dictiódroma en relieve y con glándulas que varían en cantidad y tamaño. **Corola** papilionácea, de un solo color o con el estandarte de diferente color al resto de los pétalos y generalmente de color variable durante el crecimiento floral; pétalos usualmente con glándulas subapicales; estandarte unido a la base del hipanto, de menor tamaño que los demás pétalos (éstos epistémonos), con glándulas en la región proximal de la lámina, base revoluta y unguiculada, inserto en la parte basal de hipanto; alas unidas a un punto más proximal que la quilla; alas y quilla insertas al tubo estaminal (pétalos epistémonos); alas con cavidades unduladas en la mitad o el tercio proximal de la superficie abaxial, insertas por debajo de la quilla, esta última unida por la margen adaxial de los pétalos. **Estambres** diez; todos fértiles, filamentos unidos en una columna estaminal, porción libre del filamento de tamaño variable, generalmente los dorsales más largos; anteras dorsifijas, de dehiscencia longitudinal, con una glándula apical notoria. **Gineceo** con ovario ovoide y placentación marginal; óvulos dos por gineceo, de los cuales solo uno llega a ser fértil; estilo filiforme estigma indiferenciado. **Fruto** un lomento uniseminado,

obovado, de ápice truncado, con una porción del estilo persistente en la parte terminal-lateral indehiscente, rodeado por el cáliz persistente de dientes plumosos, de color amarillo u ocre, parte apical del fruto viloso, parte basal membranoso. **Semillas** obovadas, con una pequeña rafe dorsal.

Etimología. El nombre del género fue establecido en honor al general norteamericano Samuel Dale.

Composición y distribución. *Dalea*, el género más grande de la tribu Amorphaeae, consta de cerca de 172 especies distribuidas principalmente en ambientes secos de las franjas subtropicales y tropicales del continente americano; la mayor riqueza de especies se encuentra en México, seguida de la región Andina, desde Colombia hasta el Norte de Argentina y Chile. En el presente trabajo se reportan cinco especies para Colombia, las cuales prosperan en matorrales secos de los valles interandinos y las planicies del Caribe, a altitudes entre 0 y 3100 msnm.

CLAVE DE LAS ESPECIES DE *Dalea* EN COLOMBIA

1. Pedúnculo de la inflorescencia < 3 cm de largo. Espigas cortas de 0.6-1.8 cm de largo. Flores con pétalos epistémonos blancos, crema o amarillo, cuando maduran de color morado oscuro o vinotinto. **2**
1. Pedúnculo de la inflorescencia > 3 cm de largo. Espigas de (0.9-)1.3-14.4 cm largo. Flores con pétalos epistémonos rosados, morados o azules. **3**
2. Glándulas intrapeiolulares del raquis ausentes. Brácteas de ápice acuminado. Tubo del cáliz piloso o viloso, costillas cubiertas por denso indumento, membrana intercostal con 3-5 glándulas vesiculares notorias, diente dorsal del cáliz más largo que el tubo del cáliz, ligeramente recurvado. Estandarte > 5 mm de largo; alas insertas a más de 1.32 mm de la base de la columna estaminal ***Dalea sp. nov.***

2. Glándulas intrapeciolulares del raquis dos, pequeñas, en algunos casos espiculiformes. Brácteas de ápice acuminado o caudado. Tubo del cáliz glabro, con tricomas finos y cortos o piloso, cuando glabro o con tricomas finos y cortos con 2-5 glándulas en las membranas intercostales, notorias, vesiculares, de color amarillento, cuando piloso las glándulas de la membrana intercostal pequeñas, enmascaradas en el indumento, diente dorsal del mismo tamaño o más grande que el tubo, erecto. Estandarte < 5 mm de largo; alas insertas a menos de 1.30 mm de la base de la columna estaminal

..... ***Dalea carthagenensis***

3. Envés de los folíolos glabro, con glándulas más grandes en la vena principal y en la margen, que le dan al folíolo una apariencia crenada; peciólulos glabros, de 2.5-4.8(-5.2) mm de largo; ramas jóvenes glabras. Espigas usualmente grisáceas, amarillentas o anaranjadas, terminales. Pétalos prematuramente deciduos, por lo que es usual encontrar inflorescencias solo con cálices, o con pétalos en la parte media o distal; pétalos de color rosado a púrpura, largo total de ala, quilla, estambres y estilo < 5 mm

..... ***Dalea foliolosa***

3. Envés de los folíolos viloso o con tricomas esparcidos, con glándulas de igual tamaño a lo largo de la lámina foliar y margen entera; peciólulos vilosos o pilosos, de menos de 2 mm de largo; ramas jóvenes con tricomas esparcidos, vilosas o pilosas. Espigas conterminales. Pétalos tardíamente deciduos o persistentes, morados a azules; largo total de ala, quilla, estambres y estilo >5 mm. **4**

4. Brácteas persistentes durante la formación del fruto. Raquis de las espigas (15-)17.58-130.56(-144.38) mm de largo. Tubo del cáliz glabro o con tricomas finos y cortos en las costillas, glándulas en las membranas intercostales de color amarillo, brillantes; dientes del cáliz plumosos; costillas del cáliz de color rojizo o amarillo, notorias, en algunos casos con la parte distal de color negro o café oscuro; diente dorsal del cáliz entre 1.3-2(-6.4) veces más largo que el tubo del cáliz; glándula subapical de las alas (0.07-)0.15-0.43 mm de largo; quilla de 6.6-9.5 mm de largo ***Dalea coerulea***

4. Brácteas caedizas durante la anthesis. Raquis de las espigas de (9.22-)15.08-53.66(-69.4) mm de largo. Tubo del cáliz piloso, glándulas de las membranas intercostales cubiertas por el indumento; dientes del cáliz pilosos; costillas recubiertas por el indumento o levemente notorias, de color más oscuro que las membranas intercostales;

diente dorsal del cáliz 0.54 a 1.27 veces más largo que el tubo del cáliz; glándula subapical de las alas ausente o, si presente, de c 0.47 mm de largo; quilla de (7.7-)8.1-11.75(-12.5) mm de largo..... ***Dalea cuatrecasasii***

1. *Dalea carthagenensis* (Jacq.) J.F.Macbr., Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 13, pt. 3: 375. 1943. *Psoralea carthagenensis* Jacq., Enum. Syst. Pl. 27. 1760. *Psoralea enneaphylla* L., Sp. Pl., ed. 2. 2: 1076. 1763. *Dalea enneaphylla* (L.) Willd., Sp. Pl. ed. 3: 1338. 1802. *Parosela carthagenensis* (Jacq.) Killip, J. Wash. Acad. Sci. 26: 359. 1936. *Dalea carthagenensis* subsp. *typica* R.T.Clausen, Bull. Torrey Bot. Club 73(6): 572. 1946. **Holotipo:** Lámina de Plukenet, Phytographia tab. 166, fig. 2. 1691.

Fig. 1-11

Subarbustos o arbustos de 1-2 m de altura. **Ramas** café o rojizas, glabras o vilosas y entonces con indumento grisáceo, usualmente con glándulas de color café oscuro; ramas jóvenes generalmente vilosas con indumento grisáceo, en algunos casos glabras, con glándulas prominentes. **Estípulas** de angosta- a anchamente triangulares o lineares, a veces rojizas y cubiertas de indumento viloso similar al de las ramas, generalmente con una glándula en la base, 1.1-2.52(-3.95) mm de largo. **Hojas** glabras o vilosas, 3.05-4.59(-11.74) cm de largo; pecíolo generalmente punteado, sobre todo hacia los flancos, glabro o viloso, algunas veces sin glándulas, plano o acanalado, 0.15-0.92(-2.22) cm de largo, raquis 1.33-4.73(-7.82) cm de largo, generalmente punteado, o marginal punteado, glabro o viloso, algunas veces sin glándulas, plano o acanalado; glándulas intrapeciolulares dos, pequeñas, en algunos casos espiculiformes, café; glándulas post-peciolulares dos, planas o prominentes, café, oscuras y opacas o claras y brillantes; peciólulos glabros, vilosos o con tricomas esparcidos, 0.52-0.96 mm de largo; folíolos (7-)11-15(-19), haz generalmente glabra o en algunos casos con indumento grisáceo a blanquecino, envés más claro y punteado, glabro, viloso o con tricomas esparcidos, folíolo terminal obovado u oblanceolado, generalmente más grande que los demás folíolos, 6.77-15.46(-20.53) × 4.4-7.3 (-9.1) mm, los demás folíolos más pequeños, elípticos, oblongo-elípticos, elíptico-obovados u ovados, 7.1-13.45(-17.66) × 3.58- 7.54 mm, base generalmente redondeada o convexa, ápice generalmente obtuso, en algunos

casos mucronado y con una glándula apical, emarginado u obcordado (especialmente el terminal). **Espigas** 0.68-1.32 cm de largo, hasta 1.73 cm de diámetro cuando tiene flores en antesis, vilosas, axilares o terminales, raquis de la inflorescencia viloso; pedúnculo viloso, 0.22-1.4(-2.46 en las espigas proximales) cm de largo; brácteas con seis a numerosas glándulas a cada lado de la costilla, ovadas, deciduas durante antesis temprana, 3.45-6 mm de largo base redondeada o truncada, ápice acuminado o caudado, envés viloso, **Cáliz** con costillas notorias o enmascaradas en el indumento, con 2 a 5 glándulas en las membranas intercostales, vesiculares, de color amarillento (en material seco), notorias o cubiertas por el indumento del cáliz, dientes del cáliz plumosos, generalmente con dos lacinias subterminales de 0.15-0.275 mm de largo de color rojizo, una a cada lado de los dientes, erectos, el dorsal más largo, 2.43-4 mm de largo, tubo glabro, con tricomas finos y cortos o piloso, generalmente más corto que el diente dorsal, 2.13-4 mm de largo. **Corola** generalmente blanca, amarilla o morado oscura a vinotinto durante antesis, glabra; estandarte 3.95-4.9 mm de largo, plegado, con glándulas en la base de la lámina, base unguiculada, involuta, uña (0.93-)2-2.45 mm de largo, ensanchada en una lámina deltoide, deltoide-cordada o ligeramente sagitada, 2.75-3.1 × 1.6-3.35 mm, glándula subapical 0.3-1 mm de largo,; alas de 3.6-5.4 mm de largo, uña (0.87-)1.06-1.9 mm, lámina ovada a oblonga, asimétrica, con la base en la porción anterior sagitada y la posterior truncada, 2.73-4.15 × 1.33-2.13 mm, glándula subapical (0.1-)0.3-0.85 mm de largo; quilla 4.7-7.2 mm de largo, obovada u oblonga, uñas (0.67-)1.53-2.45 mm de largo, lámina asimétrica, la base de la lámina en la porción anterior sagitada o cordada y la posterior redondeada, 3.33-5.3 × 1.86- 2.86 mm, glándula subapical amarilla 0.3-1.23 mm de largo. **Estambres** 4.45-7.15 mm de largo; columna estaminal 3.5- 4.85 mm de largo; cicatriz de inserción de la quilla a 1.35-2.12 mm desde la base; cicatriz de inserción de las alas a 0.62-1.3 mm desde la base; porción libre de los filamentos dorsales de (0.65-)1.62-2.56 mm de largo; anteras 0.6-0.95 mm de largo. **Ovario** 1.06-1.96 × 0.8-1.45 mm, con glándulas notorias dispuestas en la parte dorsal y distal, viloso, base membranosa, transparente y glabra; estilo 3.7-7.4 mm de largo, ligeramente viloso en la porción basal; óvulos 0.3-0.9 × 0.25-0.45 mm. **Fruto** 2.5-2.95 × 2.05-2.4 mm, viloso y con glándulas notorias en la parte apical. **Semilla** 1.9-2.55 × 1.75-2.05 mm café brillante.

Etimología. El epíteto hace referencia a la localidad tipo de la especie, Cartagena.

Distribución y hábitat. Se extiende desde el Sur de los Estados Unidos, Centro América, y las Antillas Menores hasta Bolivia. Se encuentra en matorrales cerca a las costas, sobre pendientes, valles y colinas áridas entre 0 y 2760 msnm. En Colombia se distribuye en los departamentos de Atlántico, Bolívar, Cundinamarca y Magdalena. Es localmente abundante y crece en matorrales secos, a orillas de camino, en suelos arenosos o pedregosos, desde el nivel del mar hasta los 1730 m de altitud. Ha sido recolectada con flor entre noviembre y abril.

Nombres vernáculos: “Añil” (*Hno. Elías 1345*).

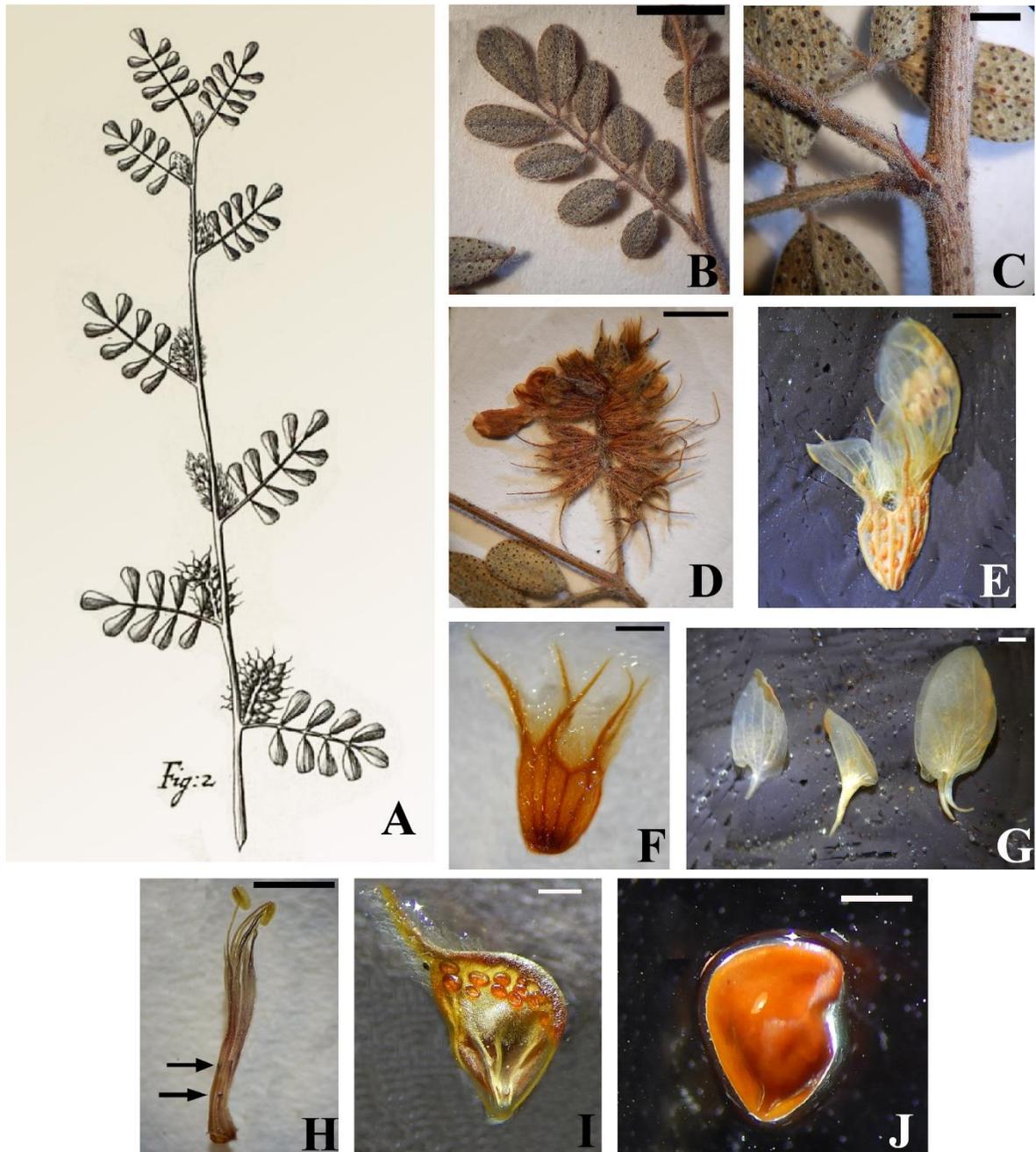
Comentarios. Debido a su amplia distribución, *Dalea carthagenensis* tiene una gran variación morfológica. De las colecciones colombianas, se pueden identificar dos morfotipos diferentes, el primero distribuido en la parte norte del país y caracterizado por las glándulas de las membranas intercostales del cáliz prominentes y el cáliz glabro; el segundo, distribuido en Cundinamarca tiene el cáliz viloso que recubre las glándulas de las membranas intercostales. Estos dos morfotipos fueron considerados por Barneby (1977) como variedades diferentes de *D. carthagenensis*: var. *carthagenensis* y var. *Barbata*. A pesar de las claras diferencias entre los morfotipos, una delimitación de éstos a nivel de especie requiere un estudio de todas las variedades de *D. carthagenensis* reportadas hasta el momento.

Dentro de las especies colombianas, *Dalea carthagenensis* es similar a *Dalea sp.nov.*; sin embargo, *D. carthagenensis* se caracteriza por tener dos glándulas intrapeciolulares del raquis pequeñas, en algunos casos espiculiformes, brácteas de ápice acuminado o caudado, estandarte menor 5 mm de largo, alas insertas a menos de 1.3 mm desde la base de la columna estaminal y las características del cáliz mencionadas en el párrafo anterior; en contraste, *Dalea sp. nov.* carece de glándulas intrapeciolulares en el raquis, las brácteas tienen ápice acuminado, el estandarte es mayor a 5 mm de largo, las alas insertas a más de 1.32 mm desde la base de la columna estaminal y el tubo del cáliz es

piloso o viloso, y posee una membrana intercostal con 3-5 glándulas vesiculares prominentes. Además, la distribución geográfica de *Dalea carthagenensis* en las planicies del Caribe colombiano (Atlántico, Bolívar y Magdalena) y en Cundinamarca, es disyunta con respecto a la de *Dalea sp. nov.* que se distribuye en la región Andina hacia el sur del país (Huila y Nariño).

Material examinado. Atlántico: Cerca de Usiacurí, 50 m, 2 Ene 1949 (fl), *Araque 19At077* (CAUP, COL); Juanmina, en el arroyo, 30 m, 18 Ene 1946 (fl), *Dugand 4072* (COL); Megua, a 20 km de Barranquilla, Dic 1935 (fl), *Hno. Elías 1345* (COL); Repelón, camino hacia la Loma del Polva, 167 m, 17 Dic 2013 (fl), *Muñoz-Acevedo UN-180* (COL).
Bolívar: Los Volcanes, near Turbaco, 200-300 m, 12 Nov 1926 (fl), *Killip 14448* (NYBG); Alrededores de Corozal, Palmito, 20 Dic 1962 (fl), *Romero-Castañeda 9362* (COL).
Cundinamarca: Tocaima, Dic 1932 (fl), *Pérez-Arbeláez 2174* (COL); Anolaima, Ene 1935 (fl), *Pérez-Arbeláez 2334* (COL); alrededores de Fusagasugá, 1720 m, 20 Dic 1962 (fl), *Saravia 2013* (COL); Fusagasugá, 1728 m, Abr 1963 (fl), *Saravia 2461* (COL).
Magdalena: Carretera entre Codazzi y la Paz, 100 m, 23 Nov 1943 (fl), *Haught 3869* (COL); Santa Marta "Estados Unidos de Colombia", 500 ft, 1898 a 1901 (fl), *Smith 2041* (COL).

Figura 1-11: *Dalea carthagenensis*. A: Tipo, Lámina de Plukenet, Phytographia tab. 166, fig. 2. 1691 (<http://www.nhm.ac.uk/our-science/collections/botany-collections.html>); B: Hoja; C: Estípula; D: Inflorescencia; E: Flor, vista lateral; F: Cáliz; G: Pétalos, de izquierda a derecha: ala, estandarte y quilla; H. Columna estaminal; nótese los niveles de inserción de los pétalos de la quilla (flecha superior) de las alas (flecha inferior); I: Fruto; nótese las glándulas en la región distal del ovario; J: Semilla. Escalas: B, D = 1 cm; C= 2 mm; E-J= 1 mm.



2. *Dalea coerulea* (L.f.) Schinz & Thell., Mém. Soc. Sci. Nat. Neuchâtel 5(2): 370. 1913. *Galega coerulea* L.f., Suppl. Pl. 335. 1781[1782]. *Tephrosia coerulea* (L. f.) Pers., Syn. Pl. 2(2): 329. 1807. *Dalea mutisii* Kunth, Mimoses 161. t. 47. 1819. *Parosela coerulea* (L.f.) J.F.Macbr., Contr. Gray Herb. 65: 23. 1922. **Neotipo:** Sin localidad, *Humboldt & Bonpland*, sn (P [P00659953]), aquí propuesto.

