



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

## POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

SISTEMÁTICA

Estudio morfológico y sistemática molecular del complejo *Beaucarnea-Calibanus* y sus relaciones con *Nolina* y *Dasyllirion*.

## TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**DOCTORA EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**VANESSA ROJAS PIÑA**

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. MARK EARL OLSON ZUNICA  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. LUIS ENRIQUE EGUIARTE FRUNS  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. VÍCTOR LUIS BARRADAS MIRANDA  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

MÉXICO, D.F. NOVIEMBRE, 2015.



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



Dr. Isidro Ávila Martínez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 22 de junio de 2015, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de DOCTORA EN CIENCIAS de la alumna ROJAS PIÑA VANESSA con número de cuenta 401116203 con la tesis titulada: "Estudio morfológico y sistemática molecular del complejo *Beaucarnea-Calibanus* y sus relaciones con *Nolina* y *Dasyllirion*", realizada bajo la dirección del DR. MARK EARL OLSON:

Presidente:	DR. JOSÉ LUIS VILLASEÑOR RÍOS
Vocal:	DR. GERARDO ADOLFO SALAZAR CHÁVEZ
Secretario:	DR. LUIS ENRIQUE EGUIARTE FRUNS
Suplente:	DR. ABISAÍ JOSUÉ GARCÍA MENDOZA
Suplente	DR. VÍCTOR LUIS BARRADAS MIRANDA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F. a 19 de octubre de 2015.

*M. del Coro Arizmendi*  
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA  
COORDINADORA DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por permitirme realizar mis estudios de doctorado y por darme la oportunidad de aprender y crecer.

Agradezco al CONACyT por su apoyo con mi beca doctoral #239791 y por el financiamiento obtenido a través de los proyectos #132404 y #46475.

Agradezco a los miembros de mi Comité Tutor, Dr. Mark E. Olson, Dr. Luis E. Eguiarte Fruns y Dr. Víctor Barradas Miranda, por su gran apoyo, dedicación y orientación. Sus comentarios y sugerencias fueron siempre muy importantes en la elaboración de mi proyecto. Gracias por guiarme adecuadamente para cumplir mis objetivos.

## **AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL**

Al Instituto de Biología, UNAM, por su gran apoyo durante la realización de mis estudios. En particular a MEXU y a sus técnicos por brindarme acceso a las colecciones nacionales e internacionales, en especial a la M. en C. María del Rosario García Peña, responsable del programa de préstamos, a la Biól. Gilda Ortiz, responsable del programa de intercambios, al M. en C. Alberto Reyes, responsable de donaciones y determinaciones de familias y al M. en C. Rafael Torres, responsable de determinaciones de familias. Agradezco también al Jardín Botánico de la UNAM, en especial al Dr. Abisái J. García Mendoza, curador de la Colección Nacional de Agaves, por permitirme el acceso a las colecciones vivas del Jardín y por sus comentarios tan importantes en mi artículo de revisión.

Agradezco a los miembros de mi jurado, Dr. José Luis Villaseñor Díaz (presidente), Dr. Gerardo A. Salazar Chávez (vocal), Dr. Luis E. Eguiarte Fruns (secretario), Dr. Abisái J. García Mendoza (suplente) y Dr. Víctor L. Barradas Miranda (suplente) por sus comentarios y sugerencias tan importantes en la edición final de esta tesis.

Agradezco al Dr. Martín García Varela, auxiliar del Posgrado en Ciencias Biológicas en el Instituto de Biología, UNAM, por siempre ver por el bien de los alumnos y mantener un ambiente amigable.

A Rocío González Acosta por estar al pendiente de los alumnos de posgrado y por siempre tener muy buena actitud.

A mi comité de Candidatura, Dr. Juan Enrique Fornoni, Dr. Alberto Burquez, Dr. Horacio Paz, Dra. G. Judith Márquez y Dr. Luis E. Eguiarte, por sus comentarios e importantes aportaciones a mi proyecto.

Al Dr. José Luis Villaseñor Ríos y al Dr. Alfonso O. Delgado Salinas por su gran apoyo en mis innumerables dudas taxonómicas.

A Laura M. Márquez por su invaluable asistencia técnica en el laboratorio molecular y a Calixto León Gómez por su asistencia en el laboratorio de anatomía.

Al Dr. Mark E. Olson, Biól. Rosalinda Medina Lemos, M. en C. Silvia H. Salas Morales, Dr. Juan Carlos Montero, Dr. Leonardo O. Alvarado Cárdenas, Dra. Laura Trejo, M. en C. María Angélica Cervantes Alcayde y a Sergio Reynaud por su gran ayuda en la colecta de ejemplares en el campo.

A Leonardo Alvarado por su gran dedicación y paciencia y en especial por todo lo que aprendí de él. Gracias a él descubrí el gran valor de la taxonomía. Gracias Leo por tu dedicación y gran amistad.

A mis compañeros y amigos de cubículo, Angélica Cervantes, Gabriela Montes, Julieta Rosell, Laura Trejo, Leonardo Alvarado, Matiss Castorena y Roberto Gómez (en orden alfabético) por su amistad y compañerismo, por su apoyo y ayuda en todo momento y por sus comentarios y sugerencias en mis escritos preliminares.

## **AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL**

A mi madre por su apoyo incondicional, por siempre estar a mi lado en los buenos y malos momentos y por brindarme las herramientas para alcanzar mis objetivos.

A mi padre por sus importantes consejos, por su gran apoyo y por orientarme adecuadamente para alcanzar mis metas.

A mi hermana por siempre estar a mi lado y regalarme dos hermosas sobrinas.

A Ricardo por ser una gran persona, por estar siempre a mi lado y apoyarme incondicionalmente en todos mis proyectos.

A Corleone por ser una mascota inigualable que me acompaña en mis noches de trabajo.

## ÍNDICE

Resumen .....	1
Abstract .....	2
Introducción general.....	3
<b>CAPÍTULO I.....</b>	<b>9</b>
<b>Historia natural de las nolinoides con especial énfasis en <i>Beaucarnea</i> y <i>Calibanus</i>.</b>	
<i>Beaucarnea</i> .....	10
Tratamiento taxonómico de <i>Beaucarnea</i> .....	13
<i>Calibanus</i> .....	14
Tratamiento taxonómico de <i>Calibanus</i> .....	15
Figuras.....	17
Tablas .....	21
<b>CAPÍTULO II.....</b>	<b>23</b>
<b>The taxonomic history of <i>Beaucarnea</i> and <i>Calibanus</i> (Ruscaceae).</b>	
Artículo de Revisión.	
Resumen .....	23
Abstract .....	24
Introducción .....	24
Historia taxonómica de <i>Beaucarnea</i> .....	24
Historia taxonómica <i>Calibanus</i> .....	30
El descubrimiento de <i>Beaucarnea compacta</i> y <i>Calibanus glassianus</i> .....	32
Conclusión.....	33
Agradecimientos .....	34
Literatura citada.....	35
Figuras.....	47
Tablas .....	41
<b>CAPÍTULO III.....</b>	<b>42</b>
<b>Molecular phylogenetics and morphology of <i>Beaucarnea</i> (Ruscaceae) as distinct from <i>Nolina</i>, and the submersion of <i>Calibanus</i> into <i>Beaucarnea</i>.</b>	
Resumen .....	42
Abstract .....	43
Introducción .....	43
Materiales y Métodos .....	45
Resultados .....	46
Discusión .....	53
Taxonomía.....	56
Agradecimientos.....	58
Literatura citada.....	59
Apéndice 1.....	61
Apéndice 2.....	62
Apéndice 3.....	62

Material Suplementario .....	63
<b>Discusión General.....</b>	<b>76</b>
<b>Conclusión General.....</b>	<b>83</b>
<b>Referencias.....</b>	<b>85</b>



## RESUMEN

*Beaucarnea*, *Calibanus*, *Nolina* y *Dasyilirion* son géneros americanos que se distribuyen desde el sur de Estados Unidos hasta Honduras. La clasificación de estos géneros ha sido controversial, ya que han sido sinonimizados o reconocidos como válidos en distintas propuestas de clasificación desde hace más de 150 años. Las diferencias en las clasificaciones se atribuyen a que han sido basadas en similitud y autoridad, así como a la falta de un muestreo adecuado de las especies en los análisis morfológicos y moleculares.

En este trabajo se analizaron las relaciones de parentesco entre *Beaucarnea*, *Calibanus*, *Nolina* y *Dasyilirion* utilizando secuencias de ADN nucleares y de cloroplasto. Los análisis filogenéticos se llevaron a cabo con secuencias de las 10 especies conocidas a la fecha de *Beaucarnea* y dos muestras de ejemplares cuya circunscripción es incierta, 2 especies conocidas de *Calibanus*, 5 especies de *Dasyilirion* y 6 especies de *Nolina*. Así mismo, se realizaron observaciones de caracteres morfológicos de los cuatro géneros, con el fin de identificar caracteres diagnósticos.

Nuestros resultados fueron contundentes en la determinación de *Beaucarnea* como un género taxonómicamente válido. Así mismo, los análisis determinaron que *Calibanus* es sinónimo de *Beaucarnea*, por lo que en este trabajo se subordina formalmente a *Calibanus* en *Beaucarnea*. Se analizaron también dos secciones propuestas para *Beaucarnea*, la sección *Beaucarnea* y *Papillatae*. En este trabajo se concluyó que ninguna de las dos secciones se sustentan como taxonómicamente válidas.

Debido a que las diferentes posturas sobre la clasificación de los cuatro géneros poseen un origen histórico, en este trabajo presentamos un artículo de revisión en el que abordamos la historia taxonómica de *Beaucarnea* y *Calibanus*. En el artículo es posible observar un traslape entre las historias taxonómicas de *Beaucarnea* y *Nolina* y entre las historias taxonómicas de *Calibanus* y *Dasyilirion*. En este trabajo presentamos también una descripción actualizada de *Beaucarnea*, sugerimos cambios nomenclaturales y proponemos una clave taxonómica para la identificación de las especies de *Beaucarnea*.

## ABSTRACT

*Beaucarnea*, *Calibanus*, *Dasyilirion*, and *Nolina* are New World taxa found from the southern United States to Honduras. The classification of these genera has been controversial, because they have been synonymized or recognized as valid in different classification proposals for more than 150 years. The differences in the classification proposals of these genera are attributable to differing interpretations of morphology, the tendency for subsequent authors to follow the authority of certain botanists, and to lack of a good sampling of specimens in morphological and molecular analyses.

In this project we analyzed the phylogenetic relationships between *Beaucarnea*, *Calibanus*, *Dasyilirion*, and *Nolina* with nuclear and plastid DNA sequences. The phylogenetic analyses were carried out with sequences of the 10 known species of *Beaucarnea*, two entities whose circumscription is uncertain, the 2 known species of *Calibanus*, 5 species of *Dasyilirion*, and 6 species of *Nolina*. Using the phylogeny as a framework, we carried out morphological observations of these four genera to identify diagnostic characters.

Our results clearly show that *Beaucarnea* is taxonomically valid. Our analyses were also clear in determining *Calibanus* as synonymous with *Beaucarnea*. Based on my results, I formally subordinate *Calibanus* into *Beaucarnea*. I also tested the monophyly of the two sections proposed for *Beaucarnea*, sect. *Beaucarnea* and sect. *Papillatae*. I show that neither of these sections is taxonomically valid.

Given that the different classification proposals of these genera have complex historical origins, we review the taxonomic history of the four genera, with emphasis on *Beaucarnea* and *Calibanus*. We also present an updated description of *Beaucarnea*, suggest nomenclatural changes, and offer a taxonomic key to *Beaucarnea* species.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

*“Systematics, the study of biological diversity, is sometimes portrayed as the mere classification of organisms, but in fact its range and challenge are among the greatest in biology”.*

Edward O. Wilson

El estudio de la diversidad biológica es una tarea compleja que puede estudiarse en tres niveles principales: diversidad de ecosistemas, diversidad de especies y diversidad filogenética (Martel y Prat, 2003). Los análisis filogenéticos nos permiten estudiar la biodiversidad desde un punto de vista evolutivo y nos permiten comprender los mecanismos subyacentes a la diversificación, responsables de la estructura genética actual de los organismos (Martel y Prat, 2003).

De acuerdo a la teoría evolutiva, las similitudes entre los organismos o especies, ya sean morfológicas, fisiológicas, ecológicas, de comportamiento o geográficas, son atribuibles a la herencia a partir de un ancestro común. Uno de los principales objetivos de la sistemática es determinar las relaciones entre los organismos a partir de caracteres derivados compartidos o sinapomorfías. Este acercamiento de la sistemática parte de un contexto evolutivo, a diferencia de las clasificaciones tradicionales.

Las clasificaciones tradicionales se basaban en similitudes morfológicas entre los organismos sin un contexto evolutivo, por lo que son consideradas como tipológicas. Dado que las similitudes entre los organismos pueden originarse por descendencia o por estructuras que han evolucionado de manera independiente a partir de estructuras ancestrales distintas, lo que conocemos como evolución convergente, es necesario un contexto evolutivo para clasificar adecuadamente a los organismos.

La sistemática filogenética nos permiten inferir si las similitudes entre los organismos son producto de ancestría o de evolución convergente. Las secuencias de ADN han contribuido de manera muy importante en el entendimiento de las relaciones filogenéticas entre los organismos, ya que el número de caracteres que podemos analizar es muy superior al número de caracteres morfológicos que podemos analizar. Además, los

caracteres moleculares reducen la subjetividad en la toma de decisión sobre qué caracteres son más importantes y deben ser considerados en los análisis. Los caracteres morfológicos son también muy importantes en el contexto evolutivo, ya que son la expresión física actual a las respuestas genéticas y ambientales de los organismos. No obstante, los caracteres morfológicos que podemos analizar son muy reducidos con relación a los caracteres moleculares y su expresión física puede ser producto de evolución convergente.

Uno de los objetivos de los sistématas actuales es determinar si dichas clasificaciones son producto de ancestría-descendencia o de convergencia. En América contamos con un ejemplo de un grupo de plantas cuya clasificación no ha sido actualizada en un contexto evolutivo, lo que trajo consecuencias en estudios de sistemática y en el manejo adecuado de las especies. *Beaucarnea* Lem., *Calibanus* Rose, *Nolina* Michx. y *Dasyllirion* Zucc. son géneros americanos que se distribuyen desde el sur de Estados Unidos hasta Honduras y probablemente norte de Nicaragua (Trelease, 1911; Hernández, 1993a, b; Bogler y Simpson, 1996; Bogler, 1998). Debido a su semejanza morfológica, han sido clasificados como un grupo en distintas propuestas, por ejemplo, en la tribu Nolinea Pers. dentro de Agavaceae Dumort. *sensu* Hutchinson (1959) o en la familia Nolinaceae Nakai *sensu* Dahlgren *et al.* (1985) dentro de Asparagales. No obstante, las relaciones filogenéticas al interior de este grupo han sido pobremente estudiadas, lo que ha provocado que los géneros hayan sido sinonimizados o reconocidos como válidos en distintas propuestas de clasificación y análisis filogenéticos desde hace más de 150 años (Lemaire, 1861; Baker, 1872, 1881; Watson, 1879; Hemsley, 1884; Engler y Prantl, 1887; Rose, 1906; Trelease, 1911; Hutchinson, 1959; Huber, 1969; Takhtajan, 1980; Dahlgren *et al.*, 1985; Thorne, 1992; Hernández, 1993a; Davidse *et al.*, 1994; Eguiarte, *et al.*, 1994, Eguiarte, 1995; García-Mendoza, 1995; Bogler y Simpson, 1995, 1996; Bogler, 1998; Chase *et al.*, 2000; Rudall *et al.*, 2000; Yamashita y Tamura, 2000; Espejo y López-Ferrari, 2008; Kim *et al.*, 2010; Seberg *et al.*, 2012). Tabla 1.

En la segunda mitad del siglo XIX, las especies de *Beaucarnea* y *Nolina* fueron transferidas de un género a otro de manera reiterada (Baker, 1872, 1881; Watson, 1879; Hemsley, 1884; Engler y Prantl, 1887). Las diferencias en las clasificaciones de estos

géneros en la segunda mitad del siglo XIX se atribuyen a una clasificación basada en similitud y a la falta de un muestreo adecuado e interpretación errónea en el número de lóculos en el gineceo de *Beaucarnea*, lo cual abordaremos en el Capítulo II y III. Durante el siglo XX, ya con *Calibanus* descrito, un mejor muestreo de caracteres morfológicos y con análisis moleculares, la mayoría de los autores consideraron a los cuatro géneros, *Beaucarnea*, *Calibanus*, *Nolina* y *Dasyilirion*, como válidos (Rose, 1906; Trelease, 1911; Hutchinson, 1959; Huber, 1969; Thorne, 1992; Hernández, 1993a; Davidse *et al.*, 1994; Eguiarte *et al.*, 1994; Eguiarte, 1995; Bogler y Simpson, 1995, 1996; Bogler, 1998). No obstante, en el siglo XXI la mayoría de los trabajos de sistemática de monocotiledóneas, Asparagaceae o Ruscaceae (Yamashita y Tamura, 2000; Rudall *et al.*, 2000; Kim *et al.*, 2010; Seberg *et al.*, 2012), han retomado las propuestas más antiguas del siglo XIX y han tratado a *Beaucarnea* como sinónimo. En la Tabla 1 pueden identificarse los cambios en la circunscripción de las nolinoides a partir de la segunda mitad del siglo XIX, cuando se describió *Beaucarnea*, durante el siglo XX y lo que va siglo XXI.

Consideramos que el debate sobre la clasificación de estos cuatro géneros puede resolverse con análisis filogenéticos que incluyan un adecuado muestreo de datos moleculares y con caracteres morfológicos diagnósticos de cada uno de los géneros. En este trabajo se analizaron las relaciones de parentesco entre *Beaucarnea*, *Calibanus*, *Nolina* y *Dasyilirion* utilizando secuencias de ADN nucleares y de cloroplasto. Los análisis filogenéticos se llevaron a cabo con secuencias de las 10 especies conocidas a la fecha de *Beaucarnea* (Hernández, 1993a) y dos muestras de ejemplares cuya circunscripción es incierta, 2 especies conocidas de *Calibanus*, 5 especies de *Dasyilirion* y 6 especies de *Nolina*. Así mismo, se realizaron observaciones de caracteres morfológicos a partir de la revisión de ejemplares de herbario de los cuatro géneros, con el fin de identificar caracteres diagnósticos.

Nuestros resultados fueron contundentes en la determinación de *Beaucarnea* como un género taxonómicamente válido, no subordinado a *Nolina*, pero que incluye al género *Calibanus*. Los análisis evidenciaron la ausencia de monofilia recíproca entre *Beaucarnea* y *Calibanus*, lo que hizo necesaria la subordinación formal de *Calibanus* bajo *Beaucarnea*

con el fin de mantener estabilidad taxonómica en el grupo, ya que de lo contrario sería necesario considerar múltiples géneros, con lo que se perdería estabilidad.

Otro de nuestros objetivos en este trabajo fue analizar la circunscripción de las especies de *Beaucarnea*, ya que existe incertidumbre con respecto al número de especies válidas. Por ejemplo, *Beaucarnea purpusii* Rose ha sido considerada como especie válida (Rose, 1906; Hernández, 1993a) y como sinónimo (Trelease, 1911). *Beaucarnea congesta* es una especie descrita en un trabajo que no tiene validez de acuerdo al Código Internacional de Nomenclatura (ICN) (*International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants*) art. 30.8, pero que aparece en algunos ejemplares de herbario, por lo que resulta necesario determinar si es una especie válida. Otro ejemplo es *Beaucarnea compacta* L. Hern. & Zamudio, la cual fue descrita en el 2003 (Hernández y Zamudio, 2003). Sin embargo, no se han realizado análisis filogenéticos que especifiquen su circunscripción dentro del género. Además, existe un trabajo en el que se propusieron dos secciones de *Beaucarnea* (Trelease, 1911) basadas en características morfológicas, la sección *Beaucarnea* Trel. y *Papillatae* (Trel.) Thiede, pero su validez no ha sido confirmada en un contexto evolutivo.

Dada la importancia económica de las especies de *Beaucarnea*, al ser comercializadas internacionalmente como plantas de ornato, y dado su estado de riesgo o de amenaza de extinción de acuerdo a la Norma Oficial Mexicana (NOM) (SEMARNAT, 2010), consideramos apropiado analizar la circunscripción de la especie con el fin de contar con una base sólida que sea útil en estudios posteriores enfocados en un adecuado manejo y conservación de las especies, además de ser útil en trabajos de evolutivos y ecológicos, así como en otras áreas de la ciencia como la medicina y la bioquímica.

Sin una circunscripción adecuada, los planes de manejo y conservación pueden verse afectados, ya que pueden existir especies en riesgo que no han sido contempladas por la NOM, o pueden conservarse sinónimos que no se encuentran en peligro de extinción. El segundo caso puede no ser grave. Sin embargo, los esfuerzos económicos de conservar un

sinónimo que no se encuentra en riesgo de extinción podrían trasladarse a especies que si lo están.

En este trabajo presentamos también un artículo de revisión (no publicado), en el que abordamos la historia taxonómica de *Beaucarnea* y *Calibanus*, ya que las diferentes posturas sobre la clasificación de estos géneros tiene un origen histórico. En el artículo de revisión es posible observar un traslape entre las historias taxonómicas de *Beaucarnea* y *Nolina* y entre las historias taxonómicas de *Calibanus* y *Dasyllirion*. El artículo proporciona una base histórica importante para la clasificación de los géneros y hace evidente la necesidad de estudios filogenéticos actualizados que definan su circunscripción.

Antes de entrar a detalle con la problemática taxonómica entre los géneros, en el Capítulo I exponemos brevemente su historia natural, con especial énfasis en *Beaucarnea* y *Calibanus*, principales objetos de estudio de este trabajo.

**Tabla 1 (Siguiete hoja).** Propuestas de clasificación de las nolinoides: *Beaucarnea*, *Calibanus*, *Nolina* y *Dasyllirion*. Puede observarse cómo en la segunda mitad del siglo XIX *Beaucarnea* y *Nolina* eran transferidas de un género a otro de manera reiterada. Durante el siglo XX, la mayoría de las propuestas de clasificación y trabajos de sistemática consideraron a los cuatro géneros como válidos. En lo que va del siglo XXI, los trabajos de sistemática han retomado propuestas del siglo XIX y han considerado a *Beaucarnea* como sinónimo de *Nolina*. incl. = incluyendo.

SIGLO	AÑO	AUTOR	FAMILIA	TRIBU	GÉNERO
	1861	Lemaire	Asparagaceae	Dasyliarieae	<i>Beaucarnea</i> y <i>Dasylirion</i> .
	1872	Baker	Liliaceae		<i>Beaucarnea</i> (incl. <i>Nolina</i> ) y <i>Dasylirion</i> .
	1879	Watson	Liliaceae	Nolineae	<i>Dasylirion</i> y <i>Nolina</i> (incl. <i>Beaucarnea</i> ).
	1881	Baker	Liliaceae	Yuccoideae	<i>Beaucarnea</i> (incl. <i>Nolina</i> ) y <i>Dasylirion</i> .
	1884	Hemsley	Liliaceae		<i>Dasylirion</i> y <i>Nolina</i> (incl. <i>Beaucarnea</i> ).
XIX	1887	Engler y Prantl	Liliaceae	Dracaenoideae-Nolineae	<i>Dasylirion</i> y <i>Nolina</i> (incl. <i>Beaucarnea</i> ).
	1906	Rose	Liliaceae		<i>Beaucarnea</i> , <i>Calibanus</i> , <i>Dasylirion</i> y <i>Nolina</i> .
	1911	Trelease	Liliaceae	Nolineae	<i>Beaucarnea</i> , <i>Calibanus</i> , <i>Dasylirion</i> y <i>Nolina</i> .
	1959	Hutchinson	Agavaceae	Nolineae	<i>Calibanus</i> , <i>Dasylirion</i> y <i>Nolina</i> , no menciona a <i>Beaucarnea</i> .
	1969	Huber	Nolinaceae		<i>Beaucarnea</i> , <i>Calibanus</i> , <i>Dasylirion</i> y <i>Nolina</i> .
	1980	Takhtajan	Dracaenaceae (incl. Nolinaceae)	Dracaenoideae-Nolineae	<i>Calibanus</i> , <i>Dasylirion</i> y <i>Nolina</i> , no menciona a <i>Beaucarnea</i> .
	1985	Dahlgren <i>et al.</i>	Nolinaceae		<i>Calibanus</i> , <i>Dasylirion</i> y <i>Nolina</i> (incl. <i>Beaucarnea</i> ).
	1992	Thorne	Dracaenaceae	Nolinoideae	<i>Calibanus</i> , <i>Dasylirion</i> y <i>Nolina</i> , no menciona a <i>Beaucarnea</i> .
	1993a	Hernández	Nolinaceae		<i>Beaucarnea</i> , <i>Calibanus</i> , <i>Dasylirion</i> y <i>Nolina</i> .
	1994	Davidse <i>et al.</i>	Agavaceae		<i>Beaucarnea</i> , <i>Calibanus</i> , <i>Dasylirion</i> y <i>Nolina</i> .
	1994	Eguiarte <i>et al.</i>	Nolinaceae		<i>Beaucarnea</i> , <i>Dasylirion</i> y <i>Nolina</i> , no menciona a <i>Calibanus</i> .
	1995	Eguiarte	Nolinaceae		<i>Beaucarnea</i> , <i>Dasylirion</i> y <i>Nolina</i> , no menciona a <i>Calibanus</i> .
	1995	García-Mendoza	Nolinaceae		<i>Beaucarnea</i> , <i>Calibanus</i> , <i>Dasylirion</i> y <i>Nolina</i> .
	1995	Bogler y Simpson	Nolinaceae		<i>Beaucarnea</i> , <i>Calibanus</i> , <i>Dasylirion</i> y <i>Nolina</i> .
	1996	Bogler y Simpson	Nolinaceae		<i>Beaucarnea</i> , <i>Calibanus</i> , <i>Dasylirion</i> y <i>Nolina</i> .
XX	1998	Bogler	Nolinaceae		<i>Beaucarnea</i> , <i>Calibanus</i> , <i>Dasylirion</i> y <i>Nolina</i> .
	2000	Yamashita y Tamura	Nolinaceae		<i>Calibanus</i> , <i>Dasylirion</i> y <i>Nolina</i> (incl. <i>Beaucarnea</i> ).
	2000	Rudall <i>et al.</i>	Ruscaceae		<i>Calibanus</i> , <i>Dasylirion</i> y <i>Nolina</i> (incl. <i>Beaucarnea</i> )
	2008	Espejo y López-Ferrari	Nolinaceae		<i>Beaucarnea</i> , <i>Dasylirion</i> y <i>Nolina</i> , no menciona a <i>Calibanus</i>
	2010	Kim <i>et al.</i>	Ruscaceae <i>s.l.</i>		<i>Calibanus</i> , <i>Dasylirion</i> y <i>Nolina</i> (incl. <i>Beaucarnea</i> ).
XXI	2012	Seberg <i>et al.</i>	Ruscaceae		<i>Calibanus</i> , <i>Dasylirion</i> y <i>Nolina</i> (incl. <i>Beaucarnea</i> ).



## CAPÍTULO I

### HISTORIA NATURAL DE LAS NOLINODES CON ESPECIAL ÉNFASIS EN *Beaucarnea* Y *Calibanus*.

*Beaucarnea*, *Calibanus*, *Dasyilirion* y *Nolina* (Fig. 1, A—D) forman un grupo monofilético informalmente conocido como “nolinoides” (modificado de Rudall *et al.*, 2000) dentro de Ruscaceae *s.l.* (Rudall *et al.*, 2000) o Asparagaceae *s.l.* (APG III, 2009). Las nolinoides se distribuyen en bosques tropicales y templados caducifolios, así como en matorrales xerófitos del sur de Estados Unidos, México y Centroamérica. En el sur de Estados Unidos se distribuyen en los estados de California, Arizona, Nuevo México y Texas. En México se distribuyen en los estados de Baja California y Baja California Sur, Campeche, Chiapas, Chihuahua, Coahuila, Durango, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Quintana Roo, San Luís Potosí, Tamaulipas, Veracruz, Yucatán y Zacatecas. En Centroamérica se distribuyen en Guatemala, Belice, El Salvador y Honduras. Son comunes en afloramientos de roca calcárea, laderas rocosas con pendiente pronunciada, suelos arenosos como los de las orillas de los ríos, praderas y bosques de montaña. De las aproximadamente 70 especies que conforman al grupo, unas 50 especies se distribuyen en México (Bogler, 1998). Varían en hábito desde pequeños tallos subterráneos a tallos arborescentes de unos 18 m de altura, en ocasiones muy ensanchados en la base. Sus hojas son aciculares, lineares o lanceoladas, en ocasiones con ápices fibrosos y margen serrulado o microserrulado. Generalmente presentan surcos foliares con papilas prominentes y estomas dentro de criptas estomáticas. En algunas especies las hojas se mantienen erectas y en otras recurvadas durante su vida activa. En algunas especies las hojas secas o sus bases permanecen en las ramas o tallos cubriéndolas por completo o casi por completo. Sus inflorescencias son tirsos con ramificación primaria, secundaria y en algunas ocasiones terciaria; el último nivel de ramificación es un ripidio reducido. Las flores de las nolinoides son perfectas, generalmente unisexuales. Los ovarios en *Beaucarnea*, *Calibanus* y *Dasyilirion* son uniloculares, aunque basalmente triloculares, mientras que en *Nolina* son triloculares. Los cuatro géneros poseen 6 óvulos, 2 por carpelo,

con placentación basal axilar. Generalmente sólo un óvulo madura en una única semilla en *Beaucarnea*, *Calibanus* y *Dasyilirion*, mientras que en *Nolina* generalmente tres de ellos maduran en tres semillas. Las semillas de las nolinoides carecen de fitomelano en la testa, carácter considerado importante en la clasificación de las nolinoides para incluirlas junto con Convallariaceae Horan. y Dracaenaceae Salisb. en Ruscaceae M. Roem. *s.l.* (Rudall *et al.*, 2000). En las Tablas 2 y 3 se presentan los principales atributos vegetativos y reproductivos de los 4 géneros.

Las nolinoides se han clasificado como un grupo en distintas propuestas, aunque en ocasiones faltando un género u otro (Tabla 1). Un estudio filogenético basado en caracteres morfológicos y moleculares combinados sugirió que nolinaceae forma un clado dentro de Ruscaceae *s.l.* (Rudall *et al.*, 2000). Este estudio fue corroborado por Kim *et al.* (2010), quienes con base en caracteres plástidos y de núcleo (*rbcL*, *matK* y 18S rDNA), recuperaron a Nolinaceae junto con Ruscaceae *s.s.*, Dracaenaceae, Convallariaceae y Eriospermaceae Lem. dentro de Ruscaceae *s.l.*, con altos valores de bootstrap (BP = 90%). En el 2003, el APG II (2003) incluyó a Ruscaceae *s.l.* dentro de Asparagaceae, junto con Agavaceae, Aphyllanthaceae Burnett, Hesperocallidaceae Traub, Laxmanniaceae Bubani y Themidaceae Salisb. y en el 2009, el APG III (2009) mantuvo a Ruscaceae dentro de Aparagaceae, incluyendo, además de las familias antes mencionadas, a Hyacinthaceae Batsch ex Borkh. En este trabajo consideramos que la clasificación de Kim *et al.* (2010) representa mejor la circunscripción de las nolinoides como un clado dentro de Ruscaceae *s.l.*

***Beaucarnea*.**- El género *Beaucarnea* se encuentra comprendido por alrededor de 10 especies (Fig. 2, A—J), siete de las cuales son endémicas de México, *B. compacta*, *B. gracilis* Lem., *B. hiriartiae* L. Hern., *B. purpusii* Rose, *B. recurvata* Lem., *B. sanctomariana* L. Hern. y *B. stricta* Lem. Las otras tres especies, *B. goldmanii* Rose, *B. guatemalensis* Rose y *B. pliabilis* (Baker) Rose, extienden su distribución a Centroamérica (Trelease, 1911; Hernández, 1993a, b; Bogler, 1998). Las especies endémicas de México se distribuyen desde el sur de Tamaulipas hasta el Istmo de Tehuantepec en Oaxaca, pasando por los bosques caducifolios y matorrales xerófitos del centro-sur de San Luis Potosí y de

Veracruz, por la Sierra Gorda en Guanajuato y Querétaro, por Hidalgo y el valle de Tehuacán-Cuicatlán en Puebla y Oaxaca, así como por la Cuenca del Balsas en Guerrero. Las otras tres especies se distribuyen en el sureste de México y en la porción norte de Centroamérica, en los estados de Chiapas, Yucatán, Campeche y Quintana Roo en México, así como en diversas localidades de Guatemala, El Salvador y Honduras.

La mayoría de las especies de *Beaucarnea* poseen una distribución muy restringida, por ejemplo *B. compacta* se distribuye en una zona muy localizada de la Sierra Gorda en Guanajuato, *B. hiriartiae* también se distribuye en una zona restringida del Cerro del Zopilote en Guerrero, *B. gracilis* y *B. purpusii* se distribuyen en el valle de Tehuacán-Cuicatlán en Puebla y Oaxaca y *B. sanctomariana* se distribuye en una zona muy localizada del cerro de Santa María Chimalapa en Oaxaca.

Las especies de *Beaucarnea* crecen en dos ambientes principales, uno relativamente húmedo y otro relativamente árido. Las especies que habitan ambientes relativamente húmedos como *Beaucarnea goldmanii*, *B. guatemalensis*, *B. pliabilis*, *B. recurvata* y *B. sanctomariana*, comparten ciertas características morfológicas. Por ejemplo, los tallos y las ramas son relativamente esbeltas (Fig. 2, B, D, F, H, I), la corteza es menos gruesa en comparación con las especies que habitan ambientes más áridos (Fig. 3, A), las hojas son verdes y recurvadas (Fig. 4, A), los estomas se encuentran en surcos poco profundos y en general carecen de papilas (Fig. 5, A—B), los segmentos del perianto en las flores estaminadas son reflexos y las brácteas tienden a ser más largas en comparación con las brácteas de las especies que habitan ambientes áridos. Por el contrario, las especies que habitan ambientes áridos o semiáridos como *Beaucarnea compacta*, *B. gracilis*, *B. hiriartiae*, *B. purpusii* y *B. stricta* Lem., poseen tallos y ramas robustas (Fig. 2, A, C, E, G, J), corteza gruesa (Fig. 3, C—D), hojas glaucas (Fig. 4, B) y erectas (Fig. 4, C), estomas dentro de surcos profundos con numerosas papilas en la periferia (Fig. 5, C—D), los segmentos del perianto en las flores estaminadas y pistiladas son inflexos y las brácteas tienden a ser más cortas en comparación con las brácteas de las especies que habitan ambientes más húmedos. *Beaucarnea hiriartiae* podría considerarse como la excepción a la regla, ya que habita ambiente árido y posee tallo y ramas esbeltas (Fig. 2., E), corteza lisa

(Fig. 3, B) y hojas recurvadas (Fig. 4., D), aunque con numerosas papilas. En *Beaucarnea compacta* también encontramos hojas recurvadas aunque glaucas (Fig. 4, B) y con numerosas papilas.

Las especies de *Beaucarnea* comúnmente reciben el nombre de “Pata de elefante” o “Ponytail palm” (en países de habla inglesa) debido a sus tallos ensanchados en la base y sus hojas en rosetas terminales. También suelen ser conocidas como “soyate”, “monjita”, “estrella” o “despeinada”, entre otros (Hernández *et al.*, 2012). Las plantas de *Beaucarnea* han sido comercializadas desde mediados del siglo XIX como plantas de ornato (Lemaire, 1861; Baker, 1872; Gillot, 2009). Hoy en día es común verlas en casas, jardines y mercados de plantas a nivel internacional. No obstante, la mayoría de las especies de *Beaucarnea* se encuentran en un estado de riesgo o de peligro de extinción (SEMARNAT, 2010), principalmente por el saqueo ilegal de plántulas y semillas con fines comerciales, el pastoreo y la urbanización (Hernández, 1993b; Cardel *et al.*, 1997; Hernández *et al.*, 2012).

A pesar de la importancia económica del género, pocos estudios han abordado su sistemática. Tampoco se conoce con exactitud el número de especies que conforman al género, ya que algunos nombres han sido considerados como válidos y como sinónimos en distintas clasificaciones. Existen algunos estudios del estado de las poblaciones actualizados de algunas especies como *Beaucarnea gracilis*, *B. recurvata*, *B. goldmanii*, *B. plibilis* y *B. inermis* (Cardel *et al.*, 1997; Hernández *et al.*, 2012). El estado de las poblaciones del resto de las especies no ha sido actualizado. En el siguiente Capítulo se expone la historia taxonómica de *Beaucarnea*.

## TRATAMIENTO TAXONÓMICO DE *Beaucarnea*.

*Beaucarnea* Lem., L'illustration horticole 8(Misc.): 57. 1861. (Oct 1861)

Especie tipo: *Beaucarnea recurvata* Lem.