Dalea astragalina Kunth, Nov. Gen. Sp. Pl. 6: 484. 1823. *Parosela astragalina* (Kunth) J.F. Macbr. Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 4(5): 109. 1927. **Tipo:** Colombia. Puracé, *Humboldt & Bonpland* 2012 (Holotipo P [P00659952])

Figs. 1-12 a 1-14

Subarbustos o arbustos de 0.5-3(-4) m de altura. **Ramas** café o rojizas, glabras o vilosas y entonces con indumento pardo-grisáceo, frecuentemente con glándulas de color rojizo o café oscuro, ramas proximales menor cantidad de glándulas; ramas jóvenes con tricomas esparcidos, vilosas o pilosas, indumento grisáceo o pardo, con glándulas prominentes. **Estípulas** lineares o angostamente triangulares, rojizas o verdes, vilosas o con tricomas esparcidos, (1.36-)1.7-4.85(-5.72) mm de largo. **Hojas** glabras, vilosas o con tricomas esparcidos, 2.56-10.05(-10.70) cm de largo; pecíolo generalmente marginal-punteado con tricomas esparcidos o viloso, algunas veces sin glándulas, acanalado o plano, (0.46-)0.57-1.8(-2.02) cm de largo; raquis (1.07-)1.92-6.47(-7.98) cm de largo, generalmente marginal-punteado con tricomas esparcidos o viloso, algunas veces sin glándulas, acanalado o plano; glándulas intrapeciolulares ausentes, dos o numerosas, generalmente espiculiformes, algunas veces planas, rojizas o café oscuras; glándulas post-peciolulares ausentes o pareadas y entonces pequeñas, café, oscuras y opacas o claras y brillantes; peciólulos vilosos o pilosos, 0.33-1.28(-1.94) mm de largo, folíolos (9-) 11-23, haz glabra, envés punteado, viloso o con tricomas esparcidos, folíolo terminal obovado, generalmente de menor tamaño que los demás, (4.5-)5.64-16.28 × 2.46-6.3 mm, los demás folíolos obovados, oblongos u oblongo-elípticos, (5.79-)6.4-19.63(-21.26) × (1.88-)2.3-7.56 mm, base cuneada, ápice obtuso o en algunos casos mucronado y con una glándula apical. **Espigas** vilosas, terminales, raquis de la inflorescencia (1.5-)1.75-

13.05(-14.43) mm de largo, hasta 2.51 cm de diámetro cuando tienen flores en antesis, viloso; pedúnculo viloso, 1.03-8.22(-10.77) cm de largo; brácteas con glándulas ausentes o numerosas, ovadas, base redondeada o truncada, ápice acuminado o caudado, vilosas, persistentes en el fruto, (3.6-)4.05-9.8 mm de largo. **Cáliz** con costillas de color rojizo o amarillo, notorias, en algunos casos con la parte distal de color negro o café oscuro, con 1 a 7 glándulas en las membranas intercostales de color amarillo, brillantes, dientes del cáliz plumosos con dos lacinias subterminales de 0.22-0.72(-0.83) mm de largo de color rojizo, una a cada lado de los dientes, erectos, el dorsal más largo, 2.4-5.6 mm de largo, tubo glabro o con tricomas finos y cortos en las costillas, entre 1.3 y 2(-6.4) veces más corto que el diente dorsal, 0.37-3 mm de largo. **Corola** con los pétalos epistémonos de color azul profundo a morado, el estandarte de color blanco o fucsia, con la parte basal de la lámina de color amarillo; estandarte (3.05-)4.9-7.3 mm de largo, plegado, uña (1.3-)1.7-3.7(-4.05) mm de largo, lámina deltoide, deltoide cordada, reniforme o sagitada, con glándulas amarillas en la base, 2.25-3.65(-4.4) × 3.33-5.6(-7.2) mm, glándula subapical 0.15-0.525(-0.9) mm de largo; alas 6.6-9.5 mm de largo, lámina oblonga u ovada, en algunos casos rómbica, asimétrica, con la base en la porción anterior sagitada y la posterior redondeada o truncada, 3.6-6.2 × 1.9-3.7 mm, uña 1.85-2.86 mm de largo, glándula subapical generalmente ausente, cuando presente (0.07-)0.15-0.43 mm de largo; quilla 6.6-9.5 mm de largo, uña 2.45-3.6 mm de largo, lámina oblonga u oblongo-obovada, asimétrica, la base con la porción anterior sagitada y la posterior truncada, 4.35-6.4(-7.1) × 2.55-4 mm, glándula subapical 0.2-0.72 (1) mm de largo. **Estambres** 6.65-10.86 mm de largo; columna estaminal de 4.7- 7.8 (8.4) mm de largo; cicatriz de inserción de la quilla a 1.2- 2.83 mm desde la base; cicatriz de inserción de las alas a 0.6- 2 mm desde la base; porción libre de los filamentos dorsales de 1.55-3.06 (3.3) mm de largo; anteras de 0.4- 0.75 (0.85) mm de largo. **Ovario** 1.23-2.25 × 0.66-1.23 mm, con o sin glándulas, viloso o pilosuloso en la porción distal, base membranosa, glabra; estilo 5.6-9.5(-10.4) mm de largo, viloso en la porción basal; óvulos de (0.3-)0.45-0.93 × 0.27-0.6 mm. **Fruto** (1.93-)2.55-2.8 × 1.93-2.85(-3.2) mm, viloso en la parte apical, con glándulas notorias. **Semilla** 1.5-2.4 × 1.56-2.07 mm, color crema a café, brillante.

Etimología. El epíteto hace referencia al color azul cerúleo de los pétalos epistémonos de las flores.

Distribución y hábitat. Se encuentra en Colombia, Ecuador y Perú. Prospera en laderas, peñascos o taludes de cañones y en pastizales entre 1500-3200 msnm. En Colombia se distribuye en los departamentos de Antioquia, Cauca, Cundinamarca y Nariño. Crece en zonas secas de los valles interandinos y en subpáramo, en área de pendientes pronunciadas y taludes, áreas abiertas, potreros, pastizales y lugares perturbados, sobre suelos arcillosos o arenosos, desde 1760 hasta 3100 m de altitud. Florece y fructifica durante todo el año.

Nombres vernáculos: “Chiripique, Unca” (*Duque 3048*); “Pispura” (*García-Barriga 13062*; *Idrobo 51*; *Knoth 3378*; *Mora 751*; *Piñeros 103*).

Comentarios. El protólogo de *Dalea coerulea*, originalmente publicada por L.f. en 1781 como *Galega coerulea*, hace referencia al tipo nomenclatural como “Habitat in America meridionali-Mutis”. Posteriormente, subsecuentes autores (e.g. Persoon, 1807; Kunth, 1819, Schinz & Thell, 1913; Macbride, 1922) hacen referencia al mismo ejemplar tipo para *Tephrosia coerulea* y *Dalea mutisi* y *Dalea coerulea* y *Parosela coerulea* respectivamente. Sin embargo, en la actualidad no se conoce dicho ejemplar ni el herbario en el cuál fue depositado. Barneby (1977) señaló que no observó el material tipo, pero que se acepta la identidad desde la obra de Kunth. El material tipo fue buscado en el herbario Mutis del Real Jardín Botánico de Madrid; sin embargo, el único ejemplar de *Dalea* ([MA666305]), marcado con la etiqueta “Plantae Expeditionis Botanicae Mutisii Vice Regni Novae-Granatae. 1783-1808; *Parosela coerulea*; Num:678” no corresponde a *Dalea coerulea*, debido a la longitud del diente dorsal del cáliz no es mayor al tubo del cáliz; además, la inflorescencia es mucho menos densiflora y las flores son pediceladas. También se observaron las láminas de Mutis, de las cuales tan solo de una de las cuales corresponde inequívocamente a *D. coerulea* (Fig 1-23); las demás láminas de la Iconografía Mutisiana corresponden a *Dalea carthagenensis* y una de ellas es de difícil determinación debido a que no se puede observar los detalles de los caracteres diagnósticos de *D. coerulea*. A pesar que este material corresponde al colector del

protólogo de *Galega coerulea*, es improbable que L.f. haya tenido acceso a las láminas para realizar la descripción de la especie, ya que estas fueron publicadas posteriormente (Bernal & Jiménez, 2008). Por lo anterior, se propone el ejemplar de Humboldt y Bonpland, marcado con la etiqueta “Herbier Humboldt & Bonpland- Amérique Equatoriale. *Dalea mutisii*- *Galega coerulea*” depositado en el herbario de París [P00659953] como neotipo de la especie *D. coerulea*, ya que es el material más antiguo y completo conocido, a que posee una identificación manuscrita como *Galega coerulea* en una etiqueta original, y a que probablemente fue examinado por Kunth en el momento de la descripción de la especie *D. mutisii*, sinónimo nomenclatural de *D. coerulea*.

Dalea coerulea es similar a *D. cuatrecasasii*, de la cual difiere por la presencia de los siguientes rasgos: brácteas persistentes hasta la formación del fruto; raquis de las inflorescencias más largo; tubo del cáliz glabro o con tricomas finos y cortos en las costillas, con glándulas en las membranas intercostales de color amarillo, brillantes; dientes del cáliz plumosos; costillas del cáliz de color rojizo o amarillo, notorias, en algunos casos con la parte distal de color negro o café oscuro; diente dorsal del cáliz entre 1.3-2 (6.4) veces más largo que el tubo del cáliz; glándula subapical de las alas presentes y más grandes; y quilla generalmente más corta. En contraste, *D. cuatrecasasii* presenta brácteas caedizas durante la antesis, raquis de las espigas generalmente más cortas, tubo del cáliz piloso, las glándulas de las membranas intercostales enmascaradas por el indumento; dientes del cáliz pilosos, costillas recubiertas por el indumento o levemente notorias, de color más oscuro que las membranas intercostales; diente dorsal del cáliz 0.54 a 1.27 veces más largo que el tubo del cáliz; glándula subapical de las alas ausente o, si presente, de menor tamaño y pétalos constitutivos de la quilla generalmente más largos.

Material examinado. Antioquia: Meseta a 1 km al sur de Hoyo Rico, 2600 m, 26 Sep 1948 (fl), *Barkley 18A175* (COL); salto de Guadalupe, 27 Nov 1940 (fl), *Hno. Daniel 2637* (COL). **Cauca:** Cordillera Central, valle del río Cofre, entre San Pedro y Totoró, 2750-2850 m, 14 Oct 1961 (fl), *Cuatrecasas 26485* (COL); Cordillera Central, vicinity of confluence of Río Vinagre and Río Puracé, 3 km w by n of Puracé, 14 km e by s of

Popayan, 2400- 2500 m, 14 Mar 1943 (fl), *Fosberg 20286* (NY); El Tambo, Cordillera Occidental, vertiente oriental; corregimiento de Chapa, Ciruelar, 2000 m, Ago 1949 (fl), *Idrobo 51* (COL); Cordillera Central, Coconuco to Popayan, near Río Cauca, 2000- 2500 m, 18 Jun 1922 (fl), *Killip 6881* (NY); On open hash formation above Popayan, 1700- 2500 m, sin fecha (fl), *Lehmann 5957* (NY); Totoró, alrededores de la cabecera municipal, 2570 m, 15 Jul 2005 (fl), *López 18* (CAUP); vía Totoró- Inzá, cuenca del río Cofre, 2748 m, 9 Sep 2017 (fl), *Piñeros 101* (COL); Buesaco, corregimiento de San Antonio, vereda Alto Tongosoy, Reserva Natural Privada Charmolán, 2200- 2400 m, 7 Jul 2005 (fl), *Ramírez 17882* (CAUP); ad pag. El Tambo, Las Casitas, 1900 m, 26 Ene 1936 (fl), *Sneidern 589* (NY); Tierradentro, municipio de Páez-Belalcazar, resguardo de Vitnicó, vía El Cabuyo-Lame, 2356 m, 18 Oct 2011 (fl), *Velasco 40* (CAUP, COL); Popayán, 1760 m, Feb 1948 (fl), *Yepes-Agredo 124* (COL); Popayán, Oct 1948 (fl), *Yepes 2014* (CAUP).

Cundinamarca: Susumuco- in decliv. orient. andinum bogotensimus- nov. gr., 01 Ene 1876 (fl), *André 683* (NY); Sabana of Bogotá, 2600 m, Oct 1910 (fl), *Bro. Ariste Joseph A169* (NY); Machetá, vereda Quebradahonda, cerca de la escuela veredal, 20 Ene 2017 (fl), *Cely 1* (COL); Chía, 2750 m, sin fecha (fl), *Cortés 914-SC* (COL); macizo de Bogotá, quebrada de Chicó, 2640-2670 m, 25 May 1939 (fl), *Cuatrecasas 5081* (COL); Bogotá, Parque de la Independencia, 2620 m, 1946 (fl), *Duque 3048* (COL); Suesca- Nemocón, vereda río Checua, hacienda Supata, 2600-2800 m, 7 Jul 2000 (fl), *Fernández-Alonso 18958* (COL); municipios de El Rosal, Subachoque y La Pradera, 2600- 2900 m, 11 Sep 2005 (fl), *Fernández-Alonso 23670* (COL); Bogotá, Subachoque- El Rosal, Dic 2005 (fl), *Fernández-Alonso 24268* (COL); Cordillera Oriental, vertiente occidental, páramo de Cruz Verde, camino hacia Choachí, 2900- 3000 m, 8 Oct 1942 (fl), *Gutiérrez 375* (COL); cañón del río Bogotá, entre Santa Rosita y Suesca, 8 Oct 1999 (fl), *van der Hammen 7227* (COL); Zipaquirá, 2100 m, 20 Ago 1947 (fl), *Haught 6096* (COL); Subachoque, cerros al noroccidente de la Pradera, cerca de las cascadas del río Subachoque, 2850 m, 3 Jul 2005 (fl), *Hernández 1572* (COL); Bogotá, 22 Nov 1852 (fl), *Holton 957* (NY); bosque del Chicó, 30 Ene 1962 (fl), *López 17* (COL); Municipio de Santa Fe de Bogotá, 2640 m, 1979 (fl), *Mahecha 1581* (UDBC); Bogotá, Ciudad Bolivar, vereda Pasquilla, 3009 m, 17 Mar 2013 (fl), *Mendoza 18152* (UDBC); kilómetro 12 via Machetá, vereda Quebrada Honda, cerro Cruz Grande, 2482 m, 12 Ene 2005 (fl), *Moreno 1* (UDBC); Bogotá, Southwest of Las Cruces, 2200-2800 m, 24 Sep 1917 (fl), *Penell 2184* (NY); Bogotá, Jardín Botánico de Bogotá, zona subxerofítica, 2554 m, 30 Ago 2017 (fl), *Piñeros 98*

(COL); sin localidad, 18 Dic 1963 (fl), *Saravia 3483* (COL); alrededores de Bogotá, quebrada de El Chicó, 2650 m, 4 Mar 1947 (fl), *Schneider 235* (COL); alrededores de Bogotá, El Chicó, 2700 m, 3 May 1947 (fl), *Schneider 293* (COL); Provincia de Bogotá et Tunja, Plateau de Bogota et Tunja, 2700 m, 1851-1857 (fl), *Triana s.n.* (NY), Bogotá, cerca de San Cristóbal, en el camino a Choachí, 2900 m, 1943 (fl), *Uribe 507* (COL); Usaquén, a orilla de los caminos, 2600 m, 28 Jul 1945 (fl), *Uribe 1004* (COL). **Nariño:** Ipiales, carretera cerca al Santuario de Las Lajas y la Villa de las Lajas, cerca al río Guaítara, 29 Jul 1956 (fl), *Barclay 260* (COL); Imués, El Pedregal, 2000 m, 10 Jun 1980 (fl), *Benavides 2265* (PSO); población de Buesaco, 1900 m, 15 Nov 1983 (fl), *Benavides 3594* (PSO); Imués, corregimiento del Pedregal, puente del Guaítara, 1800 m, 16 Abr 1986 (fl), *Benavides 6447* (PSO); Mallama, cercanías de la Nariz del Diablo, 2400 m, 3 Abr 1988 (fl), *Benavides 9487* (PSO); Sector los Arrayanes, humedal La Chorrera, km 7 vía a Ospina, 2860 m, 1 Abr 2015 (fl), *Chamorro 13* (CAUP); La Unión, cerro La Jacoba, 1990- 2400 m, 31 Jul 1977 (fl), *Díaz-P. 929* (COL); km 15 carretera a la laguna de La Cocha, 2700 m, 24 May 1989 (fl), *García 100* (COL); carretera a Ipiales, de Túquerres a Ipiales, 2950- 3100 m, 28 Jul 1948 (fl), *García-Barriga 13062* (COL); Pasto, 4 Ene 1940 (fl), *Garganta 55* (COL); Ipiales, vereda Zaguán, saliendo para Las Lajas, 26 Ago 2006 (fl), *González-Mina Cenivam-112* (COL); Pasto, carretera de entrada a la Granja de Botana, 2990 m, 6 Oct 1966 (fl), *Guzmán 371* (PSO); Pasto, camino entre el CIAB y El Campanero, 2800 m, 7 Abr 1972 (fl), *Hernández 53A* (PSO); Pasto, granja de R. Espinosa, 2600 m, 4 Abr 1951 (fl), *Knoth 3378* (COL); Pasto, hacia Ipiales, 2800 m, 8 Sep 1975 (fl), *López 3771* (COL); camino de Túquerres a la Chorrera, 2000-3000 m, 20 Ago 1959 (fl), *Mora 751* (COL); laderas del volcán Ánimas, hacia El Troje, 2300- 2600 m, 22 May 2004 (fl), *Perdomo 667* (CAUP); La Unión, cerro La Jacoba, 2300 m, 31 Jul 1977 (fl), *Pinto 1762* (COL, PSO); Carretera Túquerres-Ospina, 2892 m, 10 Sep 2017 (fl, fr), *Piñeros 102* (COL); Ospina, primer desvío a la derecha entre la vía Túquerres-Ospina, 2806 m, 10 Sep 2017 (fl, fr), *Piñeros 103* (COL); Pasto, desvío hacia la granja Experimental de la Universidad de Nariño "Botana", desde la vía hacia Catambuco, 2788 m, 12 Sep 2017 (fl, fr), *Piñeros 106* (COL); aproximadamente 300 m antes del puente de Rumichaca, vía Ipiales-Tulcán (Ecuador), 2829 m, 13 Sep 2017 (fl, fr), *Piñeros 108* (COL); Ipiales, Calle primera Este, vía hacia el puente Rumichaca, 2873 m, 13 Sep 2017 (fl, fr), *Piñeros 107* (COL); Pasto, huertas de la población, 2536 m, 18 Abr 1986 (fl), *Ramírez 488* (PSO); Tangua, vereda Tapialquer Alto, 2600- 2750 m, 4 Jul 1993 (fl), *Ramírez 5478* (PSO); Mallama, corregimiento de El Guabo, La Calera, 2500 m, 13 Abr

1989 (fl), *Rosero 198* (COL); Provincia de Pasto, 2500 m, 1851-1857 (fl), *Triana s.n.* (NY); Pasto, vereda de Briceño Alto, 2500 m, sin fecha (fl), *Solarte s.n.* (PSO); carretera Pasto-Túquerres, 1820- 2600 m, 30 nov 1962 (fl), *Saravia 1818* (COL); región de Pedregal, autopista Pasto-Túquerres, sur de Yacuanquer, 2 Jun 1946 (fl), *Schultes 7871* (COL); Yacuanquer, 2550 m, 26 Jul 1965 (fl), *Uribe 5286* (COL, PSO); puente sobre el río Guaítara, carretera entre Pasto e Ipiales, 1800 m, 9 Ago 1965 (fl), *Uribe 5354* (COL).
Santander: Eastern Cordillera, Between California and Vetas, 2500 m, 15-22 Ene 1927 (fl), *Killip 18007* (NY).

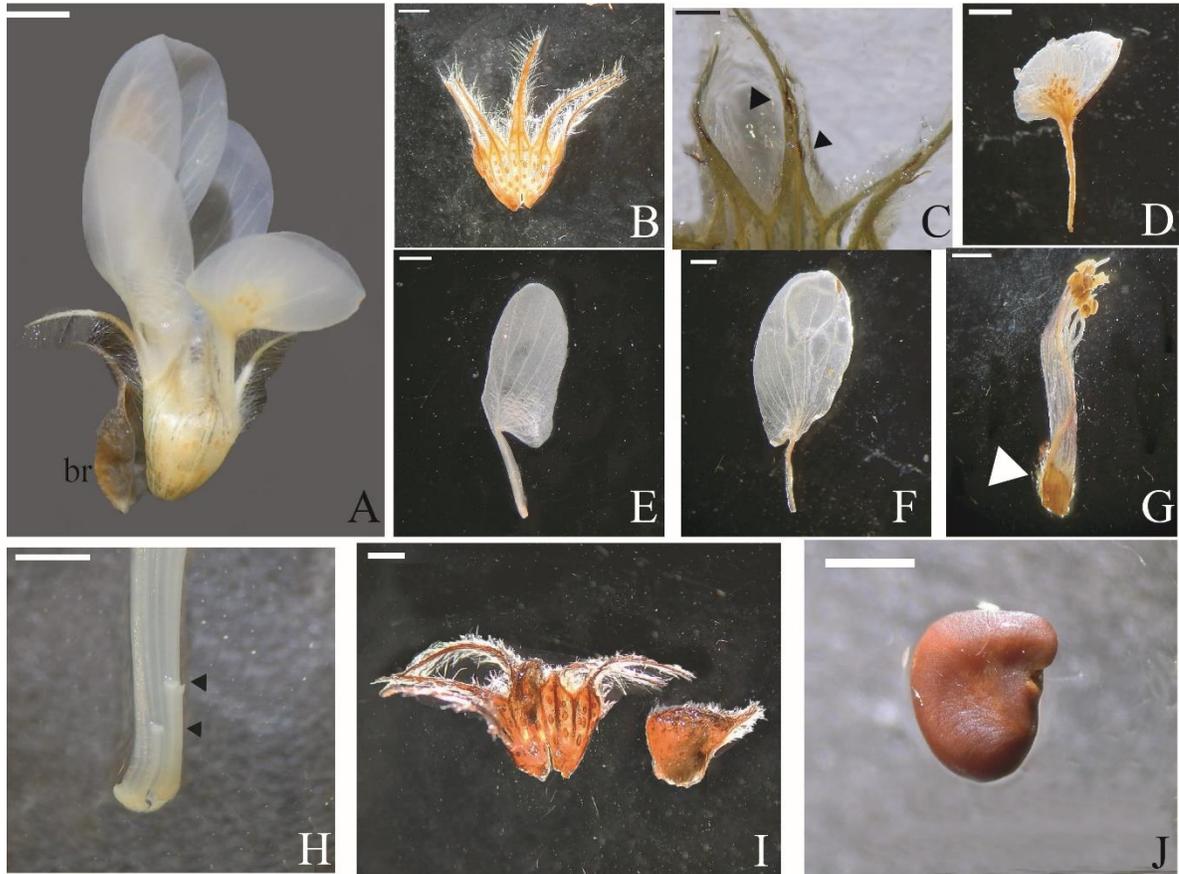
Figura 1-12: Neotipo de *Dalea coerulea* (Humboldt & Bonpland s.n., P). A: Espécimen; B: Etiquetas originales del ejemplar; C: Detalle de las ramas jóvenes; D: Detalle de la hoja por el envés; nótese las punteaduras; E: Detalle de la estípula; F: Detalle de la porción distal de la inflorescencia; G: Detalle de la porción proximal de la inflorescencia; nótese los frutos. Escalas: C, D, F, G= 1cm; E= 2 mm.



Figura 1-13: *Dalea coerulea* (Piñeros 98, Piñeros 101). A: Hábito; B: Ramas jóvenes y hojas; C: Estípula; D: Detalle del raquis de la hoja; nótese las glándulas intrapeciolulares espiculiformes; E: Inflorescencia; F: Detalle de las flores en antesis; G: Insecto del orden Hemiptera en ramas jóvenes; H: Inflorescencias con flores maduras y frutos en la parte próxima. Escalas: A = 20 cm; B, D, E, H = 1 cm; C, G = 5 mm; F = 3mm



Figura 1-14: *Dalea coerulea* (Piñeros 103). A: Flor y bráctea (br); B: Cáliz; C: Lacinias, las flechas indican el punto en el que se encuentran las lacinias; D: Estandarte; E: Ala; F: Pétalo de la quilla; G: Estambres y gineceo, la flecha indica el ovario; H: Porción proximal de la columna estaminal, la flecha superior indica el punto de inserción de los pétalos de la quilla, la flecha inferior indica el punto de inserción de las alas; I: Cáliz y fruto; J: Semilla. Escalas: A, B, D-J = 1 mm; C=10 μ m.



3. *Dalea cuatrecasasii* Barneby, Mem. New York Bot. Gard. 27: 356–357, pl. 78.

1977. **Tipo. Colombia:** Boyacá: Soatá; alt. 2130 m”, 6 Sep 1938, *Cuatrecasas 1005* (Holotipo US [00003658]; isotipos F[F1313885], COL [COL000053592]).

Figs. 1-15 a 1-17

Subarbustos o arbustos de 0.3-2.1 m de altura. **Ramas** cafés a pardas o rojizas, glabras o vilosas, con o sin glándulas rojas o cafés, con lenticelas en las ramas proximales y el tallo; ramas jóvenes vilosas, cafés o rojizas con indumento amarillo pardo a rubescente con glándulas prominentes. **Estípulas** triangulares o lineares, cafés o rojizas, vilosas o glabras, 1.33- 4.36 (5.42) mm de largo. **Hojas** glabras, con tricomas esparcidos o vilosas, 1.82-6.62(-8.46) cm de largo; pecíolo 0.33-1.4 cm de largo, viloso, marginal punteado acanalado o plano, raquis 1.82-6.62(-8.46) cm de largo, viloso, marginal punteado, acanalado o plano; glándulas intrapeciolulares ausentes, dos o numerosas, pequeñas, planas o espiculiformes, cafés o rojizas; glándulas post-peciolulares dos, rojizas; peciólulos vilosos, 0.28-1.16 mm de largo; folíolos 9-17, margen de los folíolos en la parte apical rojiza o no, haz vilosa, con tricomas esparcidos o glabra, envés punteado, viloso o con tricomas esparcidos, folíolo terminal obovado, generalmente de menor tamaño que los demás folíolos, 3.63-12.74(-13.19) × 1.78-6.94 mm, los demás folíolos obovados, oblongos u oblongo elípticos, 3.8-15.37(-16.03) × 1.94-6.74 mm, base cuneada o convexa, en algunos casos involuta, ápice obtuso o mucronado y con una glándula apical, en algunos casos emarginado u obcordado. **Espigas** pilosas o pilosulas, terminales, raquis de la inflorescencia (0.92) 1.50-5.36(-6.94) cm de largo, hasta 2.76 cm de diámetro cuando tiene flores en anthesis, piloso o pilosuloso,; pedúnculo pilosuloso, viloso o con tricomas esparcidos, con o sin glándulas rojizas, 0.81- 8.86 (-11.33) cm de largo; brácteas pilosas con 4-22 (numerosas) glándulas enmascaradas por el indumento, ovadas, base redondeada o truncada, ápice acuminado, deciduas antes de la anthesis, (1.2-)2.56-5.9(-6.2) mm de largo. **Cáliz** con costillas generalmente enmascaradas por el indumento, algunas veces de color más oscuro que las membranas intercostales, con 1 a 7 glándulas en las membranas intercostales o en algunos casos ausentes, diente del cáliz piloso con dos lacinias de 0.17 a 0.67 mm de largo a cada lado de los dientes, el dorsal más largo, 1.46-2.95(-3.35) mm de largo, tubo piloso, más corto, de igual tamaño

hasta 1.27 veces más largo que el diente dorsal, 2.33-3.35 mm largo. **Corola** con los pétalos epistémonos de color morado o azul; estandarte 5.5-7.7(-8.2) mm de largo, plegado, uña 2.2-4.75(-5) mm de largo, lámina deltoide, reniforme u orbicular, con glándulas amarillas en la base, 2.3-4.35 × 3.95-6.5 mm, blanco o fucsia en la parte apical y amarillo en la base de la lámina, glándula subapical 0.2-0.65 mm de largo; alas (6.1-6.7-8.7(-9.3) mm de largo, uña 1.86-3.6 mm de largo, lámina asimétrica, oblonga u obovada, 4.45- 6.8(-7.3) × (1.9-)2.3-3.7 mm, base en la porción anterior fasciculada y en la posterior truncada, ápice redondeado, glándula subapical ausente, si está presente c 0.47 mm de largo; quilla (7.7-)8.1-11.75(-12.5) mm de largo, uña 2.23-5.2 mm de largo, lámina asimétrica, oblonga u obovada, 5.5-8.2 × (0.775-)2.95-4.4 mm, base en la porción anterior ligeramente fasciculada y en la posterior truncada, ápice redondeado, glándula subapical (0.175-)0.3-0.9 mm de largo, en algunos casos ausente. **Estambres** 6.33-11.9(-13.1) mm de largo; columna estaminal de 4.1-8.6(-9.6) mm de largo; cicatriz de inserción de la quilla a 0.86-2.3 mm desde la base; cicatriz de inserción de las alas a 0.37-1.36 mm desde la base; porción libre de los filamentos dorsales 2.23-4.9 mm de largo; anteras 0.55-0.9 mm de largo. **Ovario** 1.43-2.36 × (0.56-)0.82-1.53 mm de largo, piloso completamente o solo en la mitad distal, glándulas enmascaradas por el indumento o notorias, numerosas; estilo 7.2-12 mm de largo, viloso en la porción basal; óvulos de 1.43-2.36 × (0.56-)0.82-1.53 mm. **Fruto** (1.6-)2.25-3.7 × 1.8-3.1 mm, viloso en la porción apical, con glándulas pequeñas, de color rojizo. **Semilla** 1.37-2.7(-3.05) × 1.3-2.2(-2.8) mm, color crema, amarillo o café oscuro, brillante.

Etimología. El epíteto de la especie fue establecido en honor a José Cautrecasas, recolector del ejemplar tipo.

Distribución y hábitat. Se encuentra en Colombia en los departamentos de Boyacá, Cundinamarca y Norte de Santander. Crece en matorrales secos a subxerofíticos, en pastizales y áreas perturbadas, en suelos erosionados, arcillosos o pedregosos. Es localmente frecuente a orilla de caminos y carreteras, desde 1970-3000 m de altitud. Florece y fructifica durante todo el año.

Nombres vernáculos: alfalfa” (*Jaramillo 59*); “añil” (*Piñeros 77*); “añil de perro” (*Rincón 5*); “chibato, pulguito” (*Galindo RGT-1187*); “chiripique, pispure” (*González s.n.*); “choquillo” (*González 4507*); “junca” (*Sarmiento 1850*); “pasto unca” (*Umaña 35*); “unca” (*Ranghel 52*); “shiripaque” (*Murillo 1*).

Comentarios. *Dalea cuatrecasasii* es afín a *D. coerulea*. Las diferencias entre las dos especies se discutieron en la sección de comentarios de *D. coerulea*. Barneby había propuesto como carácter diagnóstico que la longitud del diente dorsal del cáliz era menor con respecto al tubo del cáliz; sin embargo, durante este estudio se encontraron individuos de *D. cuatrecasasii* con el diente dorsal del cáliz de mayor longitud que el tubo. Por esta razón, el carácter diagnóstico se redefine, encontrando una relación entre diente dorsal del cáliz y tubo del cáliz de máximo 1.27, junto con caracteres como el indumento del cáliz, el cual es viloso o piloso, cubriendo tanto las glándulas de la membrana intercostal como las costillas. En la colección de COL, había registros de un nombre inédito *D. boyacana* Killip; sin embargo, todos los ejemplares que estaban bajo este nombre corresponden a *D. cuatrecasasii*.

Material examinado. Boyacá: Sogamoso, vertiente oriental de la Cordillera Oriental, carretera que conduce a Corrales, 2481 m, 1 Oct 2006 (fl), *Albesiano 1925* (COL); 4 km al norte de Duitama, 8200 ft, 11 Jul 1968 (fl), *Barkley 38C063* (COL); Ráquira, vereda Pueblo Viejo, 2500 m, 20 May 1990 (fl), *Becerra 293* (COL); Sutamarchán, alrededores del pueblo, cerca del cementerio, 2100- 2200 m, 9 Jun 2001 (fl), *Bernal 946* (COL); Villa de Leyva, 4 Jun 1989 (fl), *Castroviejo 10543* (COL); desierto a 4 km al occidente de Villa de Leyva, 2200 m, 16 Dic 1971 (fl), *Cleef 353* (COL); Soatá, Cordillera oriental, vertiente árida, 2130 m, 6 Sep 1938 (fl), *Cuatrecasas 1005* (COL); Soatá, Cordillera Oriental, vertiente árida, 2130 m, 6 Sep 1938 (fl), *Cuatrecasas 1099* (COL); Paz del Río, río Chicamocha, 2300 m, 18 Nov 1996 (fl), *Dueñas 11* (COL); Villa de Leyva, 2100 m, 3 Mar 1964 (fl), *Espinal 1531* (COL); Chiscas, Cañón del Chicamocha, arriba de las mercedes, escuela Tarazona, 2950 m, 15 Mar 1991 (fl), *Etter 557* (COL); Covarachía, Cañón del río Chicamocha, vereda Los Siotes, 1970 m, 5 Nov 1992 (fl), *Etter 558* (COL); Chiscas, vereda Aposentos, camino La Sirena hasta Loma de Yeguas, 2540- 2610 m, 6 Jul 2003

(fl), *Galindo RGT-1187* (COL); Sáchica, carretera Sora-Villa de Leyva, 100 m después del peaje, 2651 m, 18 Jul 2012 (fl), *González 1141* (COL); carretera de Socha a los Pinos, 8 km delante de Socha, 2700 m, 20 May 1993 (fl), *González 2694* (COL); San Pedro de Iguaque, Inspección de Policía de Patiecitos, 2500 m, 24 Dic 1995 (fl, fr), *González 3497* (NY); Chíquiza, vereda Juan Díaz, 2 km desde el desvío de la carretera Villa de Leyva-Tunja hacia Chíquiza, 6 Dic 2003 (fl), *González 4107A* (COL); Ráquira, desvío a Villa de Leyva, cerca de la carretera central, 16 Jun 2007 (fl, fr), *González 4275 A* (COL); Chíquiza, vereda Juan Díaz, 2415 m alt., 30 Nov 2013 (fl), *González 4507* (COL); Sáchica, vereda El Espino, 2202 m, a 80 m antes del desvío a Chiquinquirá, 1.7 km del monumento al fósil, 01 Dic 2013 (fl, fr), *González 4510* (COL); Sáchica, vereda El Espino, 2200 m, a 80 m antes del desvío a Chiquinquirá, 1.7 km del monumento al fósil, 01 Jun 2014 (fl, fr), *González 4532* (COL); Villa de Leyva, sitio La Gritería, 2150 m, 21 Mar 2015 (fl, fr), *González 4577* (COL); Duitama, 2600 m, 21 May 1941 (fl), *Jaramillo 59* (COL); Ráquira, resguardo Oriente, sector La Quinta cerca a la quebrada La Fragua, 2184 m, 16 Dic 2006 (fl), *López 12204* (UDBC); Ráquira, vereda Tapias, sector La Despensa, 2645 m, 16 Ene 2007 (fl), *López 12371* (UDBC); Ráquira, vereda Roa, finca de Darío, Ernestin Villanueva, Soledad y Aurora, 2169- 2216 m, 24 Jun 2010 (fl), *López 13808* (UDBC); Ráquira, vereda Roa, finca de Darío, Ernestin Villanueva, Soledad y Aurora, 2169- 2216 m, 24 Jun 2010 (fl), *López 13828* (COL); 79 km al oriente de Chiquinquirá. Cordillera Oriental, cerca de la cúspide de la cresta, 2370 m, 19 Ene 1949 (fl), *Mason 13720* (COL); Ráquira, vereda Roa, sector La Rochela, 2100 m, 5 Mar 1988 (fl), *Méndez 155* (COL); Socha, carretera Los Pinos hacia Tasco, 2580 m, 2 Nov 1987 (fl), *Orozco 2007* (COL); Socha, carretera Los Pinos hacia Tasco, 2580 m, 2 Nov 1987 (fl), *Orozco 2020* (COL); vía Susacón- Soatá, 2320 m, 11 Jun 2017 (fl, fr), *Piñeros 77* (COL); 500 m antes de la entrada al casco urbano del municipio de Susacón, 2570 m, 11 Jun 2017 (fl, fr), *Piñeros 79* (COL); 500 m antes de la entrada al casco urbano del municipio de Susacón, 2570 m, 11 Jun 2017 (fl, fr), *Piñeros 79* (COL); Villa de Leyva, 1.5 km por la carretera del cementerio a Sutamarchán, 2150 m, 12 Jun 2017 (fl, fr), *Piñeros 86* (COL); Villa de Leyva, 1.5 km por la carretera del cementerio a Sutamarchán, 2150 m, 12 Jun 2017 (fl, fr), *Piñeros 87B* (COL); carretera Villa de Leyva-Sutamarchán, aprox. 1 km antes del desvío al fósil, 2150 m, 12 Jun 2017 (fl, fr), *Piñeros 88B* (COL); carretera Villa de Leyva-Sutamarchán, aprox. 1 km antes del desvío al fósil, 2150 m, 12 Jun 2017 (fl, fr), *Piñeros 89* (COL); desvío al museo del fósil, carretera desde Villa de Leyva a Sutamarchán, 2170 m, 12 Jun 2017 (fl, fr), *Piñeros 91* (COL); Ráquira, vereda Roa, cercanías a la quebrada

San Pedro, Finca propiedad del señor Remi y Nohora, 2200 m, 15 Ene 2007 (fl), *Ramírez 11* (UDBC); alrededores de Ráquira, 2221 m, Mar 1941 (fl), *Ranghel 52* (COL); Soatá, vereda el Fosforo, 27 May 1973 (fl), *Rincón 5* (COL); Chiscas, vereda la UPA y Duartes abajo, parte media microcuenca quebrada Duartes, 2500- 2650 m, 7 Oct 2003 (fl), *Rodríguez BVR-808* (COL); sin localidad, 2700 m, 15 Abr 1964 (fl), *Saravia 4037* (COL); Villa de Leyva, cerca de Sáchica, 1990 m, Ago 1964 (fl), *Saravia 4107* (COL); Sutamarchán, finca Marte, km 40 de la carretera Tunja-Chiquinquirá, 21 Feb 1981 (fl), *Sarmiento 1826* (COL); Sutamarchán, finca Marte, km 40 de la carretera Tunja-Chiquinquirá, 21 Feb 1981 (fl), *Sarmiento 1850* (COL); Duitama, 10 Dic 1929 (fl), *Toro 31* (COL); Samacá, 30 May 1939 (fl), *Umaña 35* (COL); Villa de Leyva, vereda Salto y La Lavandera, finca La Mana, 2204 m, 23 Oct 2004 (es), *Vergara 31* (COL); de Santa Sofía a Villa de Leyva, 2 km de Santa Sofía, 21 Jun 1989 (fl), *Zuloaga 4175* (COL).

Cundinamarca: Fúquene, vereda Sector Litoral, 2843 m, Ene 2017 (fl), *Castaño 25288-436-19* (COL); Bogotá, Ago 1931 (fl), *Pérez-Arbelaes 1181* (COL); Nemocón, vía a Ubaté, zona del río Checua, finca Susatá y zonas aledañas, 2700- 300 m, 12 Jun 1998 (fl), *Fernández-Alonso 15697* (COL); Nemocón, vía a Ubaté, zona del río Checua, finca Susatá y zonas aledañas, 2700-300 m, 12 Jun 1998 (fl), *Fernández-Alonso 15705* (COL); Nemocón, zona del río Checua, 3000 m, 17 Nov 1998 (fl), *Fernández-Alonso 16878* (COL, PSO); Cucunubá, sobre la cuenca hidrográfica del río Checua, 2800 m, Ene 2007 (fl), *Gonzalez 92* (UDBC); Bogotá, Jardín Botánico de Bogotá, 2570 m, Mar 1982 (fl), *González s.n.* (COL); Bogotá, Jardín Botánico José Celestino Mutis, 2570 m, Mar 1982 (fl), *González s.n.* (COL); Bogotá, Jardín Botánico José Celestino Mutis, Ago 1994 (fl), *González s.n.* (COL); autopista cerca de Sutatausa, 2700 m, 13 Sep 1947 (fl), *Haught 6169* (COL); Sutatausa, vereda el resguardo, margen izquierda de la quebrada Aguasal, finca El Molino, 2640 m, 15 Abr 1961 (fl), *Idrobo 4642* (COL); Ubaté, hacia el occidente del valle del río Ubaté, sitio la Boyera, 2600- 2700 m, 21 Sep 1963 (fl), *Jaramillo 2449* (COL); represa del Neusa, borde del camino de la represa, 3 Sep 1964 (fl), *Lozano 22* (COL); Chía, alrededores del centro comercial centro Chía, 12 May 2006 (fl), *Murillo 1* (COL, UDBC); Suesca, Hacienda Susatá, 2850- 2900 m, 23 Ago 2000 (fl), *Peñaloza 83* (COL); Bogotá, Parque Nuevo Muzú, Calle 37 A Sur con Carrera 50, 2561 m, 12 Ago 2017 (fl, fr), *Piñeros 95* (COL); Sutatausa, vereda Naval, 2620- 2670 m, 2 Jul 1998 (fl), *Rodríguez 025-DR* (COL); cerca de Carupa, 2700 m, 27 Abr 1976 (fl), *Uribe 6935* (COL); Ubaté, 2700 m, 1983 (fl), *Wood 3493* (COL). **Norte de Santander:** Pamplona, 2200 m,

18 Feb 1939 (fl), *Alston 7114* (COL); Pamplona, vereda Chichirá, sector el Naranjo, por las colinas aledañas a la carretera a Cúcuta, al oriente, 2000 m, 24 Ago 2000 (fl), *Sánchez 5040* (COL).