Plantas hermafroditas dioicas o poligamodioicas, paquicaules a caudiciformes, hábito arborescente a arbustivo, <60 cm a 10(-18) m de altura, base cónica a globosa, corteza lisa a escamosa, ramificación generalmente dicotómica. Hojas perennes, aciculares a ensiformes, arrosetadas, generalmente terminales, erectas a recurvadas, canaliculadas a estriadas, glabras a papiladas, verdes a verdes glaucas, en algunas especies las hojas viejas persisten cubriendo las ramas, margen crenulado a microserrulado; estomas tetracíticos, dispuestos en criptas estomáticas, profundas a someras. Inflorescencia en tirso, órdenes de ramificación primaria, secundaria y en ocasiones terciaria, decrecen en tamaño de manera acropétala, la última unidad de la inflorescencia es un ripidio reducido. Brácteas en el pedúnculo y subyacentes a cada orden de ramificación lanceoladas, triangulares a ampliamente triangulares, ápices acuminados a largamente caudados, membranáceas; brácteas que subyacen a los ripidios ovadas a lanceoladas, coriáceas basalmente. Bractéolas 1 por flor, en ocasiones envolviendo flores subyacentes, ovadas, obovadas u orbiculares, ápice agudo, truncado a redondo, margen entero a irregularmente dentado. Pedicelos articulados. Flores actinomorfas, hipóginas, segmentos del perianto 6, enteros, imbricados, tépalos externos generalmente más pequeños, ovados a obovados, blanquecinos a ligeramente entintados, vena central evidente. Flores pistiladas 2-5 por ripidio, segmentos del perianto inflexos, ovario súpero, piriforme, ovoide o elipsoide, trilobulado, en ocasiones hexalobulado, generalmente trialado, tricarpelar, unilocular, septos reducidos a prominentes, fusionados basalmente, óvulos 6, 2 por carpelo, placentación basal axilar, estilo reducido a ligeramente elongado, estigma trilobulado, papilado, excerto en antesis, 6 estaminodios, en ocasiones exertos en antesis. Flores estaminadas 2-9 por ripidio, segmentos del perianto en ocasiones reflexos, estambres 6, epitépalos basalmente, filamentos estrechamente cónicos, anteras versátiles, dehiscencia longitudinal, pistilodio inconspicuo a prominente. Cápsulas con dehiscencia tardía, elipsoides, orbiculares u

obovoides, alas presentes o ausentes. Semilla 1 por fruto, globosa, trilobulada, amarilla a café, testa rugosa, embrión cilíndrico.

***Calibanus***.- *Calibanus* es un género mexicano con dos especies conocidas, *C. glassianus* L. Hern. & Zamudio y *C. hookeri* (Lem) Trel. (Fig. 6, A—B), las cuáles se distribuyen en el centro-norte de la República Mexicana, en los estados de Hidalgo, San Luís Potosí (S.L.P.), Tamaulipas y Guanajuato. Las especies de *Calibanus* se caracterizan por poseer tallos globosos, subterráneos o caudiciformes de no más de 60 cm de altura, sin un eje principal evidente o muy reducido. Sus hojas emergen en mechones, directamente del tallo o de pequeñas ramificaciones. Las plantas de *Calibanus* han sido confundidas con las especies de *Dioscorea* (Hooker, 1859) por su hábito caudiciforme y porque también forman placas poligonales en la corteza, aunque menos evidentes que en *Dioscorea*. Dos de las principales características de *Calibanus* son su hábito caudiciforme y la ausencia de alas en sus semillas (Rose, 1906; Trelease, 1911; Hernández, 1993a; Bogler, 1998). Las especies de *Calibanus* comienzan a ser cultivadas y comercializadas en México y en algunos invernaderos en Estados Unidos y Europa.

*Calibanus*, al igual que *Beaucarnea*, ha sido un género poco estudiado en términos sistemáticos. A pesar de ser un género muy pequeño, con apenas 2 especies, su historia taxonómica ha sido muy controversial. Las plantas de *Calibanus* han sido consideradas como producto de malformaciones genéticas (Hooker, 1859; Scheidweiler, 1861) y han sido incluidas en *Dasylyrion*, *Nolina* y *Beaucarnea* en distintas propuestas de clasificación (Hooker, 1859; Lemaire, 1861, 1865; Scheidweiler, 1861; Baker, 1972, 1881).

Rose (1906) describió a *Calibanus* como monotípico a partir de *C. caespitosus*. En 1911, Trelease realizó un cambio nomenclatural, por lo que la especie tipo de *Calibanus* pasó a ser *C. hookeri*. Abordaremos este punto con más detalle en el siguiente Capítulo. En 1993, Hernández realizó un estudio cladístico de Nolinaceae para su tesis doctoral (no publicado) con base en caracteres morfológicos, en donde incluía a *Calibanus* y recuperó a *Calibanus* como grupo hermano del clado *Beaucarnea-Dasylyrion* (Hernández, 1993a). En

2003, Hernández y Zamudio (2003) descubrieron la segunda especie de *Calibanus*, *C. glassianus*.

Desde el reciente descubrimiento de la segunda especie de *Calibanus* (Hernández y Zamudio, 2003), no se han realizado trabajos sistemáticos que incluyan a esta nueva especie. Hemos detectado que existen semejanzas morfológicas considerables entre *C. glassianus* y *B. compacta*, esta última especie descrita junto con *C. glassianus* en la misma área geográfica de la Sierra Gorda, Guanajuato. En el siguiente Capítulo abordaremos la historia taxonómica de *Beaucarnea* y *Calibanus*, ambos géneros con historias taxonómicas muy controversiales.

#### **TRATAMIENTO TAXONÓMICO DE *Calibanus*.**

*Calibanus* Rose., Contr. U.S. Natl. Herb 10: 90. 1906. (5 Dec. 1906).

Especie tipo: *Calibanus caespitosus* Rose.

Plantas hermafroditas dioicas o poligamodioicas, caudiciformes, hábito cespitoso a arbustivo,  $\geq 60$  cm de altura, base cónica a globosa, escamosa, ramificación dicotómica o sin ramificación. Hojas perennes, aciculares a ensiformes, arrosietadas, generalmente terminales, recurvadas, canaliculadas, papiladas, verdes a verdes glaucas, margen microserrulado; estomas tetracíticos, dispuestos en criptas estomáticas profundas. Inflorescencia en tirso, órdenes de ramificación primaria, secundaria y en ocasiones terciaria, decrecen en tamaño de manera acropétala, la última unidad de la inflorescencia es un ripidio reducido. Brácteas en el pedúnculo y subyacentes a cada orden de ramificación lanceoladas, triangulares, ápices acuminados a largamente caudados, membranáceas; brácteas que subyacen a los ripidios lanceoladas, triangulares, coriáceas basalmente. Bractéolas 1 por flor, ovadas u obovadas, ápice agudo, truncado a redondo, margen entero a irregularmente dentado. Pedicelos articulados. Flores actinomorfas, hipóginas, segmentos del perianto 6, enteros, imbricados, tépalos externos generalmente más pequeños, ovados, obovados u orbiculares, ligeramente entintados, vena central evidente. Flores pistiladas 3-4 por ripidio, segmentos del perianto no reflexos, ovario súpero, piriforme, trilobulado a

hexalobulado, tricarpelar, unilocular, septos reducidos a prominentes, fusionados solo basalmente, óvulos 6, 2 por carpelo, placentación basal axilar, estilo reducido, estigma trilobulado, papilado, excerto en anthesis, 6 estaminodios, en ocasiones exertos en anthesis. Flores estaminadas 2-4(-9) por rhipidio, segmentos del perianto inflexos, estambres 6, epitépalos basalmente, filamentos estrechamente cónicos, anteras versátiles, dehiscencia longitudinal, pistilodio inconspicuo. Cápsulas con dehiscencia tardía, obovados. Semilla 1 por fruto, globosa, trilobulada, amarilla a café, testa rugosa, embrión cilíndrico.



**Figuras.**

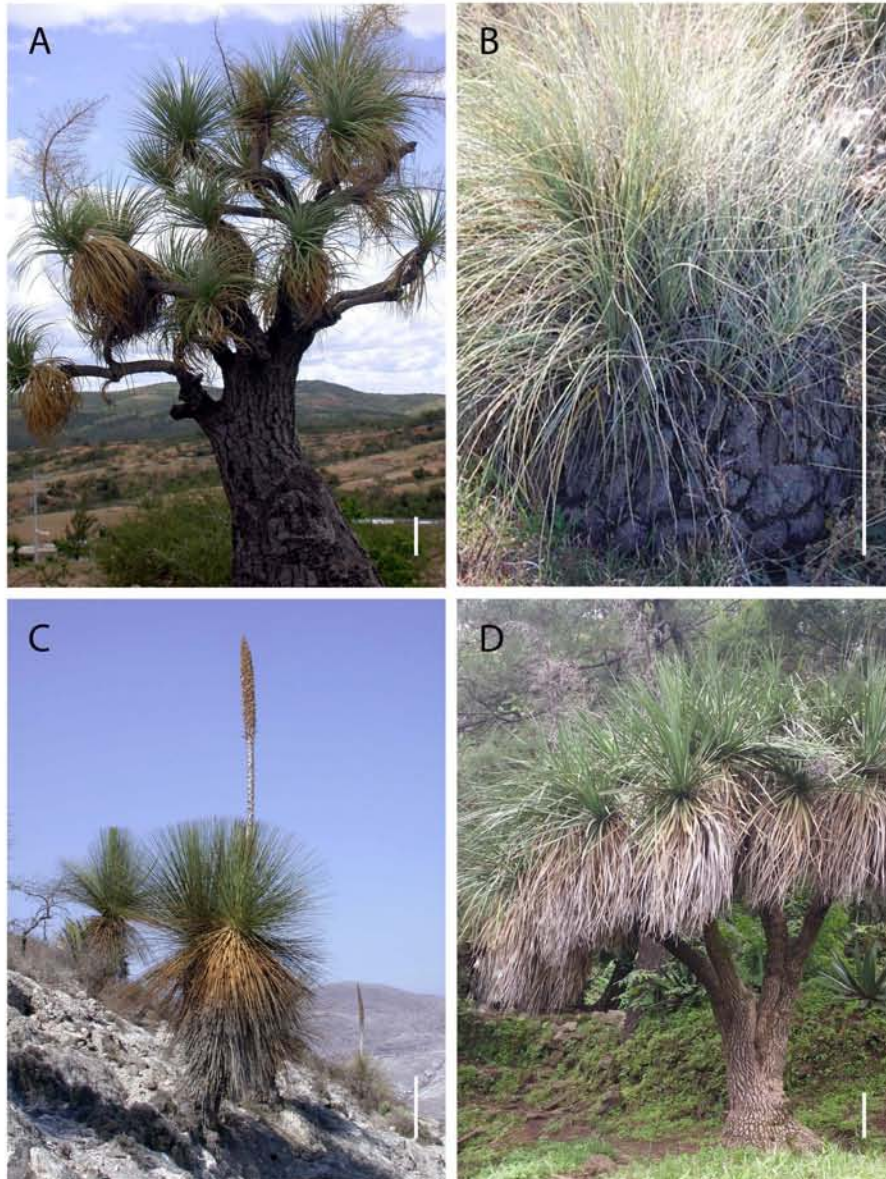
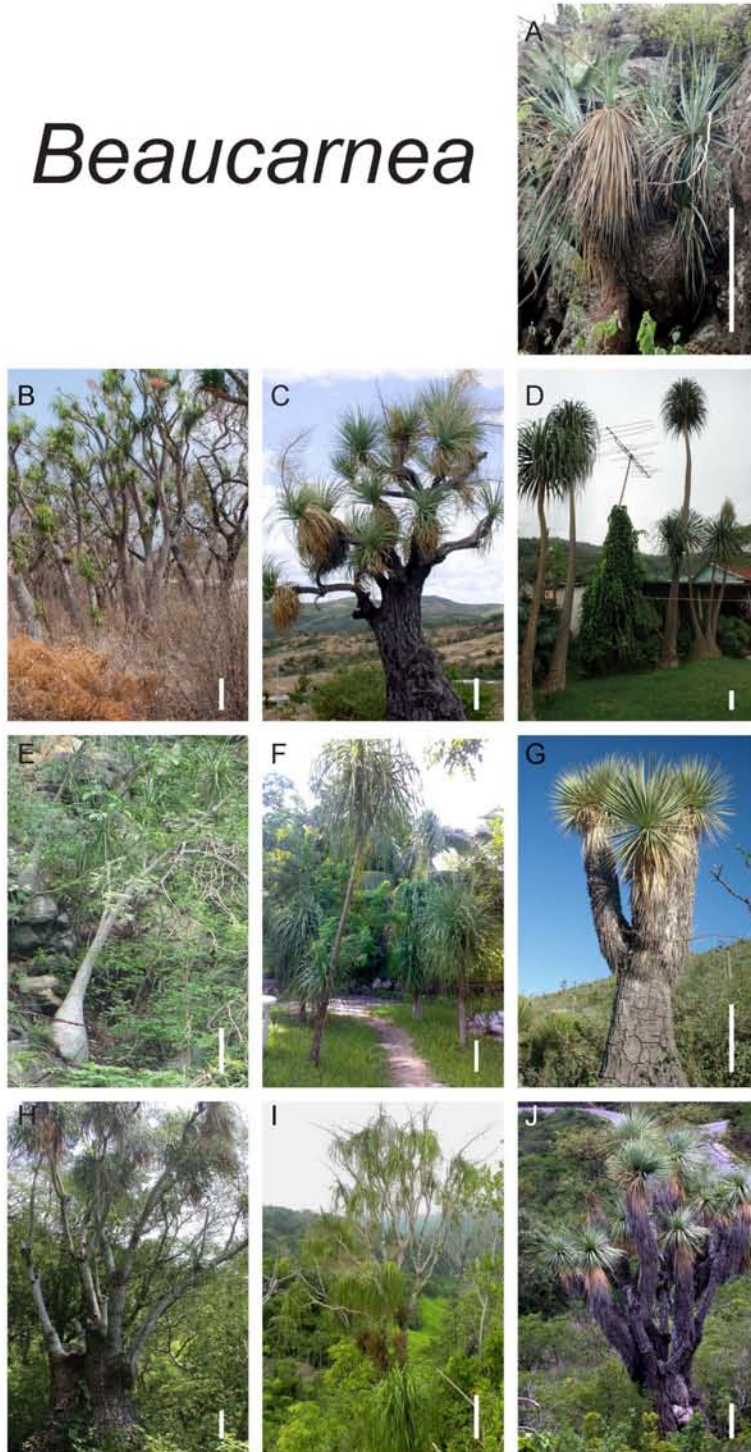


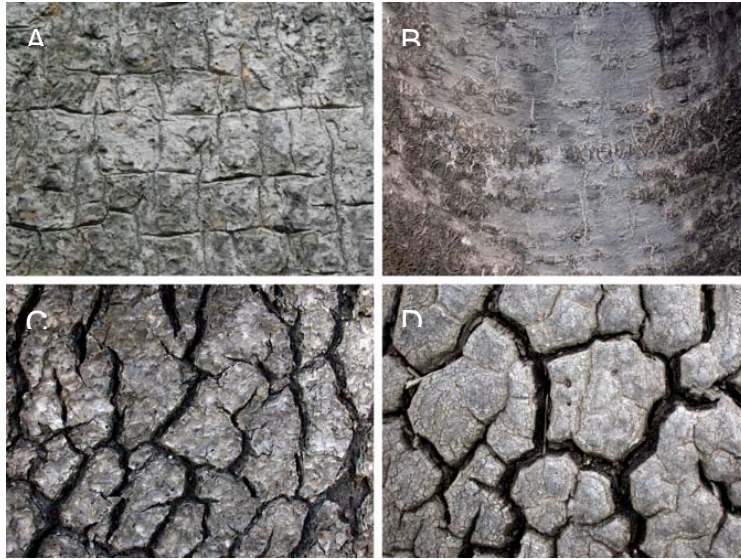
Fig. 1. Imágenes representativas de los 4 géneros que conforman a las nolinoides. **A.** *Beaucarnea gracilis* Lem.; **B.** *Calibanus hookeri* (Lem.) Trel.; **C.** *Dasyllirion longissimum* Lem.; **D.** *Nolina parviflora* (Kunth) Hemsl. La línea blanca equivale a 30 cm aproximadamente.

# *Beaucarnea*



**Fig. 2.** Imágenes de las especies de *Beaucarnea* en vida silvestre excepto *B. guatemalensis* y *B. pliabilis*, las cuales se encuentran en cautiverio. **A.** *B. compacta*; **B.** *B. goldmanii*; **C.** *B. gracilis*; **D.** *B. guatemalensis*; **E.** *B. hiriartiae*; **F.** *B. pliabilis*; **G.** *B. purpusii*; **H.** *B. recurvata*; **I.** *B. sanctomariana* y **J.** *B. stricta*. La línea blanca equivale a 40 cm aproximadamente.

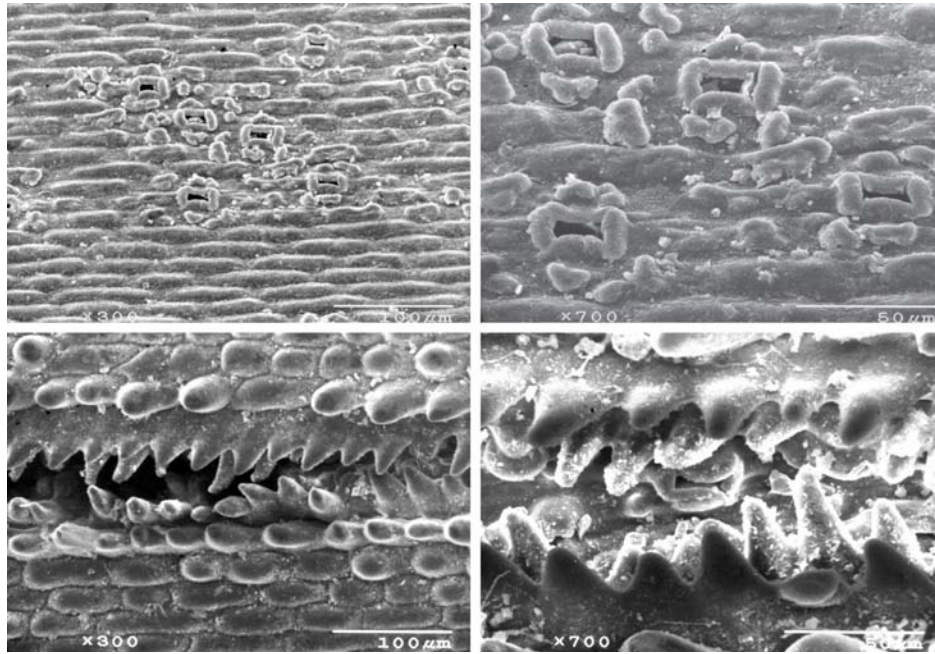




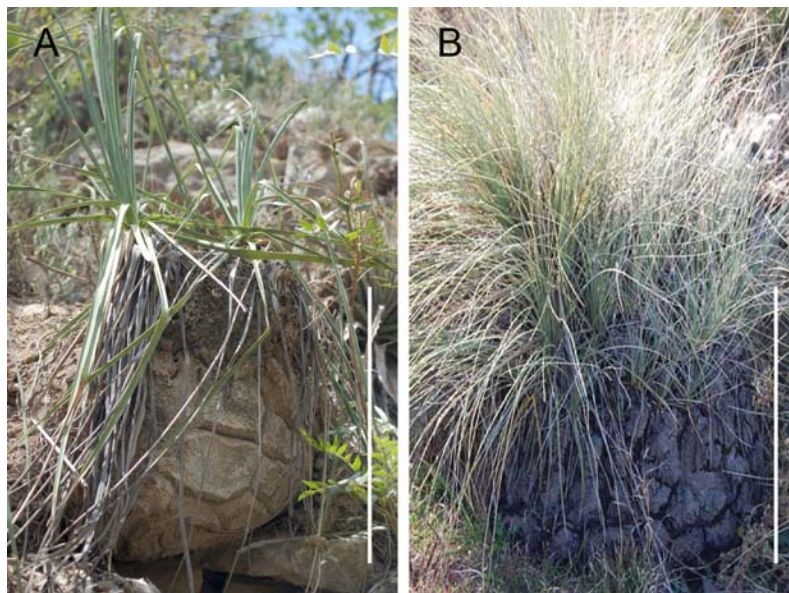
**Fig. 3.** Imágenes de corteza de algunas especies de *Beaucarnea* que habitan ambientes áridos y húmedos. **A.** *B. recurvata*; **B.** *B. hiriartiae*; **C.** *B. gracilis*; **D.** *B. stricta*. En esta imagen es posible ver que la corteza en las especies que habitan ambientes más húmedos es menos gruesa que la de las especies que habitan ambientes más áridos, a excepción de *B. hiriartiae*.



**Fig. 4.** Imágenes que muestran las hojas de algunas especies de *Beaucarnea* que habitan ambientes áridos y húmedos. **A.** *B. recurvata*; **B.** *B. compacta*; **C.** *B. gracilis*; **D.** *B. hiriartiae*. Las especies que habitan ambientes más húmedos presentan hojas recurvadas y verdes, a diferencias de las especies que habitan ambientes más áridos, las cuales presentan hojas erectas y glaucas, a excepción de *B. hiriartiae*.



**Fig. 5.** Imágenes de microscopía electrónica de barrido de hojas de especies de *Beaucarnea* que habitan ambientes áridos y húmedos. **A y B.** *B. goldmanii*; **C y D.** *B. gracilis*. En esta imagen es posible ver que las especies que habitan ambiente más húmedos como *Beaucarnea goldmanii* carecen de papilas en la periferia de los surcos estomáticos y las criptas estomáticas se encuentran expuestas, a diferencia de las especies que habitan ambientes áridos como *B. gracilis*, la cual posee abundantes papilas en los surcos y las criptas estomáticas son profundas.



**Fig. 6.** Imágenes de las especies de *Calibanus* en vida silvestre. **A.** *C. glassianus*; **B.** *C. hookeri*. La línea blanca equivale a 30 cm aproximadamente.



## Tablas.

**Tabla 2.** Atributos vegetativos de *Beaucarnea*, *Calibanus*, *Dasyllirion* y *Nolina*, útiles en su identificación.

	Hábito	Corteza	Hojas		
			Margen	Ápice	Surcos
<i>Beaucarnea</i>	Caulescente o arborescente.	Lisa a rugosa, formando patrones geométricos o surcos irregulares a lo largo del tallo.	Microserrulado.	Entero.	Someros a profundos, en ocasiones con papilas epidérmicas largas, en ocasiones sin papilas.
<i>Calibanus</i>	Caulescente o caespitoso.	Rugosa, formando patrones geométricos.	Microserrulado.	Entero.	Profundos y con papilas epidérmicas largas.
<i>Dasyllirion</i>	Acaulescente o caulescente.	Rugosa, usualmente cubierto por abundantes hojas secas.	Usualmente microserrulado y armado con espinas agudas prominentes; en ocasiones entero.	Rasgado.	Someros, generalmente sin papilas.
<i>Nolina</i>	Acaulescente, caespitoso, caulescente o arborescente.	Rugosa, formando surcos irregulares a lo largo del tallo en especies arborescentes.	Entero, filífero o serrulado.	Entero o lacerado.	Profundos y con papilas epidérmicas largas.

**Tabla 3.** Atributos reproductivos de *Beaucarnea*, *Calibanus*, *Dasyliirion* y *Nolina*, útiles en su identificación.

Segmento del perianto	FLORES PISTILADAS						Frutos			
	Gineceo					Ovario		No. de lóculos	Apéndices	No. de semillas
	Tipo de Fusión	Estilo	Estigma	Apéndices	No. de lóculos	Paredes del septo				
<i>Beaucarnea</i> Ápice	Crenulado.	Sincárpico.	3, fusionados, cortos a ligeramente elongados.	3, fusionados, papilados.	3 alas.	1	Fusionadas basalmente.	1	3 alas.	Usualmente 1
	Crenulado.	Sincárpico.	3, fusionados, cortos a ligeramente elongados.	3, fusionados, papilado.	Alas ausentes.	1	Fusionadas basalmente.	1	Sin apéndices.	Usualmente 1
<i>Calibanus</i>	Crenulado.	Sincárpico.	3, fusionados, elongados.	3, fusionados, sin papilas.	3 alas.	1	No fusionadas.	1	3 alas.	Usualmente 1
<i>Dasyliirion</i>	Papilado.	Semicárpico.	3, libres, cortos.	3, libres, papilados.	Alas ausentes.	3	Fusionadas a lo largo del ovario.	3	Sin apéndices.	Usualmente 3
<i>Nolina</i>										

## CAPÍTULO II

### *The taxonomic history of *Beaucarnea* and *Calibanus* (Ruscaceae).*

ARTÍCULO DE REVISIÓN (en proceso).

Vanessa Rojas-Piña<sup>1</sup>, Leonardo O. Alvarado-Cárdenas<sup>2</sup> y Mark E. Olson<sup>1</sup>

1 Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Tercer Circuito s/n, Ciudad Universitaria, Coyoacán, México, D.F. C. P. 04510, México.

2 Laboratorio de Plantas Vasculares, Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-399, México, D.F. C.P. 04510, México

E-mail: bio.vane@gmail.com

#### **Resumen**

La historia taxonómica de *Beaucarnea* y *Calibanus* ha sido muy controvertida a pesar de que ambos géneros están constituidos por muy pocas especies, *Beaucarnea* con unas 10 especies y *Calibanus* con solo 2. Existen pocos trabajos de sistemática en este grupo a pesar de su importancia económica. Las especies de ambos géneros, principalmente de *Beaucarnea*, son comercializadas mundialmente como plantas de ornato. Esta revisión relata la historia taxonómica de ambos géneros y ayuda a entender porqué su clasificación sigue siendo tan controversial. Esta revisión también subraya la urgencia, dada la importancia económica de las especies, de actualizar la sistemática de *Beaucarnea* y de *Calibanus*, así como de las nolinoides en general, grupo al que ambos géneros pertenecen.

## REVIEW

### *The taxonomic history of *Beaucarnea* and *Calibanus* (Ruscaceae).*

Vanessa Rojas-Piña<sup>1</sup>, Leonardo O. Alvarado-Cárdenas<sup>2</sup>, and Mark E. Olson<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Tercer Circuito s/n, Ciudad Universitaria, Coyoacán, México, D.F. C. P. 04510, México.

<sup>2</sup> Laboratorio de Plantas Vasculares, Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-399, México, D.F. C.P. 04510, México

E-mail: bio.vane@gmail.com

### Abstract

The taxonomic history of *Beaucarnea* Lem. and *Calibanus* Rose has been very controversial. Although both genera are made up of few species, *Beaucarnea* having around 10 species and *Calibanus* having just 2, their taxonomic history is far from simple. It is also surprising how little both genera have been studied on systematic terms given their economic importance. The species of both genera, especially of *Beaucarnea*, have been commercialized worldwide as ornamentals. This review relates the taxonomic history of both genera and helps to understand why their classification remains confusing. It also highlights the urgency, given the economic importance of the species, to update their systematics.

### INTRODUCTION

**The taxonomic history of *Beaucarnea*.**- The taxonomic history of *Beaucarnea* has been plagued with misspelled names and ambiguous taxonomic circumscriptions even before it was described. Around 1845, Galeotti sent seeds of *Beaucarnea* from Mexico to Belgium labeled as *Freycinetia*, because he thought they belonged to the Old World family Pandanaceae (Lemaire, 1861; Guillot, 2009), and for many years the seeds were sold under this name (Baker, 1872; Guillot, 2009). With time, horticulturists misspelled the name *Freycinetia* for *Pincecnitia*, *Pinceneclia*, *Pincinectia*, and finally as *Pincenectitia* (Lemaire,



1861), and under this last name three different species were named: *Pincenectitia tuberculata*, *P. glauca* and *P. gracilis* (Lemaire, 1861). However, at an Horticulture Exhibition of Audenarde, Belgium (in September 1861), an enthusiastic amateur, Mr. Beaucarne, showed for the first time a flowering individual of these peculiar plants. This attracted the attention of the judges, which included Lemaire, who realized that the plants belonged to Asparagaceae, and not to Pandanaceae where they had been placed. He then disregarded the illegitimate name *Pincenectitia*, which had only appeared in horticultural magazines, and named the genus *Beaucarnea* in honor of the European amateur Mr. Beaucarne (Lemaire, 1861). The three species named under *Pincenectitia* then formally changed their names to *Beaucarnea recurvata* ('*P. tuberculata*'), *B. stricta* ('*P. glauca*'), and *B. gracilis* ('*P. gracilis*') (Lemaire, 1861). The new names were apparently based on the leaf behaviour of each species. An illustration of *Beaucarnea recurvata* from Lemaire (1861, p. 58) is shown in Fig. 1.

Even though Lemaire formally described *Beaucarnea* in 1861, it became subordinated after its description, particularly within its close relative *Nolina* (Watson, 1879; Hemsley, 1884; Engler & Prantl, 1887). The main reason of this subordination was the misinterpretation of the number of locules in the ovary of *Beaucarnea*. When Lemaire (1861) described *Beaucarnea*, he did not have access to female material, and he based his description on a male specimen of *B. recurvata*. Lemaire described the ovary of the staminate flowers (Fig 1. A—B) as absolutely rudimentary, but “tripartitum” (Lemaire, 1861: 59) (Fig. 1 C). This character was later misinterpreted as trilocular (Baker, 1872, 1881). Base on this character, Baker (1872) extracted six species from *Dasyilirion* and one from *Dracaena*, and placed them within *Beaucarnea*, along with *B. recurvata* and *B. stricta*. However, of the six species that he extracted from *Dasyilirion*, four were nolinias, *N. bigelovii* (Torr.) S. Watson, *N. erumpens* (Torr.) S. Watson, *N. lindheimeriana* (Scheele) S. Watson, *N. longifolia* (Karw. ex Schult. f.) Hemsl. y *N. parviflora* (Kunth) Hemsl., one was a *Dasyilirion*, *D. hartwegianum* Zucc., and the one he extracted from *Dracaena* was a nolina, *Nolina parviflora* (Kunth) Hemsl.

If the species of *Beaucarnea* were truly trilocular, then the inclusion of the species that Baker (1872) extracted from *Dasyilirion* and *Dracaena* to place into *Beaucarnea* would have sense (if this character were decisive). But some years later, when Watson (1879) revised the North American Liliaceae, and proposed the tribe Nolineae, he did not recognize *Beaucarnea* and subordinated three of the species that Baker (1872) had placed into *Beaucarnea*, *N. bigelovii*, *N. erumpens*, and *N. lindheimeriana*. Watson (1879) also stated that the “other” Mexican species (we think he was referring to *B. recurvata* and *B. stricta*) should doubtless be referred to *Nolina*, but were poorly known.

Nevertheless, in 1881, Baker again took the three species placed by Watson (1879) in *Nolina*, *N. bigelovii*, *N. erumpens*, and *N. lindheimeriana*, along with other four species that Watson described *de novo*, *N. humilis* S. Watson, *N. microcarpa* S. Watson, *N. palmeri* S. Watson, and *N. texana* S. Watson, and placed them into *Beaucarnea*. However, three years later, Hemsley (1884) again subsumed seven species that Baker (1881) placed in *Beaucarnea*, into *Nolina*. This time *Nolina hartwegiana* included *Beaucarnea gracilis*, and *N. recurvata* included *B. recurvata* and *B. stricta*. Table 1 summarizes the different classification proposals of Lemaire (1861), Baker (1872, 1881), Watson (1879), and Hemsley (1884) for the species of *Beaucarnea*, *Dasyilirion*, and *Nolina*.

As can be seen, this alternation of genera has been driven by just one character, the number of locules in the gynoecium, and by the misinterpretation of *Beaucarnea* as having trilocular ovaries. By the second half of the XIX century, when *Beaucarnea* was described, the only three species known for *Beaucarnea*, *B. recurvata*, *B. stricta*, and *B. gracilis*, were only known from greenhouses, were mostly male, and the scarce females rarely flowered (Rose, 1906). Neither Lemaire (1861), nor Baker (1872; 1881), had access to female material. However, in 1906, Rose had accessed to both male and female material of the genera in discordance, and after a careful study he concluded that *Beaucarnea*, *Dasyilirion*, and *Nolina* should be considered as valid, and created a new monotypic genus, *Calibanus*, from a species he segregated from *Dasyilirion*. Rose (1906) recognized seven species of *Beaucarnea*, three of which he described *de novo*, *B. guatemalensis* Rose, *B. oedipus* Rose, and *B. purpusii* Rose, other 2 he extracted from *Dasyilirion*, *B. inermis* (S. Wats.) Rose and

*B. pliabilis* (Baker) Rose, Rose, and *B. recurvata* and *B. stricta*. Rose (1906) did not mention *B. gracilis*. However, he described *de novo* *B. oedipus*, which is considered a synonym of *B. gracilis*. Rose (1906) also recognized 20 species *Nolina*, and 11 species of *Dasyilirion*. In 1909, Rose, described one more species of *Beaucarnea*, *B. goldmanii* Rose.

Later, Trelease (1911) carried out one of the most detailed taxonomic revision of the tribe Nolineae to date, in which he recognized the four genera proposed by Rose (1906). He speculated regarding the affinities of the group and offered *Nolina* as the taxon most closely approximating the “prototype” of the group because of its extensive range, large number of species, and conformity to the “liliaceous plan” (Trelease, 1911). He suggested *Calibanus* to be an “offset of *Nolina*” because of its “trilocular” ovary, and *Beaucarnea* and *Dasyilirion* as “parallel offshoots” from *Nolina*, or as “... a no-longer recognized derivative of the genus” (Trelease, 1911, pp. 406, Fig. 2), because of their unilocular ovaries. However, the ovary in *Calibanus* is unilocular, but tricarpelar, as in *Beaucarnea* and *Dasyilirion*, but Trelease followed Rose’s description of *Calibanus*, where he erroneously described its ovaries as trilocular (Rose, 1906). Trelease (1911) also proposed two infrageneric divisions for *Beaucarnea*, section *Eubeaucarnea* and *Papillatae* based on differences in their leaves, floriferous bracts, fruits, and habit. *Eubeaucarnea* was characterized by species with flat, recurved, green leaves with longitudinal grooves that lack elongated papillae (finger-like epidermal cells that presumably shelter the stomatal grooves), nearly smooth leaf margins, floriferous bracts “rather elongated,” large fruit sizes, and slender habit moderately enlarged at the base (Trelease, 1911). This section included *Beaucarnea recurvata* Lem., *B. inermis*, *B. pliabilis*, *B. guatemalensis*, and *B. goldmanii*. The other section, *Papillatae*, was characterized by species with nearly straight leaves, leaf grooves fringed with elongated epidermal papillae, rough leaf margins, “rather short” floriferous bracts, small fruits, and stocky habits with trunks greatly swollen at the base. This section included *Beaucarnea stricta* and *B. gracilis* (Trelease 1911). Trelease did not include *Beaucarnea purpusii*, because he considered it as synonym of *B. stricta*. See Table 1 for reference to genera and species recognized by Rose (1906) and Trelease (1911).

After the taxonomic revision of Nolineae (Trelease, 1911), two more species of *Beaucarnea* were described, *Beaucarnea ameliae* Lundell (Lundell, 1939) and *B. hiriartiae* L. Hern. (Hernández, 1992) and one species was segregated from *Dracaena* to be placed in *Beaucarnea*, *B. petenensis* (Lundell) Lundell. Motivated by these new discoveries and by the absence of phylogenetic studies of *Beaucarnea*, in 1993 Hernández carried out the first phylogenetic analysis of *Beaucarnea* (Hernández, 1993). He based his analysis on vegetative and reproductive features of the species, and included all *Beaucarnea* species considered by Trelease, except *B. inermis*, because Hernández presumably considered it a synonym of *B. recurvata*, and *B. ameliae*, because it became a synonym of *B. pliabilis*. Hernández (1993) also included *Beaucarnea hiriartiae*, *B. petenensis* and *B. purpusii*. This last species was previously treated as a synonym of *Beaucarnea stricta* (Trelease, 1911), but Hernández (1993) considered it to be enough different from *B. stricta* to be considered as a species. In addition to these species, Hernández included two new species described by him, but not yet published, *Beaucarnea congesta* L. Hern. and *B. sanctomariana* L. Hern. The analysis was thus carried out with *Beaucarnea recurvata*, *B. pliabilis*, *B. guatemalensis*, *B. goldmanii*, *B. stricta*, *B. gracilis*, *B. petenensis*, *B. hiriartiae*, *B. purpusii*, *B. congesta*, and *B. sanctomariana*. Hernández (1993) used *Nolina*, *Dasyilirion*, and *Calibanus* as outgroups, with *Nolina* as the functional root. Hernández (1993) recovered *Beaucarnea* as monophyletic with 11 apomorphies and a bootstrap value of 98%. Although not well supported, he also recovered *Calibanus* as the sister taxon to a *Beaucarnea*-*Dasyilirion* clade. Fig. 3 shows the strict consensus tree recovered by Hernández (1993), based on a parsimony analysis of 36 morphological characters.

In his study, Hernández (1993) recovered *Beaucarnea pliabilis* and *B. petenensis* separated by only a single step. He concluded that *B. petenensis* should be considered as part of *B. pliabilis*. Hernández added that the plants formerly ascribed to *B. petenensis* represent populations of *B. pliabilis* growing in mild conditions. Hernández (1993) also recovered *B. stricta* and *B. purpusii* as sister taxa, but in this case he stated that there were clear differences both in the morphology and habitat, such as a coarser and darker bark, denser and more erect inflorescence branches, and fruits ellipsoidal in *B. purpusii* (but

circular in *B. stricta*), to be treated as independent species. With regard to habitat, he noted that *B. purpusii* occurs at higher elevations of the Tehuacán Valley, whereas *B. stricta* occurs in the Tehuacán Valley lowlands and the basin of the Río Tehuantepec in Oaxaca. Unfortunately, Hernández (1993) did not publish his results, and because his thesis does not meet requirements for effective publication (art. 30.8), *B. purpusii*, which would indeed seem to be a morphologically and ecologically distinct entity, remains a synonym of *B. stricta*. *Beaucarnea congesta* was likewise never published, though its status as distinct is less clear. Strikingly distinct is the endemic species of the Tehuantepec Isthmus *B. sanctomariana*, which was formally described in 2001 by Hernández and remains a valid species. In his thesis, Hernández (1993) stated that *B. congesta* was morphologically similar to *B. recurvata* and *B. sanctomariana*, but differs in bark, leaves and inflorescence features. However, when he later described *B. sanctomariana* (Hernández, 2001), and discussed its affinity to *B. recurvata*, he did not mention *B. congesta*, so it would seem that he came to consider *B. congesta* as representing populations of *B. recurvata*. Because *Beaucarnea congesta* was never formally published, *B. congesta* is an invalid name in the sense of the ICN.