Figura 1-15: Isotipo de *Dalea cuatrecasasii* (Cuatrecasas & García Barriga 1005, COL). A: Especimen; B Detalle de las ramas jóvenes; C: Detalle de la hoja por la haz; D: Detalle de la estípula; E: Detalle de la inflorescencia; G: Detalle de la porción proximal de la inflorescencia con flores maduras y frutos. Escalas: B, C, F, G = 1cm; D= 2 mm.



Figura 1-16: *Dalea cuatrecasasii* (Piñeros 77). A: Hábito; B: Ramas jóvenes y hojas; C: Estípula; D: Domacios caulinares; E: Inflorescencia; F: Vista polar de la inflorescencia; G: Insecto del orden Hymenoptera en inflorescencias; H: Inflorescencias con flores maduras y frutos en la parte proximal. Escalas: A=20 cm; B, D-H= 1 cm; C = 1 mm.

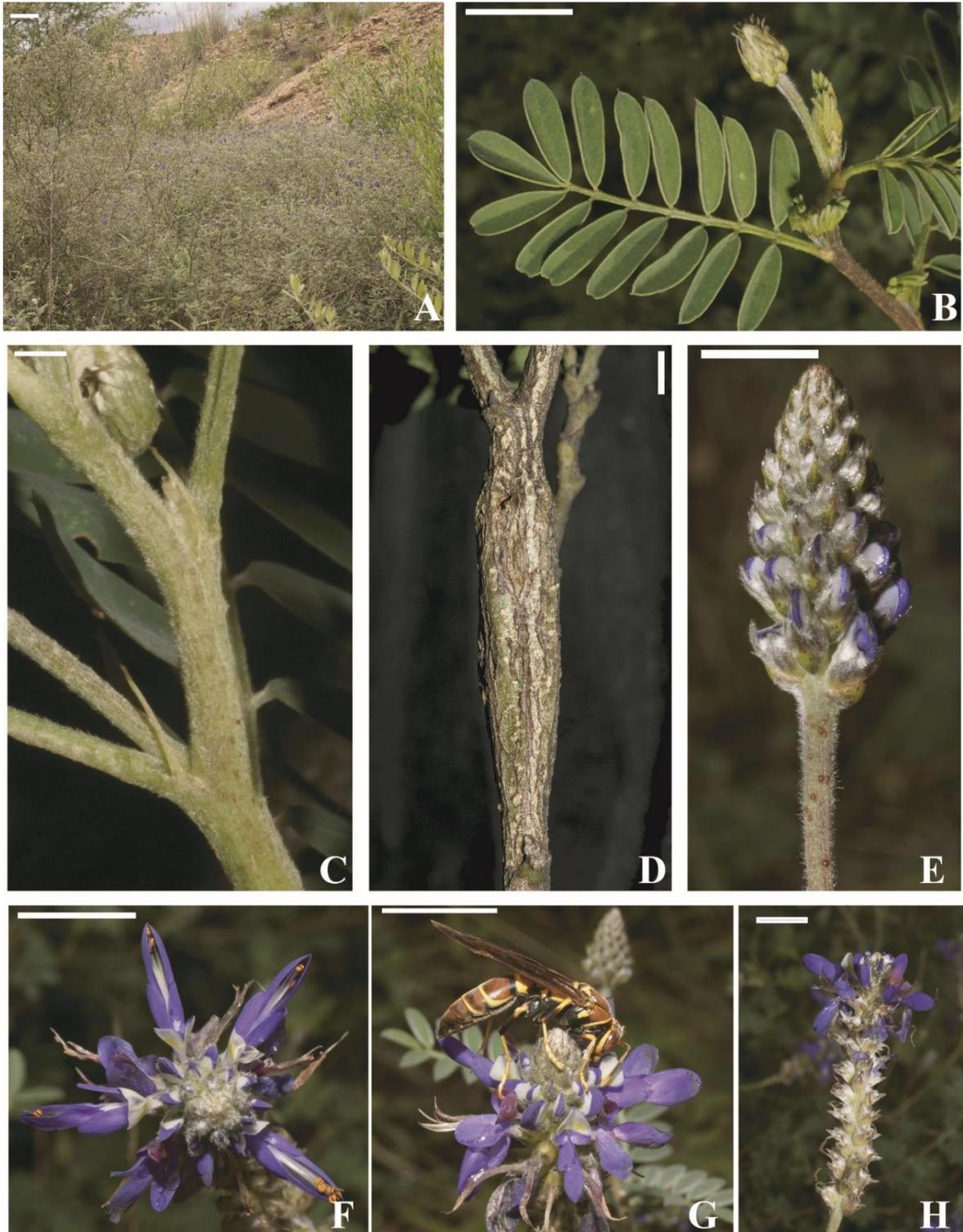
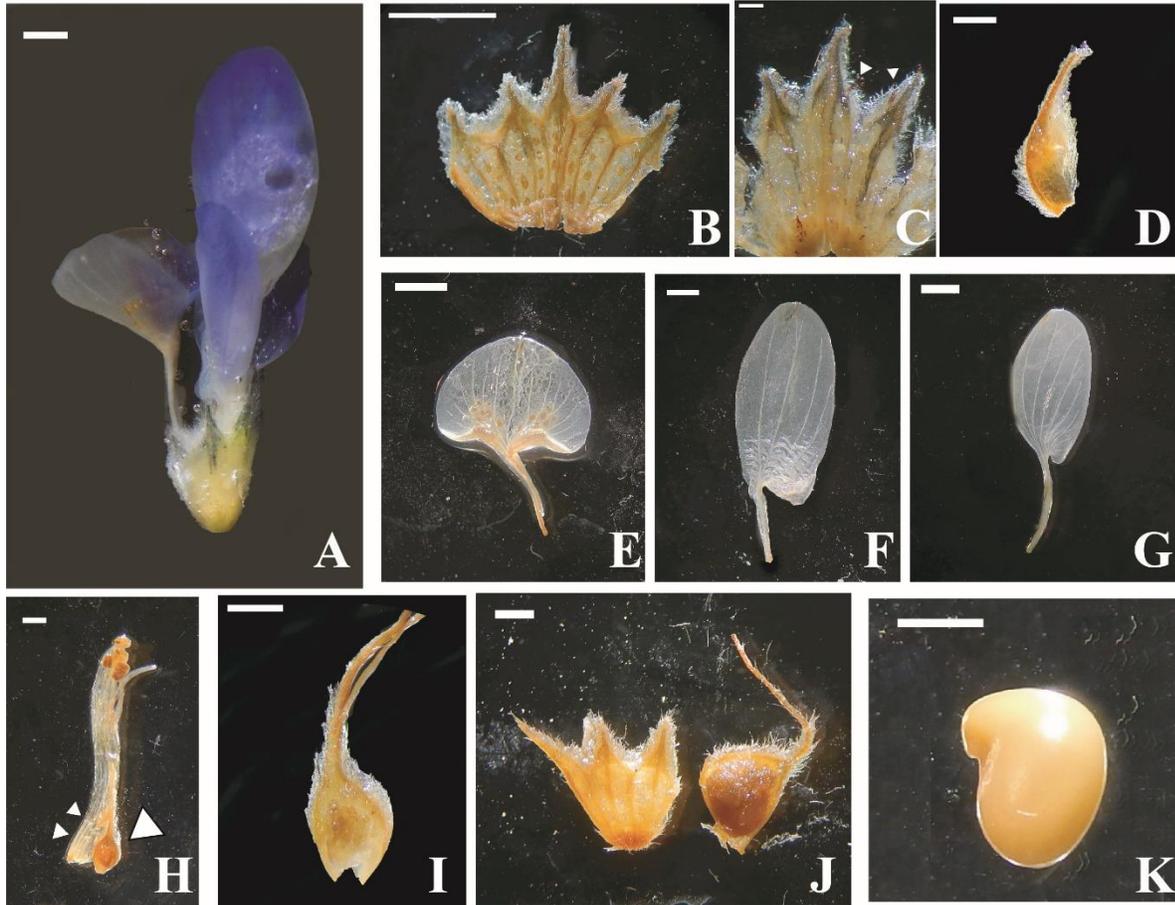


Figura 1-17: *Dalea cuatrecasasii* (Piñeros 86). A: Flor, vista lateral; B: Cáliz disecado; C: Lacinias señaladas con puntas de flecha; D: Bráctea; E: Estandarte; F: Ala; G: Pétalo de la quilla; H: Estambres y gineceo la punta de flecha superior indica el punto de inserción de los pétalos de la quilla, la flecha inferior indica el punto de inserción de las alas, la flecha derecha indica el gineceo; I. Gineceo; J: Cáliz (izq.) y fruto; K: Semilla. Escalas: A, B, D-K = 1 mm; C=10 μ m.



4. *Dalea foliolosa* (Aiton) Barneby, *Phytologia* 26(1): 1. 1973. *Psoralea foliolosa* Aiton, *Hort. Kew.* 3: 82–83. 1789. **Holotipo:** “Introd. 1780, by Benjamin Bewick, Esq.” (BM [BM001134344])

Figs. 1-18 a 1-20

Subarbusto de 0.3-1.2 m de altura, **Ramas** verdes o rojizas, glabras, ramas jóvenes glabras, punteadas, con glándulas verdes o rojizas. **Estípulas** angostamente triangulares o lineares, 1.25-2.48(-3.06) mm de largo, verdes o rojizas, glabras. **Hojas** glabras, 2.88-5.43(-6.93) cm de largo; pecíolo (0.28-)0.34-0.58(-0.65) cm de largo, marginal-punteado, con glándulas verdes o rojizas, acanalado o plano; raquis 1.82-4.4(-5.51) cm de largo, marginal-punteado, con glándulas verdes o rojizas, acanalado o plano; glándulas intrapeciolulares ausentes o dos, pequeñas; glándulas post-peciolulares dos, prominentes, generalmente verdes o rojizas, brillantes (en material seco amarillas o cafés); peciólulos 0.25-0.48(-0.52) mm de largo, glabros; folíolos 15 a 35, margen del ápice en algunos casos rojizo, haz glabra, envés glabro, punteado, con glándulas más notorias a lo largo de la vena principal y en la margen de la hoja, que le da apariencia crenada, folíolo terminal oblongo, generalmente más grande, 3.59-5.91(-7.46) × 1.08-2.58(-4.24) mm, los demás folíolos oblongos u obovados, en algunos casos elípticos, 2.68-4.62(-6.72) × 1.06-2.4(-3.22) mm, base cuneada o en algunos casos redondeada, ápice generalmente obtusa, en algunos casos mucronada y con una glándula apical. **Espigas** usualmente de color grisáceo, amarillento o anaranjado, pilosas, pierden los pétalos rápidamente, por lo que es usual encontrar inflorescencias solo con cálices o con pétalos en la parte media o distal, terminales, raquis de la inflorescencia 1.31-3.08 cm de largo, viloso; pedúnculo 3.52-8.47(-12.89) cm de largo, viloso; brácteas ovadas, 2.15-3.3 mm de largo, verdes, con la parte apical y dorsal rojiza, glándulas oscuras y numerosas, base redondeada, ápice acuminado, glabras, deciduas durante preantesis. **Cáliz** con costillas notorias, de color más oscuro que la membrana intercostal, con 1 a 3 glándulas pequeñas y espaciadas en las membranas intercostales o ausentes, dientes del cáliz plumosos con dos lacinias subterminales cada una de 0.25-0.33 mm de largo, de color rojizo, una a cada lado de los dientes, erectos, diente dorsal más largo, 2.1-2.8 mm de largo, erecto o recurvado, tubo del cáliz piloso de 2.1- 2.57 mm de largo. **Corola** rosada a púrpura, glabra; estandarte 2.87-3.7 mm de largo, uña 1.3-1.97 mm de largo, lámina deltoide u ovada-hastada, algunas veces con la base ligeramente involuta, 1.77-2.3x 1.8-

2.13 mm, glándula subapical 0.125-0.3 mm de largo; alas 3.23-4.1 mm de largo, uñas 0.73-1.13 mm de largo, lámina oblongo-obovada, base ligeramente sagitada en la porción anterior, glándula subapical de 0.13-0.2 mm de largo; quilla 3.3-4.25 mm de largo, uñas 0.98-1.28 mm de largo, lámina obovada, 2.53-3.25 × 1.5-1.9 mm, asimétrica, con la base ligeramente sagitada en la porción anterior, glándula subapical 0.17-0.4 mm de largo. **Estambres** 3.7-4.55 mm de largo; columna estaminal 2.45-3.3 mm de largo; cicatriz de inserción de la quilla a 0.98-1.58 mm desde la base; cicatriz de inserción de las alas a 0.3-1.23 mm desde la base; porción libre de los filamentos dorsales de 1-1.35 mm de largo; anteras de 0.28-0.4 mm de largo. **Ovario** 1.2-2.85 × 0.58-1.08 mm, viloso en la porción distal, base membranosa y glabra; estilo 2.73-3.33 mm de largo, viloso en la porción basal; óvulos de 0.43-1.43 × 0.23-0.67 mm. **Fruto** 2.65- 3 × 2.1-2.75 mm, viloso en la porción distal, sin glándulas. **Semilla** 1.76-2.35 × 1.23- 2 mm, color crema, brillante.

Etimología. El epíteto hace referencia a sus hojas con numerosos foliolos.

Distribución y hábitat. Se encuentra en México, Honduras, Guatemala, Colombia y Venezuela. Crece en zonas secas y pastizales, en zonas perturbadas y en borde de carreteras entre 670- 2500 msnm. Es localmente abundante. En Colombia se encuentra en los departamentos de Boyacá y Santander, a lo largo de la cuenca media del río Chicamocha, en bordes de bosques y matorrales secos, en borde de carretera y pastizales, en suelos arenosos, desde los 600 hasta 1700 m de altitud. Ha sido recolectada con flor entre junio y diciembre.

Comentarios. De las especies colombianas, *Dalea foliolosa* es atípica por el hábito estrictamente subarborescente, el follaje glabro, las inflorescencias largas, grisáceas, amarillentas o anaranjadas, con pétalos caedizos prematuramente y las flores más pequeñas; los pétalos son de color fucsia, rosado o púrpura. En la colección del Herbario Nacional Colombiano (COL), había registros de un nombre inédito, *Dalea soatensis* Killip; sin embargo, todos los ejemplares observados que estaban bajo éste nombre corresponden a *D. foliolosa*.

Material examinado. Boyacá: Soatá, parador mirador Bulevar Chicamocha, 1685 m, 29 Abr 2016 (fl), *Carvajal 3505* (UDBC); Valle de Soatá, 2130 m, 6 Sep 1938 (fl), *Cuatrecasas 1098* (COL); Soatá, cañón del río Chicamocha, 1300 m, Dic 1952 (fl), *Hernández 653* (COL); carretera que conduce desde Soatá hacia Tipacoque, 1710 m, 24 Jul 2017 (st), *Piñeros 93* (COL); Tipacoque, vereda Ovachía, zona de Jutua, desvío de la carretera de Soatá a Tipacoque a 12 km desde Soatá, hacia el valle del río Chicamocha, 1653 m, 24 Jul 2017 (fl), *Piñeros 94* (COL). **Santander:** Piedecuesta, sector Umpalá, 25 Jun 2006 (fl), *Díaz 341* (COL); carretera entre El Socorro y San Gil, río Fonce, 1700 m, 8 Ago 1987 (fl), *Fernández-Alonso 7179* (COL); sector N. de La Mesa de los Santos, vereda El Pozo, 1300- 1500 m, 18 Sep 2004 (fl), *Fernández-Alonso 21974* (COL); sector norte de La Mesa de Los Santos, bajada por el camino a Jordán y vereda La Peña, 1200-1400 m, 19 Sep 2004 (fl), *Fernández-Alonso 22178* (COL); entre los municipios de Villanueva y Jordán (Km 20), 1306 m, 17 Jun 2014 (fl), *González-Mina 024-2014* (COL); Piedecuesta, 15 Jun 1962 (fl), *Saravia 902* (COL); carretera Piedecuesta-Pescadero, 18 Jun 1962 (fl), *Saravia 1000* (COL).

Figura 1-18: Holotipo de *Dalea foliolosa* ("Intro. 1780, by Benjamin Bewick, Esq.", BM). A: Especimen; B Detalle de las ramas jóvenes; C: Detalle de las hojas; D: Detalle de la inflorescencia; E-G: Etiquetas. Escalas: B, C = 1cm; D = 5 mm.



Figura 1-19: *Dalea foliolosa* (Piñeros 94). A: Hábito; B: Ramas jóvenes y hojas; C: Estípula; D: Detalle de la hoja; nótese las punteaduras en la margen; E: Inflorescencia con botones florales; F: Vista lateral de la inflorescencia; G: Insecto del orden Hemiptera en las inflorescencias; H: Inflorescencias con flores que han perdido los pétalos, solo los cáliz permanecen. Escalas: A = 20 cm; B, D-H = 1 cm; C = 1 mm.

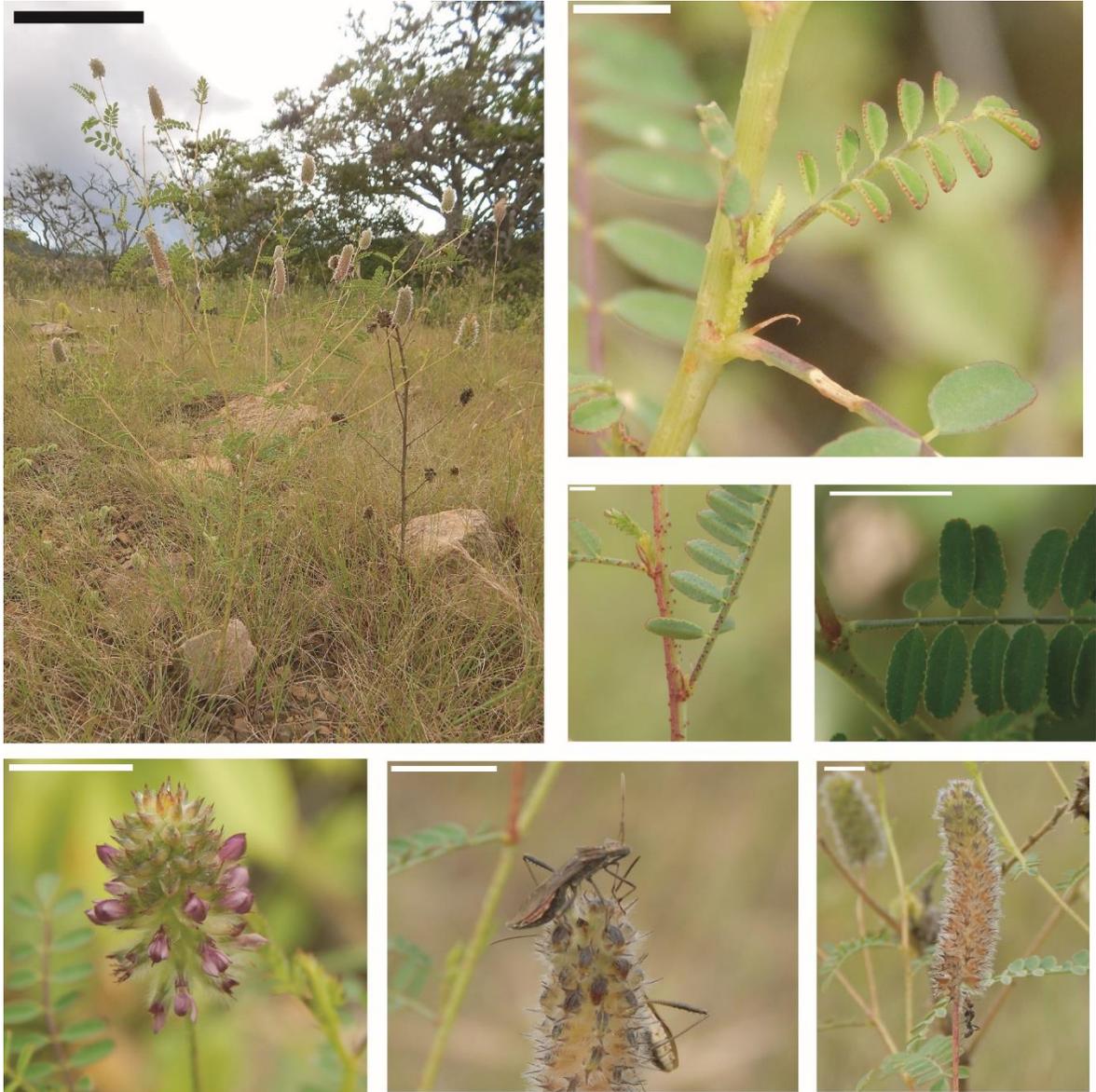
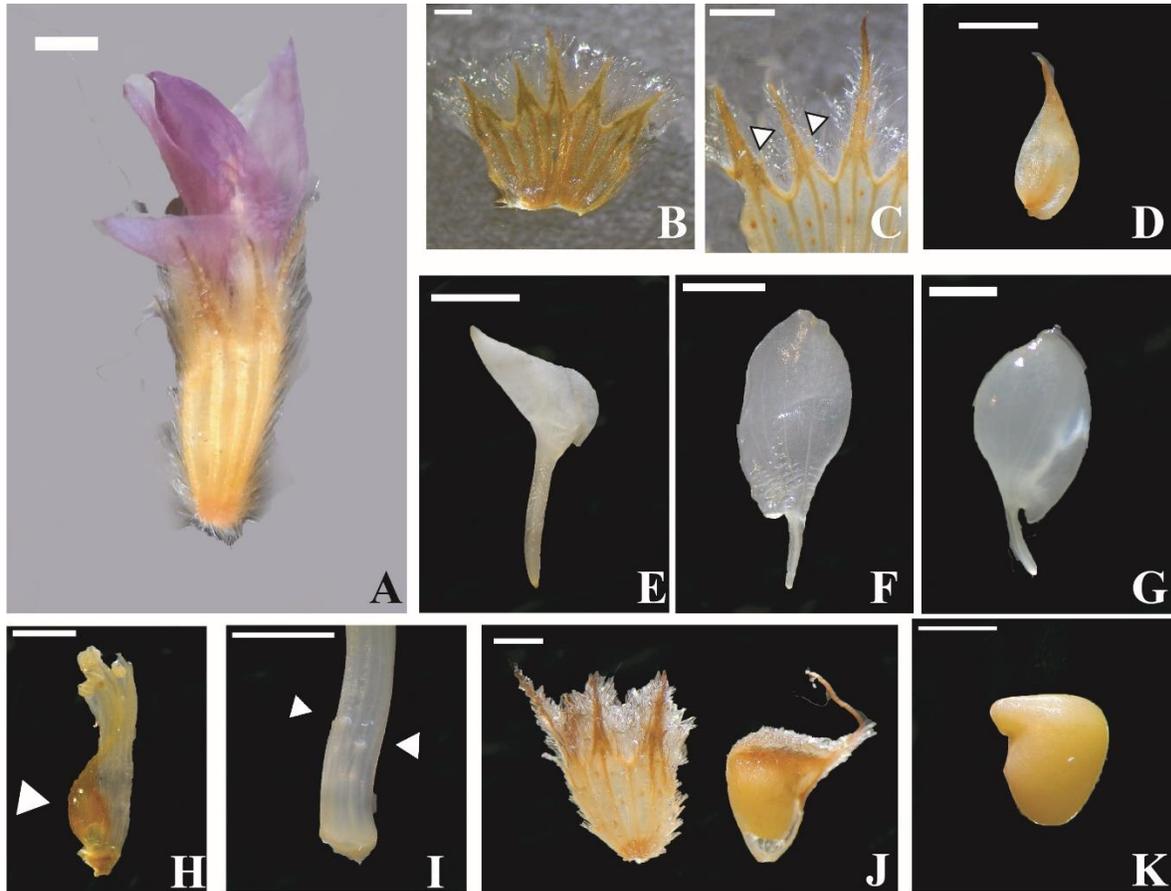