*Beaucarnea inermis* is another species that its validity is uncertain. This name has been applied to populations of large-statured recurved-leaved plants from San Luis Potosí and Tamaulipas. Hernández (1993) stated that he could not separate these populations from Veracruz populations of *B. recurvata*. He added that the disjunctive populations could all be considered as varieties of *B. recurvata*, given that variation in features such as fruit shape or size, failed to distinguish these populations. However, at Hernández *et al.* (2012), it is considered as a species. There are also two more papers that address the population status and commercialization of *Beaucarnea inermis* (Salcedo y Hernández-Sandoval, 2010; [http://www.uaq.mx/investigacion/difusion/veranos/memorias-2009/OctavoVerano\\_38/4\\_Castillo\\_Gomez.pdf](http://www.uaq.mx/investigacion/difusion/veranos/memorias-2009/OctavoVerano_38/4_Castillo_Gomez.pdf), accessed 2015; <http://www.uaq.mx/investigacion/difusion/veranos/memorias-2010/9%20Verano%20Ciencia%20UAQ/UAQ%20Salcedo%20Galvez.pdf>, accessed 2015). Nevertheless, some authors continue to treat *Beaucarnea*

*inermis* as a synonym of *B. recurvata* (Espejo & López-Ferrari, 2008), while others consider it a species (SEMARNAT, 2010).

It is crucial to clarify the taxonomic status of each species to improve their conservation and management, to evaluate their risk status, and to provide a basis for evolutionary studies. In the following section, we address the taxonomic history of *Calibanus*, which is as complex as that of *Beaucarnea* despite having just two species.

**The taxonomic history of *Calibanus*.**- The history of *Calibanus* is not far behind that of *Beaucarnea* in its complexity. In 1846, Hooker received at Kew “some remarkable plants in the form of tubers, a foot and half long, and nearly as high aboveground, the surface of which is formed by a number of wrinkled tubercles, slightly elevated, and somewhat circinate wrinkled, from a few of which appeared tufts of rigid, subulate leaves ... in form and texture resembling those of some *Dasyllirion*” (Hooker, 1859, pl. 5099, Fig. 4). Hooker (1859) added that these plants reminded him of a South African or Mexican “elephant’s foot” type *Dioscorea*. However, when he was able to examine the foliage and flowers, he concluded that they were “precisely accord with the *Dasyllirion Hartwegianum* of Zuccarini” (Hooker, 1859, pl. 5099), which he received from Zacatecas, Mexico, and with a *Dasyllirion* sent by Charles Wright from his 1851-2 (n. 1918) northern Mexico collections (we checked this specimen and it belongs to *Dasyllirion erumpens*, now *Nolina erumpens*, isotypes: GH barcodes GH00029904 and GH00029905). Hooker added that neither of these collectors made a detailed description species, so he re-described it based on the plants he received from Mexico (Hooker, 1859, pl. 5099). Nevertheless, he made evident his uncertainty regarding whether or not to consider the tuber as the normal condition of the stem of the species, or as some sort of unusual fusion of several stems (Hooker, 1859).

Later, in the same year, Lemaire (1859) published a note of the *D. hartwegianum* described by Hooker (1859). He said that there were certain features in the description of that plant, such as the shape of the caudex, the distribution of the leaves and panicle morphology, that were clearly not like the *D. hartwegianum* described by Zuccarini

(1838), but of a probably new species. Lemaire (1859) suggested naming the specimens on whom Hooker was based *D. hookerii* in his honor.

However, on 1861, presumably without knowledge of the previous controversy surrounding this plant, Scheidweiler (1861) described a new species from a live plant from of Mexico. At first, Scheidweiler thought the plant represented some sort of teratology or pathology. However, after allowing it time to recover, he concluded that the almost spherical 1 foot high stem, covered by a rough and irregular bark, from where numerous and very narrow leaves arise in disorder, was the original morphology of the plant. Scheidweiler confirmed the singularity of the plant when receiving some other plants very similar to the first, and described the “new” species *D. caespitosus* Scheidw.

In 1906, Rose collected material of the “so called” *Dasyllirion hookeri* (Lemaire, 1859) in Ixmiquilpan, Mexico. He expressed the lack of clarity regarding this plant so he carefully studied the female flowers and mature fruits. Rose found clear differences with respect to those of *Dasyllirion* and *Nolina*. He stated that these data justified its segregation from *Dasyllirion*, and proposed a new monotypic genus, *Calibanus* Rose (1906). He stated that this genus was nearest to *Nolina*, but differed from it in its habit and globular, thick-walled, 1-seeded fruit. Rose also highlighted that it was very different from *Dasyllirion* in habit, inflorescence, and fruit, and that its globular trunk suggested *Beaucarnea*, but that its “trilocular” fruit, excluded it. Rose named the species type *C. caespitosus* based on Scheidweiler (1861).

In 1911, when Trelease (1911) carried out the taxonomic revision of the tribe Nolineae, he renamed the species type of *Calibanus* as *C. hookeri* (Lem.) Trel., because *Dasyllirion hookerii* (Lemaire, 1859) had nomenclatural priority over *D. caespitosus* (Scheidweiler, 1861), and corrected the epithet *hookerii* to *hookeri*. At Tropicos specimen database in appears a reference to the publication of *Dasyllirion hookeri* by Lemaire from 1865 (Hort. Belg. 15:324, 1865), what should lead to *C. caespitosus* to represent the valid name. However, this reference is incorrect. Hort. Belg. 15:324, 1865, is a publication by M. Edouard Morren that makes reference to the publication of Lemaire (1859) (Morren, 1865),

where Lemaire suggested *D. hookeri* as the valid species. We think that the 1865 reference was taken from Baker (1872, p. 327). *Calibanus hartwegianum* can't either be considered as the valid name, because it was based on a type consisting of discordant elements, *nomen confusum* (ICN).

Before we continue with the taxonomic history of *Calibanus*, we need to clear up a mistake in the description of the species type of *Calibanus* (Rose, 1906). When Rose (1906) described *C. caespitosus* he mistakenly described its ovary as being trilocular, rather than uni-locular, but tri-carpellar. This mistake led Trelease (1911) to place *Calibanus* nearer to *Nolina*, instead to *Beaucarnea* and *Dasylyron*, when he speculated regarding the relationships within the group Fig 2.

In 2003, Hernández & Zamudio described the second species of *Calibanus* from Guanajuato in Mexico. Unlike *C. hookeri*, *C. glassianus* has an aerial caudex, and is strikingly similar to *Beaucarnea compacta*, which was described along with *C. glassianus*, from the same area of Guanajuato. Following, we provide the importance of the discovery of these curious plants.

**The discovery of *Beaucarnea compacta* and *Calibanus glassianus*.**- Hernández & Zamudio (2003) described two striking species discovered by plants man Charles Glass. They described the first *Beaucarnea* with a caulescent stem of about 60 cm high, and the first *Calibanus* with an aerial caulescent stem of about 80 cm high. Both live in the same area of the Sierra Gorda, Guanajuato, but *Beaucarnea compacta* occurs on igneous outcrops, whereas *Calibanus glassianus* occurs on limestone. They are extremely similar morphologically (Fig. 5, A—B), but accordingly to Hernández & Zamudio (2003), they differ in their floral and fruit characters. These authors also pointed out that *Calibanus* differs from *Beaucarnea* in its tuberculate stigma lobes, thicker fruit walls, and 3-ribbed fruits that lack wings. Hernández & Zamudio (2003) also stated that *Beaucarnea compacta* differs greatly from the rest of *Beaucarnea* species in the absence of main stem (*cf.* Fig. 5, C vs. D), and that *Calibanus glassianus* differ from the other *Calibanus* species, *C. hookeri*, in that *C. glassianus* has apical branches (*cf.* Fig. 5, A vs. B). However, when comparing



*Beaucarnea* and *Calibanus* species together, it can be seen that there is a continuum of morphologies between species, both in vegetative (Fig. 5, A—D), and in reproductive characters (Fig. 6). This apparent continuum of forms between genera, added to the lack of phylogenetic analysis, highlights the need for a reassessment of the generic and species circumscriptions.

## Conclusion

For many authors, *Beaucarnea* remains as an invalid genus whereas others accept it as valid. This controversy appears to have its origin in a recurring error regarding the number of locules in the gynoecium of *Beaucarnea*. Baker (1872, 1881), Watson (1879), and Hemsley (1884) thought that the gynoecium of *Beaucarnea* was trilocular. Based on this interpretation, Baker (1872, 1881) justified the subordination of *Nolina* into *Beaucarnea*, whereas Watson (1879) and Hemsley (1884), based on the same misinterpreted feature, justified the subordination of *Beaucarnea* into *Nolina*. Even though Rose (1906) corrected this error and established the boundaries between the four genera, many authors continue treating *Beaucarnea* as synonym of *Nolina* (Yamashita y Tamura, 2000; Rudal *et al.*, 2000; Kim *et al.*, 2010; Seberg *et al.*, 2012). It is essential to update the systematics of *Beaucarnea* including the two recently described species, *Beaucarnea compacta* and *Calibanus glassianus*, and the other *Calibanus* species to have a clear knowledge of the boundaries among species, and to determine the taxonomic diversity of the group.

Within *Beaucarnea*, the species boundaries also need clarification. There remain doubts regarding whether *B. purpusii* is valid or a synonym of *B. stricta*. *Beaucarnea inermis* and *B. congesta* are a similar case and it is not clear whether they are synonyms of *B. recurvata*. Regarding *Beaucarnea compacta* and *Calibanus glassianus*, detailed investigations into their species status would be useful. Given that they live simpatrically and are so similar morphologically, it would be useful to rule out the possibility that their morphological differences are not in some way associated with the soil differences.

## **Acknowledgements**

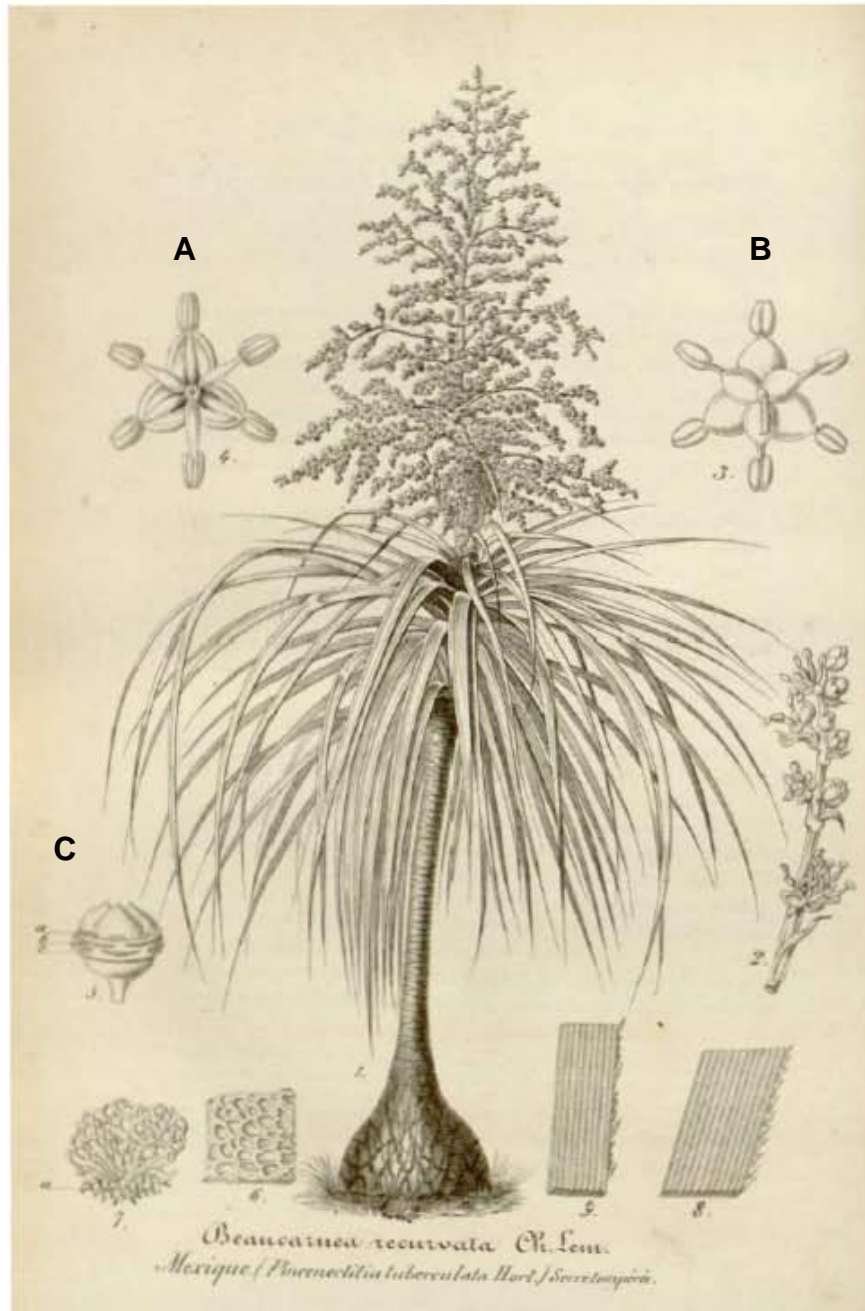
This study was supported by CONACyT (grants 239791 and 132404) and a graduate scholarship of the Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM. We thank the library of the Instituto de Biología, UNAM, for the access to special publications. We also thank the Botanical Garden of the Instituto de Biología, UNAM for access to the living collection, especially to Abisaí J. García Mendoza. We thank the helpful comments and suggestions of Abisaí J. García Mendoza and Luis E. Eguiarte.

## Literature cited

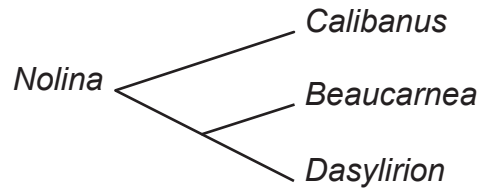
- Baker, J.G. 1872. On *Dasyilirion* and *Beaucarnea*. *J. Bot.* 1: 296—299; 323—329.
- Baker, J.G. 1881. A synopsis of Aloineae and Yuccoideae. *Bot. J. Linn. Soc.* 18: 233—237.
- Chase M.W., M.R. Duvall, H.G. Hills, J.G. Conran, A.V. Cox, L.E. Eguiarte, J. Hartwell, M.F. Fay, L.R. Caddick, K.M. Cameron & S. Hoot. 1995. Molecular systematics of Liliaceae. *En: Rudall, P. J., P. J. Cribb, D. F. Cutler, y C. J. Humphries (Eds.). Monocotyledons: Systematics and Evolution*. London: Royal Botanic Gardens, Kew, 109—137.
- Duvall, M.R., M.T. Clegg, M.W. Chase, W.D. Clark, W.J. Kress, H.G. Hills, L.E. Eguiarte, J.F. Smith, B.S. Gaut, E.A. Zimmer & G.H. Learn, JR. 1993. Phylogenetic hypothesis for the monocotyledons constructed from *rbcL* gene sequence. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 607—619.
- Engler, A. & K. Prantl, eds. (1887—1915). Die Natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten (in German). 33 parts (Abteilungen) in 23 volumes. Leipzig: W. Engelmann.
- Espejo, S.A. & A.R. López-Ferrari. 2008. Monocotiledóneas. *In* Ocegüera, S. & J. Llorente-Bousquets, (coords.). *Catálogo taxonómico de especies de México, en Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. Conabio. México, CD1.
- Guillot, O.D. 2009. Flora ornamental española: aspectos históricos y principales especies. *Monografías de Bouteloua* (8): 56. <http://www.floramontiberica.org/> [o ISBN ebook: 978-84-937528-1-1]. Accessed 2015.
- Hemsley, W.B. 1884. *In: F. Ducane-Goldman & O. Salvin (eds.). Biología Central-Americana ó Contributions to the knowledge of the fauna and flora of Mexico and Central America. Botany Vol. III*. London.
- Hernández, S.L. 1992. Una nueva especie de *Beaucarnea* (Nolinaceae). *Acta Bot. Mex.* 18: 25—29.
- Hernández, S.L. 1993. Cladistic análisis of the american genera of Asparagales and the systematic study of *Beaucarnea* (Nolinaceae) and *Hemiphylacus* (Hyacinthaceae). Ph.D. Dissertation. The University of Texas at Austin, Austin, Texas.
- Hernández, S.L. 2001. *Beaucarnea sanctomariana* (Nolinaceae), a new micro-endemic species of ponytail palm from the Isthmus of Tehuantepec, Oaxaca, Mexico. *NOVON*. 11: 50—53.
- Hernández, S.L. & S. Zamudio. 2003. Two new remarkable Nolinaceae from Central Mexico. *Brettonia*. 55(3): 226—232.
- Hernández, S.L., M.L. Osorio, R. Orellana, M. Martínez, M.A. Pérez, A. Contreras, G. Malda, C. Espadas, K.E. Almanza, H.A. Castillo y A. Félix. 2012. *Manejo y conservación de las especies con valor comercial de Pata de Elefante (Beaucarnea)*. Universidad Autónoma de Querétaro. México. Pp. 115.
- Hooker, W.J. 1859. *Dasyilirium hartwegianum*: Hartweg's *Dasyilirium*. *Bot. Mag.* 85: t. 5099

- Kim, J-H, Kim, D-K., Forest, F., Fay, M.F. y Chase, M.W. 2010. Molecular phylogenetics of Ruscaceae *sensu lato* and related families (Asparagales) based on plastid and nuclear DNA sequences. *Ann. Bot.* 106: 775-790.
- Lemaire, C. 1859. Plantes recommandées. Espèces rares ou nouvelles. *Ill. hort.* 7(Misc.): 24—26.
- Lemaire, C. 1861. Genre nouveau de la famille des Asparagacées: *Beaucarnea* (Dasyliriaceae Nob.). *Ill. hort.* 8(Misc.): 57—62.
- Lundell, C.L. 1939. Studies of Mexican and Central American Plants-VIII. *Bull. Torrey Bot. Club.* 66(9): 585.
- Rose, P. 1906. Studies of Mexican and Central American Plants: Liliaceae. *Dasylirion* and its allies. *Cont. U.S. Nat. Herb.* 5 (3): 87—92.
- Rose, P. 1909. Liliaceae. A new species of *Beaucarnea*. *Cont. U.S. Nat. Herb.* 12(7): 261—262.
- Rudall, P.J., Conran, J.G. y Chase, M.W. 2000. Systematics of Ruscaceae/Convallariaceae: a combined morphological and molecular investigation. *Bot. J. Linn. Soc.* 134: 73—92.
- Seberg, O., Petersen, G., Davis, J.I., Pires, J.C., Stevenson, D.W., Chase, M.W., Fay, M.F., Devey, D.S., Jorgensen, T., Sytsma, K.J. y Pillon, Y. 2012. Phylogeny of the Asparagales based on three plastid and two mitochondrial genes. *Am. J. Bot.* 99(5): 875—889.
- SEMARNAT. 2010. (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales) 2010. Norma oficial mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010: Protección ambiental de especies nativas de México de flora y fauna silvestres; Categoría de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. <http://biblioteca.semarnat.gob.mx/janium/Documentos/Ciga/agenda/DOFsr/DO2454.pdf>. Acceso, 2015.
- Swofford, D.L. 2002. PAUP\*: Phylogenetic
- Sheidweiler, M.J.F. 1861. Ein *Dasylirium* und zwei *Agaven*. *Wochenschr. Vereines Beförd. Gartenbaues Königl. Preuss. Staaten.* Berlag Von Karl Weigant, Berlin. 4: 286.
- Trelease, W. 1911. The desert group Nolinaceae. *Proc. Am. Phil. Soc.* 50: 404-443
- Watson, S. 1879. XV Contributions to American Botany Revision of the North American Liliaceae. *Proc. Amer. Acad. Arts.* 14: 213—303.
- Yamashita, J. y Tamura, M.N. 2000. Phylogenetic analyses and chromosome evolution in Convallarieae (Ruscaceae *sensu lato*), with some taxonomic treatments. *J. Plant Res.* 117(5): 363—370.
- Zuccarini, J.G. 1838. *Dasylirion*. *Allgemeine Gartenzeitung* 6(33): 258.

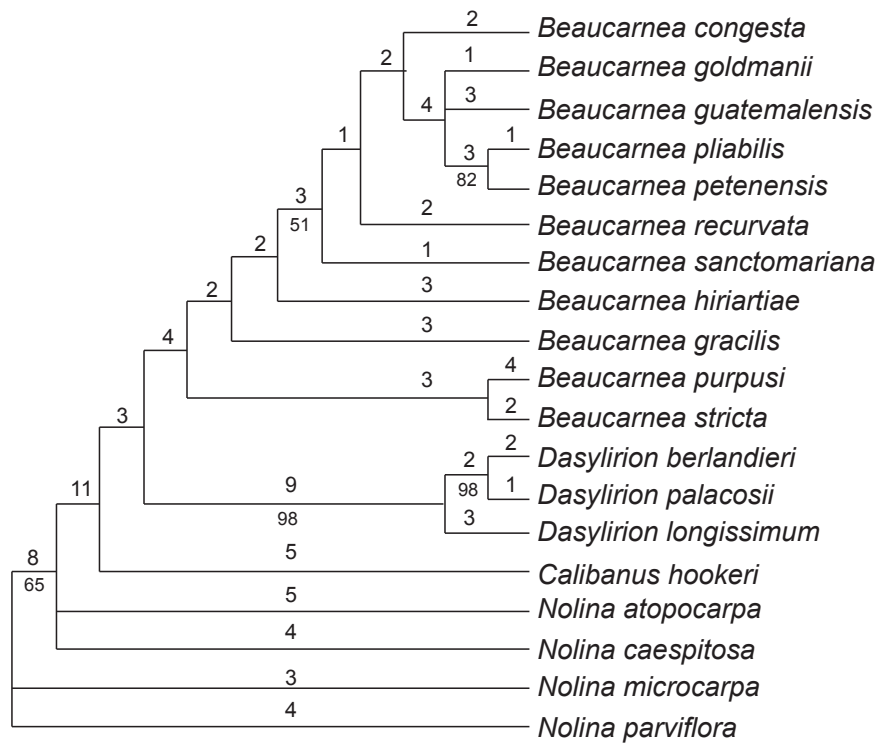
Figures.



**Fig. 1.** Illustration of the species type of *Beaucarnea*, *B. recurvata* Lem. (Lemaire, 1861: [59]). **A** and **B**. Staminate flowers: **A**. Top view. **B**. Bottom view. **C**. Pistillode. As can be seen, the pistillode is divided in three parts. Lemaire described the pistillode of this plant as “tripartitum”.



**Fig. 2.** Reconstruction of the affinities between *Beaucarnea*, *Calibanus*, *Dasyllirion* and *Nolina* according to Trelease (1911).



**Fig. 3.** Strict consensus tree of the Nolinaceae based on a parsimony analysis of 36 morphological characters (modified from Hernández, 1993); length = 114, consistency index = 0.5. Numbers above branches indicate apomorphies, and numbers below branches indicate bootstrap values.



**Fig. 4.** Illustration of *Dasytirion hartwegianum* (= *Calibanus hookeri* (Lem.) Trel.) from Hooker (1859, pl. 5099). Hooker was not sure whether to consider the stem of this plant as the normal condition, or as some sort of unusual fusion of several stems.





**Fig. 5.** Images of the two species of *Calibanus* and two species of *Beaucarnea* in order of resemblance. **A.** *Calibanus hookeri* **B.** *C. glassianus* **C.** *Beaucarnea compacta*. **D.** *B. gracilis*. In these pictures we can see a continuum of morphologies between *Calibanus* and *Beaucarnea*.



**Fig. 6.** Images of representative fruits of *Beaucarnea* and *Calibanus*. From left to right: *B. goldmanii*, *B. recurvata*, *B. stricta*, *B. sanctomariana*, *B. hiriartiae*, *B. purpusii*, *B. compacta*, and *C. glassianus*.



## Tables.

Table 1. Species of *Beaucarnea*, *Calibanus*, *Dasyllirion*, and *Nolina* accepted by Lemaire (1861), Baker (1872, 1881), Watson (1879), Hemsley (1884), Rose (1906), and Trelease (1911). This alternation of genera reflects the lack of recognition of *Nolina* on the part of Baker (1872, 1881) and the lack of recognition of *Beaucarnea* on the part of Watson (1879) and Hemsley (1884). Also, it shows the recognition of the four genera on the part of Rose (1906) and Trelease (1911).

YEAR	AUTHOR	GENUS	SPECIES
1961	Lemaire	<i>Beaucarnea</i>	<i>B. gracilis</i> , <i>B. recurvata</i> , and <i>B. stricta</i> .
1872	Baker	<i>Beaucarnea</i>	<i>B. bigelovii</i> , <i>B. erumpens</i> , <i>B. hartwegianum</i> , <i>B. hookeri</i> , <i>B. lindheimeriana</i> , <i>B. longifolia</i> , <i>B. parviflora</i> , <i>B. recurvata</i> , and <i>B. stricta</i> .
		<i>Dasyllirion</i>	<i>D. acrotrichum</i> , <i>D. graminifolium</i> , <i>D. laxiflorum</i> , and <i>D. serratifolium</i> .
1879	Watson	<i>Dasyllirion</i>	<i>D. acrotrichum</i> , <i>D. berlandieri</i> , <i>D. graminifolium</i> , <i>D. laxiflorum</i> , <i>D. quadrangulatum</i> , <i>D. serratifolium</i> , <i>D. texanum</i> , and <i>D. wheeleri</i> .
		<i>Nolina</i>	<i>N. bigelovii</i> , <i>N. erumpens</i> , <i>N. georgiana</i> , <i>N. humilis</i> , <i>N. lindheimeriana</i> , <i>N. microcarpa</i> , <i>N. palmeri</i> , <i>N. parryi</i> , and <i>N. texana</i> . Watson suggested the inclusion of the "other Mexican species" in this genus. He was probably referring to <i>B. recurvata</i> and <i>B. stricta</i> .
1881	Baker	<i>Beaucarnea</i>	<i>B. bigelovii</i> , <i>B. erumpens</i> , <i>B. hatwegiana</i> , <i>B. humilis</i> , <i>B. lindheimeriana</i> , <i>B. longifolia</i> , <i>B. microcarpa</i> , <i>B. palmeri</i> , <i>B. parviflora</i> , <i>B. recurvata</i> , <i>B. recurvata</i> var. <i>intermedia</i> , var. <i>rubra</i> , var. <i>stricta</i> , <i>B. texana</i> , and <i>B. watsoni</i> .
		<i>Dasyllirion</i>	<i>D. acrotrichum</i> , <i>D. berlandieri</i> , <i>D. glaucophyllum</i> , <i>D. graminifolium</i> , <i>D. hookeri</i> , <i>D. pliabile</i> , <i>D. quadrangulatum</i> , <i>D. serratifolium</i> , <i>D. texanum</i> , and <i>D. wheeleri</i> .
1884	Hemsley	<i>Dasyllirion</i>	<i>D. acrotrichum</i> , <i>D. berlandieri</i> , <i>D. hookeri</i> , <i>D. glaucophyllum</i> , <i>D. graminifolium</i> , <i>D. pliabile</i> , <i>D. quadrangulatum</i> , and <i>D. serratifolium</i> .
		<i>Nolina</i>	<i>N. hartwegiana</i> (incl. <i>B. gracilis</i> ), <i>N. humilis</i> , <i>N. lindheimeriana</i> , <i>N. longifolia</i> , <i>N. parviflora</i> , <i>N. recurvata</i> (incl. <i>B. stricta</i> y <i>B. recurvata</i> ), and <i>N. watsoni</i> .
1906, 1909	Rose	<i>Beaucarnea</i>	<i>B. guatemalensis</i> , <i>B. goldmanii</i> , <i>B. inermis</i> , <i>B. oedipus</i> , <i>B. pliabilis</i> , <i>B. purpusii</i> , <i>B. recurvata</i> , and <i>B. stricta</i> .
		<i>Calibanus</i>	<i>C. caespitosus</i> .
		<i>Dasyllirion</i>	<i>D. acrotrichum</i> , <i>D. berlandieri</i> , <i>D. flexile</i> , <i>D. glaucophyllum</i> , <i>D. graminifolium</i> , <i>D. longissimum</i> , <i>D. quadrangulatum</i> , <i>D. serratifolium</i> , <i>D. texanum</i> , <i>D. wheeleri</i> , and <i>D. lucidum</i> .
		<i>Nolina</i>	<i>N. altamiranoana</i> , <i>N. beldingii</i> , <i>N. brittoniana</i> , <i>N. elegans</i> , <i>N. erumpens</i> , <i>N. georgiana</i> , <i>N. greenei</i> , <i>N. hartwegiana</i> , <i>N. humilis</i> , <i>N. lindheimeriana</i> , <i>N. longifolia</i> , <i>N. microcarpa</i> , <i>N. nelsoni</i> , <i>N. palmeri</i> , <i>N. parryi</i> , <i>N. parviflora</i> , <i>N. pumila</i> , <i>N. texana</i> , and <i>N. watsonii</i> .
1911	Trelease	<i>Beaucarnea</i>	<i>B. recurvata</i> , <i>B. inermis</i> , <i>B. pliabilis</i> , <i>B. guatemalensis</i> , <i>B. goldmanii</i> , <i>B. stricta</i> (incl. <i>B. purpusii</i> ), and <i>B. gracilis</i> .
		<i>Calibanus</i>	<i>C. hookeri</i> .
		<i>Dasyllirion</i>	<i>D. acrotriche</i> , <i>D. berlandieri</i> , <i>D. cedrosanum</i> , <i>D. durangense</i> , <i>D. glaucophyllum</i> , <i>D. graminifolium</i> , <i>D. leiophyllum</i> , <i>D. longissimum</i> , <i>D. lucidum</i> , <i>D. palmeri</i> , <i>D. parryanum</i> , <i>D. serratifolium</i> , <i>D. simplex</i> , <i>D. texanum</i> , <i>D. texanum</i> var. <i>aberrans</i> , <i>D. wheeleri</i> , and <i>D. wheeleri</i> var. <i>wislizeni</i> .
		<i>Nolina</i>	<i>N. affinis</i> , <i>N. atopocarpa</i> , <i>N. beldingii</i> , <i>N. beldingii</i> var. <i>deserticola</i> , <i>N. bigelovii</i> , <i>N. brittoniana</i> , <i>N. caudata</i> , <i>N. cespitifera</i> , <i>N. durangensis</i> , <i>N. elegans</i> , <i>N. erumpens</i> , <i>N. erumpens</i> var. <i>compacta</i> , <i>N. georgiana</i> , <i>N. hartwegiana</i> , <i>N. humilis</i> , <i>N. lindheimeriana</i> , <i>N. longifolia</i> , <i>N. microcarpa</i> , <i>N. nelsonii</i> , <i>N. palmeri</i> , <i>N. palmeri</i> var. <i>brandegeei</i> , <i>N. parryi</i> , <i>N. parviflora</i> (incl. <i>B. recurvata stricta?</i> ), <i>N. pumila</i> , <i>N. rigida</i> , <i>N. texana</i> , and <i>N. watsonii</i> .

## CAPÍTULO III

### **Molecular phylogenetics and morphology of *Beaucarnea* (Ruscaceae) as distinct from *Nolina*, and the submersion of *Calibanus* into *Beaucarnea***

Vanessa Rojas-Piña<sup>1</sup>, Mark E. Olson<sup>1</sup>, Leonardo O. Alvarado-Cárdenas<sup>2</sup>, Luis E. Eguiarte<sup>3</sup>.

1 Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Tercer Circuito s/n, Ciudad Universitaria, Coyoacán, México, D.F. C. P. 04510, México.

2 Laboratorio de Plantas Vasculares, Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-399, México, D.F. C.P. 04510, México

3 Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Tercer Circuito s/n, Ciudad Universitaria, Coyoacán, México, D.F. C. P. 04510, México.

Clave taxonómica dicotómica para la identificación de especies de *Beaucarnea*

Publicado en TAXON 63(6). Diciembre 2014: 1193—1211.

## RESUMEN

A pesar de la importancia económica y la de la larga historia de comercialización de los representantes de *Beaucarnea* a nivel mundial, el género continúa siendo poco conocido en términos sistemáticos. Uno de los principales problemas es la falta de claridad con respecto a la validez del género. Algunos autores consideran a *Beaucarnea* como sinónimo de *Nolina*, mientras que otros consideran a *Beaucarnea* como un género distinto. Además de la controversia entre *Beaucarnea* y *Nolina*, el límite taxonómico entre *Beaucarnea* y *Calibanus* no ha sido abordado. En este trabajo mostramos que *Beaucarnea* es una entidad distinta de *Nolina* con base en datos moleculares y morfológicos. Además, demostramos la ausencia de monofilia recíproca entre *Beaucarnea* y *Calibanus* e incluimos formalmente a *Calibanus* en *Beaucarnea*. Nuestras decisiones estuvieron basadas en análisis de máxima parsimonia, análisis Bayesianos y de máxima verosimilitud en los que incluimos secuencias nucleares de la región ITS y de plástido de las regiones *trnL-F* y *ycf1*, de diez especies de *Beaucarnea*, dos especies de *Calibanus*, seis especies de *Nolina* y 5 especies de *Dasyllirion*. Nuestras decisiones taxonómicas también se basaron en observaciones morfológicas de especímenes de herbario y en la literatura. Ilustramos las características diagnósticas de los géneros con un mapeo de caracteres filogenéticos y ofrecemos la re-descripción de *Beaucarnea*, ahora incluyendo a *Calibanus*. Finalmente ofrecemos una clave taxonómica para la identificación de las especies válidas de *Beaucarnea*.

# Molecular phylogenetics and morphology of *Beaucarnea* (Ruscaceae) as distinct from *Nolina*, and the submersion of *Calibanus* into *Beaucarnea*

Vanessa Rojas-Piña,<sup>1</sup> Mark E. Olson,<sup>1</sup> Leonardo O. Alvarado-Cárdenas<sup>2</sup> & Luis E. Eguiarte<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Tercer Circuito s/n, Ciudad Universitaria, Coyoacán, México, D.F. C.P. 04510, México

<sup>2</sup> Laboratorio de Plantas Vasculares, Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-399, México, D.F. C.P. 04510, México

<sup>3</sup> Laboratorio de Evolución Molecular y Experimental, Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Tercer Circuito s/n, Ciudad Universitaria, Coyoacán, México, D.F. C.P. 04510, México

Author for correspondence: Vanessa Rojas-Piña, [bio.vane@gmail.com](mailto:bio.vane@gmail.com)

ORCID (<http://orcid.org>): VRP, 0000-0003-3422-7716; MEO, 0000-0003-3715-4567

DOI <http://dx.doi.org/10.12705/636.31>

**Abstract** Despite the economic importance and longstanding worldwide commercialization of representatives of the *Beaucarnea* lineage, it remains poorly known systematically. One of the main systematic problems is lack of certainty regarding the validity of the genus itself. Some authors consider *Beaucarnea* a synonym of its close relative *Nolina*, whereas others consider *Beaucarnea* a distinct genus. In addition to the *Beaucarnea* vs. *Nolina* controversy, the boundary between *Beaucarnea* and *Calibanus* is an issue that has not yet been addressed. Here we show that *Beaucarnea* is a well-supported entity, distinct from *Nolina* on molecular and morphological grounds. Additionally, we demonstrate the absence of reciprocal monophyly between *Beaucarnea* and *Calibanus* and formally include *Calibanus* within *Beaucarnea*. These decisions were based on maximum parsimony, Bayesian, and maximum likelihood analyses of datasets including ten species of *Beaucarnea*, two species of *Calibanus*, six species of *Nolina*, and five species of *Dasyilirion*, with sequences from the nuclear ITS and plastid *trnL-F* and *ycf1* regions. Our taxonomic decisions were also based on morphological observations of herbarium specimens and on the literature. We illustrate the diagnostic features of the genera with phylogenetic character mapping. Finally, we offer a redescription of *Beaucarnea* to accommodate the former *Calibanus* species and give a key to the taxonomically valid *Beaucarnea* species.

**Keywords** *Beaucarnea*; *Calibanus*; Central America; *Nolina*; Mexico; molecular phylogeny; taxonomic controversy

**Supplementary Material** The Electronic Supplement (Tables S1–S3; Figs. S1–S6) is available in the Supplementary Data section of the online version of this article at <http://ingentaconnect.com/content/iapt/tax>

## ■ INTRODUCTION

*Beaucarnea* Lem. species, commonly known as ponytail or elephant foot palms, are among the most charismatic of houseplants. They are well known because of their massive trunks, greatly swollen at the base, and their ponytail-like sprays of leaves (Fig. 1). At least seven species are endemic to Mexico, where they occur in very restricted semiarid and dry tropical areas. The other three species reach Central America (Rose, 1906; Hernández, 1993a; Lott & García-Mendoza, 1994; Rivera-Lugo & Solano, 2012). Some species were introduced to cultivation in Europe in the mid-nineteenth century (Lemaire, 1861; Baker, 1872; Gillot, 2009), and are now commercialized worldwide. Surprisingly, despite the long history of horticulture of these economically important plants, little work has been carried out regarding their systematics. As a result, many taxonomic problems persist in the genus, including the validity of the genus *Beaucarnea* itself.

Clarifying the relationships and diagnostic features of genera, especially of economically important ones such as

*Beaucarnea*, is one of the central aims of plant systematics. That *Beaucarnea* is not considered a valid genus has potentially important consequences. Most species are in danger of extinction because of the nursery trade (e.g., Cardel & al., 1997), and any attempt to conserve and manage them is hindered without a clear knowledge of their taxonomic circumscription. That the species are simply a few of many species of *Nolina* Michx., which is widespread in North America, versus a unique and geographically restricted lineage with few highly threatened species, is an important distinction under Mexican conservation law (SEMARNAT, 2010). Whatever its source, the confusion regarding the distinctness of the genera and their diagnostic features is real, and has manifestations in both the scientific and commercial treatment of the genera.