Figura 1-20: *Dalea foliolosa* (Piñeros 94). A: Flor, vista lateral; B: Cáliz; C: Lacinias; D: Bráctea; E: Estandarte; F: Ala; G: Pétalo de la quilla; H: Estambres y gineceo; I: Detalle de la porción proximal de la columna estaminal; la punta de flecha superior indica el punto de inserción de los pétalos de la quilla, la inferior indica el punto de inserción de las alas; J: Cáliz (izq.) y fruto; K: Semilla. Escalas: A, B, D-K= 1 mm; C=10 μ m.



5. *Dalea sp. nov.***Figs. 1-21, 1-22**

Subarbustos y arbustos de 0.4-1.5 m de altura, follaje verde claro, individuos jóvenes de hojas más grandes, más ramificados a medida que maduran. **Ramas** café, amarillas o rojizas, con lenticelas (sobre todo en las ramas proximales), ramas proximales glabras, las distales vilosas o con indumento grisáceo disperso; ramas jóvenes vilosas, cubiertas de indumento grisáceo, suave al tacto, con glándulas prominentes. **Estípulas** lineares o angostamente triangulares, 1.46-2.72 mm de largo, rojizas, **Hojas** 4.08-7.89(-11.74) cm de largo, vilosas; pecíolo 0.39-0.81(-1.41) cm de largo, marginal-punteado, viloso, plano o acanalado, raquis 1.95-5.28(-10.48) cm de largo, marginal-punteado, viloso, plano o acanalado; glándulas intrapeciolulares ausentes; glándulas post-peciolulares dos, oscuras y opacas o amarillas y brillantes, notorias; peciólulos 0.34-0.83 mm de largo, vilosos; folíolos 11 a 15(-19), suaves al tacto, haz con tricomas esparcidos grisáceos o blancos, envés punteado, viloso o con tricomas esparcidos grisáceos o blancos, los folíolos terminales obovado u oblongo, 8.04-14.52(-18.26) × (4.82)5.66-7.56 mm, generalmente más grandes que los demás, estos últimos elípticos, oblongo-elípticos o elíptico-obovados, (6.9)9.3-13.93(-14.46) × 4.38-5.9(-6.48) mm, base generalmente redondeada o convexa, en algunos casos cuneada, ápice generalmente obtuso, en algunos casos mucronado y con una glándula apical, emarginado. **Espigas** pilosas o vilosas, axilares o terminales, raquis de la inflorescencia (10.86-)15.3-17.24 mm de largo, hasta 1.1 cm de diámetro cuando tienen flores en antesis, piloso; pedúnculo (2.02-)5.62-5.66 mm de largo, viloso; brácteas ovadas, verdes con cuatro a ocho glándulas a cada lado de la costilla, de ápice acuminado y base redondeada, vilosa, deciduas al mismo tiempo que los pétalos. **Cáliz** con costillas enmascaradas en el indumento, con 3 a 5 glándulas vesiculares, notorias a pesar del indumento, dientes del cáliz plumosos con el ápice rojizo con dos lacinias subterminales de ca 0.25 mm de largo de color rojizo o lacinias ausentes, erectos, el dorsal más largo, ligeramente recurvado, 3.35-4.45 mm de largo, tubo viloso o piloso, más corto que los dientes del cáliz, 3.10-3.15 mm de largo. **Corola** de color blanco a crema, madurando a morado-vináceo, estandarte blanco con base de la lámina amarilla, con glándulas amarillas en la parte ventral; estandarte 5.1-5.4 mm de largo, uña 2.25-2.45 mm de largo, lámina deltoide, 2.55-3.2 × 2.66-2.9 mm, glándula subapical 0.5-0.82 mm de largo; alas 4.95-5.4 mm de largo, uña 1.60-1.63 mm de largo lámina lanceolada, 3.4-4.15 × 1.13-2 mm, asimétrica, base sagitada en la

porción anterior y truncada por la adaxial, glándula subapical de 0.5-0.83 mm; quilla 6-7.1 mm de largo, uñas 2.1-2.65 mm de largo, lámina oblonga u orbicular, 4.3-5 × 2.4-2.53 mm, asimétrica, base sagitada en la porción anterior y truncada en la posterior, ápice obtuso o redondeado, glándula subapical 1.05-1.25 mm de largo,. **Estambres** 6.5-9.9 mm de largo; columna estaminal 4.55- 5.5 mm de largo; cicatriz de inserción de la quilla a 1.87-2.27 mm desde la base; cicatriz de inserción de las alas a 1.32-1.67 mm desde la base; porción libre de los filamentos dorsales 1.95- 4.4 mm de largo; anteras de 0.82-0.86 mm de largo. **Ovario** 1.65-1.66 × 0.83-0.95 mm, viloso en la parte apical, con glándulas notorias porción dorsal distal; estilo 6.5-7.5 mm de largo, viloso en la porción basal; óvulos de 0.5-0.6 × 0.37-0.4 mm. **Fruto** 2.75-2.95 × 2-2.45 mm, viloso en la parte apical, membranoso en la parte basal. **Semilla** 1.95-2.2 × 1.55- 1.96 mm, blanca a crema, brillante.

Distribución y hábitat. Se encuentra en Colombia en los departamentos de Huila y Nariño, en matorrales secos a subxerofíticos, frecuente a orilla de camino y abundantes localmente, en suelos arenosos y pedregosos, desde 584 m hasta 1244 m de altitud. Ha sido recolectada con flor entre marzo y diciembre.

Comentarios. Algunos de los ejemplares de *Dalea sp. nov.* fueron identificados por Barneby (1977) como *Dalea carthagenensis* var. *barbata*; sin embargo, Barneby señaló que dicha identificación era arbitraria, ya que éstos presentan rasgos intermedios entre las variedades *barbata* y *carthagenensis*.

La especie nueva de *Dalea* es propuesta aquí debido a caracteres morfológicos diagnósticos como la ausencia de glándulas intrapeciolulares en el raquis, las glándulas de las membranas intercostales, las cuales se asemejan a las de los ejemplares de *D. carthagenensis* del norte del país, y al indumento piloso en el cáliz. Además, los análisis basados en el marcador ITS (ITS1+5.8S+ITS2) mostraron diferencias moleculares entre *Dalea carthagenensis* y *D. sp. nov.* en las siguientes sustituciones: posición 227 (Timina por Citosina), 241 (G por T), 404 (T por G); 531 (G por A), 571 (T por C), 599 (T por G),

719 (C por G), 733 (C por T), 749 (G por C) y 791 (G por A). El uso de caracteres moleculares como evidencia en diagnóstico de especies nuevas es aceptado en casos en los cuales el fenotipo de especies crípticas no es suficiente para su diferenciación (e.g. Filipowicz et al. 2012).

Material examinado. Huila: Baraya, carretera a La Troja, quebrada La Nutria, 26 Jul 1985 (fl), *Llanos 45B* (SURCO); carretera Baraya-Alpujarra, Km 95, 720 m, 8 May 1977 (fl), *Pabón 117* (COL); Baraya, camino de Baraya hacia Alpujarra, 678 m, 6 Sep 2017 (st), *Piñeros 99* (COL); Colombia, camino de Colombia hacia Baraya, pasando el puente provisional sobre el río Venado en dirección hacia Baraya, cerca al río Cabrera, 584 m, 6 Sep 2017 (fl, fr), *Piñeros 100* (COL) **Nariño:** Pasto, Carretera Panamericana, puente Juananbú, 1000 m, 22 Nov 1983 (fl), *Benavides 3608* (PSO); Pasto, puente Juananbú, carretera Panamericana, 1000 m, 22 Mar 1983 (fl), *Benavides 4172* (PSO); Taminango, corregimiento de El Tablón Panamericano, camino hacia El Salado, 1220- 1250 m, 18 May 2007 (fl), *Macías 5231* (CAUP); Buesaco, camino que conduce al Cañón de Juananbú, Estadero de la Confamiliar Nariño, desde la cabecera municipal de Buesaco, 1244 m, 11 Sep 2017 (es), *Piñeros 104* (COL); Buesaco, camino que conduce al Cañón de Juananbú, Estadero de la Confamiliar Nariño, desde la cabecera municipal de Buesaco, 1244 m, 11 Sep 2017 (fl, fr), *Piñeros 105* (COL); Pasto, cerca del puente del Juananbú, Panamericana Pasto-Popayán, 1000 m, 1 Dic 1989 (fl, fr), *Ramírez 1870* (PSO).

Figura 1-21: *Dalea* sp. nov. (*Piñeros 105*). A: Hábito; B: Hojas jóvenes; C: Estípula; D: Detalle de la hoja por la haz; E: Inflorescencia con flores blancas; F: Inflorescencia con flores moradas; G: Infrutescencia. Escalas: A = 20 cm; B, D-G = 1 cm; C = 2 mm.



Figura 1-22: *Dalea sp. nov* (*Piñeros 105*). A: Flor, vista lateral; B: Cáliz disecado; C: Lacinias, señaladas con puntas de flecha; D: Bráctea; E: Estandarte; F: Ala; G: Pétalo de la quilla; H: Detalle de la inserción de los pétalos en la columna estaminal, la punta de flecha superior indica la inserción de los pétalos de la quilla, y la inferior indica el punto de inserción de las alas; I: Detalle de la porción distal de la columna estaminal; J: Cáliz (izq.) y fruto; K: Semilla. Escalas: A, B, D-K= 1 mm; C=20 μ m.

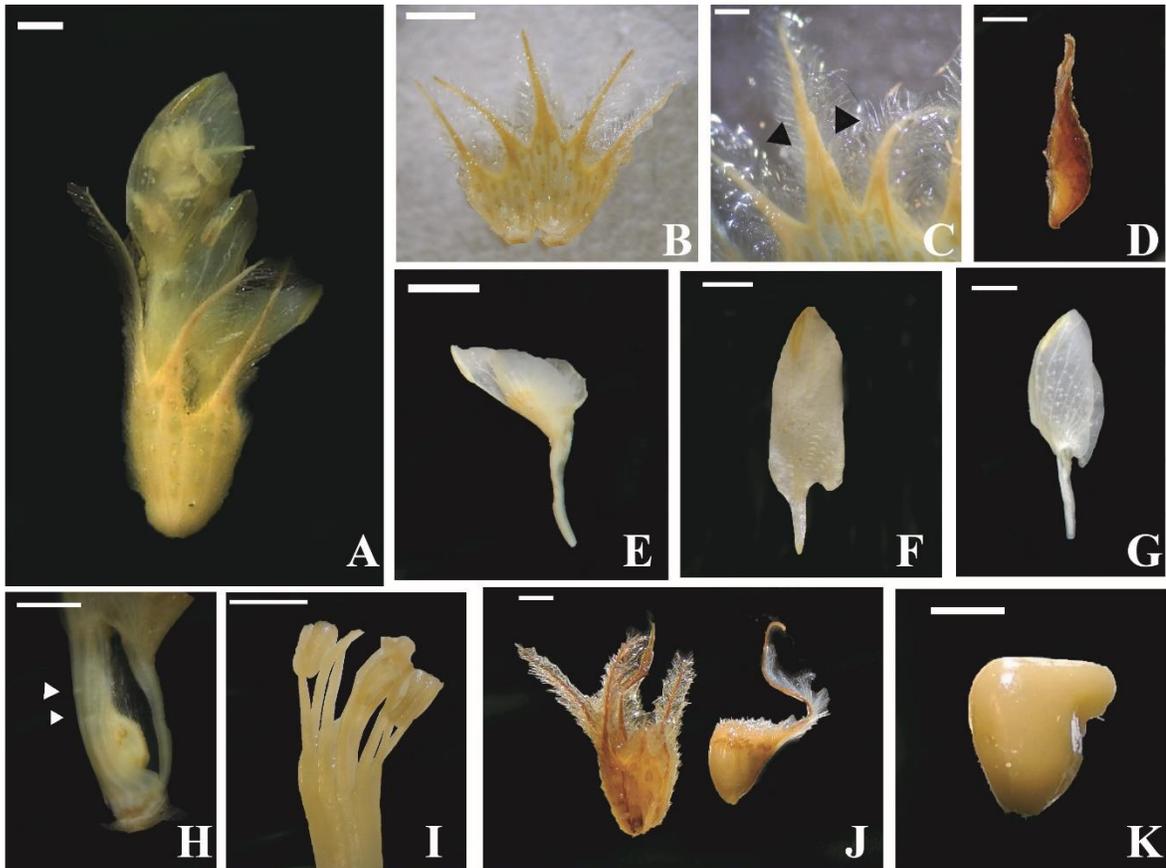
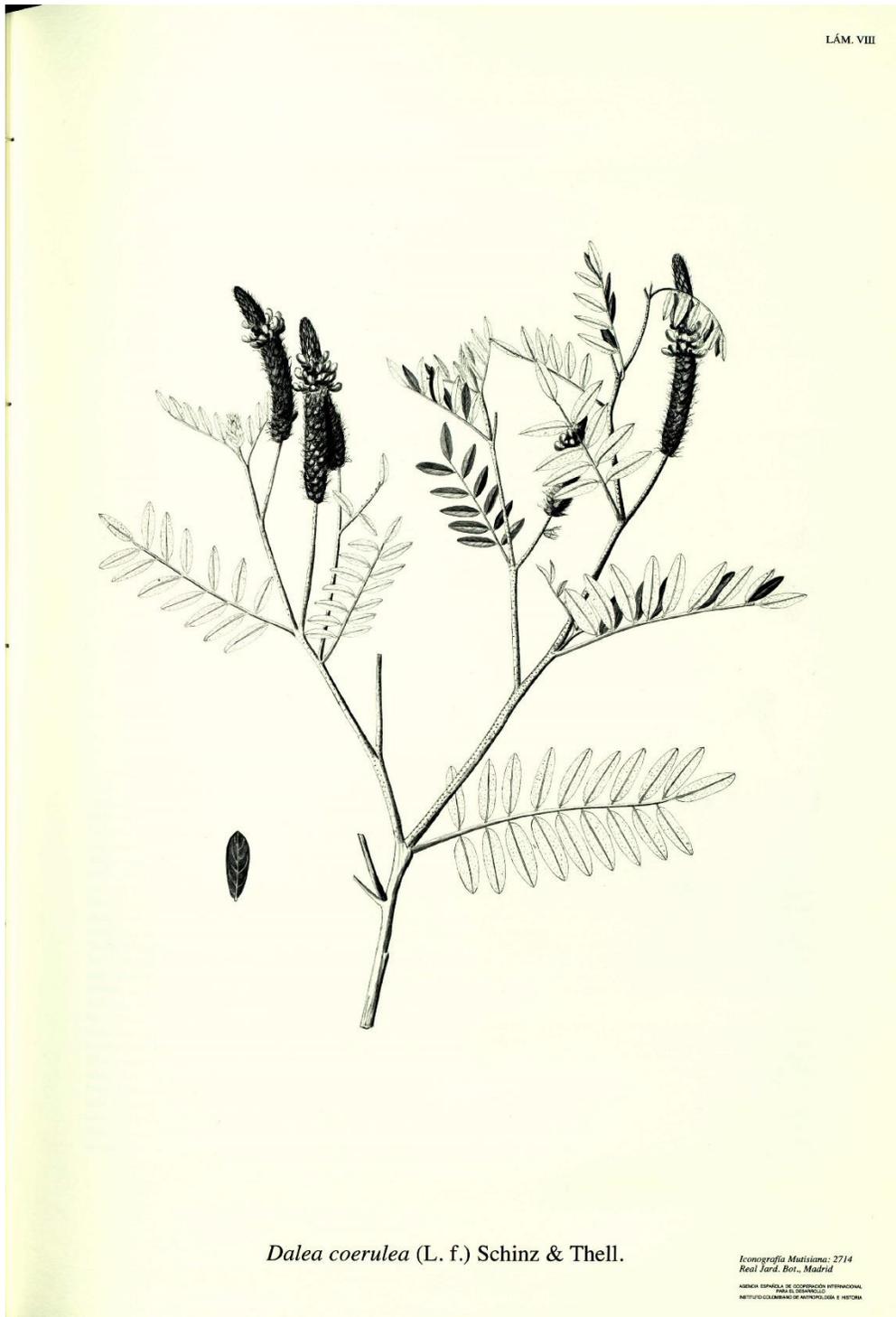


Figura 1-23: Iconografía Mutisiana. Ilustración de *Dalea coerulea* de la Real Extedición Botánica del Nuevo Reyno de Granada 1783- 1816, tomado de Bernal & Jiménez (2008)



2. CAPÍTULO 2: ANÁLISIS FILOGENÉTICO

2.1 INTRODUCCIÓN

Las relaciones filogenéticas dentro de la tribu Amorpheae han sido discutidas desde el punto de vista morfológico y molecular. Barneby (1977) propuso una hipótesis filogenética de Amorpheae basada en nueve caracteres morfológicos; como resultado de este estudio, se proponen dos clados: uno compuesto por los géneros *Dalea*, *Errazurizia*, *Marina* y *Psorothamnus* y otro compuesto por los géneros *Amorpha*, *Apoplansia*, *Eysenhardtia* y *Parryella*. En esta filogenia, el género *Marina* se propuso como un taxón intermedio entre los géneros *Dalea* y *Psorothamnus*, debido a que presenta características morfológicas propias de ambos géneros; adicionalmente, propuso cinco subgéneros dentro de *Dalea*: *Asprolea*, *Dalea*, *Parosela*, *Psoropteris* y *Theodora*.

Desde el punto de vista de filogenética molecular se han desarrollado varios análisis. McMahon & Hufford (2002) realizaron un estudio de la homología estructural de la sinorganización corola-androceo, y llegaron a la conclusión que la presencia de la 'estemonozona' permite inferir relaciones filogenéticas dentro de la tribu Amorpheae.

McMahon & Hufford (2004) realizaron el primer estudio filogenético con datos moleculares para la tribu Amorpheae con base en secuencias de ADN de cloroplastos y ribosoma nuclear (intron *trnK/matK*, ITS1, ITS2 y gen 5.8S); dicho estudio recuperó los clados Daleoides y Amorphoides. Finalmente, McMahon (2005) estudia las relaciones filogenéticas de la tribu basados en secuencias de ADN de marcadores nucleares (CNGC4), que da mayor soporte a las hipótesis filogenéticas inferidas usando *trnK/matK* e ITS y en donde se concluye que la tribu Amorpheae no está cercanamente relacionada con la tribu Psoraleae y que el género *Psorothamnus* debe ser dividido en dos géneros: *Psorothamnus* s. str. y *Psorodendron*. Sin embargo, estas filogenias no logran rastrear las

relaciones filogenéticas en muchas de las especies del género *Dalea*, mostrando una baja resolución y soporte de ramas.

Los métodos moleculares han demostrado ser una herramienta útil a la hora de reconstruir filogenias, tanto los análisis de máxima parsimonia y máxima verosimilitud muestran diferentes grados de resolución de topologías, sin embargo, muchos trabajos han demostrado que el método de inferencia Bayesiana (probabilidades posteriores) tiene un resultado más preciso y con mayor resolución con respecto a los demás métodos (Alfaro *et al.* 2003).

Entender la historia evolutiva de las especies es de vital importancia a la hora de evaluar la biodiversidad y determinar prioridades de conservación y debido a que varios ecosistemas y hábitats están bajo amenaza debido a las actividades humanas, monitorear la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas es ahora crítico (Vatanparast *et al.* 2013), en especial en ecosistemas de condiciones extremas como lo son las zonas áridas y los bosques secos (Pennington, 2000). Este trabajo busca inferir las relaciones filogenéticas de las especies colombianas del género *Dalea*, determinar si están relacionadas con las especies de Norte y Centro América o con las especies de Sur América y comprobar la relación entre *Dalea* y su género hermano *Marina*.

2.2 METODOLOGÍA

2.2.1 Extracción, amplificación y secuenciación de marcadores moleculares

Se realizó extracción de DNA total de 20 muestras recolectadas en campo con el kit "MO-BIO Power Plant Isolation Kit Cat No. 13400-S". Se amplificaron las regiones de cloroplasto *trnK/matK*, el marcador ribosomal nuclear ITS (ITS1+5.8S+ITS2) y el gen nuclear CNGC4. Debido a su tamaño, la región *trnK/matK* fue amplificada en dos fragmentos usando los cebadores *matK1221F* y *matK2340R* (fragmento 1), y *matK2025F* y *trnK2R* (fragmento 2). La reacción en cadena de la polimerasa (PCR) fue realizada usando el siguiente perfil: 4 minutos a 94°C, 35 ciclos de 1 minuto a 94°C, 1 minuto a 45°C o 48°C (fragmento 1 y

fragmento 2 respectivamente) y dos minutos a 72°C, seguido por una extensión final de 5 minutos a 72°C. La región ITS fue amplificada con los cebadores ITS/5.8S N-nc18s1 (forward) y C26A (reverse); se usó un perfil de PCR con “Touchdown”: 4 minutos a 94°C, cinco ciclos de 1 minuto a 94°C, 1 minuto a 52°C y 2 minutos a 72°C en donde la temperatura disminuía 1°C en cada ciclo, seguido por 30 ciclos de 1 minuto a 94°C, 1 minuto a 48°C y 2 minutos a 72°C, con una extensión final de 5 minutos a 72°C. La región nuclear CNGC4 fue amplificada usando los cebadores CNGC4Fwd y CNGC4Rev (McMahon, 2005) con el siguiente perfil de PCR: 4 minutos a 94°C, 35 ciclos de 1 minuto a 94°C, 1 minuto a 58°C y 1 minuto a 72°C, con una extensión final de 5 minutos a 72°C. Los productos de PCR fueron limpiados con el protocolo “ExoSAP-IT PCR Product Cleanup”. La secuenciación se efectuó a través del Centro Nacional de Secuenciación Genómica, Sede de Investigación Universitaria (SIU), Universidad de Antioquia, Medellín.

2.2.2 Análisis filogenético

El análisis filogenético se efectuó con base en tres marcadores moleculares, CNGC4, ITS y trnK/matK. El ‘Cyclic Nucleotide Gated Channel Like Protein’ (CNGC4) hace parte de la familia de genes nucleares CNGC, los cuales están asociados a las respuestas defensivas en plantas (Selliah & Brouillet, 2009). CNGC4 es un ‘lesion mimic mutant’ asociado a procesos de patogénesis y síntesis de auxinas (Sherman & Fromm, 2009); este marcador ha sido exitosamente usado en la reconstrucción filogenética en leguminosas debido a que es de copia única y a que su herencia biparental ha generado altas tasas de evolución a nivel específico (McMahon & Hufford, 2005, Scherson *et al.* 2005; Selliah & Brouillet, 2009).

La región nuclear del RNA ribosomal ‘Internal Transcript Spacer’ (ITS) usada en los análisis del presente estudio corresponde a la secuencia compuesta de ITS1 + 5.8S + ITS2. Esta secuencia hace parte de la familia de genes del RNA ribosomal-nuclear 18S-26S. Los genes nucleares que codifican para ADN ribosomal están arreglados en una unidad secuencialmente repetida de alta variabilidad; sus altas tasas de divergencia lo hacen óptimo para su uso en la reconstrucción de filogenias a en especies cercanamente relacionadas (Wojciechowski, 1993; Baldwin *et al.* 1995; McMahon & Hufford, 2004).

El gen cloroplástico *matK*, asociado a la síntesis de maturasas (Steele & Vilgalys, 1994), hace parte de la familia de genes que ocurre como una región de 1.5 kb incrustada dentro de un intrón de 2.5 kb que separa los dos exones *trnK*. El gen *matK* ha demostrado ser útil en la reconstrucción de relaciones filogenéticas en tribus y géneros de la subfamilia Papilionoideae (Hu *et al.* 2001; Lavin *et al.* 2001; McMahon & Hufford, 2005).

Para los análisis filogenéticos se generaron por primera vez trece secuencias de cuatro de las cinco especies de *Dalea* reportadas para Colombia: *D. coerulea* (LP98, LP101, LP103, LP107), *D. cuatrecasasii* (LP79, LP80, LP83, LP86) *D. foliolosa* (LP93, LP94) y *Dalea sp. nov.* (LP99, LP100, LP105).

Las secuencias adicionales del género *Dalea*, y el grupo externo conformado por especies de otros géneros de la tribu Amorpheae más la especie *Medicago truncatula* fueron descargadas del GenBank, incluidas aquellas empleadas en los análisis filogenéticos de McMahon & Hufford (2004) y de McMahon (2005). Se dispuso de secuencias de 14 especies adicionales del marcador CNGC4, 53 de ITS y 41 de *trnK/matK* (Tabla 2-1).

Las secuencias fueron alineadas por medio del programa Bioedit v7.2.5 (Hall, 1999) implementado en la plataforma ClustalX, con penalización de apertura y extensión de *gaps* de 50. El análisis por parsimonia (P) se realizó en el programa Nona (Goloboff, 1994) a través de Winclada v1.00.08 (Nixon, 2002). Los *gaps* fueron tratados como datos faltantes. Los caracteres no informativos fueron eliminados de los análisis. La búsqueda heurística se realizó con 100 réplicas, 10 árboles iniciales por réplica y un máximo de 1000 árboles en memoria. La estrategia de búsqueda fue TBR múltiple.

Para los análisis de Máxima Verosimilitud (ML) e Inferencia Bayesiana (IB) se obtuvieron los modelos de sustitución por medio del programa JModeltest v2.1.10 (Darriba *et al.* 2012). Los análisis de Máxima Verosimilitud se llevaron a cabo por medio de la plataforma CIPRES (Miller *et al.* 2009), usando la herramienta RAxML (Stamatakis *et al.* 2008); los análisis combinados de ML se realizaron en el software GARLI v2.01 (Zwickl, 2006).

Para los análisis de Inferencia Bayesiana se utilizó el programa MrBayes v3.2 (Ronquist & Huelsenbeck, 2003). A la matriz NEXUS le fueron añadidos los comandos con la información de particiones y modelos de sustitución. Se realizaron 15 millones de

generaciones con un muestreo de 15000, con un 'área de quemado' de 25%; se llevaron a cabo cuatro cadenas de Markov, tres 'calientes' y una 'fría', y dos corridas.

Para cada uno de los tipos de análisis (Parsimonia, Máxima Verosimilitud y Análisis Bayesiano) se realizaron análisis individuales para los marcadores secuenciados (CNGC4, ITS, y *trnK/matK*), así como los siguientes cuatro análisis combinados: (a) CNGC4-ITS; (b) CNGC4-*trnK/matK*; (c) ITS-*trnK/matK* y (d) todos los marcadores.

Tabla 2-1: Número de accesión de las secuencias utilizadas en el estudio. NN= secuencias nuevas, obtenidas durante el presente estudio, aún no inscritas en el GenBank.

Especie	CNGC4	ITS	<i>trnK/matK</i>
<i>Amorpha apiculata</i>	DQ023320	AY426771	AY391784
<i>Amorpha californica</i>	DQ023322	AY426772	
<i>Amorpha canescens</i>	DQ023323	AY426773	
<i>Amorpha fruticosa</i>		AY426774	AY391785
<i>Amorpha georgiana</i>		AY426775	
<i>Apoplanesia paniculata</i>	DQ023327		
<i>Dalea bicolor</i>		AY426777	AY391786
<i>Dalea candida</i>		AY426778	
<i>Dalea carthagenensis</i>		AY426779	
<i>Dalea cliffortiana</i>		AY426780	AY391787
<i>Dalea filiciformis</i>		AY426781	AY391788
<i>Dalea gypsophila</i>		AY426782	
<i>Dalea hospes</i>		AY426783	AY391789
<i>Dalea lanata</i>		AY426784	AY391790
<i>Dalea lumholtzii</i>		AY426785	AY391791
<i>Dalea melantha</i>		AY426786	AY391792
<i>Dalea mollis</i>		AY426787	AY391793
<i>Dalea mollissima</i>		AY426788	AY391794
<i>Dalea myriadenia</i>		AY426789	
<i>Dalea neomexicana</i>		AY426790	AY391795
<i>Dalea pinetorum</i>		AY426791	
<i>Dalea pogonathera</i>		AY426792	AY391796
<i>Dalea pulchra</i>		AY426793	AY391797

Tabla 2-2: Continuación

<i>Especie</i>	<i>CNGC4</i>	<i>ITS</i>	<i>trnK/matK</i>
<i>Dalea purpurea</i>		AY426794	AY391798
<i>Dalea purpusi</i>		AY426795	AY391799
<i>Dalea saffordii</i>		AY426796	
<i>Dalea scandens</i>		AY426797	AY391800
<i>Dalea versicolor</i>		AY426798	AY391801
<i>Dalea weberbaueri</i>		AY426799	
<i>Dalea wrightii</i>		AY426800	AY391802
<i>Dalea coerulea</i> (LP98)	NN	NN	NN
<i>Dalea coerulea</i> (LP101)	NN	NN	NN
<i>Dalea coerulea</i> (LP103)	NN	NN	NN
<i>Dalea coerulea</i> (LP107)	NN	NN	NN
<i>Dalea cuatrecasasii</i> (LP79)	NN	NN	NN
<i>Dalea cuatrecasasii</i> (LP80)	NN	NN	NN
<i>Dalea cuatrecasasii</i> (LP83)	NN	NN	NN
<i>Dalea cuatrecasasii</i> (LP86)	NN	NN	NN
<i>Dalea foliolosa</i> (LP93)	NN	NN	NN
<i>Dalea foliolosa</i> (LP94)	NN	NN	NN
<i>Dalea sp. nov.</i> (LP99)	NN	NN	NN
<i>Dalea sp. nov.</i> (LP100)	NN	NN	NN
<i>Dalea sp. nov.</i> (LP105).	NN	NN	NN
<i>Errazurizia benthamii</i>	DQ023324	AY426801	AY391803
<i>Errazurizia megacarpa</i>	DQ023321	AY426802	AY391804
<i>Errazurizia rotundata</i>	DQ023325	AY426803	AY391805
<i>Eysenhardtia orthocarpa</i>	DQ023328	AY426804	AY391806
<i>Eysenhardtia platycarpa</i>		AY426805	
<i>Eysenhardtia texana</i>	DQ023326	AY426806	AY391807
<i>Marina alamosana</i>		AY426807	
<i>Marina calycosa</i>		AY426808	AY391808
<i>Marina crenulata</i>		AY426809	
<i>Marina maritima</i>		AY426810	AY391809
<i>Marina parryi</i>		AY426811	AY391810
<i>Marina scopa</i>		AY426812	AY391811
<i>Medicago truncatula</i>	BV164997	AF233339	AF522109

Tabla 2-3: Continuación

<i>Especie</i>	CNGC4	ITS	trnK/matK
<i>Parryella filifolia</i>	DQ023329	AY426813	AY391812
<i>Psorothamnus arborescens</i> var. <i>minutifolius</i>			AY391813
<i>Psorothamnus arborescens</i> var. <i>pubescens</i>		AY426814	AY391814
<i>Psorothamnus emoryi</i> var. <i>arenarius</i>		AY426815	AY391815
<i>Psorothamnus emoryi</i> var. <i>emoryi</i>		AY426816	AY391816
<i>Psorothamnus fremontii</i>	DQ023330	AY426817	AY391817
<i>Psorothamnus kingii</i>	DQ023331		AY391818
<i>Psorothamnus polydenius</i> var. <i>jonesii</i>		AY426819	AY391819
<i>Psorothamnus polydenius</i> var. <i>polydenius</i>		AY426820	AY391820
<i>Psorothamnus schottii</i>	DQ023332	AY426821	
<i>Psorothamnus scoparius</i>		AY426822	AY391821
<i>Psorothamnus spinosus</i>		AY426823	AY391822
<i>Psorothamnus thompsoniae</i>		AY426824	AY391823

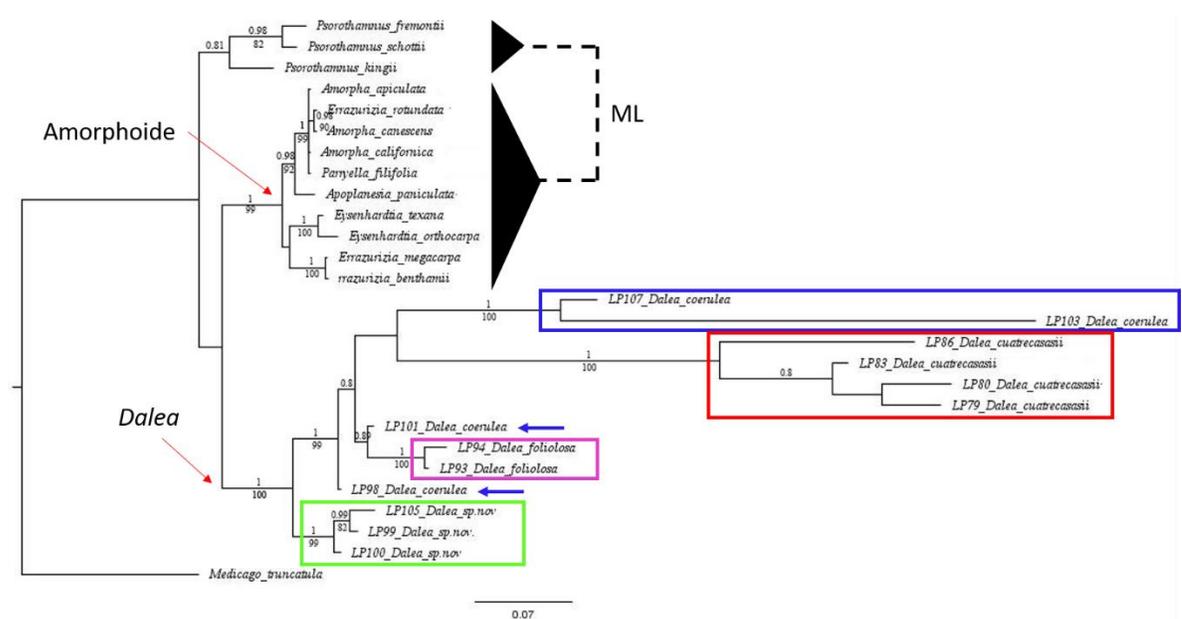
2.3 RESULTADOS

2.3.1 Análisis individuales

ITS. Los análisis con esta región incluyeron 66 terminales y un total de 875 caracteres. De éstos, 97 fueron informativos en los análisis por parsimonia, que resultaron en 8 árboles más parsimoniosos con una longitud (L) de 459 pasos, un índice de consistencia (CI) de 0.65 y un índice de retención (RI) de 0.80 (tabla 2-2). Se calculó el árbol de consenso estricto, en el cual colapsó solamente un nodo. El mejor árbol resultante del análisis de ML obtuvo un $\ln L = -9506.0074$. Las topologías obtenidas por los tres análisis (P, ML e IB) recuperan dos clados, el primero correspondiente a los géneros 'Amorphoides' (*Amorpha*, *Apoplanesia*, *Errazurizia*, *Eysenhardtia* y *Parryella*) y el segundo correspondiente a los géneros 'Daleoides' (*sensu* McMahon & Hufford, 2004). Los dos clados recibieron valores de bootstrap (BS) > 85% y probabilidad posterior (PP) > 0.99. Dentro del clado de los

CNGC4. La matriz para el análisis de este marcador nuclear consta de 27 terminales y 491 caracteres. En el análisis por parsimonia, los 178 caracteres informativos resultaron en 3 árboles más parsimoniosos con una longitud (L) de 459 pasos, e índices de consistencia (CI) de 0.65 y de retención (RI) de 0.80 (tabla 2-2). El consenso estricto colapsó en un nodo. El mejor árbol resultante del análisis de máxima verosimilitud tuvo un valor de $\ln L = -3215.6766$. La topología obtenida por P y ML recupera dos clados, el primero con todas las especies de la tribu Amorpheae *minus Dalea*, y el segundo clado con todas las especies de *Dalea*. El análisis por IB recupera a las especies de *Psorothamnus* como hermanas de un clado formado por Amorphoides + *Dalea*. En este último, los ejemplares de *D. cuatrecasasii*, *D. foliolosa* y *D. sp. nov.* se agrupan entre sí, con valores de BS entre 99% y 100% y PP entre 0.8 y 1.0. Solamente dos de los ejemplares de *D. coerulea* incluidos en el análisis se agrupan entre sí; de los restantes, uno se agrupa junto con *D. foliolosa* (LP101) y el otro forma un clado con *D. coerulea* y *D. sp. nov.* (LP98) (Fig. 2-2).

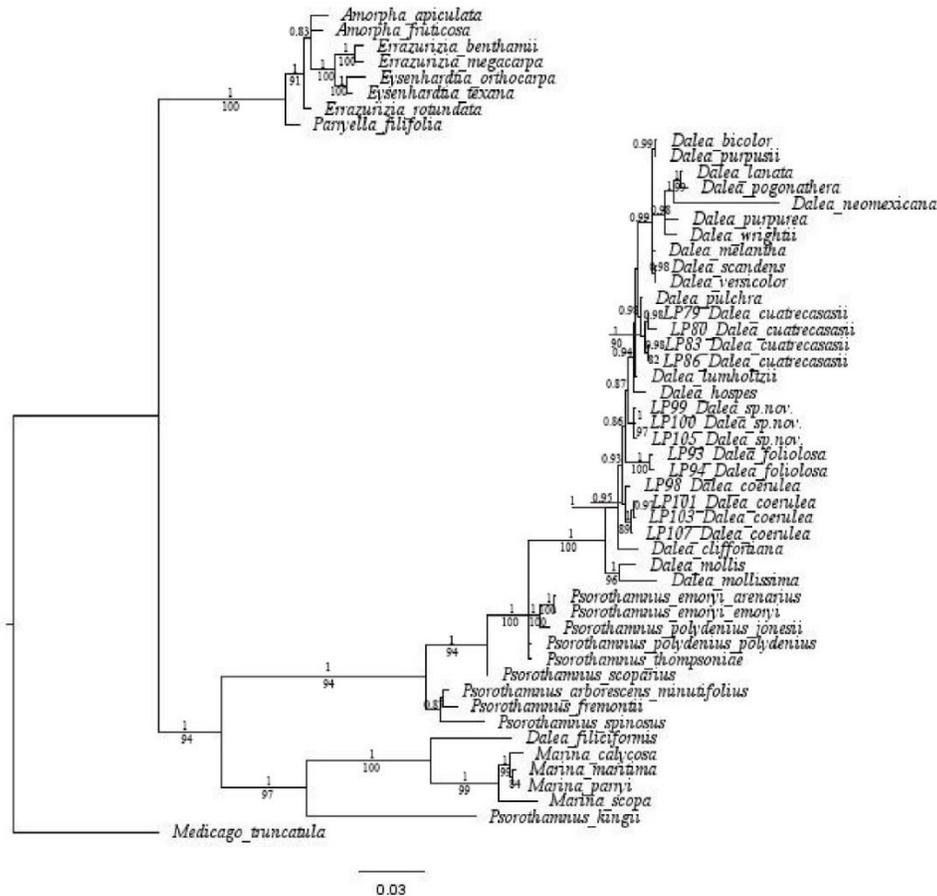
Figura 2-2: Árbol resultante del análisis de Inferencia Bayesiana del gen CNGC4. Se muestran los valores de bootstrap mayores a 80 en la parte inferior de cada rama y las probabilidades posteriores mayores a 0.8 en la parte superior. La línea punteada representa las relaciones diferentes en el análisis de máxima verosimilitud.