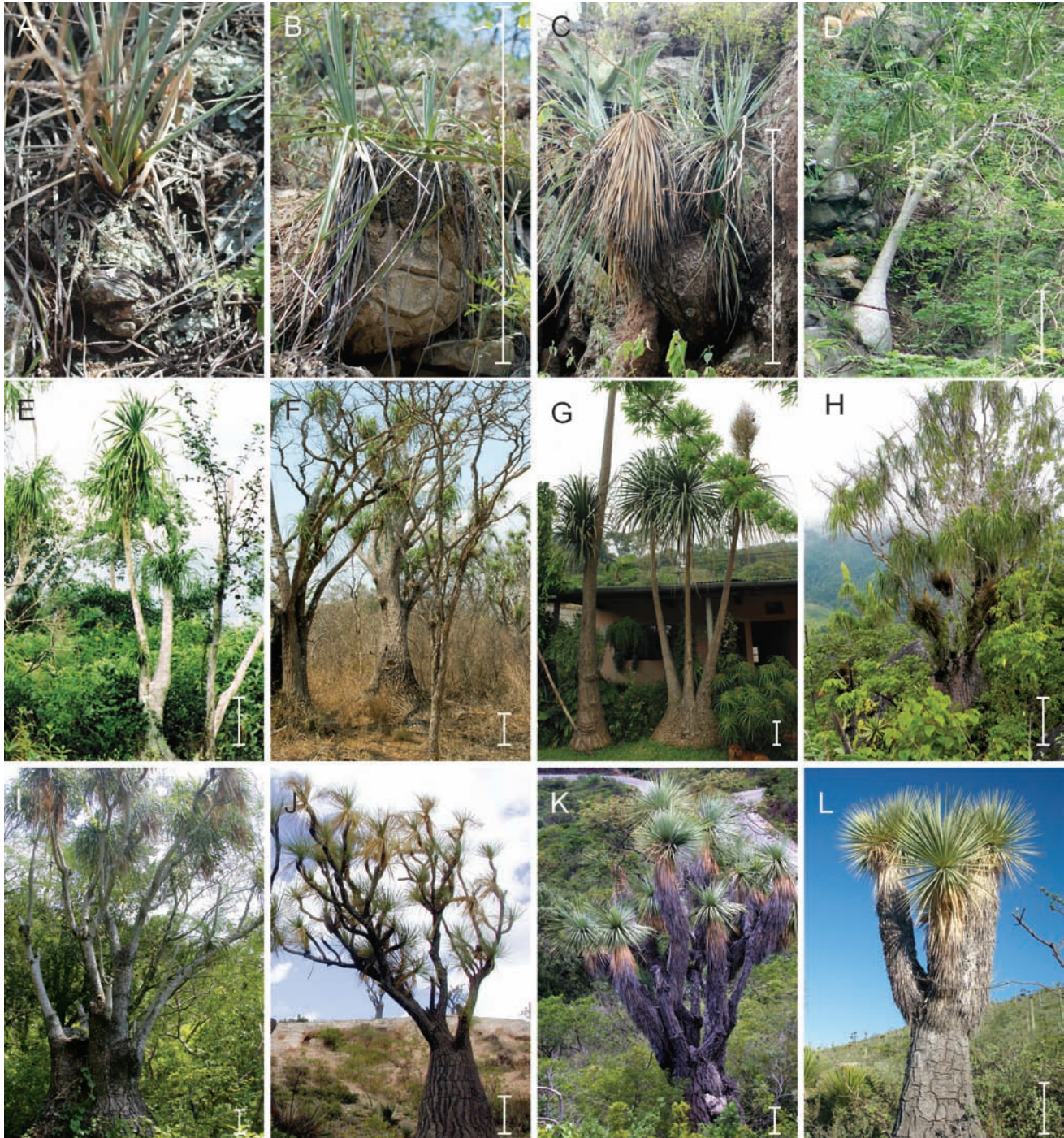
To help disentangle this confusion, we address three taxonomic issues. We first test the validity of the genus *Beaucarnea*, given that many recent broad phylogenetic studies of monocotyledons have considered *Beaucarnea* a synonym of *Nolina* (Chase & al., 1993, 2000, 2009; Duvall & al., 1993; Rudall & al., 2000; Yamashita & Tamura, 2000; APG II, 2003;



Kim & al., 2010; Seberg & al., 2012). Here we clarify the boundaries between *Beaucarnea* and *Nolina*. Second, we compare *Beaucarnea* and *Calibanus* Rose, because recent discoveries of new species (Hernández & Zamudio, 2003) have highlighted a continuum of morphological variation between the genera, blurring the traditional boundaries between them. Finally,

we explore species circumscriptions within the *Beaucarnea*-*Calibanus* clade in the first phylogenetic hypothesis proposed to date based on molecular data.

To test the monophyly of *Beaucarnea*, *Calibanus*, and *Nolina*, we carried out maximum parsimony, Bayesian, and maximum likelihood phylogenetic analyses based on the



**Fig. 1.** *Beaucarnea* Lem. and *Calibanus* Rose habit diversity. All images from the wild except for *B. guatemalensis* Rose. The images show the greatly swollen bases and ponytail-like sprays of leaves characteristic of these genera. **A**, *Calibanus hookeri* (Lem.) Trel.; **B**, *Calibanus glassianus* L.Hern. & Zamudio; **C**, *Beaucarnea compacta* L.Hern. & Zamudio; **D**, *Beaucarnea hiriartiae* L.Hern.; **E**, *Beaucarnea pliabilis* (Baker) Rose; **F**, *Beaucarnea goldmanii* Rose; **G**, *Beaucarnea guatemalensis* Rose; **H**, *Beaucarnea sanctomariana* L.Hern.; **I**, *Beaucarnea recurvata* Lem.; **J**, *Beaucarnea gracilis* Lem.; **K**, *Beaucarnea stricta* Lem.; **L**, *Beaucarnea purpusii* Rose. — Scale bars approximately 60 cm.



nuclear ITS region and two plastid markers, *trnL-F* and *ycf1*. We included ten species and two putative species of *Beaucarnea*, two species of *Calibanus*, five species of *Dasyilirion* Zucc., and six species of *Nolina*. We included samples of *Dasyilirion* because it is closely related to the other three genera (Hernández, 1993a; Eguiarte & al., 1994; Bogler & Simpson, 1995, 1996; Bogler & al., 1995; Eguiarte, 1995; Rudall & al., 2000). We show that *Beaucarnea* is a well-supported entity, and confirm its distinctness from *Nolina*. Also, we demonstrate the absence of reciprocal monophyly between *Beaucarnea* and *Calibanus*. We formally include *Calibanus* in *Beaucarnea*, update the description of *Beaucarnea*, and present a taxonomic key to the species. Finally, we discuss issues of species circumscription within the *Beaucarnea-Calibanus* clade and comment on possible nomenclatural changes.

## ■ MATERIALS AND METHODS

**Taxon sampling.** — We sampled 1–3 individuals from 1–4 populations per species of all known *Beaucarnea* species (10 species according to Hernández-Sandoval & al., 2012), except for *B. inermis* (S.Watson) Rose. This species is usually regarded as synonymous with *B. recurvata* Lem., and we do not distinguish between them here. We included one sample of a specimen collected in the Isthmus of Tehuantepec, Oaxaca, here labeled as *Beaucarnea* sp1, to determine whether it is more closely related to *B. recurvata* or *B. stricta* Lem., because specimens collected in this area have been labeled with both of these names; these plants have also been labeled with the unpublished name “*B. congesta*”. We included two samples collected in southwestern Puebla, here labeled as *Beaucarnea* sp2, to see whether they might belong to an undescribed species. The total number of *Beaucarnea* samples was 24 and were all wild-collected. We also included three samples from three populations of *Calibanus hookeri* (Lem.) Trel., and three samples from the only known population of *C. glassianus* L.Hern. & Zamudio. These samples were collected in the wild except for two samples of *C. hookeri*, which came from live plants cultivated in the botanical garden at the Instituto de Biología, UNAM. We also included six species of *Nolina* and five species of *Dasyilirion*. These samples came from live plants cultivated in the botanical garden and from dried specimens in MEXU. The ingroup was thus made up of 41 samples. To root the tree we used a sample of *Ophiopogon planiscapus* Nakai (Ruscaceae s.l., Ophiopogoneae s.str.), obtained from a dried MEXU specimen. The selection of the outgroup was based on Rudall & al. (2000), Yamashita & Tamura (2000), Hilu & al. (2003), and Kim & al. (2010). Taxa and vouchers are listed in Appendix 1.

**DNA extraction, amplification, sequencing, and alignment.** — We obtained DNA from nitrogen frozen leaf tissue using DNeasy Plant Mini Kits (Qiagen, Valencia, California, U.S.A.), following the manufacturer’s protocol. We performed polymerase chain reactions (PCR) using a thermal cycler (DNA Engine, Peltier Thermal Cyclers, Bio Rad, Hercules, California, U.S.A.).

We amplified the nuclear region ITS1-5.8S-ITS2 using the primers ABI01 and ABI02 (Douzery & al., 1999). For *trnL-F* we used the primers B49317 and A50272, and for sequencing we added the internal primers A49855 and B49873 (Taberlet & al., 1991). These primers include the intron *trnL*(UAA), and the intergenic spacer between the *trnL*(UAA) 3’ exon and the *trnF*(GAA) intron. For the chloroplast open reading frame (ORF) *ycf1* we used the primers 1F and 1200R (Neubig & al., 2009). This ORF is the second-longest in the plastid genome with 5500 bp (Raubeson & Jansen, 2005). Because of its length, we only amplified approximately 1000 bp of the 3’ end.

PCR reactions used the following quantities: 10–100 ng of template DNA, 3–5  $\mu$ l 10 $\times$  PCR buffer, 6–10  $\mu$ l 5 $\times$  Q-solution, 0.6–1  $\mu$ l of 25 mM MgCl<sub>2</sub>, 1.2–1.5  $\mu$ l of 10 mM dNTP mix in an equimolar ratio, 0.6–1  $\mu$ l each of 10  $\mu$ M primers, and 0.25–0.3  $\mu$ l units of *Taq* polymerase. All reagents were Qiagen except for the dNTP-mix from Invitrogen (Foster City, California, U.S.A.). We used the following PCR cycling conditions for ITS1-5.8S-ITS2: 94°C, 2 min; 35 $\times$  (94°C, 40 s; 48°C–60°C, 1 min; 72°C, 1 min); 72°C, 3 min. PCR cycling conditions for the plastid region *trnL-F* were as follows: 94°C, 2 min; 35 $\times$  (94°C, 1 min; 55°C, 1 min; 72°C, 2 min); 72°C, 5 min. Finally, for the plastid *ycf1* we used a “touchdown” protocol as follows: 94°C, 3 min; 8 $\times$  (94°C, 30 s; 60°C–51°C reducing 1°C per cycle, 1 min; 72°C, 3 min); 30 $\times$  (94°C, 30 s; 50°C, 1 min; 72°C, 3 min); 72°C, 3 min.

We visualized PCR products on 1% agarose gels using a UV transilluminator (Kodak EDAS 290). We purified and sequenced products at the University of Washington High-Throughput Genomics Unit (<http://www.htseq.org>). We edited and assembled sequences using Sequencher v.4.8 (Gene Codes, Ann Arbor, Michigan, U.S.A.). We aligned the sequences using Se-AL v.2.0a11 (Rambaut, 2002), aligning sites based first on their similarity, understood as base identity, and then based on their topological connectivity to invariant adjacent sequences (Patterson, 1982). Varying sites and indels were aligned only with reference to topological connectivity, minimizing the number of evolutionary events implied. GenBank accession numbers are given in Appendix 1.

**Molecular data analyses.** — We performed maximum parsimony (MP), Bayesian posterior probability, and maximum likelihood (ML) analyses of the regions individually and in combination. For our Bayesian and ML analyses, we first determined the model of evolution that best fit each dataset using jModelTest v.0.1.1 (Posada, 2008).

We performed MP analyses using PAUP\* v.4.10 (Swofford, 2002) for each region separately and for all regions combined. We carried out heuristic searches with TBR branch swapping and 1000 replicates of random stepwise additions, saving 10 trees per replicate. All characters were unordered and had equal weight. We measured support for reconstructed clades using 1000 bootstrap (BP) replicates (Felsenstein, 1985), with the starting tree generated by simple addition and tree bisection-reconnection branch swapping. We performed Bayesian analyses using MrBayes v.3.1.2 (Ronquist & Huelsenbeck, 2003) on XSEDE (Extreme Science and Engineering Discovery Environment) through the CIPRES Science Gateway v.3.1. ([http://www.phylo.org/sub\\_sections/portal/](http://www.phylo.org/sub_sections/portal/); Miller & al., 2010) under

the optimal model of evolution for each dataset. For the combined datasets, we analyzed each partition individually under their best-fitting model. We ran two simultaneous analyses for  $2 \times 10^7$  generations, saving one tree every 200 generations. Each analysis included 4 simultaneous Markov chains, and started from random trees. Aside from the model, generation time, and heating parameter, which was set to 0.001 for the cold chain to fluctuate randomly within a more or less stable range, all other settings were default. We visually determined that the two runs converged on a stationary distribution when the average standard deviation of split frequencies was  $>0.001$ , and determined that we had a good sampling of the posterior probability distribution when we saw no trend in the log likelihood values plot, and when the potential scale reduction factor reached  $\approx 1.0$ . We visually evaluated that analyses had reached stasis after the 25% burn-in with Tracer v.1.5 (Rambaut & Drummond, 2009). We discarded 25% of the trees obtained during the first 20 million generations, and with the remaining trees we calculated the posterior probabilities (PP), and obtained a consensus tree. We performed ML analyses using RAXML-HPC2 on XSEDE (v.7.4.2) through the CIPRES Science Gateway v.3.3 (Miller & al., 2010). The analysis of each dataset was performed under the GTR+G model. The analysis with the concatenated datasets was also performed under the GTR+G model, but considering each partition as independent. We estimated bootstrap support (MLBP) values from 1000 random replicates.

**Morphological observations.** — To identify characters diagnostic of each genus, and to determine the similarity or lack thereof between *Beaucarnea* and *Nolina*, and between *Beaucarnea* and *Calibanus*, we analyzed variation in vegetative and reproductive characters among 165 specimens of *Beaucarnea*, *Calibanus*, *Dasyllirion*, and *Nolina* from the following herbaria: CAS, F, GH, LL, MEXU, MICH, MO, NY, TEX and US (Appendix 2). Type material was analyzed from herbaria when possible, or from JSTOR Global Plants (<http://plants.jstor.org>).

We analyzed the habit, leaves, inflorescences, flowers, fruits, and habitat for diagnostic differences between the genera. A detailed description of each character and variation among genera is given in the Results section. We complemented our data with morphological and ecological information from the literature (Lemaire, 1861; Rose, 1906; Trelease, 1911; Hernández, 1992, 1993a, b, 2001; Bogler, 1998a, b; Hernández & Zamudio, 2003). We selected the most important diagnostic characters to trace them on the phylogenetic hypothesis that best represents the relationships between genera. We individually mapped the diagnostic characters using Mesquite v.2.75 (Maddison & Maddison, 2011) on the strict consensus tree of the concatenated datasets derived from the maximum parsimony analysis.

## RESULTS

### Sequences

The length of the ITS multiple alignment was 805 bp. There were 172 variable sites and 128 parsimony-informative characters. The parsimony analysis found 9450 most

parsimonious trees of 233 steps (consistency index, CI = 0.7940; retention index, RI = 0.9354). The length of the *trnL-F* multiple alignment was 1008 bp. There were 26 variable sites and 11 parsimony-informative characters. The analysis found 1532 most parsimonious trees of 28 steps (CI = 0.9286; RI = 0.9649). The length of the *ycfI* multiple alignment was 921 bp. There were 17 variable sites and 12 parsimony-informative characters. The parsimony analysis found 36 most parsimonious trees of 20 steps (CI = 0.8500; RI = 0.9667). Finally, the length of the ITS+*trnL-F*+*ycfI* multiple alignment was 2736 bp. The total number of variable sites was 216 and there were 150 parsimony-informative characters. The parsimony analysis found 12 most parsimonious trees of 294 steps (CI = 0.7823; RI = 0.9279).

The nucleotide divergence between pairs of sequences of the concatenated datasets was distributed as follows. Ingroup+outgroup ranged from 2.6% to 3.9%, with the highest value being between *Beaucarnea hiriartiae* L.Hern. and *Ophiopogon planiscapus*. Ingroup pairs of sequences ranged from 0% to 2.8%, with the highest value being between *Nolina duranguensis* Trel. and *Beaucarnea guatemalensis* Rose. *Beaucarnea*+*Calibanus* sequence pairs ranged from 0% to 1.8%, with the highest value being between *Beaucarnea guatemalensis* and *Calibanus hookeri*. *Beaucarnea*+*Dasyllirion* ranged from 2.1% to 2.6%, with the highest value being between *Beaucarnea guatemalensis* and *Dasyllirion berlandieri* S.Watson. Ranges of nucleotide divergence between pairs of sequences per partition and in combination are given in Table S1 (Electr. Suppl.).

### Molecular analyses

**Nuclear and plastid datasets.** — The MP, ML, and Bayesian analyses of the nuclear dataset recovered *Beaucarnea* as paraphyletic (BP = 98%; MLBP = 96%; PP = 0.99), with *Calibanus* completely nested within *Beaucarnea* (BP = 96%; MLBP = 83%; PP = 0.95), and *Dasyllirion* and *Nolina* as monophyletic (*Dasyllirion*: BP = 100%; MLBP = 100%; PP = 1.0; *Nolina*: BP = 88%; MLBP = 67%; PP = 0.97) (Fig. 2; see also Electr. Suppl.: Fig. S1 for the MP topology). These analyses recovered *Dasyllirion* as sister to the *Beaucarnea*-*Calibanus* complex (the “B-C complex”) (BP = 99%; MLBP = 96%; PP = 0.99). The position of *Nolina* was unresolved with the MP and Bayesian analyses, but the ML analysis recovered it as sister to the other three genera.

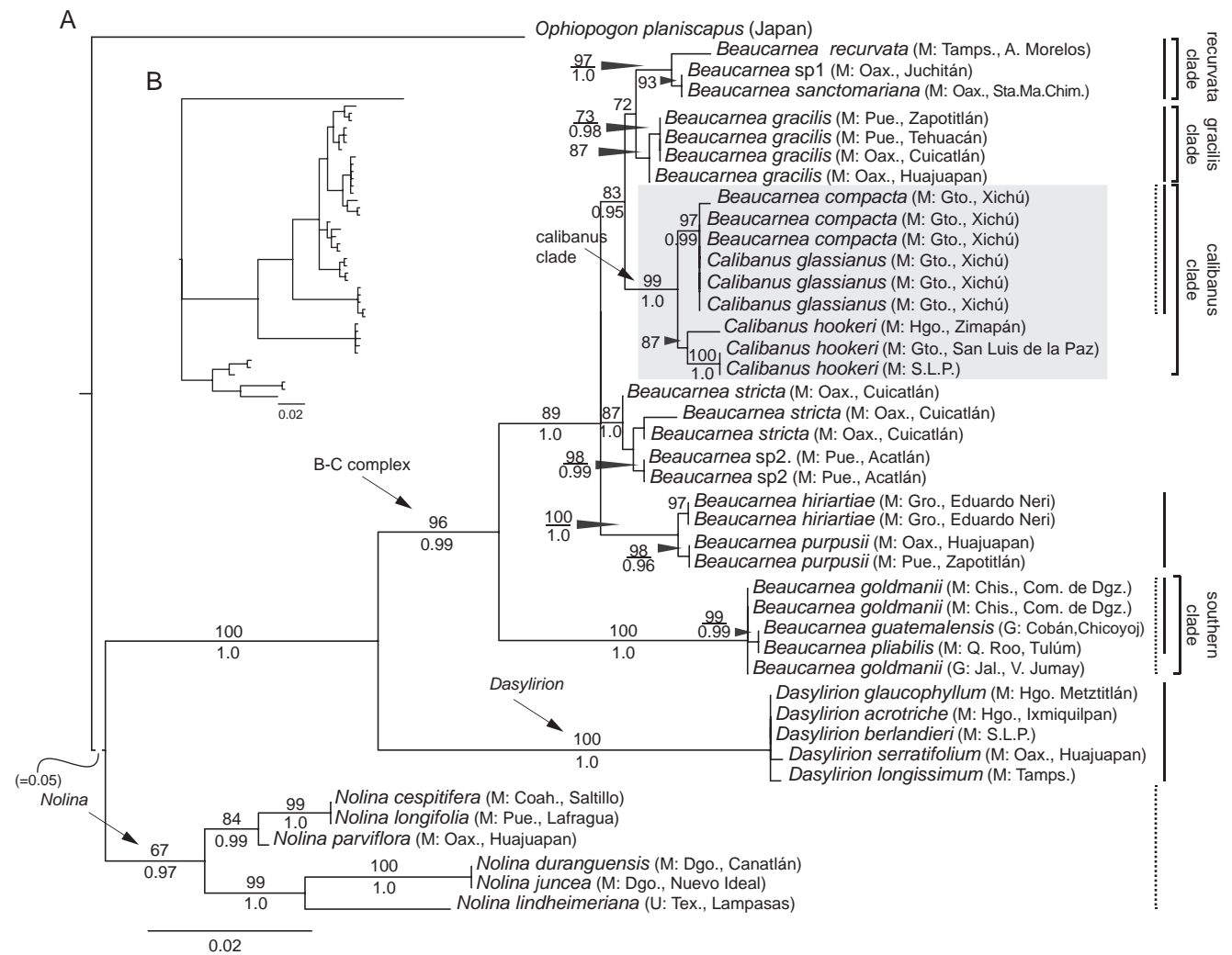
Within the B-C complex, we recovered a well-supported clade made up of *B. recurvata*, *B. sanctomariana* L.Hern., and *B. sp1* (BP = 87%; MLBP = 97%; PP = 1.0), here referred as the “recurvata” clade. We also recovered a clade made up of different population samples of *B. gracilis* Lem., the “gracilis” clade (BP = 63%; MLBP = 87%; PP = 0.87); a group made up of *B. compacta* L.Hern. & Zamudio, *C. glassianus*, and *C. hookeri*, the “calibanus” clade (BP = 96%; MLBP = 99%; PP = 1.0); a clade comprising *B. stricta* and *B. sp2* (BP = 84%; MLBP = 87%; PP = 1.0); a well-supported clade made up of *B. hiriartiae* and *B. purpusii* Rose (BP = 98%; MLBP = 100%; PP = 1.0); and a clade made up of *B. goldmanii* Rose, *B. guatemalensis* Rose, and *B. plianbilis* (Baker) Rose, the “southern” clade (BP = 100%; MLBP = 100%; PP = 1.0). The three analyses recovered the “southern” clade as sister to the rest of the B-C complex (BP = 99%; BPML = 96%;

PP = 0.99). The other five clades were recovered as a group, but its internal relationships were unresolved in the MP analysis (Electr. Suppl.: Fig. S1). However, the ML and Bayesian analyses recovered the “gracilis” and “recurvata” clades as sister (MLBP = 72%; PP < 0.90), with the “calibanus” clade as sister to both (MLBP = 83%; PP = 0.95) (Fig. 2).

The plastid analyses (not shown) recovered some well- to medium supported clades, which were also recovered with the nuclear data. These clades are highlighted with solid gray lines for *trnL-F*, and dashed lines for *ycfI* in Fig. 2. For example, we recovered the “recurvata” clade (BP = 65%; MLBP = 73%; PP = 0.99), and the “gracilis” clade (MLBP = 50%) with the *trnL-F* analyses, although with low support values. We also recovered *B. compacta* and *C. glassianus* as a group with both plastid partitions (*trnL-F*: BP = 65%; MLBP = 62%; PP = 0.99; *ycfI*: BP = 63%; MLBP = 69%; PP = 0.99). We recovered *B. purpusii*

and *B. hiriartiae* as sister with the *trnL-F* analyses (BP = 62%; MLBP = 76%; PP = 1.0), and the “southern” clade with both plastid partitions (*trnL-F*: MLBP = 68%; PP = 0.72; *ycfI*: BP = 64%; MLBP = 100%; PP = 0.99). Finally, with the plastid *trnL-F* we recovered *Dasyllirion* as monophyletic (BP = 56%; MLBP = 71%; PP = 1.0), and with the *ycfI* Bayesian analysis we recovered *Nolina* as monophyletic (PP = 0.75). Bootstrap and PP values supporting each clade derived from nuclear and plastid datasets of MP, ML, and Bayesian analyses are shown in Table S2 (Electr. Suppl.).

**Concatenated datasets.** — The MP, ML, and Bayesian topologies derived from the combined nuclear and plastid datasets were congruent with one another (Fig. 3; Electr. Suppl.: Fig. S2). The main difference between the three topologies was the ambiguous position of *B. stricta*. The MP and ML topologies recovered *B. stricta* as sister to *Beaucarnea* minus



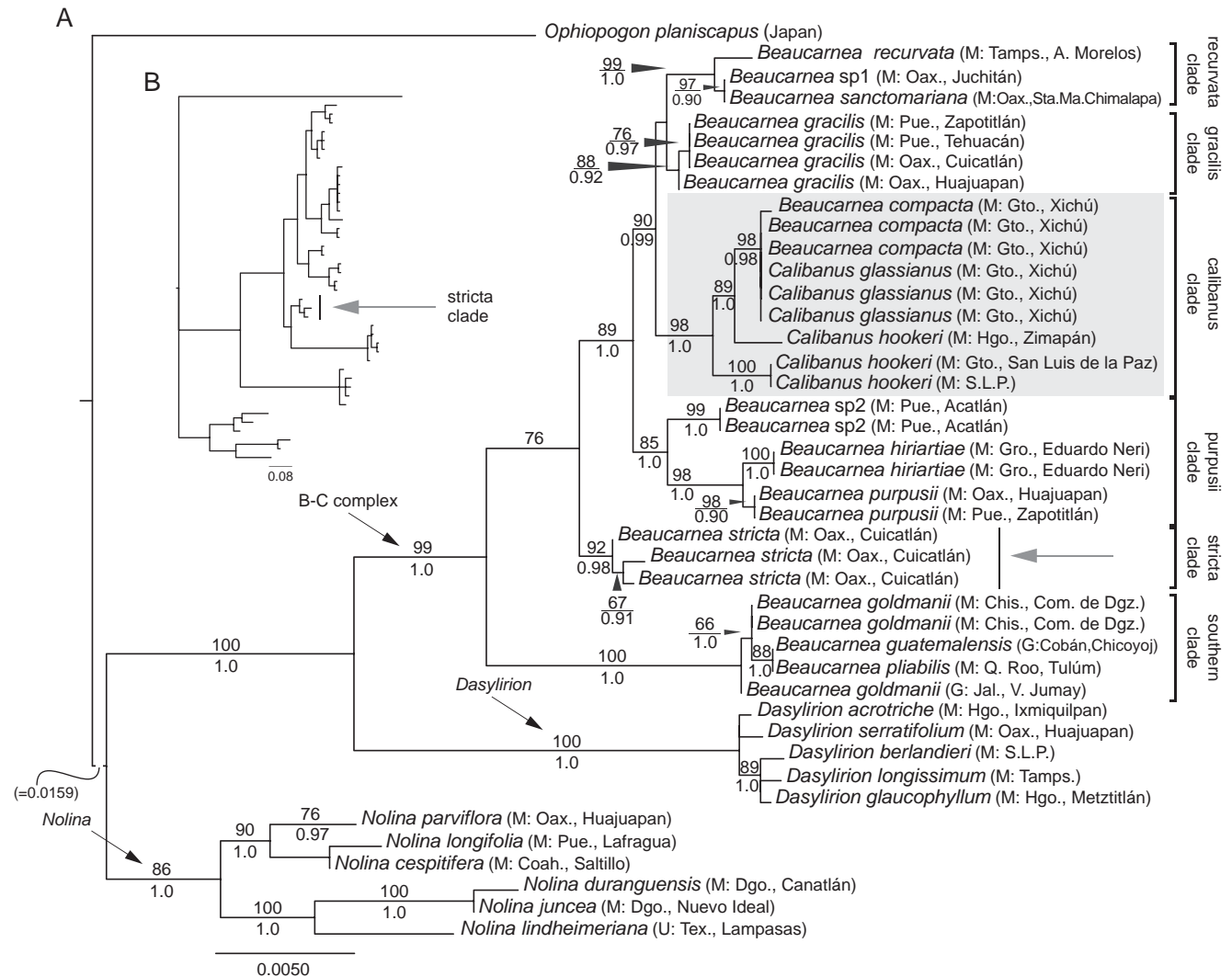
**Fig. 2.** Maximum likelihood (ML) and Bayesian trees derived from the nuclear ITS gene analyses. **A**, maximum likelihood phylogram showing high support values for the paraphyly (highlighted by gray rectangle) of *Beaucarnea* and *Calibanus* (B-C complex), and the monophyly of *Dasyllirion* and *Nolina*. Country is given in parentheses (G, Guatemala; M, Mexico; U, United States of America), followed by state and locality of each sample. ML bootstrap values  $\geq 60\%$  are shown above branches and posterior probability values  $\geq 0.90\%$  of 20 million generations are shown below branches. Dotted lines highlight species associations recovered with the plastid *ycfI* analyses and solid lines highlight species associations recovered with the plastid *trnL-F* analyses. **B**, Bayesian strict consensus tree.



the “southern” clade, whereas the Bayesian topology recovered *B. stricta* as sister to the “southern” clade (Fig. 3, highlighted with gray arrows). Additional differences were the unresolved positions of the “calibanus”, “gracilis”, and “recurvata” clades in the MP topology (Electr. Suppl.: Fig. S2), which were resolved in the ML and Bayesian topologies (Fig. 3).

The three analyses recovered *Beaucarnea* as paraphyletic (BP = 99%; MLBP = 99%; PP = 1.0), with *Calibanus* nested within *Beaucarnea* (BP = 95%; MLBP = 90%; PP = 0.99), and *Dasyllirion* (BP = 100%; MLBP = 100%; PP = 1.0) and *Nolina* (BP = 94%; MLBP = 86%; PP = 1.0) as monophyletic (Fig. 3), as in the nuclear analyses. Within the B-C complex, we recovered six main clades. The “recurvata” clade was well supported (BP = 95%; MLBP = 99%; PP = 1.0), and within it we recovered the putative species *B. spl* as sister to *B. sanctomariana* (BP = 62%; MLBP = 97%; PP < 0.90), with these two Isthmian entities forming a clade sister to *B. recurvata* in the ML and Bayesian

analyses. The “gracilis” clade was well supported (BP = 64%; MLBP = 88%; PP = 0.92), and was sister to the “recurvata” clade, although this association was weakly supported (BP < 60%; MLBP < 60%; PP < 0.90). Within the “calibanus” clade we recovered *B. compacta* and *C. glassianus* as a group (BP = 86%; MLBP = 98%; PP = 0.98), with *C. hookeri* from Hidalgo as its sister taxon (BP < 60%; MLBP = 89%; PP = 1.0), and *C. hookeri* from San Luis Potosí and Guanajuato as sister to the rest (BP = 95%; MLBP = 98%; PP = 1.0). This species group was well supported and was completely nested within *Beaucarnea* (BP = 74%; MLBP = 90%; PP = 0.99). *Beaucarnea purpusii*, *B. hiriartiae*, and *B. sp2* were recovered as a well-supported clade (BP = 78%; MLBP = 85%; PP = 1.0), here referred as the “purpusii” clade. These results were different from the nuclear analyses, in which *B. sp2* was recovered as sister to *B. stricta*. Within the “purpusii” clade we recovered *B. purpusii* (BP = 64%; MLBP = 98%; PP = 0.90) and *B. hiriartiae* (BP = 87%;



**Fig. 3.** Maximum likelihood (ML) and Bayesian trees derived from analysis of the concatenated datasets (ITS-*trnL*-*ycf1*). **A**, maximum likelihood phylogram showing high support values for the paraphyly (highlighted by gray rectangle) of *Beaucarnea* and *Calibanus* (B-C complex), and the monophyly of *Dasyllirion* and *Nolina*. Abbreviations as in Fig. 2. **B**, Bayesian strict consensus tree. A and B have almost the same topology except for the ambiguous position of *B. stricta*, highlighted with gray arrows.



MLBP = 100%; PP = 1.0) as sister species (BP = 97%; MLBP = 98%; PP = 1.0), and *B. sp2* from SW Puebla (BP = 96%; MLBP = 99%; PP = 1.0) as sister to these two species (BP = 78%; MLBP = 85%; PP = 1.0). The “stricta” clade was made up of different samples of *B. stricta*. It was well supported (BP = 80%; MLBP = 92%; PP = 0.98), but of ambiguous position. The MP and ML analyses recovered it as sister to the rest of *Beaucarnea* minus the southern clade (BP = 97%; MLBP = 76%), and the Bayesian analyses recovered it as sister to the southern clade (PP = 0.86). Finally, the “southern” clade was well supported (BP = 100%; MLBP = 100%; PP = 1.0), and within it we recovered *B. guatemalensis* and *B. pliabilis* as sister species (BP = 88%; MLBP = 88%; PP = 1.0), with *B. goldmanii* from Chiapas as sister to these two species (BP = 64%; MLBP = 66%; PP = 1.0), and *B. goldmanii* from Guatemala as sister to the rest (BP = 100%; MLBP = 100%; PP = 1.0). Bootstrap and PP values supporting each clade derived from the concatenated datasets of the MP, ML and PP analyses are shown in Table S2 (Electr. Suppl.).

### Morphological observations

The valid genera can be clearly distinguished based on reproductive and vegetative morphological characters (Figs. 1, 4–7). The morphological matrix used to trace the diagnostic characters onto the MP tree is given in the Electr. Suppl.: Table S3. We detail the distinctive features of the valid genera here (summarized in Fig. 8), as well as the non-distinctiveness of *Calibanus* from *Beaucarnea*.

**Habit.** — The four genera have similar habits, but all have readily recognizable attributes useful in their identification. *Beaucarnea* species are mostly arborescent, and they are easily distinguished from the other genera because of their massively swollen bases (Figs. 1C–L, 4A), and because most species reach greater heights (5–8–(18) m). *Beaucarnea compacta* is the exception regarding height, because it is less than 1 m tall (Fig. 1C). *Calibanus glassianus*, one of the two species of

*Calibanus*, resembles *Beaucarnea compacta* in its aboveground globular to conical stem (Fig. 1B). The other species of *Calibanus*, *C. hookeri*, has an underground or semiunderground globular stem (Figs. 1A, 4B). *Nolina* has a wide range of habits. *Nolina* species can be acaulescent, shortly caulescent, or arborescent. Arborescent species of *Nolina*, such as *N. parviflora* (Kunth) Hemsl. (Fig. 4C), resemble *Beaucarnea*, except for the greatly swollen bases characteristic of *Beaucarnea*. One of the diagnostic characters of the *Beaucarnea*+*Calibanus* complex are thus their massively swollen stem bases (Fig. 8). Regarding *Dasyilirion*, most species have shortly caulescent habits, but at least one species, *D. simplex* Trel., is acaulescent. Caulescent species of *Dasyilirion* are easily identified because of their cylindrical and sparingly branched caudex (Fig. 4D). This feature can be considered diagnostic of *Dasyilirion* (Fig. 8).

**Bark.** — The outer bark or phellem is useful in the identification of the genera. In *Beaucarnea* it is smooth or tessellated, sometimes forming irregular grooves along the length of the stem (Figs. 1C–L, 4A). *Calibanus* also has tessellated bark (Figs. 1A–B, 4B), and in *Nolina*, the bark is conspicuously tougher than in *Beaucarnea*, and tends to form irregular longitudinal grooves in arborescent species, rather than geometric patterns (Fig. 4C). In *Dasyilirion*, the cylindrical caudex of caulescent species is completely covered by a layer of abundant persistent leaf bases (Fig. 4D). This characteristic is very useful in distinguishing *Dasyilirion* from the other three genera (Fig. 8).