TrnK/matK. La matriz de esta región cloroplástica empleada en los análisis consta de 53 terminales y 1386 caracteres. En el análisis por parsimonia, 401 caracteres resultaron

informativos. La búsqueda heurística resultó en 72 árboles más parsimoniosos, cada uno con una longitud (L) de 895 pasos, un índice de consistencia (CI) de 0.72, y un índice de retención (RI) de 0.92. Al calcular el consenso estricto colapsaron 17 nodos (tabla 2-2). El mejor árbol resultante en el análisis de máxima verosimilitud tuvo un valor de $\ln L = -7673.0105$. La topología obtenida, tanto por ML como por IB muestra que los ejemplares de *D. cuatrecasasii*, *D. coerulea*, *D. foliolosa* y *D. sp. nov.* se agrupan entre sí. Por otro lado, en el análisis por P, tres de los individuos de *D. coerulea* (LP101, LP103 y LP107) aparecen formando un clado, mientras que el restante (LP98) colapsa en la politomía de *Dalea* (Fig. 2-3).

Figura 2-3: Árbol resultante del análisis de Inferencia Bayesiana del marcador trnK/matK. Se muestran los valores de bootstrap mayores a 80 en la parte inferior de cada rama y las probabilidades posteriores mayores a 0.8 en la parte superior. El análisis por máxima verosimilitud generó la misma topología y es congruente con las relaciones mostradas por el análisis de parsimonia, el cual generó una politomía en el género *Dalea*.



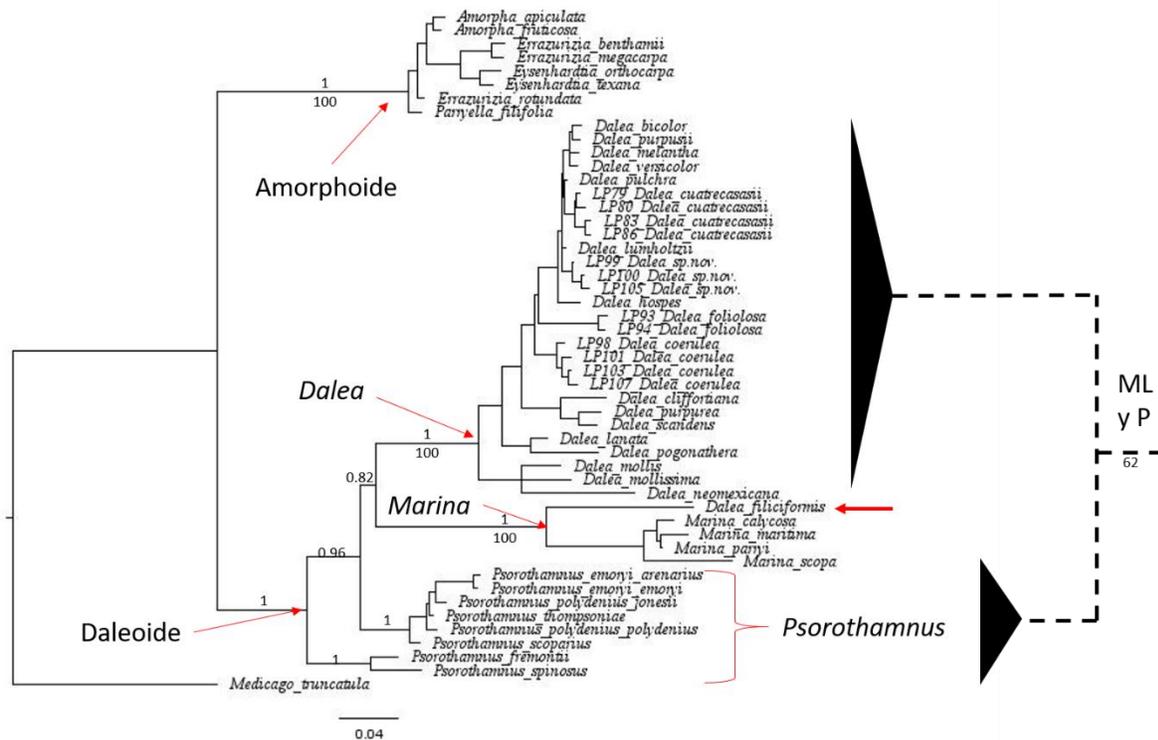
2.3.2 Análisis combinados

CNGC4 + ITS. El análisis combinado de estos dos marcadores se basó en una matriz conformada por 25 terminales y 1366 caracteres. Bajo parsimonia, el análisis de los 476 sitios informativos resulta en 9 árboles más parsimoniosos con $L=1133$ pasos, $CI=0.66$ y $RI=0.85$. El árbol de consenso estricto colapsa en dos nodos (tabla 2-2). El mejor árbol obtenido en el análisis de ML tiene un valor de $\ln L = -8022.9970$. La topología obtenida en todos análisis recupera a los clados hermanos Amorphoides y Daleoides; en este último, los ejemplares de cada una de las especies del género *Dalea* incluidas en el análisis se agrupan entre sí.

CNGC4 + trnK/matK El análisis combinado de CNGC4-trnK/matK se basó en una matriz de 22 terminales y 1889 caracteres. En el análisis de parsimonia, 436 sitios resultan informativos y produce como resultado un único árbol de $L= 872$, $CI =0.74$ y $RI=0.89$ (Tabla 2-2). El árbol más óptimo resultante bajo ML tiene un valor de $\ln L = -8941.3767$. La topología obtenida muestra que los ejemplares de *Dalea cuatrecasasii*, *D. foliolosa* y *D. sp. nov.* se agrupan entre sí, mientras que solamente dos de los ejemplares de *D. coerulea* (LP103 y LP107) se agrupan entre ellos, los restantes forman un clado con *D. sp. nov.* (LP98) y con las demás especies del género *Dalea* (LP101). Todas las especies de *Dalea* forman un clado hermano del género *Psorothamnus*, mientras que las demás especies de la tribu Amorpheae incluidas en este análisis forman un segundo clado.

ITS + trnK/matK. Al combinar los marcadores ITS-trnK/matK se generó una matriz de 50 terminales y 2262 caracteres, de los cuales 772 fueron informativos en el análisis de parsimonia. La búsqueda heurística dio como resultado 6 árboles más parsimoniosos de $L = 2305$ pasos, $CI = 0.56$ y $RI = 0.84$. El árbol de consenso estricto colapsó en tres nodos. (tabla 2-2) El análisis de máxima verosimilitud arrojó un árbol con valor de $\ln L = -16152.0993$. En los análisis de P y ML el género *Dalea* aparece como hermano del género *Psorothamnus*, con un valor de $BS=62\%$; En IB, *Dalea* es hermano del género *Marina*, aunque con bajo valor de probabilidad posterior ($PP= 0.82$). Los ejemplares de las especies colombianas del género *Dalea* se agrupan entre sí. La especie *D. cuatrecasasii* aparece como hermana de la especie *D. pulchra*, mientras que *D. coerulea* aparece como hermana del clado que contiene a las demás especies colombianas (Fig. 2-4)

Figura 2-4: Árbol resultante del análisis de Inferencia Bayesiana de los marcador ITS y trnK/matK combinados. Se muestran los valores de bootstrap mayores a 80 en la parte inferior de cada rama y las probabilidades posteriores mayores a 0.8 en la parte superior. La línea punteada representa relaciones diferentes en los análisis de máxima verosimilitud y parsimonia, donde el género *Dalea* aparece como hermano del género *Psorothamnus*.



ITS + trnK/matK + CNGC4. El análisis combinado de todos los marcadores secuenciados en el presente estudio contó con 22 terminales, 2753 caracteres y 702 caracteres informativos bajo parsimonia. En el análisis P se generaron 3 árboles más parsimoniosos con $L = 1415$ pasos, cada uno con $CI = 0.71$ y $RI = 0.88$. El cálculo del árbol de consenso estricto colapsó un único nodo (tabla 2-2). El análisis por ML tuvo como resultado un mejor árbol con un valor de $\ln L = -12248.3106$. Todos los ejemplares de las especies de *Dalea* se agrupan entre sí, con valores de BS entre 94% y 100% y PP de 1.0. El género *Dalea* resulta monofilético y hermano de la especie *Psorothamnus fremontii*. Las especies de los géneros *Amorpha*, *Errazurizia*, *Eysenhardtia* y *Parryella*, forman otro clado. Las especies colombianas de *Dalea* forman dos subclados, el primero con las especies *D. cuatrecasasii* + *D. sp. nov.*, y el segundo con *D. foliolosa* + *D. coerulea* (Fig. 2-5).

Figura 2-5: Árbol resultante del análisis de Inferencia Bayesiana de los marcador CNGC4. ITS y trnK/matK combinados. Se muestran los valores de bootstrap mayores a 80 en la parte inferior de

cada rama y las probabilidades posteriores mayores a 0.8 en la parte superior. Las líneas azules representan las relaciones diferentes en los análisis combinados de CNGC4-trnK/matK. Todas las metodologías de construcción de árboles fueron consistentes entre análisis.

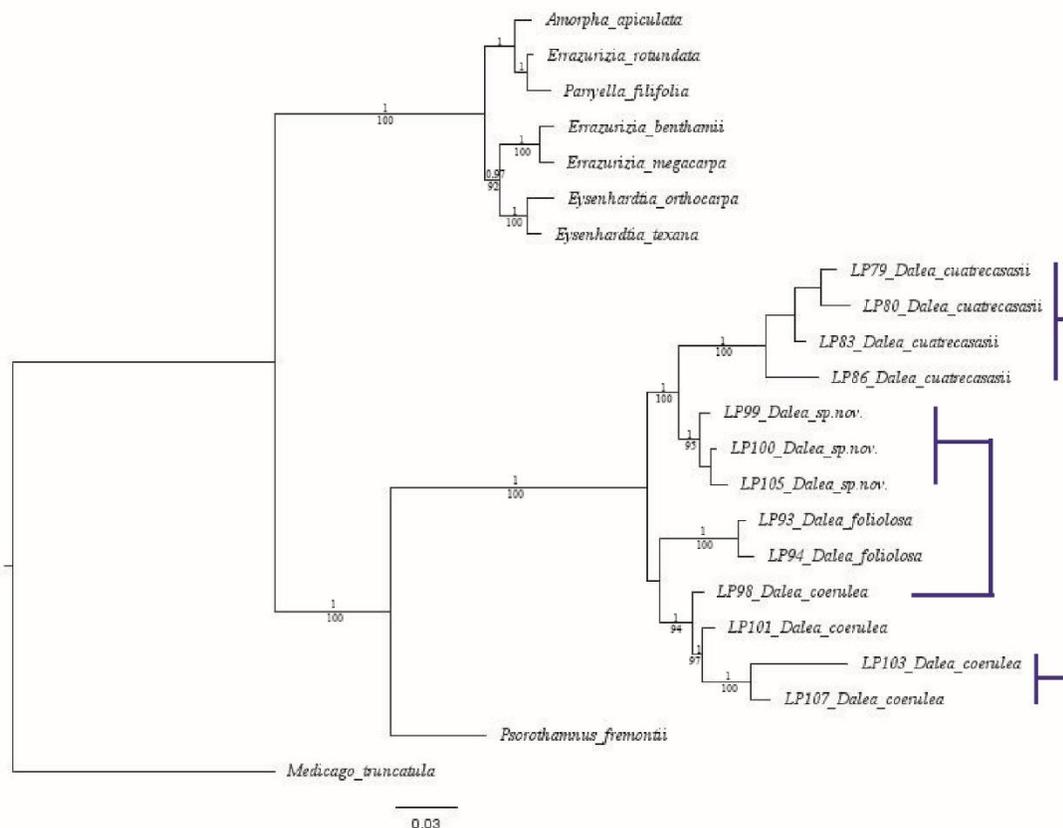


Tabla 2-4: Estadísticos del análisis con Parsimonia.

Marcador	CNGC4	ITS	trnK/matK	CNGC4 +ITS	CNGC4 +matK	ITS +trnK/matK	ITS +trnK/matK + CNGC4
<i>Número de terminales</i>	27	66	53	25	23	50	22
<i>Caracteres</i>	491	875	1386	1366	1889	2262	2753
<i>caracteres no informativos</i>	313	478	985	890	1453	1490	2051
<i>Caracteres informativos</i>	178	397	401	476	436	772	702
<i>número de árboles</i>	3	8	72	9	1	6	3
<i>Longitud (L)</i>	460	1630	895	1133	872	2305	1415

Tabla 2-5: Continuación

Marcador Estadístico	CNGC4	ITS	trnK/matK	CNGC4 +ITS	CNGC4 +matK	ITS +trnK/matK	ITS +trnK/matK + CNGC4
<i>Índice de Consistencia (CI)</i>	0.65	0.47	0.72	0.66	0.74	0.56	0.71
<i>Índice de Retención (RI)</i>	0.80	0.82	0.92	0.85	0.89	0.84	0.88
<i>Índice de consistencia recalculado (RC)</i>	0.52	0.38	0.66	0.56	0.65	0.47	0.62
<i>Nodos colapsados en el árbol de consenso estricto</i>	1	8	17	2	0	3	1

2.4 DISCUSIÓN

El marcador molecular ITS fue el que mostró mayor proporción de sitios informativos en comparación con la cantidad total de caracteres, mientras que el marcador *trnK/matK* mostró valores mayores de índices de consistencia (IC), retención (RI) y consistencia recalculado (RC). De acuerdo a los resultados obtenidos, los análisis que involucran al gen CNGC4 fueron los que mostraron más diferencias con respecto a los demás marcadores moleculares. Estas diferencias pueden deberse a que el número de terminales fue menor en estos análisis, lo que puede aumentar la longitud de las terminales y por tanto reducir la precisión de los árboles obtenidos (Graybeal, 1998; Pollock *et al.* 2002).

A pesar de mostrar diferentes topologías, se pueden observar ciertas relaciones consistentes en los análisis individuales:

Dentro de la tribu Amorpheae se recuperan, de manera consistente, los clados Amorphoides y Daleoides en todos los análisis. Desde el punto de vista morfológico, estos clados difieren principalmente en la morfología de las flores, que (son papilionáceas en los linajes Daleoides, mientras que en los linajes Amorphoides las flores presentan variaciones

en el número y la forma de los pétalos que derivan en un arquetipo floral no papilionáceo (McMahon & Hufford, 2004; McMahon, 2005).

El género *Dalea* aparece monofilético en todos los análisis, con altos valores de BS y PP; sin embargo, ITS y *trnK/matK* mostraron relaciones diferentes en cuanto a la relación de *Dalea* con los géneros *Marina* y *Psorothamnus*. El análisis con ITS muestra a *Dalea* como hermano del género *Marina*, formando el clado conocido como Daleeae (Hutchinson, 1964; McMahon & Hufford, 2004), mientras que el análisis con *trnK-matK* muestra a *Dalea* como género hermano de *Psorothamnus*, lo que difiere con la relación de grupo hermano entre *Dalea* y *Marina* reportada en los análisis basados en este mismo gen por McMahon & Hufford (2004).

Los análisis combinados de los marcadores ITS+ *trnK/matK* producen diferentes topologías bajo parsimonia y máxima verosimilitud, versus los resultados por Inferencia Bayesiana. Los análisis por Parsimonia y por Máxima Verosimilitud mostraron la relación *Dalea* + *Psorothamnus*, (con valores de BS de 82% o menos) mientras que el análisis Bayesiano recuperó el clado *Dalea* + *Marina*, aunque con bajos valores de PP (<0.82).

La relación de grupo hermano entre *Dalea* y *Marina* obtenida a partir de ITS y del análisis combinado ITS + *trnK/matK* (bajo Inferencia Bayesiana) es congruente con la presencia en estos dos géneros de pétalos epistémonos y de una zona de inserción de pétalos en la columna estaminal a la que McMahon & Hufford (2002) llamaron 'estemonozona'. No obstante, esta hipótesis requiere un mayor muestreo tanto de datos moleculares, como de detallados estudios de desarrollo y morfología florales en especies extracolombianas.

Filogenia de las especies colombianas de *Dalea*: En todos los análisis realizados, los ejemplares de las especies *Dalea cuatrecasasii*, *D. foliolosa* y *Dalea sp. nov.* se agruparon entre sí. Solo en el análisis con CNGC4, algunos de los ejemplares de *D. coerulea* se observó que algunos de los ejemplares se agrupaban con *Dalea foliolosa* o formaban una politomía. En todos los análisis, los ejemplares LP103 y LP107 de *D. coerulea* se agruparon entre sí; en dos de los análisis el ejemplar LP101 se agrupó con *D. foliolosa* (CNGC4) o formaba un clado con las demás especies del género excepto *D. foliolosa* (CNGC4 + *trnK/ matK*). Por otro lado, el ejemplar de *D. coerulea* LP98, procedente de un individuo cultivado en el Jardín Botánico de Bogotá, fue el que presentó mayor inestabilidad

en los análisis, ya que en algunos casos se agrupó con los demás ejemplares de la misma especie, en otros con la especie *D. sp. nov.* (*trnK/matK*, CNGC4 + *trnK/matK*), o formaba una politomía con las demás especies del género.

En la mayoría de los análisis realizados, las especies colombianas *Dalea cuatrecasasii* y *D. sp. nov.* se agruparon en el mismo clado; luego la especie *D. foliolosa* se agrupa con ellas y finalmente, todas estas se agrupan con *D. coerulea*. Algunas excepciones en estas relaciones se observan en los análisis con el gen CNGC4 y CNGC4 + *trnK/matK*, a partir de los cuales *D. cuatrecasasii* se agrupa con *D. coerulea*.

Estudios previos en la filogenia de la tribu *Amorpheae* mostraron que los subgéneros *Dalea* y *Parosela* (sensu Barneby, 1977), no son monofiléticos; tan solo el subgénero *Theodora* muestra monofilia, ya que las especies *D. mollis*, *D. mollissima* y *D. neomexicana* se agrupan entre sí (McMahon & Hufford, 2004). El presente estudio incluyó especies de la sección *Parosela* (subgénero *Parosela*) series *Coerulea*: *D. coeruleae* y *D. cuatrecasasii* y la sección *Psoropogon* (subgénero *Parosela*), serie *Citriodorae*: *Dalea foliolosa*. Con base en este muestreo, nuestros resultados contradicen la monofilia de las series *Coerulea* y de la sección *Psoropogon*.

En los análisis con el marcador molecular ITS fueron incluidas las especies peruanas *Dalea myriadena* y *D. weberbaueri*, las cuales se agrupan con la especie colombiana *D. coerulea*; todas estas especies hacen parte de la serie *Coerulea* (sensu Barneby, 1977), y comparten caracteres morfológicos como inflorescencias en espiga con flores sésiles o subsésiles (i.e. con pedicelos hasta de 1 mm de longitud), tubo del cáliz con 10 costillas, pétalos usualmente azules o morados (Barneby, 1977). A pesar de que la especie *D. cuatrecasasii* comparte estos caracteres con las especies de la serie *Coerulea*, *D. cuatrecasasii* se agrupa con las especies *D. bicolor* y *D. versicolor* y en los análisis con *trnK/matK* y el combinado ITS + *trnK/matK*, *D. cuatrecasasii* se agrupa con *D. pulchra*, y se encuentra en un clado con especies de distribución en Norte- y Centro América, incluidas las demás especies colombianas *D. carthagenensis*, *D. foliolosa* y *D. sp. nov.* Por lo tanto, se puede concluir que ni las especies suramericanas, por una parte, ni las especies de Norte América, México y Centroamérica, por otra parte, conforman dos clados hermanos entre sí.