**Leaves.** — Features of the leaf margin, leaf apex, leaf grooves, and leaf surface are useful characters in the identification of specimens at the generic level. The four genera have leaves in dense terminal rosettes. Blades are long linear, acicular to ensiform, or quadrangular as in *Dasyilirion longissimum* Lem. *Beaucarnea* and *Calibanus* have leaves with microserulate margins and entire leaf apices (Electr. Suppl.: Fig. S3A, a–b). In *Nolina*, the leaf margin is entire, filiferous, or serrulate, and the leaf apex is entire or lacerate (Electr. Suppl.: Fig. S3A, c). *Dasyilirion* is easily identified because most species

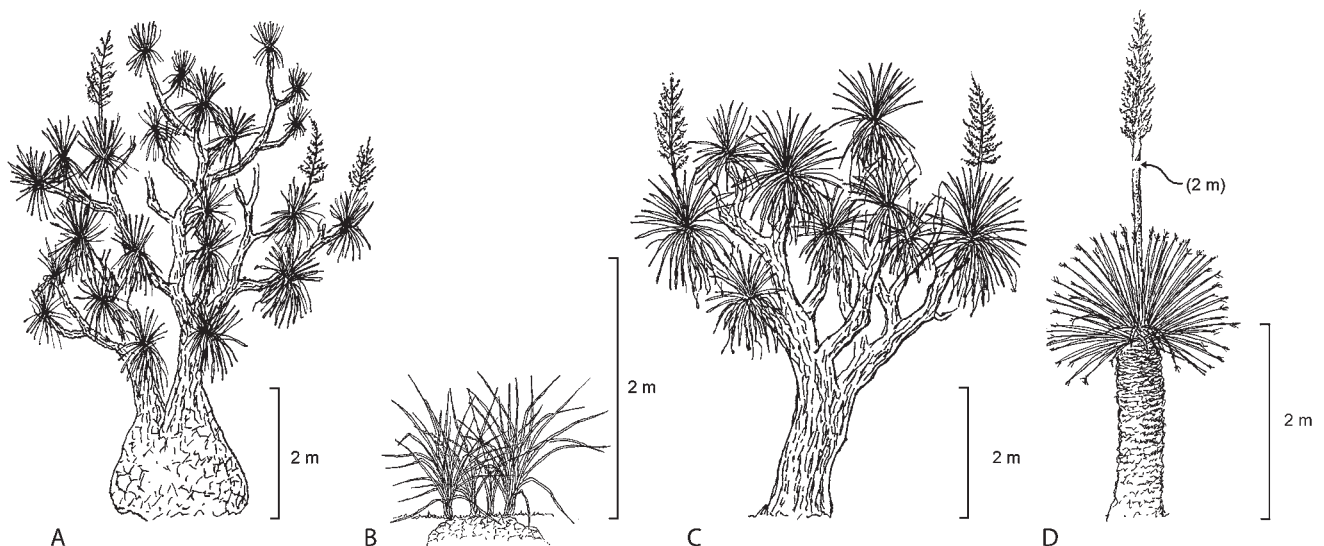
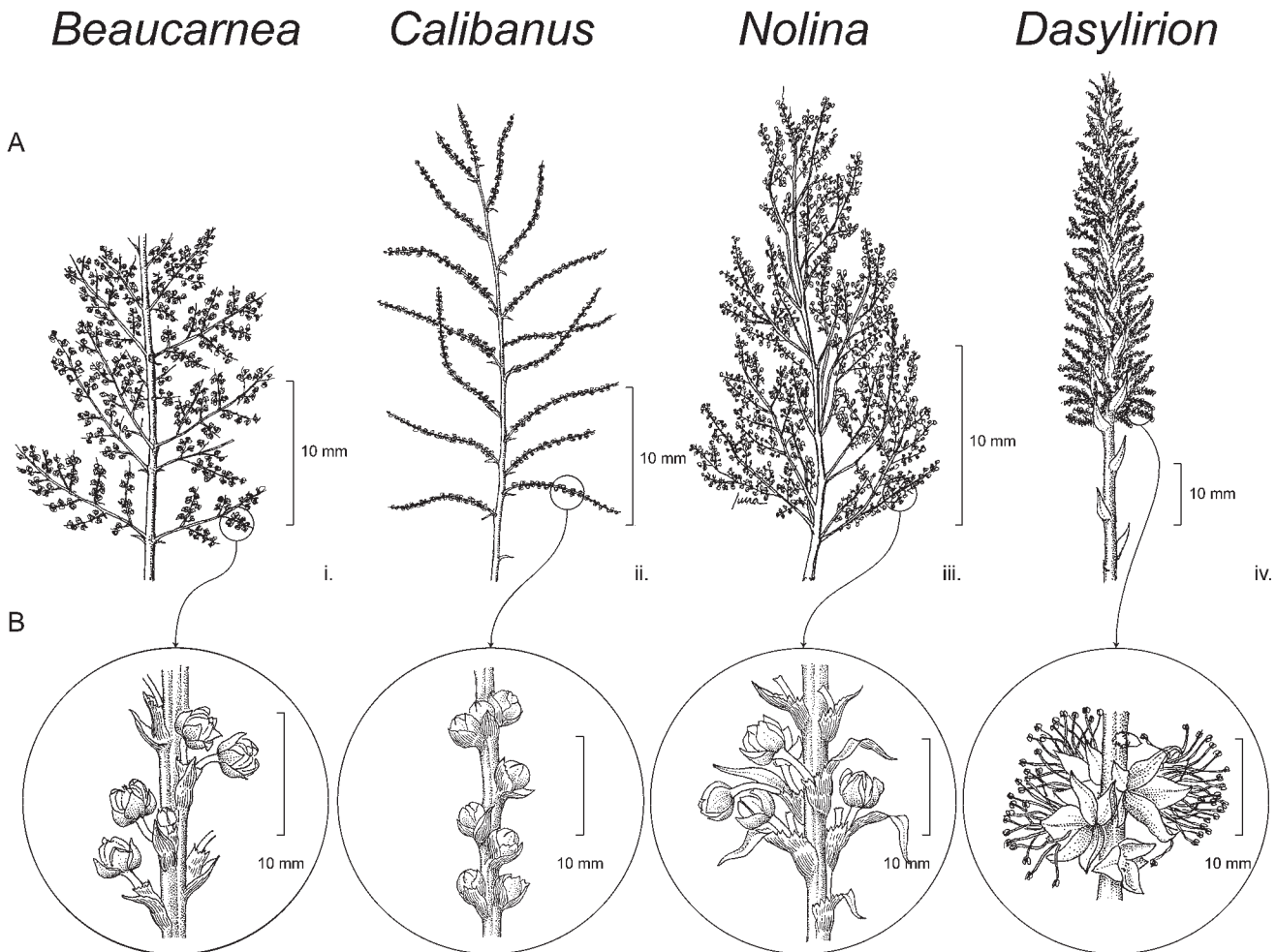


Fig. 4. Representative habits of **A**, *Beaucarnea*, **B**, *Calibanus*, **C**, *Nolina*, and **D**, *Dasyilirion*.

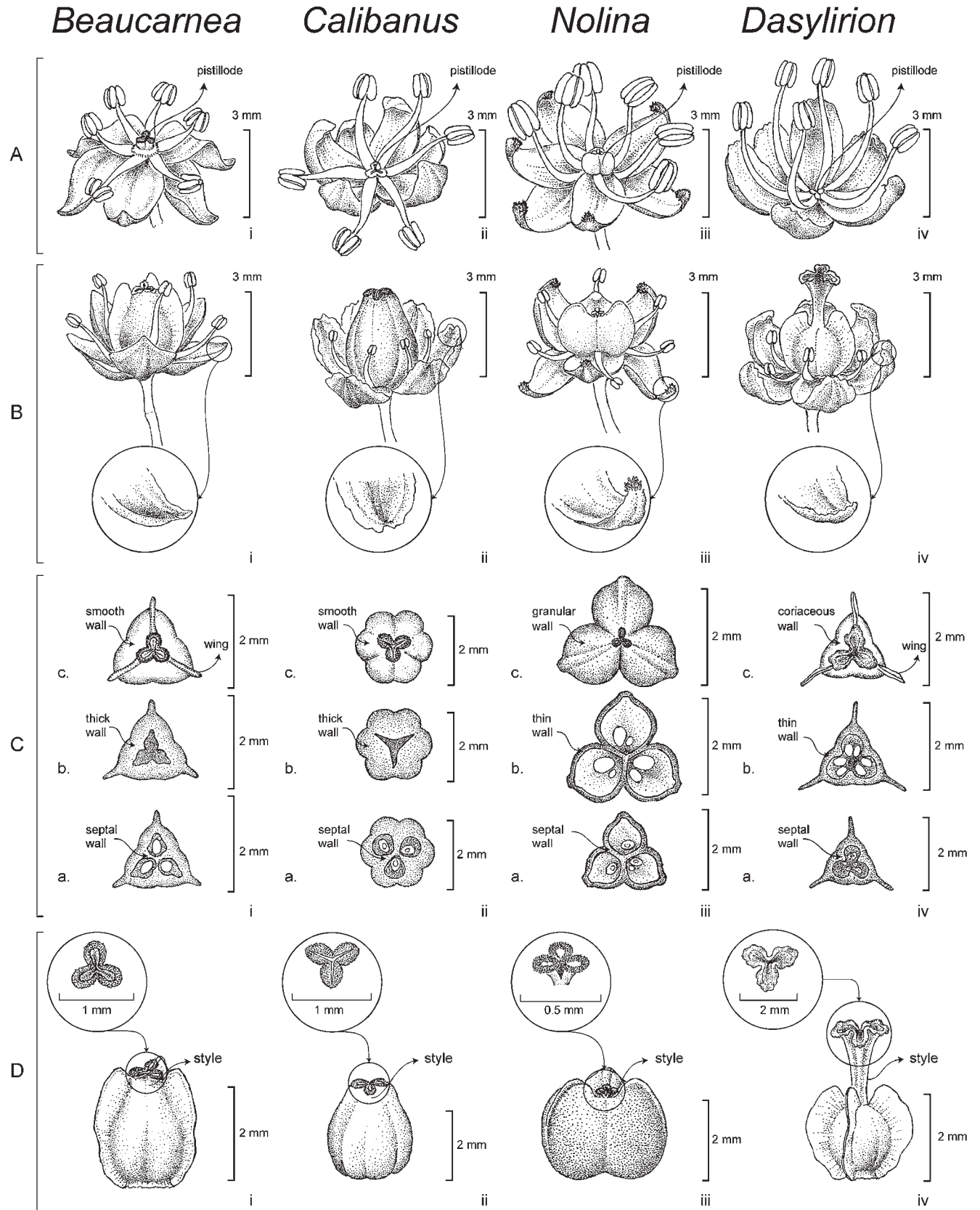
have leaf margins with prominent sharp prickles, easily seen with the naked eye, and the apices are often brush-like (Electr. Suppl.: Fig. S3A, d). The leaf margin and apex in these genera thus provide useful diagnostic features, indicated in Fig. 8. Leaf grooves in some species of *Beaucarnea* and in the two species of *Calibanus* are deep and armed with long epidermal papillae (Electr. Suppl.: Fig. S3B, a–b, e–f), whereas some species of *Beaucarnea* have shallow grooves and lack papillae (Electr. Suppl.: Fig. S3B, c–d). The leaf grooves in *Nolina* are deep and armed with tiny epidermal papillae, and in *Dasyllirion* the leaf grooves are shallow and lack papillae or they are mostly absent.

**Inflorescence.** — The general morphology of the inflorescence is useful particularly for the identification of *Dasyllirion*. The four genera have thyrses with primary, secondary, and sometimes tertiary orders (Fig. 5A). The last unit of the thyse is a reduced rhipidium (Fig. 5B). In *Beaucarnea*, *Calibanus*, and *Nolina* (Fig. 5, i–iii), the branches of the thyse are considerably longer than in *Dasyllirion*. In *Dasyllirion* the internode between rhipidia is very short, resulting in a readily recognizable spike-like form (Fig. 5, iv), making this condensed thyse in *Dasyllirion* a readily diagnostic character (Fig. 8).

**Flowers.** — The attributes that best reflect the distinctness between the four genera are reproductive ones, especially those from the pistillate flowers (summarized in Table 1). The four genera have small hermaphroditic flowers that usually have one functional sex (Fig. 6). They are trimerous, actinomorphic, and hypogynous, with six imbricate perianth segments that are sometimes reflexed at anthesis in the staminate flowers (e.g., Fig. 6A, i and iii). The pistillode of the staminate flowers ranges from inconspicuous to prominent in *Beaucarnea*, and it is unilocular or trilocular (Fig. 6A, i). In *Calibanus* and *Dasyllirion* the pistillode is mostly inconspicuous (Fig. 6A, ii and iv), and in *Nolina* it is mostly prominent and trilocular (Fig. 6A, iii). In *Beaucarnea*, *Calibanus*, and *Dasyllirion* the perianth segments are crenulate (Fig. 6B, i, ii, and iv), whereas in *Nolina* they are apically papillate (Fig. 6B, iii). Papillate apices of perianth segments in *Nolina* are diagnostic (Fig. 8). The gynoecium in *Beaucarnea* and *Calibanus* is syncarpous, fleshy, smooth and thick-walled (Fig. 6C, i–ii). In *Beaucarnea* it is mostly 3-winged, and in *Calibanus* it lacks wings (Fig. 6C, i and ii). In *Nolina* the gynoecium is semecarpous, fleshy, granular and thin-walled, and lacks wings (Fig. 6C, iii), and in *Dasyllirion* it



**Fig. 5.** Representative inflorescences of *Beaucarnea*, *Calibanus*, *Nolina*, and *Dasyllirion*. **A**, general inflorescence morphology; **B**, detail of the floriferous portions of the inflorescences.



**Fig. 6.** Reproductive structures of *Beaucarnea*, *Calibanus*, *Nolina*, and *Dasylirion*. **A**, staminate flowers; **B**, pistillate flowers with a detail of a perianth segment; **C**, apical views of the gynoecium: **a**, cross section near ovary base, **b**, cross section at the midsection, and **c**, apex; **D**, gynoecium with a detail of the stigma.



is syncarpous, coriaceous, thin-walled, and 3-winged (Fig. 6C, iv). The thin- and granular-walled semecarpous gynoecium is diagnostic for *Nolina*, and in *Dasyilirion* the coriaceous gynoecium is diagnostic (Fig. 8). The ovary in *Beaucarnea* and *Calibanus* is unilocular with septal walls basally fused (Fig. 6C, ia, iia) and sometimes remaining well developed the length of the

ovary, but never fused (Fig. 6C, ib and iib). In *Nolina* the ovary is trilocular and 3-lobed with well-developed septal walls that are fused the length of the ovary (Fig. 6C, iii). In *Dasyilirion* the ovary is unilocular with septal walls that are reduced and thin and never fused (Fig. 6C, iv). The trilocular ovary with well-developed septal walls that remain fused the length of the ovary

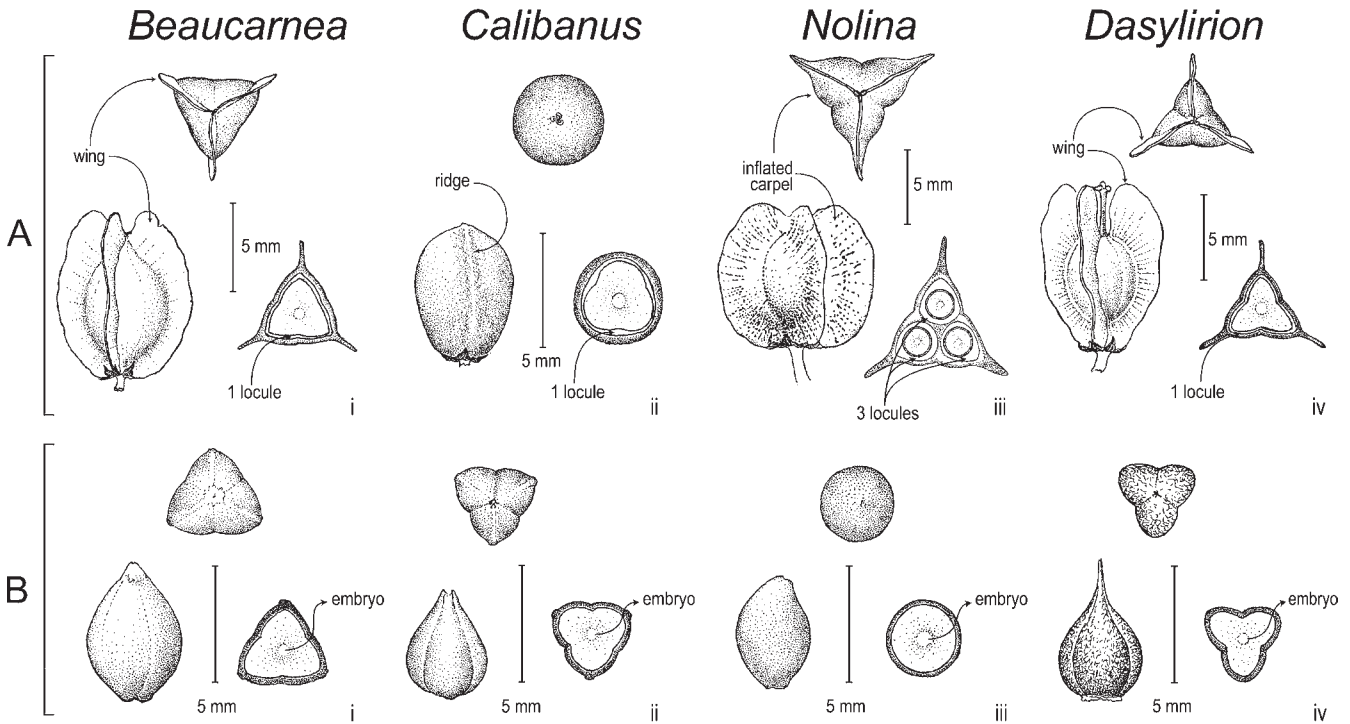


Fig. 7. **A**, representative fruits of each genus: lateral and apical views, cross sections; **B**, representative seeds of each genus: lateral and apical views, cross section.

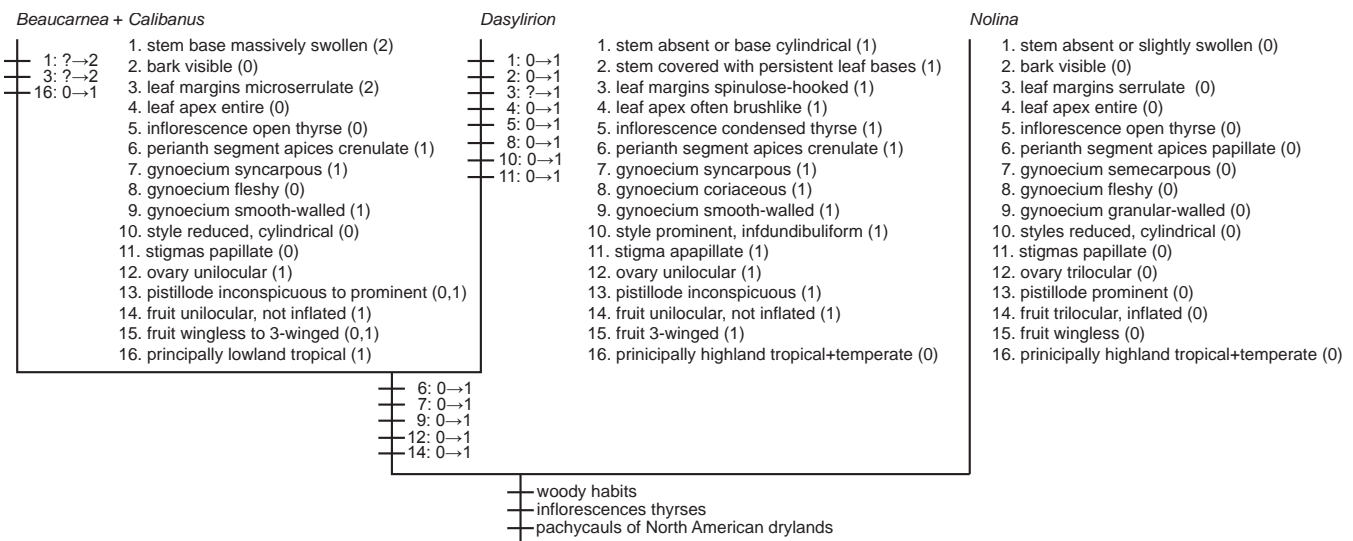


Fig. 8. Phylogenetic distribution of diagnostically important morphological characters in *Beaucarnea* (including *Calibanus*), *Dasyilirion*, and *Nolina*. The horizontal lines indicate the character state transformations that characterize the clades and genera, with character number corresponding to the lists given under each generic name. The arrows indicate the directionality of change between states. The lists summarize the combinations of features diagnostic of each genus. Full details of character mapping may be found in the Electr. Suppl.: Fig. S4.

is diagnostic for *Nolina* (Fig. 8). Placentation in the four genera is basal and axile (Fig. 6C, a). The style in *Beaucarnea* and *Calibanus* is short to slightly elongate, fleshy, and bears a 3-lobed papillate stigma (Fig. 6D, i and ii); in *Nolina* it is short, with each carpel having its own papillate stigma (Fig. 6D, iii); and in *Dasyllirion* the style is prominent, hollow infundibuliform, hyaline, and bears a 3-lobed stigma that lacks papillae (Fig. 6D, iv). The prominent and infundibuliform style lacking papillae is diagnostic for *Dasyllirion* (Fig. 8). Table 1 summarizes the comparative attributes of the flowers of the four genera.

**Fruits.** — The fruits in the four genera are capsules with delayed dehiscence (Fig. 7). *Beaucarnea* and *Dasyllirion* have 3-winged fruits (Fig. 7A, i, iv), with the wings sometimes being narrow (*B. compacta*). The fruits of *Calibanus* and *Nolina* lack wings, but in *Calibanus* each carpel bears a longitudinal ridge medially (Fig. 7A, ii), and in *Nolina* each carpel is inflated (Fig. 7A, iii). The fruits in *Beaucarnea*, *Calibanus*, and *Dasyllirion* are unilocular (Fig. 7A, i, ii, iv), and in *Nolina* they are trilocular (Fig. 7A, iii). Trilocular and inflated fruits in *Nolina* are diagnostic (Fig. 8). The seeds of *Beaucarnea*, *Calibanus*, and *Dasyllirion* are 3-lobed and mostly single (Fig. 7B, i, ii, iv), whereas *Nolina* usually develops three spherical seeds (Fig. 7B, iii). The embryo in the four genera is cylindrical (Fig. 7B). Table 1 summarizes the comparative attributes of the fruits and seeds of the four genera under study.

**Habitat.** — *Beaucarnea* covers the widest elevational range of the four genera, with species occurring from sea level to more than 2000 m above sea level in Mexico and northern Central America. However, most species occur at elevations below 1500 m in tropical deciduous forests. Species occurring at elevations above 1500 m, such as *B. purpusii*, *B. gracilis*, and *B. stricta*, occur in Mexican xerophytic scrubs. *Calibanus* also occurs in xerophytic scrubs at elevations between 1000 and 2300 m. *Nolina* and *Dasyllirion* are mostly characteristic of

elevations above 1500 m in the tropical areas where they broadly overlap with *Beaucarnea*. In tropical Mexico they grow in arid mountainous regions, but can reach into relatively low-lying areas in the northern parts of their range in the United States.

## DISCUSSION

**Generic-level analyses.** — The controversy regarding the distinctness of *Beaucarnea* and *Nolina* is a century-old one, and has had repercussions on the conservation and management of these plants. It has also affected recent phylogenetic studies of the group. Our molecular phylogenetic analyses, with 24 samples including ten *Beaucarnea* species plus two putative species, and six species of *Nolina*, were consistent regarding the distinctness of these two genera, but also regarding the lack of distinctness between *Beaucarnea* and *Calibanus*. *Beaucarnea* plus *Calibanus* was supported as a clade sister to *Dasyllirion*, and *Nolina* was supported as monophyletic (Figs. 2–3; Electr. Suppl.: Figs. S1–S2). Our results suggesting the mutual monophyly of these genera are therefore in agreement with previous studies based on molecular data that included more than one species of *Beaucarnea* and *Nolina* (Eguiarte & al., 1994; Bogler & Simpson, 1995, 1996; Eguiarte, 1995). Other phylogenetic studies, which considered *Beaucarnea* a synonym of *Nolina*, recovered *Nolina* as the sister taxon to either *Calibanus* or *Dasyllirion* (Duvall & al., 1993; Chase & al., 1995, 2000; Rudall & al., 2000; Yamashita & Tamura, 2000). Because no sample other than “*Nolina recurvata*” (= *B. recurvata*) was included in these studies, the relationships between *Beaucarnea* and *Nolina* could not be confirmed.

Our morphological observations were in agreement with our molecular results and confirm the distinctness of *Beaucarnea* and *Nolina* (Figs. 4–8; Table 1). One of the reasons

**Table 1.** Reproductive attributes of *Beaucarnea* Lem., *Calibanus* Rose, *Nolina* Michx., and *Dasyllirion* Zucc. useful for their identification.

	Perianth segments		Pistillate flowers					Fruits		
	Apex	Connation type	Style	Stigma	Appendages	Ovary		No. of locules	Appendages	No. of seeds
						No. of locules	Septal walls			
<i>Beaucarnea</i>	crenulate	syncarpous	short to slightly elongate	3-lobed, papillate, and basally fused	0–3 wings	1	basally fused	1	3 wings	mostly 1
<i>Calibanus</i>	crenulate	syncarpous	short to slightly elongate	3-lobed, papillate, and basally fused	wings absent	1	basally fused	1	wings absent	mostly 1
<i>Nolina</i>	papillate	semecarpous	short	3, free, papillate	wings absent	3	fused the length of the ovary	3	wings absent	mostly 3
<i>Dasyllirion</i>	crenulate	syncarpous	elongate	3-lobed, fused	3 wings	1	not fused	1	3 wings	mostly 1

why *Beaucarnea* has been considered a synonym of *Nolina* is the mistaken notion of *Beaucarnea* as having a trilobular ovary (Baker, 1872, 1881; Watson, 1879; Hemsley, 1882–1886). However, our observations confirm *Beaucarnea* as unilocular (Fig. 6C, ib). In addition to the unilocular vs. trilobular statuses of *Beaucarnea* and *Nolina*, we found other important reproductive differences between these two genera. For example, *Nolina* has a semecarpous gynoecium with three partly fused ovaries, each with its own stigma and style (Fig. 6C–D, iii), whereas *Beaucarnea* has a syncarpous gynoecium with three completely connate ovaries, styles, and stigmas (Fig. 6C–D, i). The gynoecium in *Nolina* is fleshy, thin- and granular-walled (Fig. 6C, iii), and the perianth segments have papillate tips (Fig. 6B, iii), whereas in *Beaucarnea* the gynoecium is fleshy, thick-, and smooth-walled (Fig. 6C, i), and the perianth segments have non-papillate tips (Fig. 6B, i). Fruits of *Nolina* are inflated, 3-lobed and lack wings (Fig. 7A, iii), whereas fruits of *Beaucarnea* are non-inflated and 3-winged (Fig. 7A, i). Finally, the seeds of *Nolina* are circular in cross section (Fig. 7B, iii), whereas in *Beaucarnea* they are 3-lobed in cross section (Fig. 7B, i). Our morphological observations in the context of our molecular hypotheses provide strong evidence to support *Beaucarnea* as an entity distinct from *Nolina* (Fig. 8). These results are of interest from the point of view of plant biogeography as well as on conservation and economic grounds. Our results highlight that *Beaucarnea*, whose species are all highly threatened, is a morphologically unique, highly geographically restricted lineage. Even though many of the plants commercialized come from greenhouses, many others are illegally extracted from habitat. Recognizing *Beaucarnea* as valid is the first step in the effective conservation and management of these species.

In contrast to the strong evidence supporting *Beaucarnea* as distinct from *Nolina*, we found no evidence to consider *Beaucarnea* and *Calibanus* as distinct. Our analyses recovered *Calibanus* nested within *Beaucarnea* (BP  $\geq$  74%; MLBP  $\geq$  83%; PP  $\geq$  0.95) (Figs. 2–3, Electr. Suppl.: Figs. S1–S2). These findings were supported by our morphological observations. The gynoecium in both genera is semecarpous with three partly fused ovaries, each with its own stigma and style (Fig. 6C–D, i–ii). It is also unilocular, has thick but smooth walls, and the septal walls are basally fused (Fig. 6C, i–ii). Also, the perianth segments in both genera are entire and do not have papillate tips (Fig. 6B, i–ii). The general morphology of *Beaucarnea compacta* and *Calibanus glassianus* is also very similar (Fig. 1B–C). The main morphological difference we found between *Beaucarnea* and *Calibanus* was the 3-sided ovary of *Beaucarnea* vs. the 6-lobed ovary of *C. hookeri* (Fig. 6C, i–ii), and the fruit ornament. Unlike *Beaucarnea*, *Calibanus* has fruits that lack wings, though *C. glassianus* has fruits with ridges (Hernández & Zamudio, 2003). These ridges likely represent reduced wings that are simply further reduced in *C. hookeri* (Fig. 7A). See Fig. 8 for the unique combination of character states that diagnose the B–C complex.

Based on our molecular results and morphological observations, we formally include *Calibanus* in *Beaucarnea*. Maintaining both genera would require recognition of manifestly paraphyletic groups. Alternatively, we would need to consider

the erection of multiple genera, at least one from each of the major clades within the *Beaucarnea*–*Calibanus* clade. By far the simplest way of resolving this paraphyly is to include *Calibanus* in *Beaucarnea* (see the Taxonomy section).

With respect to *Dasyilirion*, we found it to be monophyletic with high support values, and recovered it as sister to the *Beaucarnea*–*Calibanus* complex in all partitions except for the plastid *ycf1* (Figs. 2–3; Electr. Suppl.: Figs. S1–S2). The genus is readily recognized given that at least 8 of 16 morphological features examined here are diagnostic for *Dasyilirion* (Fig. 8).

**Species-level analyses.** — The present study contributes the first phylogenetic hypothesis of *Beaucarnea* based on molecular data. One previous phylogenetic hypothesis has been proposed based on morphological characters, though it was never published (Hernández, 1993a). Also, two sections of *Beaucarnea* have been proposed based on broad morphological characters (Trelease, 1911). We will contrast these two previous proposals with the results obtained in this study. Unless specified, we base our further discussion on the concatenated analysis derived from the maximum likelihood (ML) analysis, which differed from the Bayesian hypothesis only in the position of *B. stricta* (Fig. 3), and from the parsimony hypothesis in the unresolved position of some clades (Electr. Suppl.: Fig. S2).

Within the *Beaucarnea*–*Calibanus* complex, we recovered six major clades, the species of which grow mainly in two contrasting habitat types, relatively dry and relatively moist. The “southern” and the “recurvata” clades are found in moister and less extreme environments than the other four clades. The species of the “southern” and “recurvata” clades share some morphological characters, which may be adaptations to their relatively moist environments. For example, they have slender stems and branches, smooth bark, recurvate green leaves, shallowly sunken stomata, and glabrous leaf grooves. These tall habits, ample leaf area, and relatively exposed stomata seem congruent with their relatively moist forest habitat. The other four clades, the “gracilis”, “calibanus”, “purpusii”, and “stricta” clades, grow in drier environments, such as xerophytic scrubs and tropical deciduous forests. These species share some morphological characters that may be adaptations to drier environments with more marked extremes of temperature and drought. For example, they tend to have robust stems and branches, thick and tessellated bark, nearly straight glaucous leaves, papillate grooves, and deeply sunken stomata. Most of these features would plausibly seem to reduce water loss during prolonged dry seasons.

Based on some of these morphological characters, Trelease (1911) proposed two infrageneric divisions for *Beaucarnea*, *Beaucarnea* sect. *Beaucarnea* and *Beaucarnea* sect. *Papillatae* (Trel.) Thiede. In the section *Beaucarnea* Trelease (1911) placed *B. recurvata*, *B. inermis*, *B. pliabilis*, *B. guatemalensis*, and *B. goldmanii*. In the section *Papillatae* Trelease (1911) placed *B. stricta*, including *B. purpusii*, and *B. gracilis*. Below, we contrast each clade recovered in the present study with Trelease’s subdivisions to determine whether each should be considered valid. We also contrast our results with those of Hernández (1993a).

**The “southern” clade.** — Made up of *B. goldmanii*, *B. pliabilis*, and *B. guatemalensis*, the “southern” clade is a



well-defined group. We recovered this clade with high support values in the nuclear, plastid, and concatenated analyses (Figs. 2–3; Electr. Suppl.: Figs. S1–S2). These findings are in agreement with Hernández (1993a), who recovered this group as monophyletic based on vegetative and reproductive characters (Electr. Suppl.: Fig. S5), but in disagreement with Trelease (1911). Trelease (1911) placed the species of the southern clade, along with *B. recurvata* and *B. inermis*, in *Beaucarnea* sect. *Beaucarnea*, because of their similar morphology. They all have slender branches, recurvate green leaves, and glabrous grooves, except for *B. guatemalensis*, which has papillate blades, though its papillae are shorter and sparser than those of the species of drier environments. Despite their gross similarity, neither molecular nor geographical information indicate a close association between *B. recurvata* (including *B. inermis*; Hernández, 1993a) and the species of the “southern” clade. *Beaucarnea recurvata* occurs from southern Tamaulipas to central Veracruz (Trelease, 1911; Hernández, 1993a), and Oaxaca (Hernández-Sandoval & al., 2012), and the species of the “southern” clade occur from south-east Mexico to Central America. The distribution of the morphological features in the “southern” and “recurvata” clades, suggest that these vegetative traits may have emerged more than once in the group, and cannot be used to reconstruct the relationships among *Beaucarnea* species. Instead, they seem more likely similar adaptive responses to similar environmental conditions. We conclude that *Beaucarnea* sect. *Beaucarnea* should not be considered a valid subdivision of *Beaucarnea*.

**The “recurvata” clade.** — The “recurvata” clade, made up of *Beaucarnea recurvata*, *B. sanctomariana*, and the putative species *B. spl*, is a well-supported group (Electr. Suppl.: Table S3), but it awaits more detailed study. *Beaucarnea sanctomariana* was described from the Santa María Chimalapa area on the Atlantic slope of the Isthmus of Tehuantepec in Oaxaca (Hernández, 2001). Another name, “*B. congesta*” (Hernández, 1993a), has been proposed for *B. spl*, which are much larger plants collected in hills southwest of Santa María Chimalapa, on the Pacific rather than the Gulf slope, but this name was never formally published. Some specimens collected at these Pacific slope localities have also been labeled as *B. stricta*, and all of these specimens have, at one time or another, also been determined as *B. recurvata* (Hernández-Sandoval & al., 2012). We are confident that these specimens do not belong to *B. stricta*. The Isthmian specimens have very long, pendent green leaves with smooth grooves, whereas *B. stricta* has much shorter, straight glaucous-green leaves with papillate grooves (Lemaire, 1861; Hernández, 1993a). They also differ in habit, with *B. stricta* being more gracile, rarely exceeding a meter in diameter, and the Isthmian plants being very massive, often 3 m or more in diameter with the swollen portion 2 m tall and abundantly branched from the apex of the trunk. Also, our sample collected in the Isthmus of Tehuantepec, *B. spl*, was recovered as sister to *B. sanctomariana*, and these two as sister to *B. recurvata*, but never as related to *B. stricta* (Figs. 2–3; Electr. Suppl.: Figs. S1–S2). Based on morphology, Hernández (1993a; Electr. Suppl.: Fig. S5) recovered *B. sanctomariana*, *B. recurvata*, and “*B. congesta*” in a grade as successive sister

taxa, with “*B. congesta*” as sister to the “southern” clade. However, our results suggest that the “recurvata” and “southern” groups are not closely related.

**The “gracilis” clade.** — The different population samples of *B. gracilis* made up the “gracilis” clade. This clade emerged as sister to the “recurvata” clade (Figs. 2–3). Our results are in disagreement with Trelease (1911), who placed *B. gracilis* and *B. stricta* alone in their own section *Papillatae*, and with Hernández (1993a), who, based on morphological characters, recovered *B. gracilis* as sister to the rest of *Beaucarnea*, except for *B. stricta* and *B. purpusii*, which he recovered as sister taxa. The environmental pressures in this group seem likely to determine many of the vegetative features of the species. *Beaucarnea gracilis* grows in drier environments whereas *B. recurvata* grows in moister environments, suggesting that the morphological similarity is convergent and should not be used as phylogenetic characters. Geographically, though, both *B. gracilis* and *B. recurvata* are found in the general region of the eastern Sierra Madre, so the grouping could make sense geographically.

**The “calibanus” clade.** — The discovery of *Beaucarnea compacta* and *Calibanus glassianus* and their morphological and geographical proximity provided strong evidence for a close phylogenetic relationship between these species, and thus between the two genera. Our molecular analyses support this close association. *Calibanus* was nested within *Beaucarnea*, and *B. compacta* and *C. glassianus* formed a well-supported group (Figs. 2–3). We recovered this group with high support values in each partition and in the combined data (Electr. Suppl.: Table S2). The lack of resolution within the *B. compacta*–*C. glassianus* group may indicate that the time from speciation between them has been short. We did not observe nucleotide divergence between any molecular partition (see Electr. Suppl.: Table S1), but found vegetative and reproductive differences between *B. compacta* and *C. glassianus* that are consistent with their status as distinct species.

**The “purpusii” and “stricta” clades.** — We tested the taxonomic circumscription of *B. purpusii* because its status as distinct from *B. stricta* is unclear. Trelease (1911) synonymized *B. purpusii* with *B. stricta*, but later Hernández (1993a) and Rivera-Lugo & Solano (2012) suggested that *B. purpusii* is an independent species. Today some important botanical databases still regard *B. purpusii* as synonym of *B. stricta* (Espejo & López-Ferrari, 2008; The Plant List: <http://www.theplantlist.org>, accessed 2014; Tropicos: <http://tropicos.org>, accessed 2014). Here we tested the circumscription of *B. purpusii* by including three samples of *B. purpusii* and three samples of *B. stricta*, and recovered them as separate (Figs. 2–3; Electr. Suppl.: Figs. S1–S2). *Beaucarnea purpusii* emerged as sister to *B. hiriartiae*, and these two as sister to *B. sp2*. Rather than close to *B. purpusii*, *B. stricta* emerged as sister to the rest of *Beaucarnea* minus the “southern” clade (Fig. 3). Moreover, we found conspicuous inflorescence differences between *B. purpusii* and *B. stricta*. For example, *B. purpusii* has very short internodes between rhipidia, and the bracteole of each node tends to be thicker and longer than in *B. stricta*. In contrast, in *B. stricta* the internodes are conspicuously longer than in *B. purpusii*, and the

bracteole of each node tends to be thinner than in *B. purpusii*. Also, the inflorescence of *B. stricta* usually has three branching orders, whereas in *B. purpusii* the inflorescence has usually two branching orders. More study is needed, especially of the reproductive characters of these two species. However, based on our molecular results and morphological observations, we conclude that *B. purpusii* should be considered a separate species (see Taxonomy section).

With respect to the ambiguous position of *B. stricta*, which was recovered as sister to *B. sp2* in the nuclear analyses (Fig. 2), and as sister to *Beaucarnea* minus the “southern” clade in the ML concatenated analysis (Fig. 3), it could plausibly be the product of hybridization of *B. stricta* with *B. sp2*, followed by repeated backcrossing of the hybrid with one of its parents. Virtually nothing, though, is known regarding the pollination biology of these or any other *Beaucarnea* species.

Regarding the plants collected in southwestern Puebla, here referred to as *B. sp2*, we found them to be morphologically and molecularly distinct from other *Beaucarnea* species. They have greatly swollen bases that abruptly taper into a slender, sparingly branched stem. The bark is gray and smooth, the leaves are green, straight, and short, and the plants are short, reaching no more than 4 m. The general morphology of these plants resembles *B. hiriartiae* but with a more distinctly swollen base. After analyzing the material morphologically and molecularly, we concluded that it could represent a new species. A detailed analysis of this material is in progress.

## ■ TAXONOMY

The description of *Beaucarnea* is updated here to reflect the inclusion of *Calibanus* as a result of our molecular analyses, morphological observations, and literature reviewed. We present a list of *Beaucarnea* species including one new combination. The types for *B. gracilis*, *B. stricta*, and *B. recurvata* were not designated (Lemaire, 1861). The literature reviewed and the examination of herbarium specimens carried out in this study suggests a lack of holotypes for these species. According to Art. 9.12 of the ICN (McNeill & al., 2012) an illustration may be used as a lectotype when no isotypes, syntypes, isosyntypes or paratypes are extant. Lemaire (1861) published an illustration of *B. recurvata* in its protologue, so we designate that illustration as a lectotype for *B. recurvata*. Regarding *B. gracilis* and *B. stricta* we refrain from designating neotypes for the time being, pending a detailed search of European herbaria to be sure that there are indeed no holotypes. According to Fournier (1872: 48), the library of Lemaire was sold and the collections dispersed. The search for this material could provide useful information regarding the type specimens or living plants Lemaire used for his descriptions. For example, Baker (1872) stated that the original plant on which Lemaire based his description of *B. recurvata* was from the living collection of Wilson Saunders or from the cactus house at Kew. Perhaps specimens survive there. Clearly some information is available to go on, but the matter will require detailed botanical detective work. Regarding *B. hookeri*, we designate as lectotype

a specimen from Kew that was made in 1873 from a living plant cultivated at the cactus house. Hooker described this species from living plants he received at Kew (Hooker, 1859), though with the misapplied name *Dasyllirion hartwegianum*. This specimen likely belongs to one of the plants that Hooker analyzed when he described the species, as we can testify from Baker (1872: 327).

***Beaucarnea*** Lem. in Ill. Hort. 8: Misc. 59. 1861 – Type: *B. recurvata* Lem.

= *Calibanus* Rose in Contr. U.S. Natl. Herb. 10: 90. 1906, **syn. nov.** – Type: *C. caespitosus* (Scheidw.) Rose (≡ *Dasyllirion caespitosum* Scheidw.).

Plants hermaphroditic, dioecious, or polygamodioecious, with massively swollen bases and sparse (or no) erect branches, habit arborescent to caespitose, <60 cm to 10(–18) m tall, base conic to globose, bark smooth or squamose, branching pseudodichotomous. Leaves perennial, acicular to ensiform, rosulate, mostly terminal, straight and terminally erect to recurvate and pendent, canaliculate to striate, glabrous to minutely papillate, green to glaucous blue-green, sometimes with persistent old leaves covering the branches, margin microcrenulate to microserrulate; stomata tetracytic under stomatal crypts. Inflorescence a thyrse, branching orders primary, secondary, and sometimes tertiary, decreasing in size acropetally, last unit of the inflorescence a reduced rhipidium. Inflorescence bracts lanceolate, triangular to widely triangular, apex acuminate to long caudate, membranaceous. Bracts subtending rhipidia ovate to lanceolate, basally coriaceous. Bracteoles per flower 1, sometimes enclosing the subtended flowers, ovate, obovate, or orbicular, apex acute, truncate to rounded, margin entire to praemorse. Pedicels articulate. Flowers actinomorphic, hypogynous, perianth segments 6, basally fused, imbricate, the outer three mostly smaller, erect to reflexed, ovate to obovate, whitish to slightly tinged purple or red, midvein evident. Pistillate flowers 2–5 per rhipidium, perianth segments not reflexed at anthesis, ovary superior, pyriform, ovoid to ellipsoid, 3-lobed, sometimes 6-lobed, mostly 3-winged, 3-carpellar, unilocular, septum prominent to reduced, basally fused, ovules 6, 2 per carpel, placentation basally axile, style slightly elongate to reduced, stigma 3-lobed, papillate, exerted at anthesis, staminodes 6, sometimes exerted at anthesis. Staminate flowers 2–9 per rhipidium, perianth segments sometimes reflexed at anthesis, stamens 6, basally epitepalous, filamentous, narrowly conic, anthers versatile, dehiscence longitudinal, pistillode inconspicuous to prominent. Capsules with delayed dehiscence, ellipsoidal, orbicular or obovoid, wings present or absent. Seeds 1 per fruit, globose, 3-lobed, yellow to brown, testa rugose, embryo cylindrical.

***Beaucarnea compacta*** L.Hern. & Zamudio in Brittonia 55: 226–228, fig. 1a–i. 2003 – Holotype: Mexico, Guanajuato, Mun. Atarjea, 6.5 km al SE de El Guamúchil, la brecha a Atarjea, 1400 m, 12 Sep 1997, S. Zamudio, E. Pérez-Cálix & L. Hernández 10465 (IEB barcode IEB000164898!; isotypes: CHAPA n.v., ENCB n.v., MEXU No. 1195814!, QMEX n.v.).



*Beaucarnea glassiana* (L.Hern. & Zamudio) V.Rojas, **comb. nov.** ≡ *Calibanus glassianus* L.Hern. & Zamudio in Brittonia 55: 228–231, fig. 2a–i. 2003 – Holotype: Mexico, Guanajuato, Mun. Xichú, 10 km al NE de Xichú, por la brecha a Atarjea, 1000 m, 12 Sep 1997, E. Pérez-Cálix, S. Zamudio & L. Hernández 3719 (IEB barcode IEB000164900!; isotypes: CHAPA n.v., ENCB n.v., MEXU No. 134669!; QMEX n.v.).

*Beaucarnea goldmanii* Rose in Contr. U.S. Natl. Herb. 12: 261–262, pl. 20. 1909 – Holotype: Mexico, Chiapas [Mpio. La Trinitaria, Had. de] San Vicente, 4000 ft., 26 Apr 1904, E. Goldman 887 (US No. 566461 [barcode 00433505]!; isotype: US No. 566560 [barcode 00433507]!).

*Beaucarnea gracilis* Lem. in Ill. Hort. 8: Misc. 61. 1861 ≡ *Dasyllirion gracile* (Lem.) J.F.MacBr. in Contr. Gray Herb., n.s., 56: 17. 1918, non (Brongn.) Zucc. 1845 ≡ *Nolina gracilis* (Lem.) Cif. & Giacom., Nomencl. Fl. Ital. 1: 136. 1950 – Type: Not designated.

= *B. oedipus* Rose in Contr. U.S. Natl. Herb. 10: 88, pl. 23. 1906 – Holotype: Mexico, Puebla, hills near Tehuacán, 30 Aug–8 Sep 1905, J.N. Rose & J.H. Painter 10157 (US No. 453660 [barcode 00433509; photos: F No. 1668419 MEXU No. 453660]!; isotype: US No. 1405977 [barcode 00955529]!).

*Beaucarnea guatemalensis* Rose in Contr. U.S. Natl. Herb. 10: 88, fig. 1. 1906 – Holotype: Guatemala, in a rocky ravine on the south side of the Sierra de las Minas, opposite El Rancho, Guatemala, 600 m, 10 Mar 1905, W.A. Kellerman 4320 (US No. 474781 [barcode 00433508]!; isotypes: F No. 220674 [barcode V0045987F]!, LL barcode LL00370295!, MEXU No. 49251!, MICH barcode MICH1002507B!, TEX barcode TEX00370294!, UC barcode UC1228022!).

*Beaucarnea hiriartiae* L.Hern. in Acta Bot. Mex. 18: 25–27, fig. 1. 1992 – Holotype: Mexico, Guerrero, 12 km al S de Mezcala, 03 Ene 1986, L. Hernández & M. Martínez 1629 (MEXU not found; isotypes: TEX barcode 00370296!, UAT n.v.).

*Beaucarnea hookeri* (Lem.) Baker in J. Bot. 10: 327. 1872 ≡ *Dasyllirion hartwegianum* Hook. in Bot. Mag. 85: t. 5099. 1859, non Zucc. 1845 ≡ *Dasyllirion hookeri* Lem. in Ill. Hort. 6: Misc. 24. 1859 ≡ *Calibanus hookeri* (Lem.) Trel. in Proc. Amer. Philos. Soc. 50: 426–427. 1911 – **Lectotype (designated here)**: Royal Botanical Gardens, Kew, Cactus House, 1873 (K barcode K000524953!).

This specimen comes from a living plant cultivated at the cactus house at Kew, and is likely one of the specimens that Hooker analyzed when he described the species, though with the misapplied name *Dasyllirion hartwegianum*.

= *Dasyllirion caespitosum* Scheidw. in Wochenschr. Vereines Beförd. Gartenbaues Königl. Preuss. Staaten 4: 286. 1861 ≡ *Calibanus caespitosus* (Scheidw.) Rose in Contr. U.S. Natl.

Herb. 10: 90–91, pl. 24–25, fig. 4. 1906 – **Lectotype (designated here)**: Mexico, Hidalgo, near Ixmiquilpan, 1905, Rose 8954 (US No. 452434 [barcode 00908027]!).

*Beaucarnea pliabilis* (Baker) Rose in Contr. U.S. Natl. Herb. 10: 89. 1906 ≡ *Dasyllirion pliabile* Baker in J. Linn. Soc., Bot. 18: 240. 1880 ≡ *Nolina pliabilis* (Baker) Lundell in Bull. Torrey Bot. Club. 66: 587. 1939 – Holotype: Mexico, Yucatán, Sisal, Schott 892 (BM barcode BM00055136!; isotypes: MO Nos. 3266850 [barcode MO-102016]! & 3265872 [barcode MO-102017]!).

= *Dracaena petenensis* Lundell in J. Washington Acad. Sci. 25: 230. 1935 ≡ *Beaucarnea petenensis* (Lundell) Lundell in Bull. Torrey Bot. Club. 66: 586. 1939 – Holotype: Guatemala, Petén, Monte Hiltun, 17 May 1933, C.L. Lundell 3271 (MICH barcode MICH1218166!; isotype: LL barcode LL00370293!).

= *Beaucarnea ameliae* Lundell in Bull. Torrey Bot. Club. 66: 585, fig. 1. 1939 – Holotype: Mexico, Yucatán, Progreso, Merida road, km 29, denuded limestone flats bordering cienega, 26 Jul 1938, C.L. Lundell & A.A. Lundell 8128 (MICH barcode MICH1192204!; isotypes: CAS barcodes CAS0001018! & CAS0001019!; F barcodes F0045086!, F0045985F! & F0045986F!, GH Nos. 351625! & 351626!, LL barcodes LL00373252! & LL00370292!, MEXU Nos. 53009! & 53010!).

*Beaucarnea purpusii* Rose in Contr. U.S. Natl. Herb. 10: 89. 1906 – Holotype: Mexico, Puebla, Tehuacán, near Tehuacán, 30 Aug–8 Sep 1905, Rose 10156 (US No. 453695 [barcode 00433506]!; isotypes: MEXU No. 7576 [barcode MEXU00007576]!, NY s.n.!, US No. 1405976 [barcode US00955530]!).

*Beaucarnea recurvata* Lem. in Ill. Hort. 8: Misc. 59. 1861 ≡ *Nolina recurvata* (Lem.) Hemsl., Biol. Cent.-Amer., Bot. 3: 372. 1884 ≡ *Dasyllirion recurvatum* (Lem.) J.F.MacBr. in Contr. Gray Herb., n.s., 56: 17. 1918 – **Lectotype (designated here)**: [illustration] “*Beaucarnea recurvata* Ch.Lem.” in Ill. Hort. 8: Misc. [58]. fig. 1. 1861. — For an image of the lectotype, see Electr. Suppl.: Fig. S6.

According to Art. 9.12 of the ICN (McNeill & al., 2012) if there are no isotypes, syntypes, isosyntypes or paratypes extant, the lectotype must be chosen from among the paratypes if such exist. If no cited specimens exist, the lectotype must be chosen from among the uncited specimens and cited and uncited illustrations that comprise the remaining original material, if such exist. In this case, the uncited illustration in the protologue of *Beaucarnea*, which corresponds to *B. recurvata*, is designated here as the lectotype of this species.

= *Dasyllirion inerme* S.Watson in Proc. Amer. Acad. Arts 26: 157. 1891 ≡ *Beaucarnea inermis* (S.Watson) Rose in Contr. U.S. Natl. Herb. 10: 88, fig. 2. 1906 – **Lectotype (designated here)**: Mexico, San Luis Potosí, Las Palmas, 27 Jun 1890, Pringle 3108 (GH barcode 00035098!; isolectotypes: F Nos. 105210 [barcode V0046007F]! & 263377 [barcode V0046008F]!, LL barcode LL00370297!, MO

No. 3270469!, K barcode K000524954!, MICH barcode 1192205!, MEXU barcode MEXU 00007575!, NY barcode 00277836!, US barcodes 00091923! & 00091924!).

*Beaucarnea sanctomariana* L.Hern. in Novon 11: 50. 2001 – Holotype: Mexico, Oaxaca, Mpio. Santa María Chimalapa, afloramientos de roca en la cresta S del cañón del Río Corte, ca. 4 km al N de Sta. María, cerca de la vereda al Paso de la Cueva, 28 Apr 1988, T. Wendi 5914 (MEXU not found; isotypes: CHAPA n.v., LL not found, MO not found, UAT n.v.).

*Beaucarnea stricta* Lem. in Ill. Hort. 8: Misc. 61. 1861 ≡ *Beaucarnea recurvata* var. *stricta* (Lem.) Baker. in J. Linn. Soc., Bot. 18: 234. 1880 ≡ *Dasylyrion strictum* (Lem.) J.F.MacBr. in Contr. Gray Herb., n.s., 56: 17. 1918 ≡ *Nolina stricta* (Lem.) Cif. & Giacom., Nomecl. Fl. Ital. 1: 136. 1950 – Type: Not designated.

**Excluded names**

- Beaucarnea congesta* L.Hern., ined., invalid.
- Beaucarnea glauca* Roetzl. in Belgique Hort. 33: 138. 1883., nom. nud.
- Beaucarnea tuberculata* Roetzl. in Belgique Hort. 33: 138. 1883., nom. nud.
- Pincenectitia glauca* Hort., nom. nud., pro. syn.
- Pincenectitia gracilis* Hort., nom. nud., pro. syn.
- Pincenectitia tuberculata* Hort., nom. nud., pro. syn.

**Key to the species of *Beaucarnea***

- 1. Leaf papillae present ..... 2
- 1. Leaf papillae absent ..... 9
- 2. Habit caudiciform, plants 1 m or less tall; perianth segments purplish ..... 3
- 2. Habit arborescent, plants 2 m or more tall; perianth segments whitish ..... 5
- 3. Stem usually subterranean; leaves in fascicles scattered on the upper stem surface, 0.5 cm or less wide .. *B. hookeri*
- 3. Stem aboveground; leaves borne on branches emerging from the upper surface of the swollen stem base, 0.5 cm or more wide ..... 4
- 4. Gynoecium and fruits winged; branching starts at 80–100 cm above base of inflorescence ..... *B. compacta*
- 4. Gynoecium and fruits not winged; branching starts at 20–25 cm above base of inflorescence ..... *B. glassiana*
- 5. Leaves linear, usually 1 cm or less wide, rigidly concave ..... *B. gracilis*
- 5. Leaves lanceolate or linear-lanceolate, usually 1 cm or more wide, flat or only flexible concave ..... 6
- 6. Gynoecium 2.0 mm or less in length; style elongate; perianth segments longer than gynoecium; fruit without apical notch; Guerrero ..... *B. hiriartiae*
- 6. Gynoecium 2.0 mm or more in length; style short; perianth segments shorter than the gynoecium; fruit with apical notch; Puebla, Oaxaca, and Central America ..... 7

- 7. Rhipidium bracts lanceolate, usually twice the length of the bracteoles; fruits 1.5 cm or more long; leaf papillae short, found mostly on the underside of the leaf; Central America ..... *B. guatemalensis*
- 7. Rhipidium bracts ovate to triangular, usually the same length as the bracteoles; fruits less than 1.5 cm long; leaf papillae long, on both leaf surfaces; Puebla and Oaxaca ..... 8
- 8. Distalmost order branches of the inflorescence with congested rhipidia; rhipidium bracts 3.0–4.0 mm long; bracteole 3.0–5.5 mm ..... *B. purpusii*
- 8. Distalmost order branches of the inflorescence with non-congested rhipidia; rhipidium bracts 2.0–3.0 mm long; bracteole 2.0–2.5 mm long ..... *B. stricta*
- 9. Leaves 1–2 cm wide at the middle; rhipidium bracts almost as long as the bracteoles ..... 10
- 9. Leaves 2 cm or more wide at the middle; rhipidium bracts twice or more as long as bracteoles; Chiapas, Yucatan Peninsula, Belize, Guatemala, Honduras, El Salvador ..... 11
- 10. Plants intricately branched, branches slender and relatively flexible; branching usually starting at 1 m or below; adults 3–6 m tall (usually 3–4 m); Santa María Chimalapa, Oaxaca ..... *B. sanctomariana*
- 10. Plants laxly branched, branches thick and relatively rigid; branching usually starting at 2 m or above; adults always more than 3 m tall (usually 5–10 m); San Luis Potosí, Tamaulipas, Veracruz, and northern Oaxaca .... *B. recurvata*
- 11. Plants sparingly branched; terminal rosettes with abundant leaves; plants growing at <100 m above sea level; Yucatan Peninsula, Guatemala, and Belize ..... *B. pliabilis*
- 11. Plants profusely branched; leaves in terminal rosettes relatively sparse; plants growing at >100 m above sea level; Chiapas, Guatemala, El Salvador, and Honduras ..... *B. goldmanii*

**■ ACKNOWLEDGEMENTS**

The first author thanks the Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM for a graduate scholarship. This paper is in fulfillment of the requirements of the Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, for obtaining the degree of Doctor in Philosophy. The first author also thanks CONACyT for its grant support (grants 239791, 132404, 46475) We thank MEXU and the curators of the herbaria that provided loans, in particular María del Rosario García Peña. We thank the Botanical Garden of the Instituto de Biología, UNAM, for access to the living collection, especially Abisai J. García Mendoza. We thank Albino Luna Sánchez for his detailed illustrations and Ricardo A. García Valencia for his great help in the edition of the figures. We thank Laura M. Márquez Valdelamar for her invaluable technical assistance in the molecular lab. We thank Calixto León Gómez for assistance in the anatomy lab. We also thank for their helpful comments and suggestions in the taxonomical section José Luis Villaseñor Ríos, Abisai J. García Mendoza, Alfonso O. Delgado Salinas, and Fernando Chiang Cabrera. Special thanks to Rosalinda Medina Lemos, Silvia H. Salas Morales, Juan Carlos Montero, Laura Trejo Hernández, Angélica Cervantes Alcayde, and Sergio Reynaud for their help collecting field material.

## ■ LITERATURE CITED

- APG II 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APGII. *Bot. J. Linn. Soc.* 141: 399–436. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1095-8339.2003.t01-1-00158.x>
- Baker, J.G. 1872. On *Dasyliirion* and *Beaucarnea*. *J. Bot.* 1: 296–299; 323–329.
- Baker, J.G. 1881. A synopsis of Aloinea and Yuccoideae. *J. Linn. Soc., Bot.* 18: 233–237.
- Bogler, J.D. 1998a. Three new species of *Dasyliirion* (Nolinaceae) from Mexico and a clarification of the *D. longissimum* complex. *Brittonia* 50: 71–86. <http://dx.doi.org/10.2307/2807720>
- Bogler, J.D. 1998b. Nolinaceae. Pp. 392–397 in: Kubitzki, K. (ed.), *The families and genera of vascular plants*, vol. 3. Berlin: Springer.
- Bogler, J.D. & Simpson, B.B. 1995. A chloroplast DNA study of the Agavaceae. *Syst. Bot.* 20: 191–205. <http://dx.doi.org/10.2307/2419449>
- Bogler, J.D. & Simpson, B.B. 1996. Phylogeny of Agavaceae based on ITS rDNA sequence variation. *Amer. J. Bot.* 83: 1225–1235. <http://dx.doi.org/10.2307/2446206>
- Bogler, J.D., Neff, J.L. & Simpson, B.B. 1995. Multiple origins of the yucca-yucca moth association. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 92: 6864–6867. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.92.15.6864>
- Cardel, Y., Rico-Gray, V., García-Franco, J.G. & Thien, L.B. 1997. Ecological status of *Beaucarnea gracilis*, an endemic species of the semiarid Tehuacán Valley, México. *Conservation Biol.* 11: 367–374. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1523-1739.1997.95322.x>
- Chase, M.W., Soltis, D.E., Olmstead, R.G., Morgan, D., Les, D.H., Mishler, B.D., Duvall, M.R., Price, R.A., Hills, H.G., Qiu, Y.L., Kron, K.A., Rettig, J.H., Conti, E., Palmer, J.D., Manhart, J.R., Sytsma, K.J., Michaels, H.J., Kress, W.J., Karol, K.G., Clark, W.D., Hedren, M., Gaut, B.S., Jansen, R.K., Kim, K.J., Wimpee, C.F., Smith, J.F., Furnier, G.R., Strauss, S.H., Xiang, Q.Y., Plunkett, G.M., Soltis, P.S., Swensen, S.M., Williams, S.E., Gadek, P.A., Quinn, C.J., Eguiarte, L.E., Golenberg, E., Gerald, H.L., Jr., Graham, S.W., Barrett, S.C.H., Dayanandan, S. & Albert, V.A. 1993. Phylogenetics of seed plants: An analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 528–548, 550–580. <http://dx.doi.org/10.2307/2399846>
- Chase, M.W., Duvall, M.R., Hills, H.G., Conran, J.G., Cox, A.V., Eguiarte, L.E., Hartwell, J., Fay, M.F., Caddick, L.R., Cameron, K.M. & Hoot, S. 1995. Molecular systematics of Liliaceae. Pp. 109–137 in: Rudall, P.J., Cribb, P.J., Cutler, D.F. & Humphries, C.J. (eds.), *Monocotyledons: Systematics and evolution*. London: Royal Botanic Gardens, Kew.
- Chase, M.W., Soltis, D.E., Soltis, P.S., Rudall, P.J., Fay, M.F., Hahn, W.H., Sullivan, S., Joseph, J., Molvray, M., Kores, P.J., Givinish, T.J., Sytsma, K.J. & Pires, C. 2000. Higher-level systematics of the monocotyledons: An assessment of current knowledge and a new classification. Pp. 3–16 in: Wilson, K.L. & Morrison, D.A. (eds.), *Monocots: Systematics and evolution*, vol. 2. Melbourne: CSIRO.
- Chase, M.W., Reveal, J.L. & Fay, M.F. 2009. A subfamilial classification for the expanded asparagalean families Amaryllidaceae, Asparagaceae and Xanthorrhoeaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 161: 132–136. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00999.x>
- Douzery, E.J.P., Pridgeon, A.M., Kores, P., Linder, H.P., Kurzweil, H. & Chase, M.W. 1999. Molecular phylogenetics of Disaceae (Orchidaceae): A contribution from nuclear ribosomal ITS sequences. *Amer. J. Bot.* 86: 887–899. <http://dx.doi.org/10.2307/2656709>
- Duvall, M.R., Clegg, M.T., Chase, M.W., Clark, W.D., Kress, W.J., Hills, H.G., Eguiarte, L.E., Smith, J.F., Gaut, B.S., Zimmer, E.A. & Learn, G.H., Jr. 1993. Phylogenetic hypothesis for the monocotyledons constructed from *rbcL* gene sequence. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 607–619. <http://dx.doi.org/10.2307/2399849>
- Eguiarte, L.E. 1995. Hutchinson (Agavales) vs. Huber y Dalhgren (Asparagales): Análisis moleculares sobre la filogenia y evolución de la familia Agavaceae sensu Hutchinson dentro de las monocotiledóneas. *Bol. Soc. Bot. México* 56: 45–56.
- Eguiarte, L.E., Duvall, M.R., Learn, G.H., Jr. & Clegg, M.T. 1994. The systematic status of the Agavaceae and Nolinaceae and related Asparagales in the monocotyledons: An analysis based on the *rbcL* gene sequence. *Bol. Soc. Bot. México* 54: 35–56.
- Espejo, S.A. & López-Ferrari, A.R. 2008. Monocotiledóneas. CD 1 of: Ocegueda, S. & Llorente-Bousquets, J. (eds.), *Catálogo taxonómico de especies de México, en capital natural de México*, vol. 1, *Conocimiento actual de la biodiversidad*. México: Conabio.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783–791. <http://dx.doi.org/10.2307/2408678>
- Fournier, E. 1872. Nouvelles. *Bull. Soc. Bot. France* 18(Revue Bibliographique): 40–48.
- Guillot O., D. 2009. *Flora ornamental española: Aspectos históricos y principales especies*. Monografías de la Revista Bouteloua 8. Jaca (Huesca, Spain): Jolube Consultor y Editor Botánico. [e-book (2012): [http://www.floramontiberica.org/Bouteloua/Monografia\\_Bouteloua\\_08.htm](http://www.floramontiberica.org/Bouteloua/Monografia_Bouteloua_08.htm)]
- Hemsley, W.B. 1882–1886. *Biologia Centrali-Americana; or Contributions to the knowledge of the fauna and flora of Mexico and Central America. Botany* (ed. by F.D. Goldman & O. Salvin), vol. 3. London: published for the editors.
- Hernández, S.L. 1992. Una nueva especie de *Beaucarnea* (Nolinaceae). *Acta Bot. Mex.* 18: 25–29.
- Hernández, S.L. 1993a. *Cladistic analysis of the American genera of Asparagales and the systematic study of Beaucarnea (Nolinaceae) and Hemiphyllacus (Hyacinthaceae)*. Dissertation, The University of Texas at Austin, Austin, Texas, U.S.A.
- Hernández, S.L. 1993b. *Beaucarnea* ¿Un género amenazado? *Cact. Suc. Mex.* 38: 11–14.
- Hernández, S.L. 2001. *Beaucarnea sanctomariana* (Nolinaceae), a new micro-endemic species of ponytail palm from the Isthmus of Tehuantepec, Oaxaca, Mexico. *Novon* 11: 50–53. <http://dx.doi.org/10.2307/3393207>
- Hernández, S.L. & Zamudio, S. 2003. Two new remarkable Nolinaceae from central Mexico. *Brittonia* 55: 226–232. [http://dx.doi.org/10.1663/0007-196X\(2003\)055\[0226:TNRNFC\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1663/0007-196X(2003)055[0226:TNRNFC]2.0.CO;2)
- Hernández-Sandoval, L., Osorio, M.L., Orellana, R., Martínez, M., Pérez, M.A., Contreras, A., Malda, G., Espadas, C., Almanza, K.E., Castillo, H.A. & Félix, A. 2012. *Manejo y conservación de las especies con valor comercial de Pata de Elefante (Beaucarnea)*. México: Universidad Autónoma de Querétaro.
- Hilu, K.W., Borsch, T., Muller, K., Soltis, D.E., Soltis, P.S., Savolainen, V., Chase, M.W., Powell, M.P., Alice, L.A., Evans, R., Sauquet, H., Neinhuis, C., Slotta, T.A.B., Rohwer, J.G., Campbell, C.S. & Chatrou, L.W. 2003. Angiosperm phylogeny based on *matK* sequence information. *Amer. J. Bot.* 90: 1758–1776. <http://dx.doi.org/10.3732/ajb.90.12.1758>
- Hooker, W. J. 1859. *Dasyliirium hartwegianum*. Hartweg's *Dasyliirion*. *Bot. Mag.* 85: t. 5099.
- Kim, J.H., Kim, D.K., Forest, F., Fay, M.F. & Chase, M.W. 2010. Molecular phylogenetics of Rusaceae sensu lato and related families (Asparagales) based on plastid and nuclear DNA sequences. *Ann. Bot. (Oxford)* 106: 775–790. <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcql67>
- Lemaire, C. 1861. Genre nouveau de la famille des Asparagacées: *Beaucarnea* (Dasyliiriaceae Nob.). *Ill. Hort.* 8: Misc. 57–62.
- Lott, E.J. & García-Mendoza, A. 1994. *Beaucarnea*. Pp. 35–36 in: Davidse, G., Sousa, S.M. & Chater, A.O. (eds.), *Flora Mesoamericana*, vol. 6. México: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Maddison, W.P. & Maddison, D.R. 2011. Mesquite: A modular system for evolutionary analysis, version 2.75. <http://mesquiteproject.org>
- McNeill, J., Barrie, F.R., Buck, W.R., Demoulin, V., Greuter, D.L., Hawksworth, D.L., Herendeen, P.S., Knapp, S., Marhold,



- K., Prado, J., Proud'Homme van Reine, W.F., Smith, J.F. & Wiersema, J.H. (eds.)** 2012. *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code)*. Regnum Vegetabile 154. Königstein: Koeltz Scientific Books.  
http://www.iapt-taxon.org/nomen/main.php
- Miller, M.A., Pfeiffer, W. & Schwartz, T.** 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. In: *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*, 14 Nov 2010, New Orleans. [Piscataway]: IEEE.  
http://dx.doi.org/10.1109/GCE.2010.5676129
- Neubig, K.M., Whitten, W.M. & Carlswald, B.S.** 2009. Phylogenetic utility of *ycf1* in orchids: A plastid gene more variable than *matK*. *Pl. Syst. Evol.* 277: 75–84. http://dx.doi.org/10.1007/s00606-008-0105-0
- Patterson, C.** 1982. Morphological characters and homology. Pp. 21–74 in: Joysey, K.A. & Friday, A.E. (eds.), *Problems of phylogenetic reconstruction*. London: Academic Press.
- Posada, D.** 2008. jModelTest: Phylogenetic model averaging. *Molec. Biol. Evol.* 25: 1253–1256. http://dx.doi.org/10.1093/molbev/msn083
- Rambaut, A.** 2002. SE-AL: Sequence alignment editor, version 2.0a11. http://tree.bio.ed.ac.uk/software/seal
- Rambaut, A. & Drummond, A.J.** 2009. Tracer, version 1.5. http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer
- Raubeson, L.A. & Jansen, R.K.** 2005. Chloroplast genomes of plants. Pp. 45–68 in: Henry, R.J. (ed.), *Plant diversity and evolution: Genotypic and phenotypic variation in higher plants*. Cambridge: CABI Publishing.
- Rivera-Lugo, M. & Solano, E.** 2012. *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*, fasc. 99, *Nolinaceae Nakai*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.  
http://www.ibiologia.unam.mx/barra/publicaciones/floras\_tehuacan/F99\_Noli\_p26.pdf
- Ronquist, F. & Huelsenbeck, J.P.** 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572–1574. http://dx.doi.org/10.1093/bioinformatics/btg180
- Rose, J.N.** 1906. Studies of Mexican and Central American plants – No. 5a. *Contr. U. S. Natl. Herb.* 10(3): 87–92.
- Rudall, P.J., Conran, J.G. & Chase, M.W.** 2000. Systematics of Ruscaceae/Convallariaceae: A combined morphological and molecular investigation. *Bot. J. Linn. Soc.* 134: 73–92.  
http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8339.2000.tb02346.x
- Seberg, O., Petersen, G., Davis, J.I., Pires, J.C., Stevenson, D.W., Chase, M.W., Fay, M.F., Devey, D.S., Jorgensen, T., Sytsma, K.J. & Pillon, Y.** 2012. Phylogeny of the Asparagales based on three plastid and two mitochondrial genes. *Amer. J. Bot.* 99: 875–889. http://dx.doi.org/10.3732/ajb.1100468
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales)** 2010. *Norma oficial mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010: Protección ambiental de especies nativas de México de flora y fauna silvestres; Categoría de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo*. http://biblioteca.semarnat.gob.mx/janium/Documentos/Ciga/agenda/DOFsr/DO2454.pdf
- Swofford, D.L.** 2002. PAUP\*: Phylogenetic analysis using parsimony (\*and other methods), version 4. Sunderland, Massachusetts: Sinauer.
- Taberlet, P., Gielly, L., Pautou, G. & Bouvet, J.** 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Pl. Molec. Biol.* 17: 1105–1109.  
http://dx.doi.org/10.1007/BF00037152
- Trelease, W.** 1911. The desert group Nolinaceae. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 50: 404–443
- Watson, S.** 1879. XV Contributions to American Botany Revision of the North American Liliaceae. *Proc. Amer. Acad. Arts* 14: 213–303. http://dx.doi.org/10.2307/25138538
- Yamashita, J. & Tamura, M.N.** 2000. Phylogenetic analyses and chromosome evolution in Convallariaceae (Ruscaceae sensu lato), with some taxonomic treatments. *J. Pl. Res.* 117: 363–370.  
http://dx.doi.org/10.1007/s10265-004-0169-z

**Appendix 1.** List of taxa, localities (G, Guatemala; M, Mexico; U, United States of America), vouchers (all vouchers are deposited in MEXU) and GenBank accession numbers of the species sampled for this study. \* indicates cultivated plants at the Botanical Garden, Instituto de Biología, UNAM; ‡ indicates herbarium specimens (MEXU).