Aporte del marcador molecular ITS para la descripción de una especie nueva de *Dalea*:

El análisis con ITS muestra que todos los ejemplares de la especie *D. sp. nov.* se agrupan entre sí con altos valores de BS y de PP (> 97% y 0.97, respectivamente). Ejemplares de esta especie habían sido tentativamente identificados como *Dalea carthagenensis* var. *barbata* por Barneby (1977). Los resultados del presente trabajo han detectado que los ejemplares procedentes del sur de Colombia difieren en varios caracteres morfológicos y moleculares. Por lo tanto, se proponen estos ejemplares como parte de una especie nueva, hermana de *D. carthagenensis*. En ninguno de los 6 árboles resultantes en los análisis por parsimonia o en las topologías resultado de los análisis por ML o IB, el ejemplar de *D. carthagenensis* incluido en el presente análisis aparece anidado en las especies procedentes del sur del país, que constituyen la especie nueva, lo que da soporte a *D. sp. nov.* como una especie nueva para la ciencia del género *Dalea*. Por lo tanto, la diagnosis de los caracteres morfológicos diagnósticos será acompañada de autapomorfías moleculares consistentes en diez sustituciones independientes (no en tándem) en el marcador ITS con respecto a *D. carthagenensis* (Anexo 2).

3. Conclusiones y recomendaciones

3.1 Conclusiones

La tribu Amorpheae en Colombia sólo se encuentra representada por el género *Dalea*, éste último con cuatro especies, de las cuales una se propone como nueva en este estudio. Los nombres inéditos *Dalea boyacana* Killip y *D. soatensis* Killip, corresponden a *D. cuatrecasasii* y *D. foliolosa*, respectivamente.

La comparación de características climáticas de diferentes localidades donde se distribuye *Dalea* indica que los requerimientos de estas especies incluyen precipitaciones menores a 260 mm mensuales y 1300 mm anuales, con régimen de distribución de lluvias bimodal a lo largo del año, a excepción de *Dalea carthagenensis*, cuya localidad tipo tiene un régimen de precipitación monomodal. Las temperaturas de estas localidades oscilan entre los 10°C y los 25°C.

El desarrollo floral de las especies colombianas de *Dalea* difiere de los demás taxones estudiados del clado Daleoides, ya que los estambres antesépalos inician su desarrollo antes que el gineceo, el cual empieza su diferenciación una vez se han desarrollado el estambre antepétalo adaxial y los dos laterales. Este carácter ontogenético puede ser informativo en estudios de mayor muestreo en dicho clado.

Las especies colombianas de *Dalea* presentan transición de células TRS/TFS a lo largo de la epidermis de un mismo pétalo, lo que constituye el primer reporte de este tipo de

transición en la microanatomía de pétalos para la tribu Amorpheae. Este carácter micromorfológico puede ser informativo en estudios de mayor muestreo en dicha tribu.

Aunque inicialmente la asociación entre *Dalea cuatrecasasii* y *Pilostyles boyacensis* se registró en poblaciones de Villa de Leyva y alrededores (Boyacá), durante la realización del trabajo de campo del presente estudio, se encontraron nuevas poblaciones en Soatá, al norte de Boyacá, y en Nemocón, Cundinamarca.

Los caracteres anteriormente propuestos para la delimitación de *Dalea coerulea* y *D. cuatrecasasii* fueron reevaluados. La relación de la longitud del diente dorsal del cáliz con respecto al tubo del cáliz, sumado a la presencia o ausencia de indumento en el cáliz son propuestos como caracteres para la delimitación de estas especies.

Los clados Amorphoides y Daleoides son consistentes en los análisis realizados. *Dalea* es monofilética y las evidencias moleculares combinadas y las morfológicas demuestran una relación de grupo hermano con el género *Marina*.

Las especies *D. coerulea* y *D. cuatrecasasii*, a pesar de compartir gran cantidad de caracteres morfológicos, no resultan especies hermanas con base en la evidencia molecular. *Dalea coerulea* se agrupa con las especies de Perú, mientras que *D. cuatrecasasii* se agrupa con las especies de Norte- y Centroamérica.

Dalea sp. nov. es hermana de *D. carthagenensis* y las dos se encuentran en el clado de las especies de Norte- y Centroamérica. Las dos especies difieren en varios rasgos morfológicos y en diez sustituciones independientes en el marcador ITS.

3.2 Recomendaciones

Los resultados de esta investigación aportan información para la estructuración de nuevas hipótesis biogeográficas de los bosques secos de los valles interandinos

Es recomendable realizar investigaciones que permitan establecer los límites taxonómicos entre las variedades de la especie *Dalea carthagenensis*.

Bibliografía

Albesiano, S., & Rangel-Ch, J. O. (2006). Estructura de la Vegetación del Cañón del Río Chicamocha, 500-1200 M; Santander-Colombia: Una Herramienta Para La Conservación. *Caldasia* 28: 307-325.

Alfaro, M. E., Zoller, S., & Lutzoni, F. (2003). Bayes or bootstrap? A simulation study comparing the performance of Bayesian Markov chain Monte Carlo sampling and bootstrapping in assessing phylogenetic confidence. *Molecular Biology and Evolution* 20: 255-266.

Anonimo (1758). Opera varia Linneana, 244. Lucca, Italia.

Arévalo, I. De & J. H. Torres-Romero. (1987). Agallas e insectos asociados en plantas de la familia Compositae en flora espontánea del departamento de Cundinamarca (Colombia). Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Centro Editorial, 215 pp.

Baldwin, B. G., Sanderson, M. J., Porter, J. M., Wojciechowski, M. F., Campbell, C. S., & Donoghue, M. J. (1995). The ITS region of nuclear ribosomal DNA: a valuable source of evidence on angiosperm phylogeny. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82: 247-277.

Barneby, R. C. (1965). Conservation and typification of *Dalea*. *Taxon* 14: 160-164.

Barneby, R. C. (1977). *Daleae imagines*. An illustrated revision of *Errazurizia* Philippi, *Psorothamnus* Rydberg, *Marina* Liebmann, and *Dalea* Lucanus emend. Barneby, including all species of Leguminosae tribe Amorphaeae Borissova ever referred to *Dalea*. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 27: 1-891.

- Barneby, R. C. (1981a). New species of *Dalea* Sect. *Parosela* (Leguminosae: Amorpheae) from Peru and Mexico. *Brittonia* 33: 508-511.
- Barneby, R. C. (1981b). Tribu 12. Amorpheae Boriss. (1964). Pp. 344-346 in R. M. Polhill & P. H. Raven (eds.), *Advances in legume systematic pt. 1*. Royal Botanic Gardens, Kew, U.K.
- Bentham, G. (1865). Leguminosa. En: Bentham & Hooker f., *Genera Plantarum* 1(2): 434-600. Londres, Lovell Reeve & Co.
- Bernal, H. & Jiménez, L. (2008). Flora de la Real Expedición Botánica del Nuevo Reyno de Granada (1793-1816), Tomo XX (1), Fabáceas- Faboideae. Ediciones Cultura Hispánica, Madrid, 105 pp.
- Benlloch, R., Navarro, C., Beltrán, J., & Cañas, L. A. (2003). Floral development of the model legume *Medicago truncatula*: ontogeny studies as a tool to better characterize homeotic mutations. *Sexual Plant Reproduction* 15: 231-241.
- Birch, A.N.E., M.S.J. Simmonds & W.M. Blaney. 1989. Chemical interactions between bruchids and legumes, pp. 781-809 in C. H. Stirton & J. L. Zarucchi (eds.), *Advances in Legume Biology*, Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 29.
- Bray, W. L. 1898. On the relation of the flora of the Lower Sonoran Zone in North America to the flora of the arid zones of Chili and Argentine. *Bot. Gaz.* 26:121-147.
- Campbell, D. H. 1944. Relations of the temperate floras of North and South America. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 25:139-146.
- Cane, J. H. (2006). An evaluation of pollination mechanisms for purple prairie-clover, *Dalea purpurea* (Fabaceae: Amorpheae). *The American Midland Naturalist* 156: 193-197.

- Chanam, J. & R. M. Borges. 2017. Cauline domatia of the ant-plant *Humboldtia brunonis* (Fabaceae). *Flora* 233-237: 58-66.
- Constance, L. 1963. Amphitropical relationships in the herbaceous flora of the Pacific coast of North and South America: A symposium. Introduction and historical review. *Quarterly Rev. Biol.* **38**:109-116.
- De Candolle, A. P. 1825. Mémoires Sur la Famille Des Légumineuses. Chez a Belin, Imprimeur- Libraire, Éditeur, Paris.
- Darriba, D., Taboada, G.L., Doallo, R., Posada, D., (2012). jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9: 772.
- De Candolle, M. (1825). Mémoires Sur la Famille Des Légumineuses. Chez a Belin, Imprimeur- Libraire, Éditeur, Paris. 525 p.
- Dreyer, D. L., Munderloh, K. P., & Thiessen, W. E. (1975). Extractives of *Dalea* species (Leguminosae). *Tetrahedron* 31: 287-293.
- DRYFLOR. (2016). Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* 353(6306): 1383-1387.
- Eames, A. J., & MacDaniels, L. H. (1947). An introduction to plant anatomy. *An introduction to plant anatomy*, 2nd ed. Ed. Mc Graw Hill, New York, 427 pp.
- Edwards, A. L., Wiltshire, B., & Nickrent, D. L. (2004). Genetic diversity in *Astragalus tennesseensis* and the federal endangered *Dalea foliosa* (Fabaceae). *Journal of the Torrey Botanical Society* 131: 279-291.
- Estrada, A.E., Villarreal, J.A., & González, M (2004). A new species of *Dalea* sect. *Parosela* (Fabaceae: Amorpeae) from Mexico. *Brittonia*, 56(1), 67-71.

- Estrada, A. E. & J.A. Villarreal (2008). A new species of *Dalea* sect. *Parosela* (Leguminosae: Papilionoideae: Amorpheae) from Durango, Mexico. *Brittonia*, 60(4), 332-335.
- Estrada, A. E. & J.A. Villarreal (2010). A new species of *Dalea* sect. *Parosela* (Leguminosae: Papilionoideae: Amorpheae) from Guerrero, México. *Brittonia*, 62(3), 219-221.
- Estrada, A. E., Villarreal, J. A. & Lopez, L. (2011). A new species of *Dalea* ser. *Versicolores* (Leguminosae: Amorpheae) from Durango, Mexico. *Brittonia* 63: 465-468.
- Figuroa, Y. & Galeano, G. (2007). Lista comentada de las plantas vasculares del enclave seco interandino de La Tatacoa (Huila, Colombia). *Caldasia*, 29: 263.
- Filipowicz, N., Nee, M. H. & Renner, S. S (2012). Description and molecular diagnosis of a new species of *Brunfelsia* (Solanaceae) from the Bolivian and Argentinean Andes. *PhytoKeys*, 10: 83-94.
- Font Quer, P. 1982. Diccionario de Botánica. 8ª reimpresión. Editorial Labor, S.A, Madrid, España, 1244 pp.
- Goloboff, P. (1994). NONA: a tree searching program. Program and documentation. Argentina, Tucumán, published by the author.
- González, F. & Pabón-Mora, N. (2014a). First reports and generic descriptions of the achlorophyllous holoparasites Apodanthaceae (Cucurbitales) of Colombia. *Actualidades Biológicas* 36: 123-135.
- Gonzalez, F. & Mora, N. P. (2014b). *Pilostyles boyacensis*, a new species of Apodanthaceae (Cucurbitales) from Colombia. *Phytotaxa* 178: 138-145.

- González, F. & Pabón-Mora, N. (2017). Floral development and Morphoanatomy in the Holoparasitic *Pilosyles boyacensis* (Apodanthaceae, Cucurbitales) reveal chimeric half-staminate and half-carpellate flowers. *International Journal of Plant Sciences* 178: 522-536.
- Graybeal, A. (1998). Is it better to add taxa or characters to a difficult phylogenetic problem?. *Systematic Biology* 47: 9-17.
- Hutchinson, J. (1964). Fabaceae. En *The Genera of Flowering Plants (Dicotyledons)*. 1: 297-489. Oxford, Clarendon Press.
- Hall, T.A. (1999). BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nuclear Acids Symposium Ser.* 41: 95-98.
- Hickey, L. J., Ash, A., Ellis, B., Johnson, K., Wilf, P., & Wing, S. (1999). *Manual of Leaf Architecture*. Morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms by Leaf Architecture Working Group. Washington.
- Hu, J. M., Lavin, M., Wojciechowski, M. F., & Sanderson, M. J. (2000). Phylogenetic systematics of the tribe Millettieae (Leguminosae) based on chloroplast trnK/matK sequences and its implications for evolutionary patterns in Papilionoideae. *American Journal of Botany* 87: 418-430.
- Ideam (2017) <http://www.ideam.gov.co/web/tiempo-y-clima/clima>
- Johnston, I. M. 1940. The floristic significance of shrubs common to North and South American deserts. *J. Arnold Arbor.* 21: 356-363.
- Jussieu, A. L. (1789). *Genera Plantarum* 2ª Edición. Paris.

- Lavin, M., Pennington, R. T., Klitgaard, B. B., Spreti, J. I., de Lima, H. C., & Gasson, P. E. (2001). The dalbergioid legumes (Fabaceae): delimitation of a pantropical monophyletic clade. *American Journal of Botany* 88: 503-533.
- 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.
- Linnaeus, C. (1737) *Genera plantarum. Lugduni Batavorum* (Leiden): C. Wishoff.
- Linnaeus, C. V. (1753). *Species plantarum*, 2 vols. *Holmiae* (Stockholm), *Laurentii Salvii*,
- Lock, M. (2005). Amorpheae. Pp. 299-305 in Lewis, G. P., Schrire, B., & Lock, M. (eds.). *Legumes of the World*. Kew: Royal Botanic Gardens.
- LPWJ (2017). A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny The Legume Phylogeny Working Group (LPWG). *Taxon* 66: 44-77.
- Malagón, D. (2003). Ensayo sobre tipología de suelos colombianos-Énfasis en génesis y aspectos ambientales. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 27: 319-341.
- McMahon, M. & Hufford, L. (2002). Developmental morphology and structural homology of corolla-androecium synorganization in the tribe Amorpheae (Fabaceae: Papilionoideae). *American Journal of Botany* 89: 1884-1898.
- McMahon, M. & Hufford, L. (2004). Phylogeny of Amorpheae (Fabaceae: Papilionoideae). *American Journal of Botany* 91: 1219-1230.
- McMahon, M. M. (2005). Phylogenetic relationships and floral evolution in the papilionoid legume clade Amorpheae. *Brittonia* 57: 397-411.

- McMahon, M., & Hufford, L. (2005). Evolution and development in the amorphoid clade (Amorpheae: Papilionoideae: Leguminosae): petal loss and dedifferentiation. *International Journal of Plant Sciences* 166: 383-396.
- Meyer, J. & H. J. Maresquelle. 1983. Anatomie des galles. Gebrüder Borntraeger, Berlin, 662 pp.
- Miller, M. A., H. T. Holder, R. Vos, P. E. Midford, T. Liebowitz, L. Chan, P. Hoover & T. Warnow. 2009. The CIPRES portals URL <http://www.phylo.org>
- Movafeghi, A., Dadpour, M. R., Naghiloo, S., Farabi, S. & Omid, Y. (2010). Floral development in *Astragalus caspicus* Bieb.(Leguminosae: Papilionoideae: Galegeae). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 205: 251-258.
- McNeill, J.; F. R. Barrie, W. R. Buck, V. Demoulin, W. Greuter, D. L. Hawksworth, P. S. Herendeen, S. Kanpp, K. Marhold, J. Prado, W. F. Prud'homme van Reine, G. F. Smith, J. H. Wiersema & N. J. Turland (eds.). 2012. *International Code of Nomenclature for algae, fungi and plants (Melbourne Code): adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011*. Regnum Vegetabile 154. Königstein: Koeltz Scientific Books.
- Nixon, K. C. (2002). WinClada ver. 1.00.08. Published by the author, Ithaca, NY.
- Ojeda, I., Francisco-Ortega, J. & Cronk, Q. C. (2009). Evolution of petal epidermal micromorphology in Leguminosae and its use as a marker of petal identity. *Annals of Botany* 104: 1099-1110.
- Persoon, C. H. (1807). *Synopsis Plantarum Seu Enchiridium Botanicum. Pars secunda*. Paris.

- Prenner, G. (2004). New aspects in floral development of Papilionoideae: initiated but suppressed bracteoles and variable initiation of sepals. *Annals of Botany* 93: 537-545.
- Pennington, R. T., Prado, D. E. & Pendry, C. A. (2000). Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27: 261-273.
- Punt, W., Hoen, P. P., Blackmore, S., Nilsson, S. & Le Thomas, A. (2007). Glossary of pollen and spore terminology. *Review of palaeobotany and Palynology*: 143: 1-81.
- Pursh, F. (1814). *Flora Americae Septentrionalis*, Vol. 1. White, Cochrane and Co. London. 358 p.
- Quantum Gis Development Team (2017). Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>
- Ronquist, F. and J. P. Huelsenbeck. (2003). MrBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19:1572-1574.
- Rundel, P.W (1989). Ecological success in relation to plant form and function in the woody legumes, pp. 377-398 in C. H. Stirton & J. L. Zarucchi (eds.), *Advances in Legume Biology*, Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot, Gard. 29.
- Rydberg, P. A. (1928). Genera of North American Fabaceae III. Tribe *Psoraleae*. *American Journal of Botany* 15: 195- 203.
- Rzedowski, J., & Calderón de Rzedowski, G. (2015). Seis novedades de Leguminosae-Papilionoideae de México. *Acta Botánica Mexicana*: 110: 1-19.
- Schrire, B. D (1989). A multidisciplinary approach to pollination biology in the Leguminosae, pp. 183-242 in C. H. Stirton & J. L. Zarucchi (eds.), *Advances in Legume Biology*, Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot, Gard. 29.

- Selliah, S., & Brouillet, L. (2009). Insights into the evolutionary relationships of the North American genera *Oreostemma*, *Herrickia*, *Eurybia* and *Triniteurybia* (Asteraceae, Astereae) based on a low-copy nuclear DNA region, CNGC4. *La phylogénie moléculaire du genre nord-américain Eurybia (Asteraceae: Astereae) et ses proches parents (Oreostemma, Herrickia, Triniteurybia)*, 118.
- Sherman T., Fromm H. (2009) Physiological Roles of Cyclic Nucleotide Gated Channels in Plants. In: Mancuso S., Baluska F. (eds) *Signaling in Plants. Signaling and Communication in Plants*. Springer, Berlin, Heidelberg. Pp. 91-106 p.
- Solbrig, O. (1972). New approaches to the study of disjunctions with special emphasis on the American Amphitropical Desert disjunctions. Pp. 85-100 in D. H. Valentine (ed.), *Taxonomy, Phytogeography and Evolution*, Academic Press, London.
- Sprengel, G. (1826). *Systema Vegetabilium Volumen III*. Sumtibus Librarie Dieterichianae. Gotinga (Gottingen).
- Stamatakis, A., Hoover & J. Rougemont. 2008. A fast bootstrapping algorithm for the RAxML web-servers. *Systematic Biology* 57: 758–771. doi: 10.1080/10635150802429642
- Steele, K. P. & Vilgalys, R. (1994). Phylogenetic analyses of Polemoniaceae using nucleotide sequences of the plastid gene *matK*. *Systematic Botany* 19: 126-142
- Stevens, P. F. (2001 onwards). Angiosperm Phylogeny Website. Version 14, July 2017 [and more or less continuously updated since].
- Thompson, J. N., Walck, J. L. & Hidayati, S. N. (2006). Microhabitat requirements of the federally endangered *Dalea foliosa*, with recommendations on establishment of new populations. *Castanea* 71: 94-104.
- Tucker, S. 1987. Floral initiation and development in legumes. Pp. 183-239 in C. Stirton (ed.), *Advances in Legume Systematics, Vol. 3*, Royal Botanic Gardens, Kew, UK.

- Tucker, S. C. (1989). Overlapping organ initiation and common primordia in flowers of *Pisum sativum* (Leguminosae: Papilionoideae). *American Journal of Botany* 76: 714-729.
- Turner, G. W. (1986). Comparative development of secretory cavities in the tribes Amorpheae and Psoraleeae (Leguminosae: Papilionoideae). *American Journal of Botany* 73: 1178-1192.
- Vatanparast, M., Klitgård, B. B., Adema, F. A., Pennington, R. T., Yahara, T. & Kajita, T. (2013). First molecular phylogeny of the pantropical genus *Dalbergia*: implications for infrageneric circumscription and biogeography. *South African Journal of Botany*, 89, 143-149.
- Ventenat, E. P. 1794. Tableaut du regne vegetal selon la methode de Jussietn. Vol. 4. Pari
- Wojciechowski, M. F., Sanderson, M. J., Baldwin, B. G. & Donoghue, M. J. (1993). Monophyly of aneuploid *Astragalus* (Fabaceae): evidence from nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer sequences. *American Journal of Botany* 80: 711-722.
- Zindler-Frank, E. 1987. Calcium oxalate crystals in legumes. Pp. 279-316 in C. Stirton (ed.), *Advances in Legume Systematics, Vol. 3*, Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- Zwickl, D. J., (2006). Genetic algorithm approaches for the phylogenetic analysis of large biological sequence datasets under the maximum likelihood criterion. Ph.D. dissertation, The University of Texas at Austin.