Taxon, locality (country: state, municipality or district), voucher, ITS, *trnL-F*, *ycf1*

*Beaucarnea compacta* L.Hern. & Zamudio, M: Guanajuato, Xichú, *Rojas 31*, KC798443, KJ196034, KJ195992; *Beaucarnea compacta* L.Hern. & Zamudio, M: Guanajuato, Xichú, *Rojas 32*, KC798444, KJ196035, KJ195993; *Beaucarnea compacta* L.Hern. & Zamudio, M: Guanajuato, Xichú, *Rojas 33*, KC798445, KJ196036, KJ195994; *Beaucarnea goldmanii* Rose, M: Chiapas, Comitán de Dg., *Olson 1103*, KC798461, KJ196052, KJ196010; *Beaucarnea goldmanii* Rose, M: Chiapas, Comitán de Dg., *Olson 1104*, KC798462, KJ196053, KJ196011; *Beaucarnea goldmanii* Rose, G: Jalapa, Volcán Jumay, *Montero-Castro 1004*, KC798463, KJ196054, KJ196012; *Beaucarnea gracilis* Lem., M: Puebla, Tehuacán, *Rojas 9*, KC798439, KJ196030, KJ195988; *Beaucarnea gracilis* Lem., M: Puebla, Zapotitlán, *Rojas 11*, KC798440, KJ196031, KJ195989; *Beaucarnea gracilis* Lem., M: Oaxaca, Huajuapán, *Rojas 18*, KC798442, KJ196033, KJ195991; *Beaucarnea gracilis* Lem., M: Oaxaca, Cuicatlán, *Rojas 25*, KC798441, KJ196032, KJ195990; *Beaucarnea guatemalensis* Rose, G: Cobán, Chicoyó, *Montero-Castro 1033*, KC798464, KJ196052, KJ196013; *Beaucarnea hiriartiae* L.Hern., M: Guerrero, Eduardo Neri, *Medina-Lemos E424*, KC798457, KJ196048, KJ196006; *Beaucarnea hiriartiae* L.Hern., M: Guerrero, Eduardo Neri, *Medina-Lemos E425*, KC798458, KJ196049, KJ196007; *Beaucarnea pliabilis* (Baker) Rose, M: Quintana Roo, Tulum, *Cervantes 44*, KC798465, KJ196056, KJ196014; *Beaucarnea purpusii* Rose, M: Puebla, Zapotitlán, *Rojas 14*, KC798459, KJ196050, KJ196008; *Beaucarnea purpusii* Rose, M: Oaxaca, Santiago Chazumba, *Rojas 38*, KC798460, KJ196051, KJ196009; *Beaucarnea recurvata* Lem., M: Tamaulipas, Antigua Morelos, *Rojas 28*, KC798436, KJ196027, KJ195985; *Beaucarnea sanctomariana* L.Hern., M: Oaxaca, Sta. María Chimalapa, *Salas SS7276*, KC798438, KJ196029, KJ195987; *Beaucarnea stricta* Lem., M: Oaxaca, Cuicatlán, *Rojas 21*, KC798452, KJ196043, KJ196001; *Beaucarnea stricta* Lem., M: Oaxaca, Cuicatlán, *Rojas 22*, KC798453, KJ196044, KJ196002; *Beaucarnea stricta* Lem., M: Oaxaca, Cuicatlán, *Rojas 23*, KC798454, KJ196045, KJ196003; *Beaucarnea sp1*, M: Oaxaca, Juchitán, *Olson 1124*, KC798437, KJ196028, KJ195986; *Beaucarnea sp2*, M: Puebla, Acatlán, *Olson s.n.*, KC798456, KJ196047, KJ196005; *Beaucarnea sp2*, M: Puebla, Acatlán, *Rojas 37*, KC798455, KJ196046, KJ196004; *Calibanus glassianus* L.Hern. & Zamudio, M: Guanajuato, Xichú, *Rojas 34*, KC798446, KJ196037, KJ195995; *Calibanus glassianus* L.Hern. & Zamudio, M: Guanajuato, Xichú, *Rojas 35*, KC798447, KJ196038, KJ195996; *Calibanus glassianus* L.Hern. & Zamudio, M: Guanajuato, Xichú, *Rojas 36*, KC798448, KJ196039, KJ195997; *Calibanus hookeri* (Rose) Trel., M: Guanajuato, San Luis de la Paz, *Rojas 27*, KC798449, KJ196040, KJ195998; *Calibanus hookeri* (Rose) Trel., M: San Luis Potosí, *García-Mendoza 7836*, KC798450, KJ196041, KJ195999; *Calibanus hookeri* (Rose) Trel., M: Hidalgo, Zimapán, *García-Mendoza 7838*, KC798451, KJ196042, KJ196000; *Dasyllirion acrotichum* (Schiede) Zucc., M: Hidalgo, Ixmiquilpan, *García-Mendoza 7862*, KC798466, KJ196057, KJ196015; *Dasyllirion berlandieri* S.Watson, M: San Luis Potosí, *García-Mendoza 5917*, KC798467, KJ196058, KJ196016; *Dasyllirion longissimum* Lem., M: Tamaulipas, *Rojas s.n.*, KC798469, KJ196060, KJ196018; ‡*Dasyllirion glaucophyllum* Hook., M: Hidalgo, Metztlán, *García-Mendoza 7226*, KC798470, KJ196061, KJ196019; *Dasyllirion serratifolium* (Kraw. ex Schult.f) Zucc., M: Oaxaca, Huajuapán, *García-Mendoza 5816*, KC798468, KJ196059, KJ196017; ‡*Nolina cespitifera* Trel., M: Coahuila, Saltillo, *Hernández 2344*, KC798472, KJ196063, KJ196021; *Nolina durangensis* Trel., M: Durango, Canatlán, *García-Mendoza 5970*, KC798473, KJ196064, KJ196022; ‡*Nolina juncea* (Zucc.) J.F.MacBr., M: Durango, Nuevo Ideal, *López 107*, KC798474, KJ196065, KJ196023; ‡*Nolina lindheimeriana* (Scheele) S.Watson, U: Texas, Lampasas, *Webster 33296*, KC798475, KJ196066, KJ196024; ‡*Nolina longifolia* (Kraw. ex Schult.f) Hemsl., M: Puebla, Lafragua, *Galván 1150*, KC798476, KJ196067, KJ196025; *Nolina parviflora* (Kunth) Hemsl., M: Oaxaca, Huajuapán, *García-Mendoza 7563*, KC798471, KJ196062, KJ196020; ‡*Ophiopogon planiscapus* Nakai, Japan, *Saiki 4452*, KC798477, KJ196068, KJ196026

**Appendix 2.** Specimens examined for morphology.

*Beaucarnea compacta* L.Hern. & Zamudio. MEXICO. Guanajuato: *Hernández 4600* (MEXU); *Zamudio 10465* (MEXU); *Zamudio 10469* (MEXU); *Zamudio 10787* (MEXU); *Zamudio 10791* (MEXU); *Zamudio 10792* (MEXU). *Beaucarnea goldmanii* Rose EL SALVADOR. *Reyna 1498* (F, NY), *Reyna 1500* (F, NY). GUATEMALA. Chiquimula: *Herández 1397H* (MEXU, F, NY, MO, US, MICH); *Steyermark 44117* (US, CHIC, F); Huehuetenango: *Maarten 5544* (MO); *Seyermark 51396* (F). MEXICO. Chiapas: *Breedlove 9043* (MEXU, CHIC); *Breedlove 28171* (MEXU, NY, MO, F, MICH); *Breedlove 39945* (MEXU, MICH); *Breedlove 40635* (MEXU, MO, NY); *Breedlove 47598* (NY); *Goldman 887* (MO); *Hernández 2431* (MEXU); *Hernández 2434* (MEXU); *Hernández 2563* (MEXU); *Martínez 20236* (MEXU); *Martínez 20237* (MEXU); *Martínez 22062* (MEXU); *Martínez 22391* (MEXU); *Matuda 1011* (MEXU, MO); *Miranda 7092* (MEXU, US); *Miranda 7660* (MEXU); *Miranda 7667* (MEXU); *Miranda 7715* (MEXU, US); *Téllez 6682* (MEXU, MO); *Zamudio 10* (MEXU). *Beaucarnea gracilis* Lem. MEXICO. Oaxaca: *Calzada 23193* (MEXU); *Castellanos 2457* (MEXU); *García-Mendoza 6593* (MEXU); *Martínez 33427* (MEXU). Puebla: *Calzada 22896* (MEXU); *Conzatti s.n.* (MEXU); *Gallardo 50* (MEXU); *García-Mendoza 2277* (NY, MEXU); *García-Mendoza 2278* (NY, MEXU); *Henrickson 2128* (MICH); *Hernández 2138* (MEXU); *Hernández 2140* (MEXU); *Hernández 2355* (MEXU); *Hernández 2368* (MEXU); *Hernández 2370* (MEXU); *Hernández 2510* (MEXU); *Hernández 2511* (MEXU); *Leuengerger 2558* (MEXU); *Martínez 21687* (MEXU); *Matuda 32292* (MEXU); *Mc Dougal 30, 51* (NY); *Mc Dougal 57* (NY); *Nolazco 4946* (MEXU); *O'Kane 3410* (MO); *Penell 196* (MEXU, NY); *Pringle 7017* (MICH); *Purpus 5860* (US, NY, MO, F, GH); *Reko 4240* (US); *Rose 10157* (MEXU, US); *Rose 11220* (GH, F, MO, NY); *Rzedowsky 19137* (MEXU, MICH, F); *Salinas 6958* (MEXU); *Salinas 7008* (NY); *Smith Jr. 4018* (US, CHIC); *Spetzman 1409* (MEXU); *Stevens 2535* (GH, MICH); *Taylor 25734* (NY); *Trelease s.n.* (MO); *Valiente 360* (MEXU). *Beaucarnea guatemalensis* Rose. GUATEMALA. Baja Verapaz: *Kellerman 4320* (MEXU, MO); *Kellerman 7029* (MEXU, CHIC, US, F). Guatemala: 1939, *Aguiar 401* (F); *Kellerman 6069* (US, F, MICH); *Morales 619* (US). Huhuetenango: *Herández 2545* (MEXU); *Molina 21408* (F); *Steyermark 51200* (US). Jalapa: *Herández 1396G* (MEXU, MO); *Kellerman 7038* (MICH, CHICAGO); *Steyermark 32302* (F). Progreso: *Herández 2546* (MEXU, MO). Sacatepéquez: *Castillo 2773* (NY). San Pedro Pimula: *Herández 1972* (MEXU); *Zacapa: Steyermark 43133* (GH, F). HONDURAS. *Martínez 12921* (MEXU). *Beaucarnea hiriartiae* L.Hern. MEXICO. Oaxaca: *Calzada 18289* (MEXU). Guerrero: *Dunn 20509* (MO, NY); *Gaona 15* (MEXU); *Franco 15* (MEXU); *Hernández 1631, 1632* (MEXU); *Hernández 2143* (MEXU); *Hernández 2463* (MEXU); *Lorea 2932* (MEXU); *Martínez 24088* (MEXU); *Miranda 4313* (MEXU); *Moore 4742* (MICH, GH); *Roe 1925* (NY); *Trejo 1865* (MEXU). *Beaucarnea plibilis* (Baker) Rose. MEXICO. Campeche: *Chavelas ES-341* (MEXU, MICH); *Martínez 27056* (MEXU, NY); *Martínez 30581* (MEXU); *Martínez 30590* (MEXU); *Martínez 30892* (MEXU). Quintana Roo: *Álvarez 10918* (MEXU); *Davidse 20117* (MEXU, MO); *Lundell 7763* (MEXU, MICH); *Orellana 91* (MEXU); *Ramamoorthy 2070* (MEXU); *Téllez 1908* (MEXU). Yucatán: *Estrada E-92* (MEXU); *Estrada 392* (MEXU); *Estrada 394* (MEXU); *Estrada 395* (MEXU); *Estrada 400* (MEXU); *Estrada 401* (MEXU); *Gaumer 23520* (MO, NY, F, GH); *Gaumer 24327* (MO, MICH, F); *Goldman* no number (NY); *Herández 4291* (MEXU); *Herández 4321* (MEXU); *Lundell 7566* (MEXU, CHIC, MICH); *Lundell 8128* (MEXU, GH); *Matuda 37487* (MEXU); *Méndez 248* (MEXU, F, MO); *Miranda 8234* (MEXU); *Orellana 144* (MEXU); *Orellana 336* (MEXU); *Orellana 338* (MEXU); *Orellana 345* (MEXU); *Orellana 346* (MEXU); *Orellana 348* (MEXU); *Quero 2899* (MEXU); *Sisal, Litoral near Sisal, Schott 892* (MO); *Steele 1498* (F, MICH). *Beaucarnea purpusii* Rose. MEXICO. Oaxaca: *Calzada 23865* (MEXU); *García-Mendoza 7385* (MEXU). Puebla: *Chiang F-374* (MEXU); *García-Mendoza 6419* (MEXU); *García-Mendoza 6496* (MEXU); *Medrano F-717* (MEXU); *Ogden 5170* (MEXU, MICH); *Purpus 2397* (NY, MO, GH, F, US, GREY); *Rose 10156* (NY, MEXU); *Valiente 933* (MEXU); *Villaseñor F-3133* (MEXU). *Beaucarnea recurvata* Lem. San Luis Potosí: *Palmer 644* (GH); *Pringle 3108* (MO); *Purpus 5560* (US, GH, F). Tamaulipas: *Dressler 2038* (MEXU, MICH); *Gentry 12267* (MEXU); *González-Medrano 7284* (MEXU); *LeSueur 79* (F); *Lundell 7274* (MICH); *Martínez 3885* (MEXU, F); *Moore 3635* (MICH); *Rzedowsky 10344* (MEXU, MICH); *Rzedowsky 11109* (MEXU, MICH). Veracruz: *Castillo 146* (MEXU, NY); *Castillo 779* (MEXU, F); *Goldman 708* (US); *Hernández 2384* (MEXU); *Herández 4332* (MEXU); *Purpus 7615* (US, GH, MO); *Zola 862* (MEXU, F). *Beaucarnea stricta* Lem. MEXICO. Oaxaca: *Conzatti 1644* (F, US, MEXU); *Cruz-Espinoza 824* (MEXU); *Folsom 11201* (MEXU); *García 215* (MEXU); *García 644* (MEXU); *García-Mendoza 6590* (MEXU); *Hernández 2381* (MEXU); *Maldonado-Ruiz 1* (MEXU); *Maldonado-Ruiz 2* (MEXU); *Medrano F-889, F-890* (MEXU, MO); *Medrano F-1125* (MEXU); *Torres 134* (MEXU); *Torres 11279* (MEXU, MO). *Beaucarnea santomariana* L.Hern. MEXICO. Oaxaca: *Rojas 42* (MEXU); *Rojas 43* (MEXU). *Calibanus glassianus* (L.Hern. & Zamudio) Rojas. MEXICO. Guanajuato: *Hernández 4590* (MEXU); *Hernández 4591* (MEXU); *Pérez 3718* (MEXU); *Pérez 3564* (MEXU); *Pérez 3846* (MEXU, NY); *Zamudio 10780* (MEXU). *Calibanus hookeri* (Lem.) Trel. MEXICO. Guanajuato: *Carranza 5190* (MEXU). Hidalgo: *Purpus 1200, 4775* (MO). Querétaro: *Herández 4615* (MEXU); *Hernández 11160* (MEXU); *Moran 14759* (US); *Zamudio 7394* (MEXU); *Zamudio 7395* (MEXU). San Luis Potosí: *Alvarado s.n.* (MEXU); *Bonfil 1165* (MEXU); *Cabrera 444* (MEXU); *Gómez-Pompa 4893* (MEXU); *Lape 7655* (MEXU); *Martínez 22356* (MEXU); *Medrano s.n.* (MEXU). *Dasyliirion acrotrichum* (Schiede) Zucc. MEXICO. Hidalgo: *García-Mendoza 7862* (MEXU); *Gómez-Pompa 31* (MEXU); *Rzedowski 17010* (MEXU); *Rzedowski 16725* (MEXU). *Dasyliirion berlandieri* S. Watson. MEXICO. Monterrey: *Bogler 607* (MEXU); *Bogler 826* (MEXU). *Dasyliirion leophyllum* Engelm. Ex. Trel. U.S.A.. New Mexico: *Bogler 763* (MEXU); *Bogler 852* (MEXU). *Dasyliirion palmeri* Trel. MEXICO. Tamaulipas: *Briones 2009* (MEXU). *Dasyliirion serratifolium* (Karw. Ex Schult.f.) Zucc. MEXICO. Oaxaca: *García-Mendoza 6916* (MEXU). *Dasyliirion simplex* Trel. MEXICO. Durango: *Bogler 699* (MEXU); *Bogler 886* (MEXU). *Dasyliirion wheeleri* S. Watson ex Rothr. U.S.A.. New Mexico: *Bogler 859, 860* (MEXU); Texas: *Bogler 728* (MEXU); *Bogler 855* (MEXU). *Nolina beldingii* Trel. MEXICO. Baja California: *Gentry 11216* (MEXU); *Moran 7369* (CAS). *Nolina duranguensis* Trel. MEXICO. Durango: *Bogler 888* (MEXU); *García-Mendoza 6913* (MEXU); *Hernández 5585* (MEXU). *Nolina lindheimeriana* (Sheele) S. Watson. U.S.A.. Texas: *Lindheimer 1216* (MO); *Webster 33296* (TEX). *Nolina longifolia* (Karw. ex Schult.f.) Hemsl. MEXICO. Oaxaca: *García-Mendoza 4700* (MEXU); *Salas 6649* (MEXU). Puebla: *Galván 1150* (MEXU). *Nolina microcarpa* S. Watson. MEXICO. Sonora: *Gentry 22924* (MEXU). U.S.A.. Arizona: *Gentry 23684* (MEXU). Texas: *Gentry 9951*. *Nolina parryi* S. Watson. U.S.A.. California: *Gentry 23663* (MEXU). *Nolina parviflora* (Kunth) Hemsl. MEXICO. Hidalgo: *Galván 1350* (MEXU); *García-Mendoza 1424* (MEXU); *Rzedowski 31486* (MEXU). *Nolina texana* S. Watson. U.S.A.. Arizona: *Wentworth 2046* (MEXU). Texas: *Gentry 23193* (MEXU).

**Appendix 53.** Morphological characters and character states.

- (1) **Stem bases:** 0 = absent or slightly swollen; 1 = absent or base cylindrical; 2 = massively swollen.
- (2) **Stem outermost portion:** 0 = covered with visible bark; 1 = covered with persistent leaf bases.
- (3) **Leaf margins:** 0 = serrulate; 1 = spinulose-hooked; 2 = microserrulate; 3 = entire.
- (4) **Leaf apex:** 0 = entire; 1 = often brushlike.
- (5) **Inflorescence:** 0 = open thyrse; 1 = condensed thyrse; 2 = raceme.
- (6) **Perianth segment apices:** 0 = papillate; 1 = crenulate; 2 = entire.
- (7) **Gynoecium fusion:** 0 = semecarpous; 1 = syncarpous.
- (8) **Gynoecium consistency:** 0 = fleshy; 1 = coriaceous.
- (9) **Gynoecium wall:** 0 = granular-walled; 1 = smooth-walled.
- (10) **Styles:** 0 = reduced, cylindrical; 1 = prominent, infundibuliform; 2 = prominent, cylindrical.
- (11) **Stigmas:** 0 = papillate; 1 = apapillate.
- (12) **Ovary:** 0 = trilocular; 1 = unilocular.
- (13) **Pistillode:** 0 = prominent; 1 = inconspicuous to slightly prominent; 2 = absent
- (14) **Fruit locules:** 0 = trilocular, inflated; 1 = unilocular, not inflated.
- (15) **Fruit appendages:** 0 = wingless; 1 = 3-winged.
- (16) **Habitat:** 0 = principally highland tropical to temperate; 1 = principally lowland tropical.

# TAXON

International Journal of Taxonomy, Phylogeny and Evolution

Electronic Supplement to

**Molecular phylogenetics and morphology of  
*Beaucarnea* (Ruscaceae) as distinct from *Nolina*,  
and the submersion of *Calibanus* into *Beaucarnea***

**Vanessa Rojas-Piña, Mark E. Olson, Leonardo O. Alvarado-Cárdenas  
& Luis E. Eguiarte**

***Taxon* 63: 1193–1211**

**Table S1.** Nucleotide divergence between pairs of sequences per partition and in combination. Range of nucleotide distances given as percentages (%). Pairs of species with the highest nucleotide distances, and pairs of species with no nucleotide divergence are shown.

	Nucleotide distances (%) and pairs of species with the highest values			
	ITS	<i>trnLF</i>	<i>ycf1</i>	Concatenated
Ingroup + outgroup	7.8–13.4 <i>D. serratifolium</i> & <i>O. planiscapus</i>	0.60–1.32 <i>B. sp2</i> & <i>O. planiscapus</i>	0.3–1.0 <i>B. hiriartiae</i> & <i>N. parviflora</i>	2.6–3.9 <i>B. hiriartiae</i> & <i>O. planiscapus</i>
Ingroup	0.0–9.6 <i>N. juncea</i> & <i>D. serratifolium</i>	0.00–0.70 <i>C. hookeri</i> & <i>D. longissimum</i>	0.0–1.0 <i>B. hiriartiae</i> & <i>N. parviflora</i>	0–2.8 <i>B. guatemalensis</i> & <i>N. duranguensis</i>
<i>Beaucarnea</i> & <i>Calibanus</i>	0.0–4.5 <i>B. pliabilis</i> & <i>C. hookeri</i>	0.00–0.61 <i>B. sp2</i> & <i>C. hookeri</i>	0.0–0.8 <i>B. goldmanii</i> & <i>C. glassianus</i>	0.0–1.8 <i>B. guatemalensis</i> & <i>C. hookeri</i>
<i>Beaucarnea</i> & <i>Nolina</i>	6.0–8.8 <i>B. pliabilis</i> & <i>N. juncea</i>	0.01–0.71 <i>B. sp2</i> & <i>N. duranguensis</i>	0.0–1.0 <i>B. hiriartiae</i> & <i>N. parviflora</i>	1.9–2.8 <i>B. guatemalensis</i> & <i>N. duranguensis</i>
<i>Beaucarnea</i> & <i>Dasyllirion</i>	6.2–8.8 <i>B. pliabilis</i> & <i>D. serratifolium</i>	0.01–0.72 <i>B. sp2</i> & <i>D. berlandieri</i>	0.2–0.6 <i>B. hiriartiae</i> & <i>D. glaucophyllum</i>	2.1–2.6 <i>B. guatemalensis</i> & <i>D. berlandieri</i>
Nucleotide distances = 0%	<i>B. pliabilis</i> & <i>B. guatemalensis</i> <i>B. sanctomariana</i> & <i>B. sp1</i> <i>B. compacta</i> & <i>C. glassianus</i>	<i>B. pliabilis</i> & <i>B. guatemalensis</i> <i>B. sanctomariana</i> & <i>B. sp1</i> <i>B. compacta</i> & <i>C. glassianus</i> <i>B. recurvata</i> & <i>B. sanctomariana</i> <i>B. recurvata</i> & <i>B. sp1</i>	<i>B. pliabilis</i> & <i>B. guatemalensis</i> <i>B. sanctomariana</i> & <i>B. sp1</i> <i>B. compacta</i> & <i>C. glassianus</i> <i>B. recurvata</i> & <i>B. sanctomariana</i> <i>B. recurvata</i> & <i>B. sp1</i>	<i>B. pliabilis</i> & <i>B. guatemalensis</i> <i>B. sanctomariana</i> & <i>B. sp1</i> <i>B. compacta</i> & <i>C. glassianus</i>

*B.*, *Beaucarnea*; *C.*, *Calibanus*; *D.*, *Dasyllirion*; *N.*, *Nolina*

**Table S2.** Support values for clades indicated in the text and figures. Maximum parsimony and maximum likelihood support values are bootstrap, and Bayesian inference support values are posterior probabilities.

Clade	Nuclear ITS			Plastid <i>trnLF/ycf1</i>			Concatenated ITS- <i>trnLF-ycf1</i>		
	Parsimony	Likelihood	Bayesian inference	Parsimony	Likelihood	Bayesian inference	Parsimony	Likelihood	Bayesian inference
Recurvata clade	87	97	1.00	65/-	73/-	0.99/-	95	99	1.00
Gracilis clade	63	87	0.87	-/-	50/-	-/-	64	88	0.92
Calibanus clade	96	99	1.00	65b/63 <sup>b</sup>	62 <sup>b</sup> /69 <sup>b</sup>	0.99/0.99	95	98	1.00
Purpusii clade	98 <sup>a</sup>	100 <sup>a</sup>	1.00 <sup>a</sup>	62/-	76/-	1.0/-	78	85	1.00
Stricta clade	84	87	1.00	-/-	-/-	-/-	80	92	0.98
Southern clade	100	100	1.00	-/64	68 <sup>c</sup> /100	0.72 <sup>c</sup> /0.99	100	100	1.00
<i>Dasyllirion</i> clade	100	100	1.00	56/-	71/-	1.0/-	100	100	1.00
<i>Nolina</i> clade	88	67	0.97	-/-	-/-	-/0.75 <sup>d</sup>	94	86	1.00

<sup>a</sup> Without *Beaucarnea* sp2 (Olson s.n.; Rojas 37)

<sup>b</sup> Without *Calibanus hookerii* (Rojas 27; García-Mendoza 7836)

<sup>c</sup> Without *Beaucarnea goldmanii* (Montero-Castro 1004)

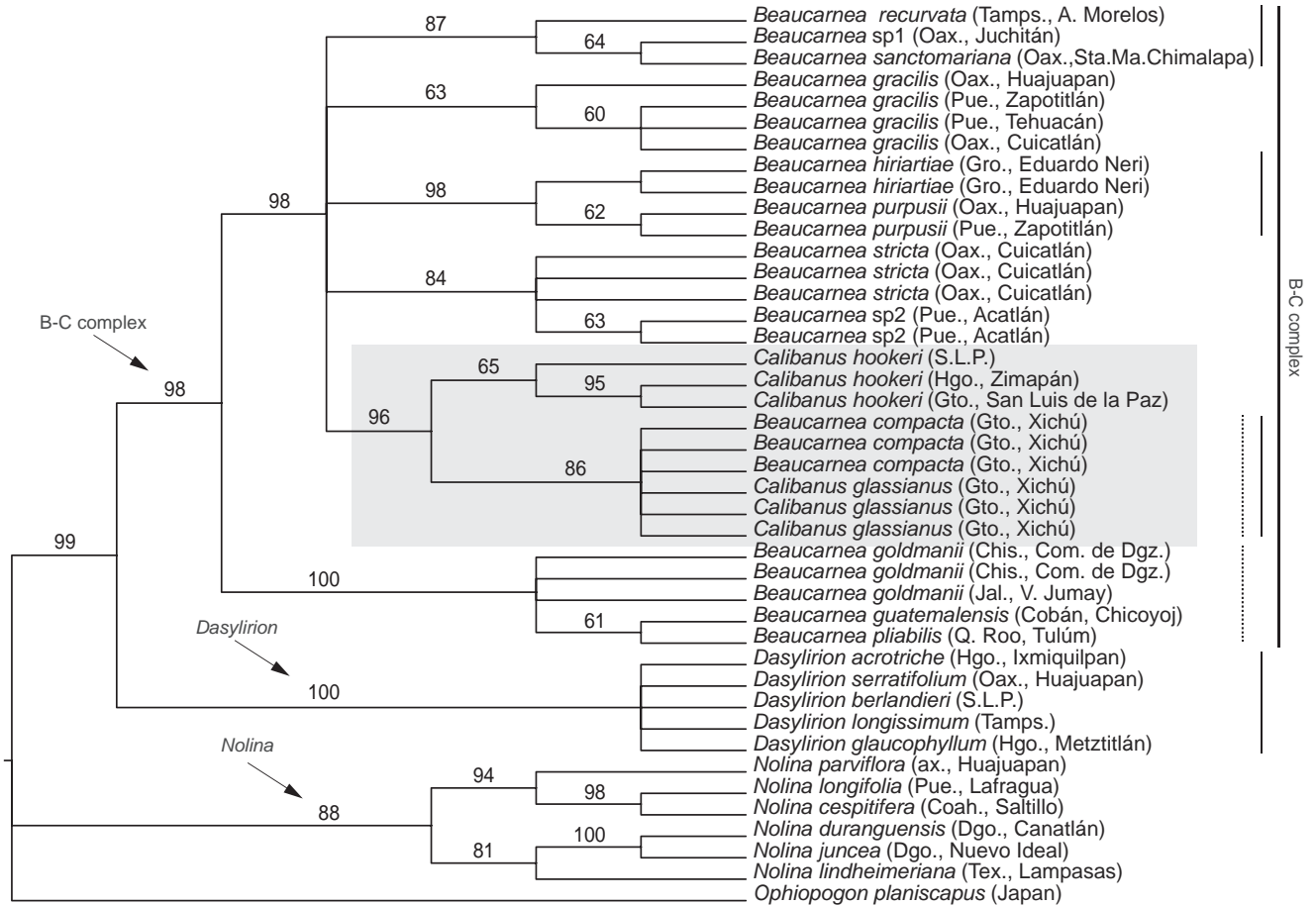
<sup>d</sup> Without *Nolina duranguensis* (García-Mendoza 5970)



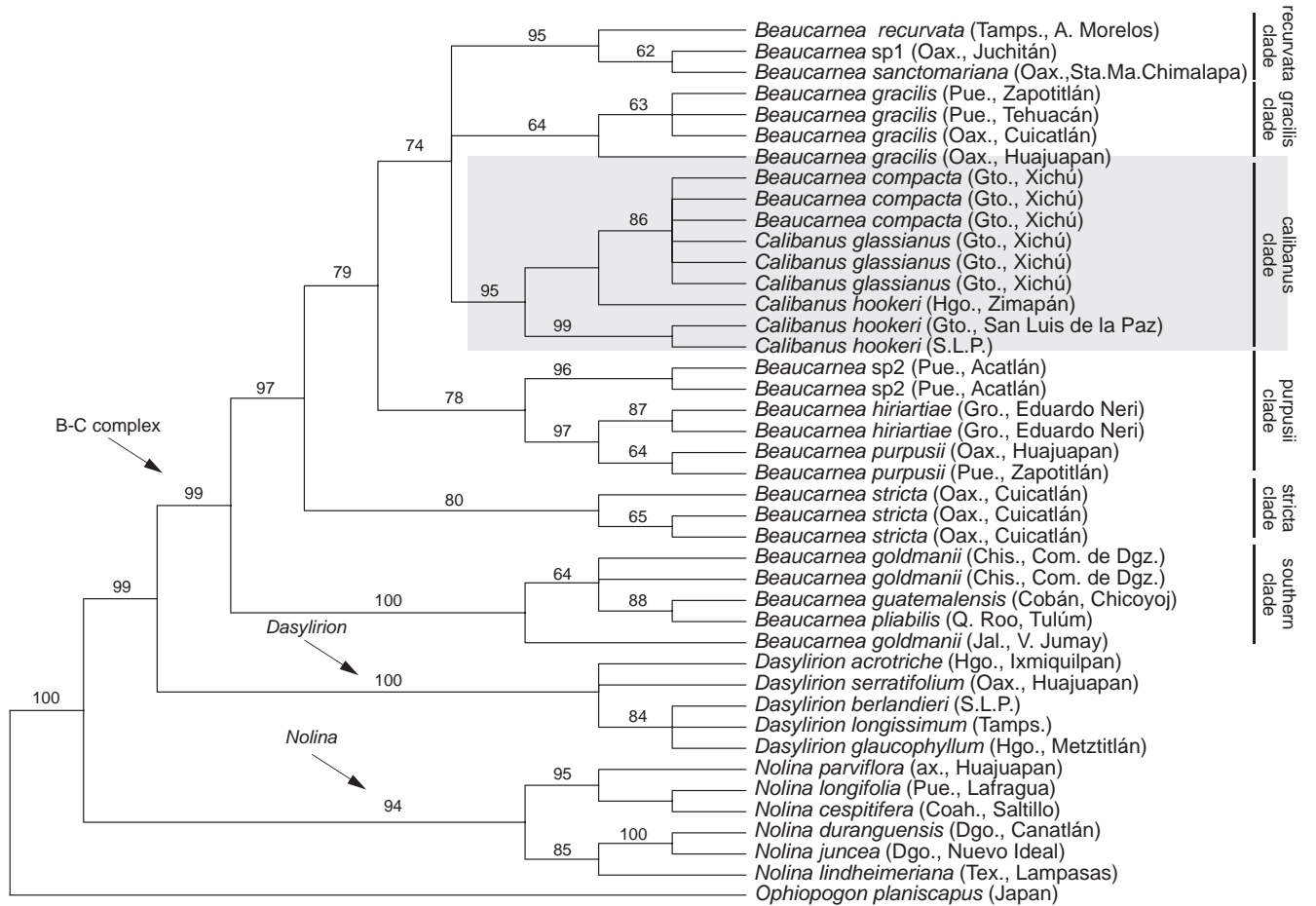
**Table S3.** Morphological matrix used in this study. Characters and character states as in Appendix 3.

	Characters															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>B. compacta</i> (Rojas 31)	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>B. compacta</i> (Rojas 32)	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>B. compacta</i> (Rojas 33)	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>B. gracilis</i> (Rojas 9)	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>B. gracilis</i> (Rojas 11)	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>B. gracilis</i> (Rojas 18)	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>B. gracilis</i> (Rojas 25)	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>B. hiriartiae</i> (Medina-Lemos E424)	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>B. hiriartiae</i> (Medina-Lemos E425)	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>B. guatemalensis</i> (Montero-Castro 1033)	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1
<i>B. purpusii</i> (Rojas 14)	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>B. purpusii</i> (Rojas 38)	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>B. sanctomariana</i>	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>B. stricta</i> (Rojas 21)	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>B. stricta</i> (Rojas 22)	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>B. stricta</i> (Rojas 23)	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>B. sp2</i> (Rojas 37)	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	?	1	1	1
<i>B. sp2</i> (Olson s.n.)	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	?	1	1	1
<i>B. recurvata</i> (Rojas 28)	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>B. sp1</i> (Olson 1124)	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	?	1	1	1
<i>B. pliabilis</i> (Cervantes 44)	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1
<i>B. goldmanii</i> (Olson 1103)	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1
<i>B. goldmanii</i> (Olson 1104)	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1
<i>B. goldmanii</i> (Montero-Castro 1004)	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1
<i>C. hookeri</i> (García-Mendoza 7836)	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1
<i>C. hookeri</i> (García-Mendoza 7838)	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1
<i>C. hookeri</i> (Rojas 27)	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1
<i>C. glassianus</i> (Rojas 34)	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1
<i>C. glassianus</i> (Rojas 35)	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1
<i>C. glassianus</i> (Rojas 36)	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1
<i>N. cespitifera</i> (Hernández 2344)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>N. longifolia</i> (Galván 1150)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>N. parviflora</i> (García-Mendoza 7563)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>N. duranguensis</i> (García-Mendoza 7570)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>N. juncea</i> (López 107)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>N. lindheimeriana</i> (Webster 33296)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>D. glaucophyllum</i> (García-Mendoza 7226)	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>D. acrotrichum</i> (García-Mendoza 7862)	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>D. berlandieri</i> (García-Mendoza 5917)	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>D. serratifolium</i> (García-Mendoza 5816)	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>D. longissimum</i> (Rojas s.n.)	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>O. planiscapus</i> (Saiki 4452)	0	0	3	0	2	2	1	0	1	2	1	0	2	?	0	0

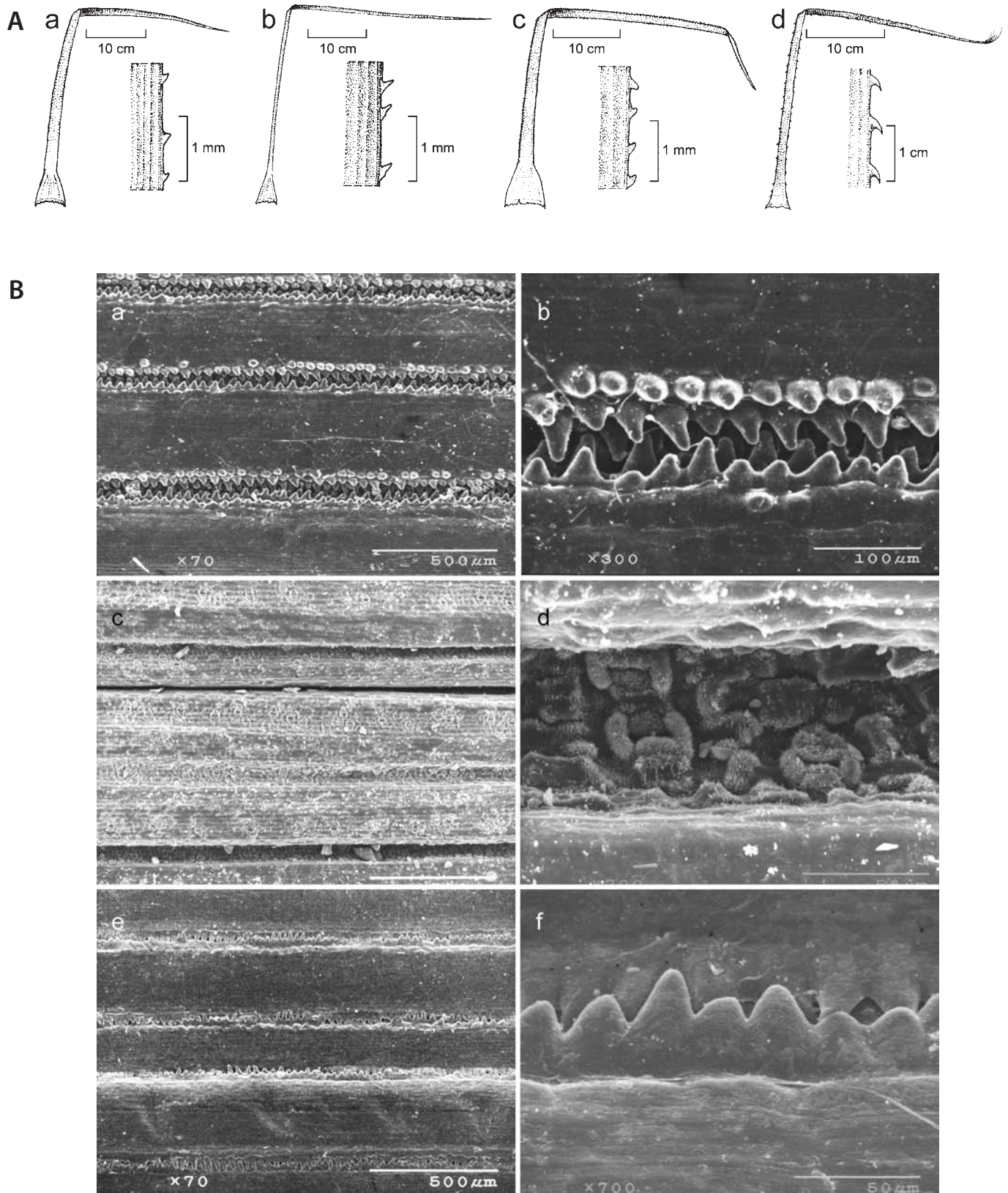
*B.*, *Beaucarnea*; *C.*, *Calibanus*; *D.*, *Dasyllirion*; *N.*, *Nolina*; *O.*, *Ophiopogon*. Collection numbers in parentheses.



**Fig. S1.** Maximum parsimony strict consensus tree derived from the nuclear (ITS) gene analysis showing high support values for the paraphyly (highlighted by gray rectangle) of *Beaucarnea* and *Calibanus* (B-C complex), and the monophyly of *Dasylyrion* and *Nolina*. Dotted lines highlight species associations recovered with the *ycfI* plastid analysis. Unlabeled solid lines highlight species associations recovered with the *trnL-F* plastid analysis. Country is given in parentheses (G, Guatemala; M, Mexico; U, United States of America), state, and locality of each sample used. Bootstrap values  $\geq 60\%$  are shown above the branches.



**Fig. S2.** Maximum parsimony strict consensus tree derived from the concatenated datasets (ITS-*trnL*-*ycf1*) analysis showing high support values for the paraphyly (highlighted by gray rectangle) of *Beaucarnea* and *Calibanus* (B-C complex), and the monophyly of *Dasyllirion*, and *Nolina*. Abbreviations as for Fig. S1.



**Fig. 53.** Representative leaves of *Beaucarnea*, *Calibanus*, *Nolina* and *Dasylirion*. **A**, illustrations of the leaf morphology with a detail of the leaf margin in **a**, *Beaucarnea*, **b**, *Calibanus*, **c**, *Nolina*, and **d**, *Dasylirion*. **B**, scanning electron microscope images of the leaf grooves in **a–b**, *B. stricta*, **c–d**, *B. goldmanii*, and **e–f**, *C. hookeri*. Note the distinctive papillae in the leaf grooves of *B. stricta* and *C. hookeri*, and the lack thereof in the leaf grooves of *B. goldmanii*.

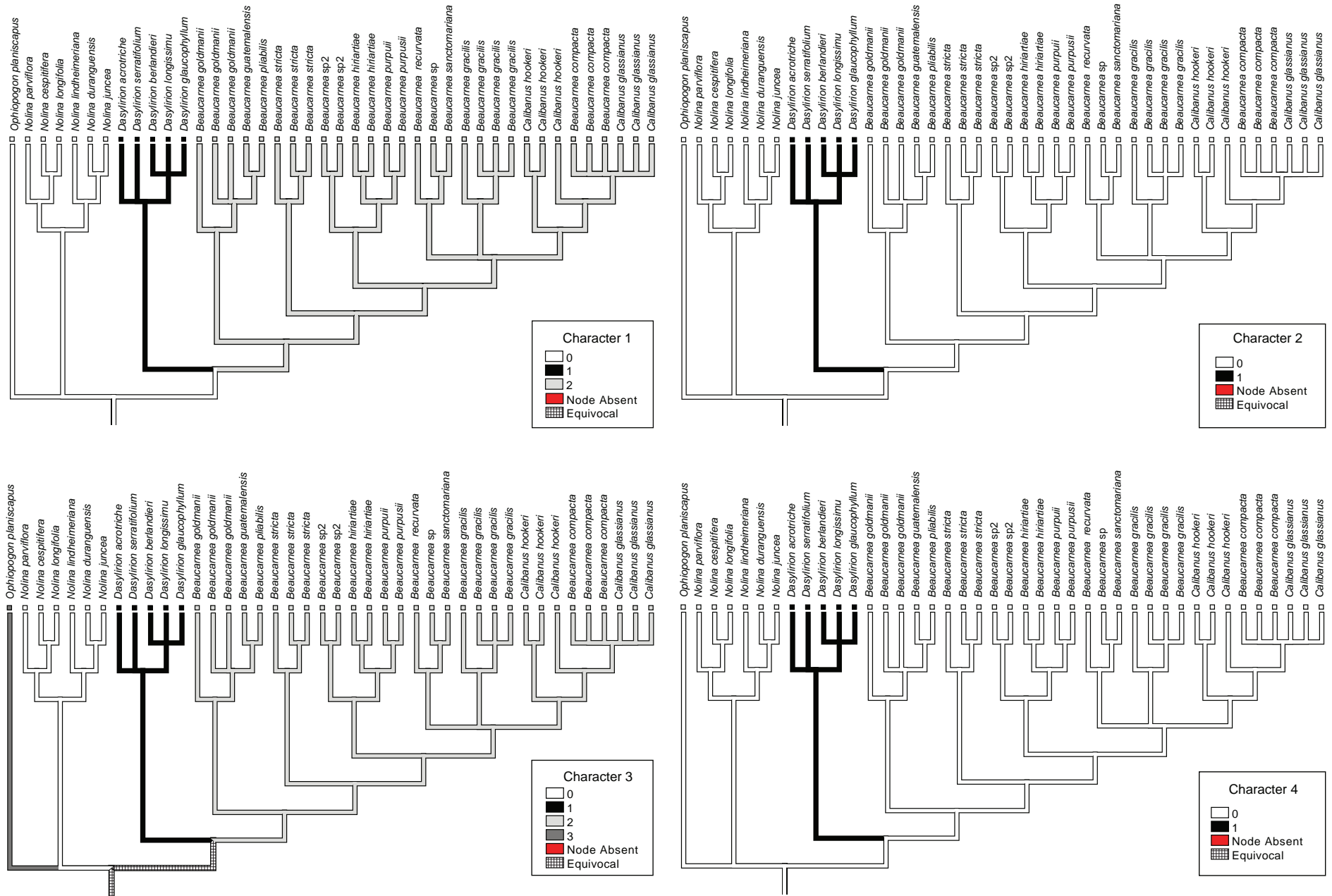


Fig. S4. Mapping of morphological characters from Appendix 3 on the MP strict consensus tree using Mesquite v.2.75. The morphological matrix used for this analysis can be found in Table S3.



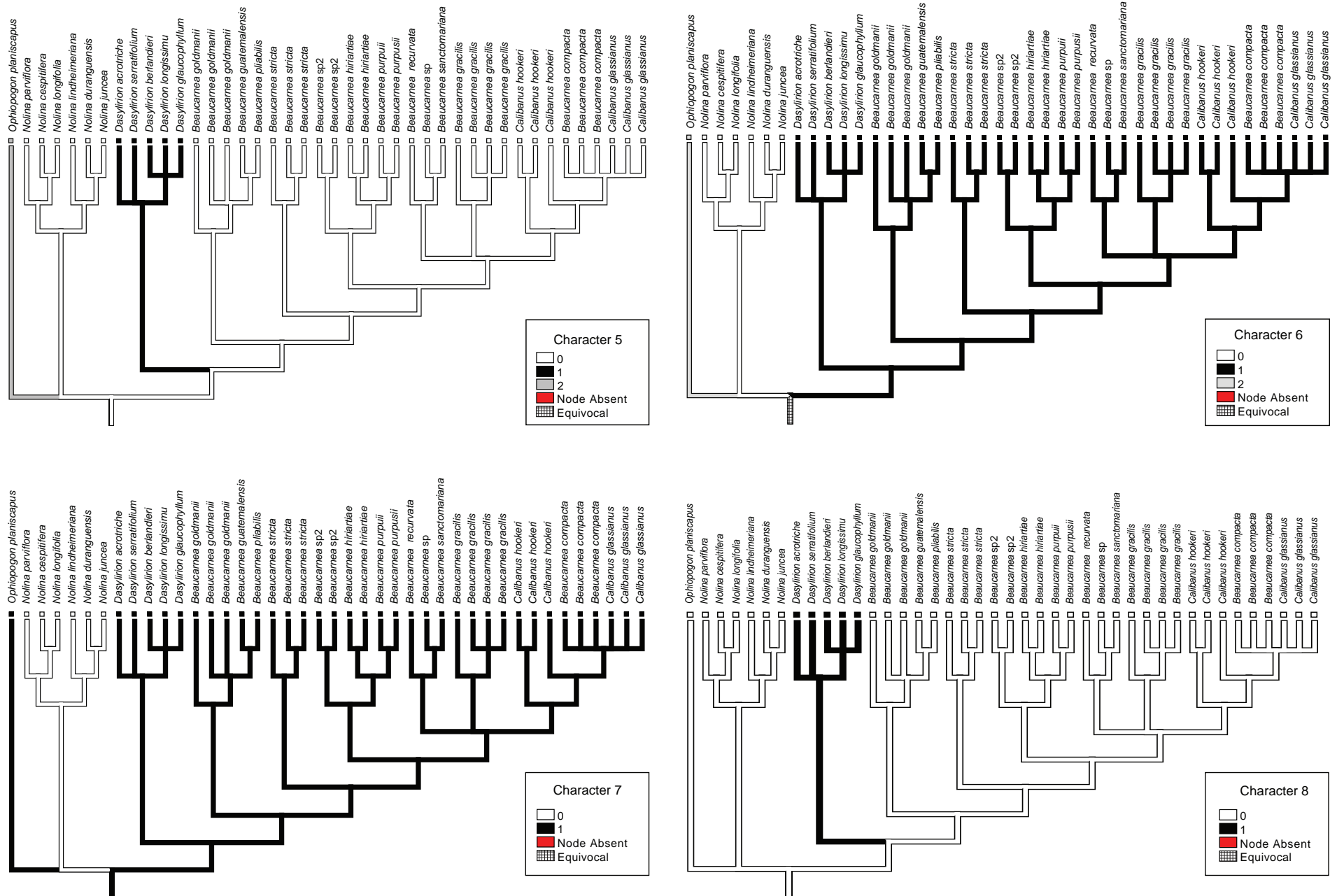


Fig. S4. Continued.

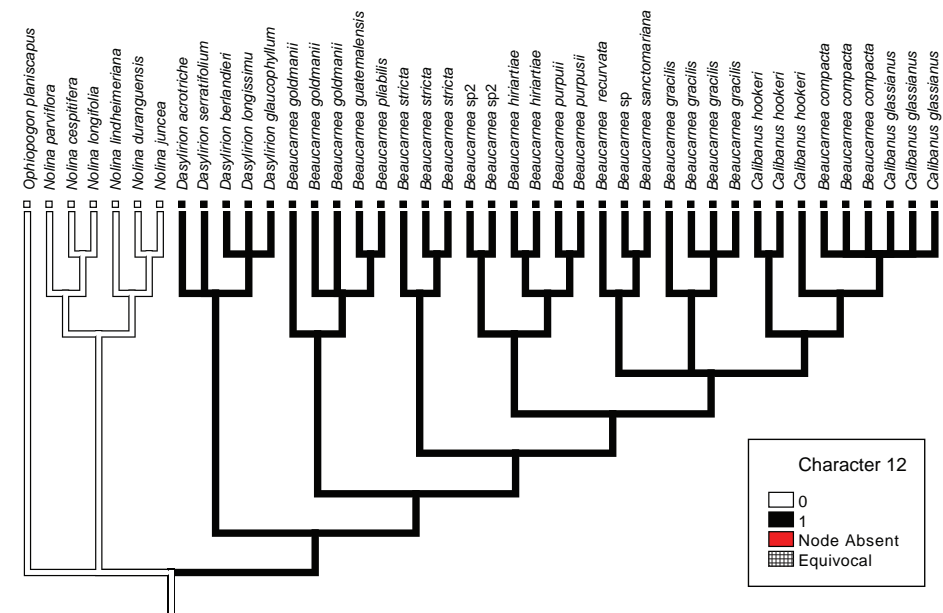
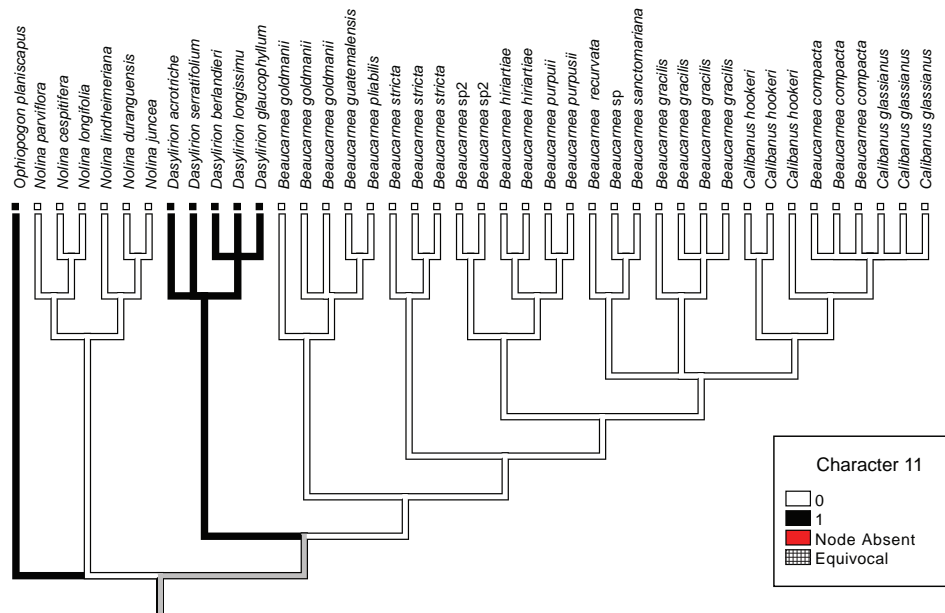
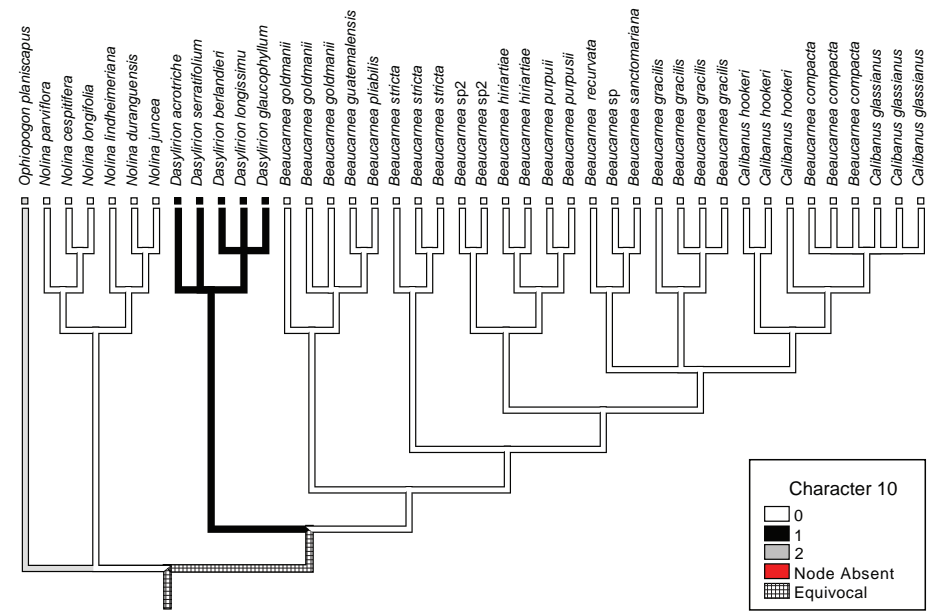
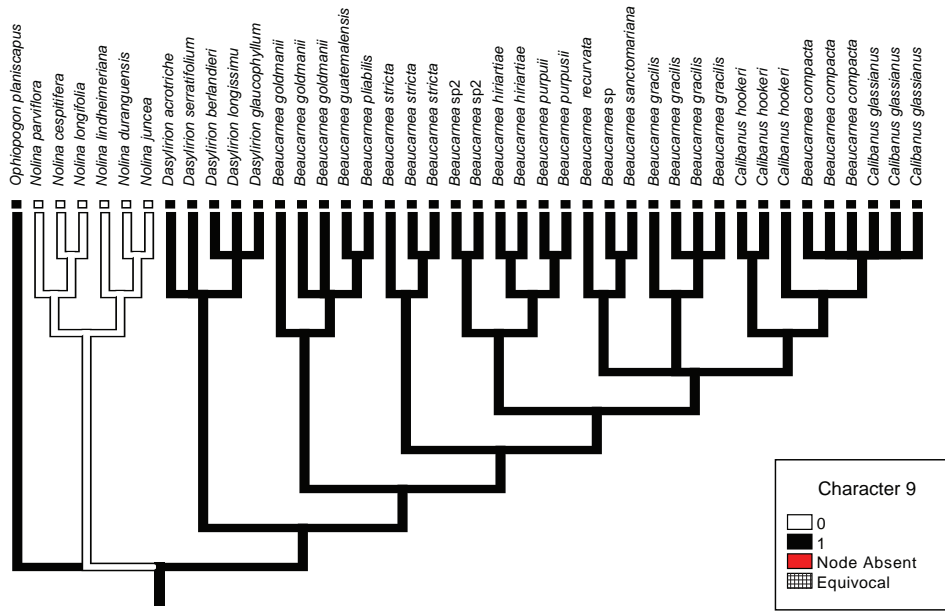


Fig. S4. Continued.

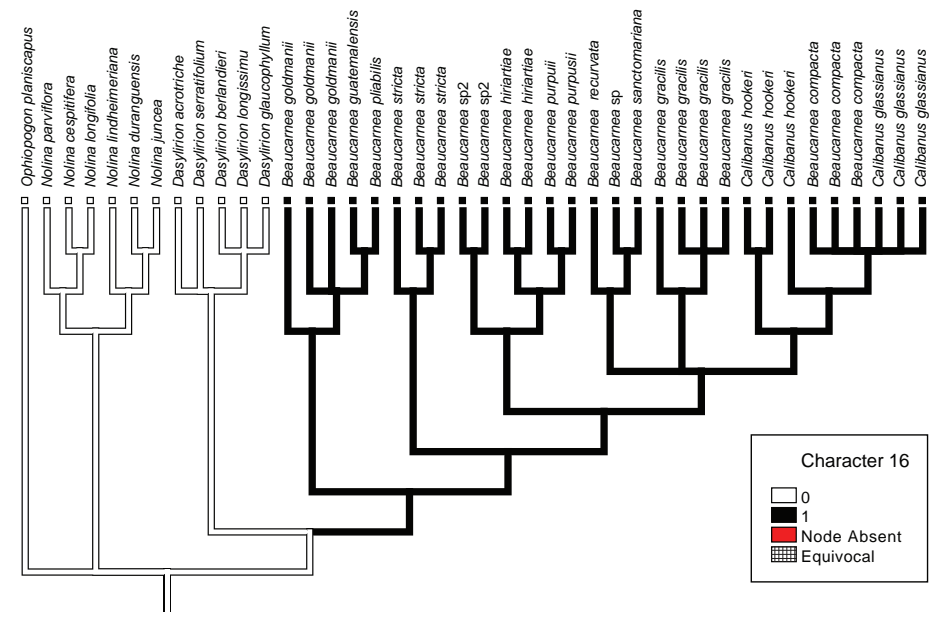
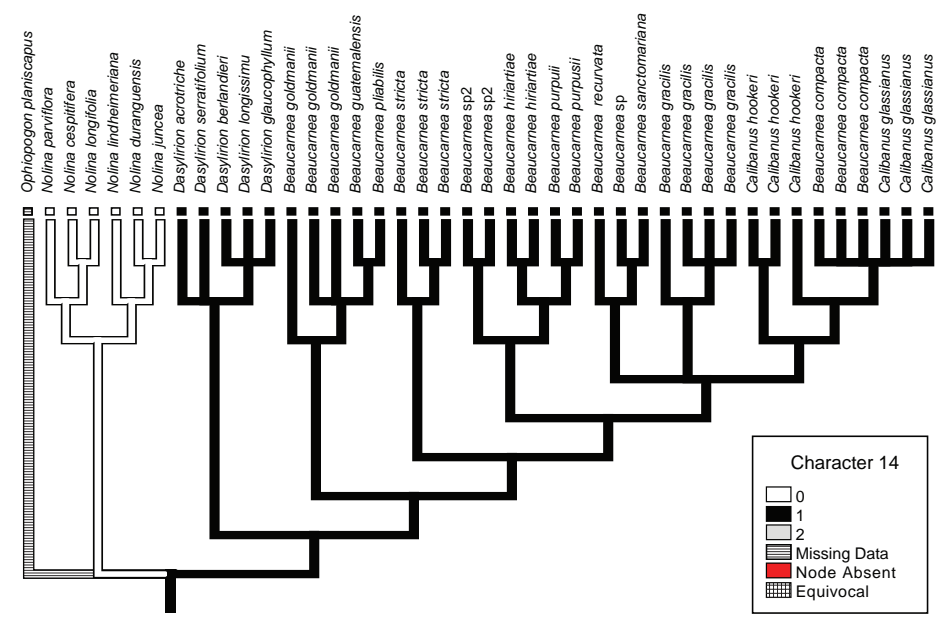
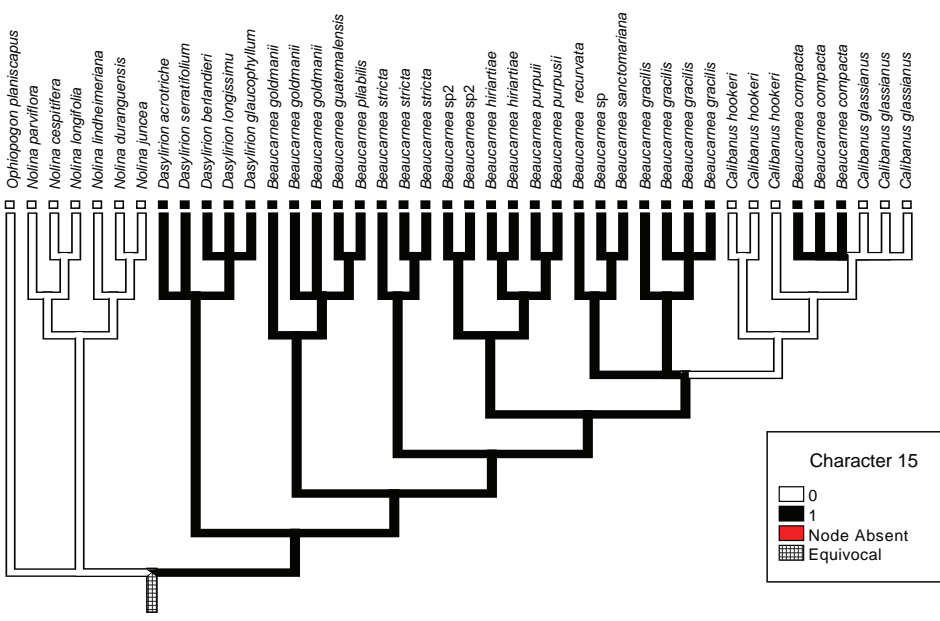
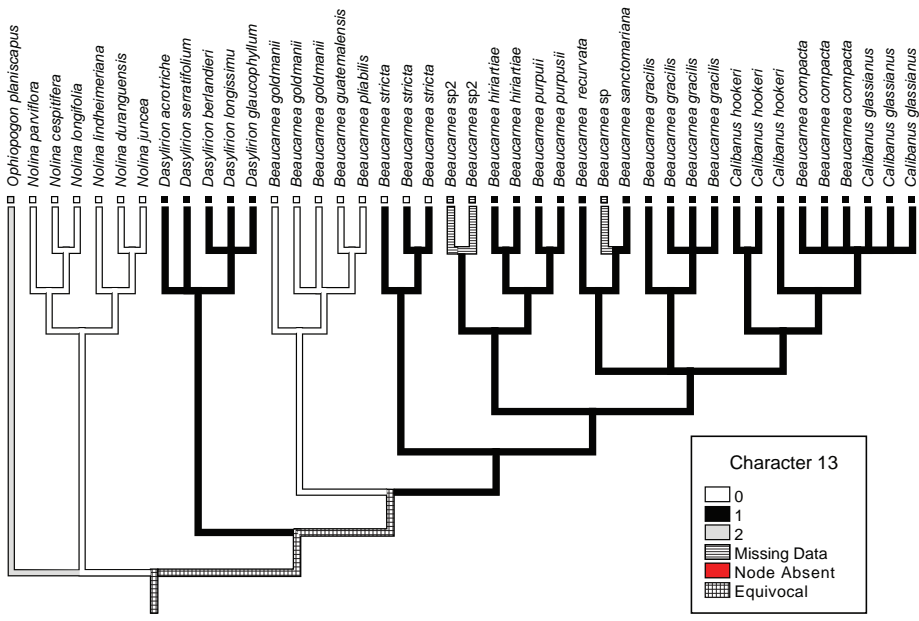
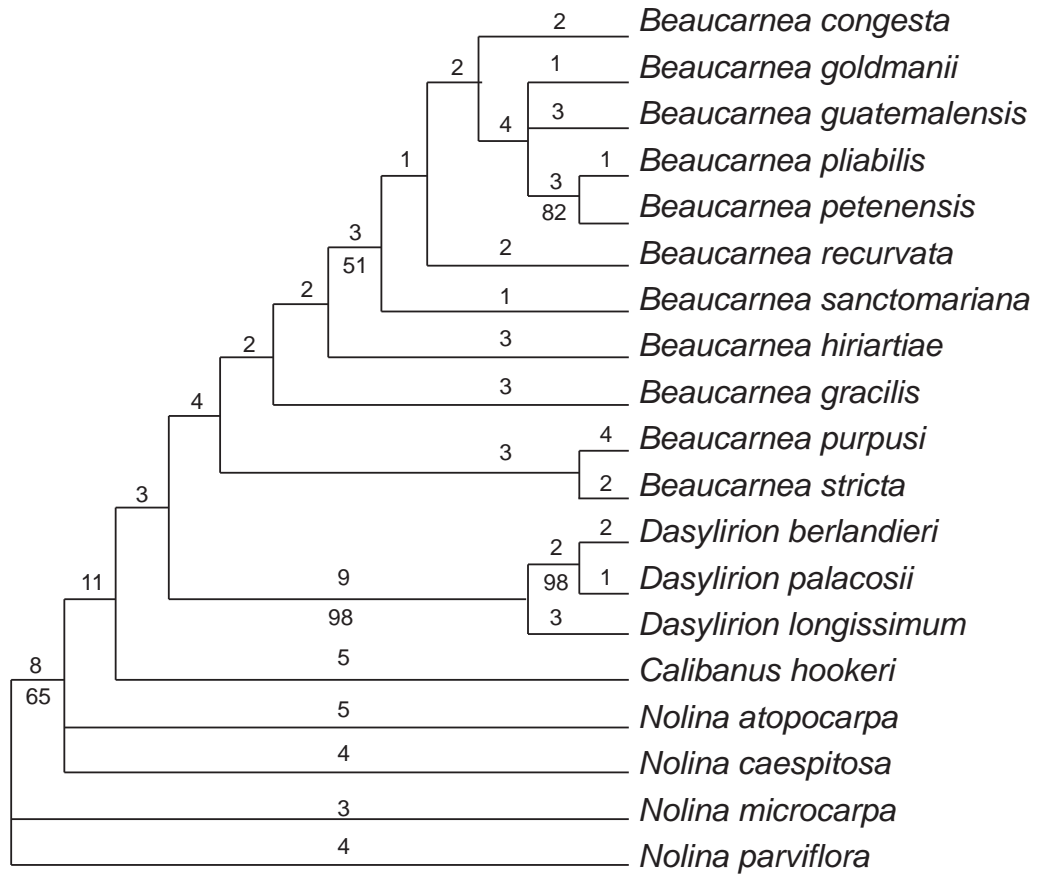
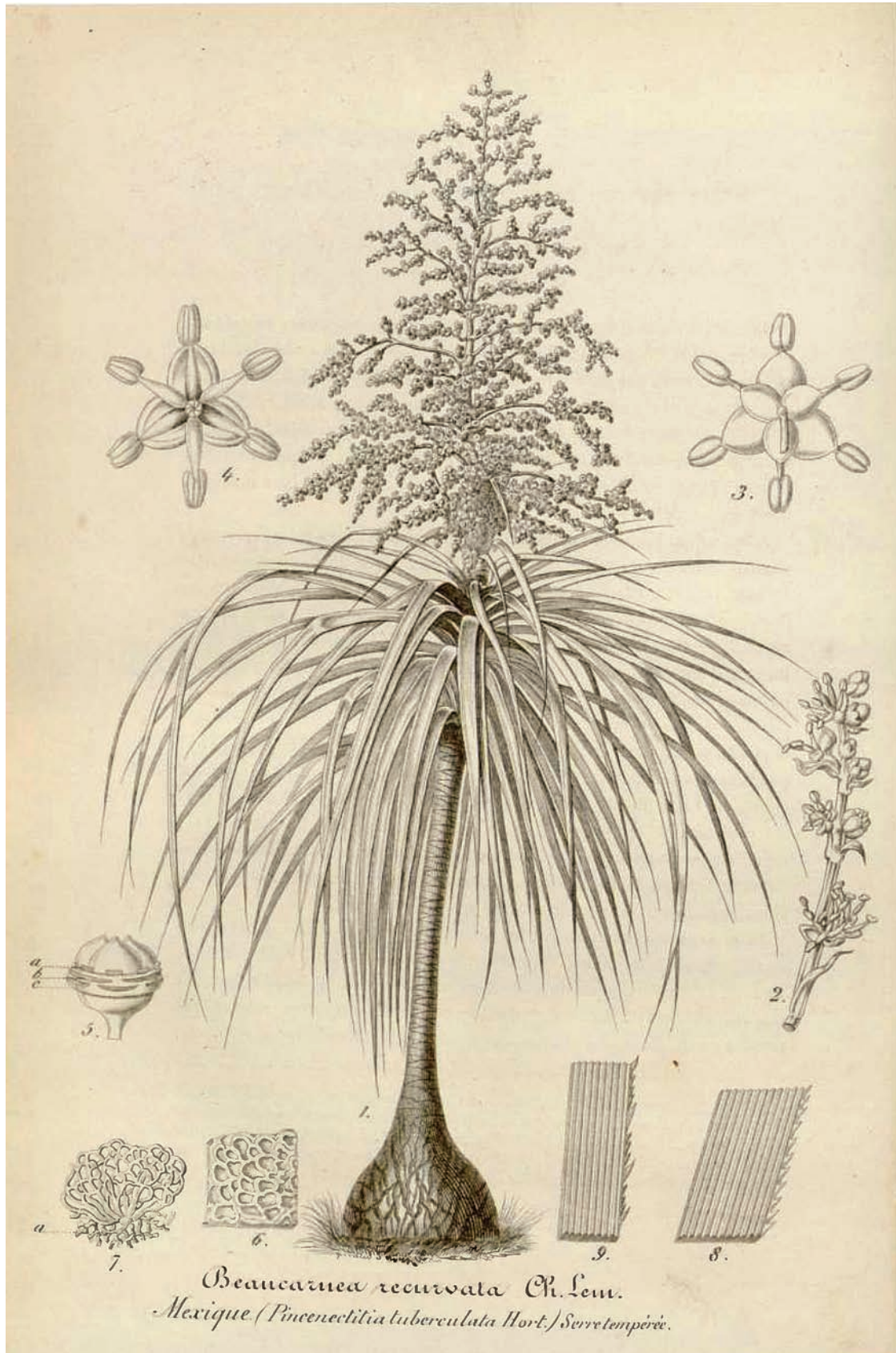


Fig. S4. Continued.





**Fig. S5.** Strict consensus tree of the Nolinaceae based on a parsimony analysis of 36 morphological characters (modified from Hernández, 1993a, unpub. data); length = 114, consistency index = 0.5. Numbers above branches indicate apomorphies, and numbers below branches indicate bootstrap values.



**Fig. S6.** Type of the name *Beucarnea recurvata* Lem. (Lemaire, 1861: [59]). "1.", *Beucarnea recurvata*, male specimen, illustrated from a photograph; "5.", pistillode of the staminate flowers.

## DISCUSIÓN GENERAL

Uno de los principales objetivos de este trabajo fue analizar la clasificación de las nolinoides, *Beaucarnea*, *Calibanus*, *Nolina* y *Dasyllirion*, ya que por muchos años su clasificación se ha basado en similitud morfológica. Debido a que las similitudes entre los organismos pueden originarse por descendencia o por evolución convergente, es necesario un contexto evolutivo para clasificar adecuadamente a los organismos.

En este trabajo utilizamos métodos moleculares para la reconstrucción filogenética de las nolinoides y analizamos de manera independiente caracteres morfológicos de cada uno de los géneros, los cuales optimizamos en el árbol filogenético de consenso derivado del análisis de parsimonia (Fig. 8, p. 1202, Capítulo III). Con base en nuestros análisis concluimos que *Beaucarnea* es un género válido e independiente de *Nolina*, pero no así de *Calibanus*. *Beaucarnea*+*Calibanus* se sustentaron como un clado (MLBP = 99%; PP = 1.0; BP = 99%) y *Dasyllirion* (MLBP = 100%; PP = 1.0; BP = 100%) y *Nolina* (MLBP = 86; PP = 1.0; BP = 94%) como grupos monofiléticos en los análisis concatenados (Fig. 3, p. 1198, Capítulo III; Fig. S2 p. S5, Capítulo III).

*Beaucarnea* ha sido sinonimizado con *Nolina* en diversos trabajos de sistemática filogenética (Yamashita y Tamura, 2000; Rudall *et al.*, 2000; Kim *et al.*, 2010; Seberg *et al.*, 2012), principalmente porque los autores han seguido clasificaciones tradicionales basadas en similitud y autoridad (Watson, 1879; Hemsley, 1884). Sin embargo, dichas clasificaciones tradicionales se basaron en la interpretación errónea de un carácter que aparentemente era decisivo en su clasificación, el número de lóculos en el ovario de *Beaucarnea*, ya que se pensaba que era trilocular (Baker, 1872; 1881). En este trabajo analizamos caracteres reproductivos y vegetativos de los géneros con el fin de identificar similitudes o disimilitudes entre ellos y corroborar si con base en ellos la sinonimización de *Beaucarnea* es válida.

Encontramos siete principales diferencias morfológicas entre *Nolina* y *Beaucarnea*, la mayoría reproductivas y una diferencia ambiental (Figs. 6—8, p. 1201—1202, Capítulo III). Entre las principales diferencias reproductivas destaca el ovario unilocular de

*Beaucarnea* y trilocular de *Nolina*, lo que invalida a este carácter como determinante en la sinonimización de *Beaucarnea* con *Nolina*. Otro de los caracteres reproductivos importantes en la comparación entre estos dos géneros es la presencia de alas en los frutos de *Beaucarnea* y la ausencia de éstas en los frutos de *Nolina*. En *Nolina* los frutos poseen carpelos inflados, mientras que en *Beaucarnea* éstos no se encuentran inflados. Los segmentos del perianto en *Nolina* son enteros y poseen papilas en el ápice, mientras que en *Beaucarnea* éstos son crenulados y carecen de papilas. La pared del gineceo en *Nolina* es granulada, mientras que en *Beaucarnea* es lisa. En *Nolina* el gineceo es semicárpico, es decir, los tres ovarios se encuentra parcialmente fusionado y los estilos y estigmas se encuentran libres, mientras que en *Beaucarnea* el gineceo es sincárpico, es decir, los tres ovarios se encuentran completamente fusionados, así como los estilos y estigmas. En este punto quisiéramos realizar un aclaración, ya que en el artículo que se presenta en este trabajo, Capítulo III, detectamos un error. En la sección de Discusión, en el segundo párrafo (p. 1204, Capítulo III), al hacer referencia al gineceo de *Beaucarnea* y *Calibanus*, argumentamos que estos son “semicárpicos, con tres ovarios parcialmente fusionados, cada uno con su propio estilo y estigma”. Sin embargo, éstos son sincárpicos, es decir, los ovarios, estilos y estigmas se encuentran fusionados. A lo largo del artículo hacemos referencia a los ovarios sincárpicos de *Beaucarnea* y *Calibanus*, pero en este punto de la Discusión, cometimos el error antes mencionado.

Las diferencias morfológicas que encontramos entre *Beaucarnea* y *Nolina* fueron apoyadas por nuestros análisis moleculares de parsimonia, máxima verosimilitud y Bayesiano con base en caracteres moleculares. Si nos basáramos únicamente en similitudes o disimilitudes morfológicas, como en las clasificaciones tradicionales, encontraríamos diversos caracteres disímiles entre *Beaucarnea* y *Nolina* como para considerarlas parte de un mismo género. No obstante, como lo mencionamos anteriormente, es necesario un contexto evolutivo como el que nos brindan los análisis filogenéticos y los caracteres moleculares para determinar grupos monofiléticos. En este trabajo encontramos que *Beaucarnea* (ahora incluyendo a *Calibanus*) y *Nolina*, forman grupos monofiléticos. Con

base en nuestros resultados, consideramos que *Beaucarnea* y *Nolina* deben considerarse como géneros independientes.

Con relación a *Beaucarnea* y *Calibanus*, encontramos que comparten la mayoría de los caracteres morfológicos (Fig. 6C i y ii, p. 1201, Capítulo III), con excepción de los ovarios hexa-lobulares de *Calibanus*, que en *Beaucarnea* son tri-lobulares y la ausencia de alas en los frutos de *Calibanus* (Fig. 7A ii, p. 1202, Capítulo III). Los frutos en *Calibanus* son más duros que en *Beaucarnea* y presentan costillas en una posición homóloga a la de las alas en *Beaucarnea* (Fig. 7B ii, p. 1202, Capítulo III). Las costillas en *Calibanus* probablemente representen una reversión u adaptación con fines de dispersión. Sin embargo, se requiere un estudio más detallado para determinar su origen.

Nuestros análisis filogenéticos evidenciaron la anidación de *Calibanus* en *Beaucarnea*, lo que implica que ambos géneros son parafiléticos. Con el fin de mantener estabilidad filogenética, en este trabajo sinonimizamos formalmente a *Calibanus* en *Beaucarnea*, ya que de lo contrario sería necesario considerar múltiples géneros. Sin embargo, aún considerando múltiples géneros, *Calibanus* continuaría siendo parafilético, ya que una especie de *Beaucarnea*, *B. compacta*, se encuentra anidada en el clado de *Calibanus*.

En el caso de *Dasyilirion*, encontramos ocho caracteres diagnósticos (Fig. 8, p. 1202, Capítulo III), como la presencia de un tallo cilíndrico cubierto por bases de hojas secas en plantas arborescente, margen de las hojas usualmente con espinas prominentes y ápice generalmente rasgado, las inflorescencias se encuentran condensada, dando un aspecto de espiga, el gineceo es coriáceo y el estilo prominente e infundibuliforme y el estigma carece de papilas. Nuestros análisis filogenéticos evidenciaron monofilia recíproca en *Dasyilirion*, por lo que en este trabajo consideramos a este género como válido.

En este trabajo, además de analizar la circunscripción de los cuatro géneros que comprenden a las nolinoides, analizamos la validez de dos secciones infragenéricas de *Beaucarnea* propuestas por Trelease (1911). Las secciones *Beaucarnea* sect. *Beaucarnea* y *Beaucarnea* sect. *Papillatae* (Trel.) Thiede. Estas secciones fueron propuestas con base en

similitudes morfológicas. La sección *Beaucarnea* comprende a las especies *B. goldmanii*, *B. guatemalensis*, *B. inermis*, *B. pliabilis* y *B. recurvata*. La sección *Papillatae* comprende a las especies *B. stricta* (incluyendo a *B. purpusii*) y *B. gracilis*.

A nivel morfológico, las especies de la sección *Beaucarnea* comparten caracteres que parecen ser adaptaciones a ambientes húmedos. Por ejemplo, presentan tallos y ramas relativamente más delgadas, corteza menos gruesa en comparación con las especies que habitan ambientes más áridos, hojas verdes y recurvadas, surcos estomáticos someros sin papilas o con escasas papilas, segmentos del perianto de las flores estaminadas generalmente recurvados y brácteas más largas en comparación con las brácteas de las especies que habitan ambientes áridos.

Nuestros análisis filogenéticos con un muestreo actualizado de especies descritas después de Trelease (1911), apoyaron la presencia de dos clados que comparten dichas características morfológicas, el clado “sureño” que comprende a *Beaucarnea goldmanii*, *B. guatemalensis* y *B. pliabilis* y el clado “recurvata” que comprende a *B. recurvata*, *B. sanctomariana*, y *B. sp1*, ésta última creciendo al sur del cerro de Santa María Chimalapa, en Juchitán, Oaxaca. El clado “sureño” y “recurvata” no comparten un mismo ancestro común más reciente. Las características morfológicas que comparten parecen ser producto de convergencia evolutiva y no de ancestría-descendencia, por lo que en este trabajo concluimos que la sección *Beaucarnea* no tienen sustento taxonómico, ya que no se recuperan como grupos monofiléticos.

En el caso de la sección *Papillatae*, las especies comparten caracteres morfológicos que parecen ser adaptaciones a ambientes áridos o semiáridos. Por ejemplo, presentan tallos y ramas robustas, corteza gruesa, hojas glaucas y erectas, estomas dentro de surcos profundos con numerosas papilas en la periferia, segmentos del perianto en las flores estaminadas inflexos y las brácteas tienden a ser más cortas en comparación con las brácteas de las especies que habitan ambientes más húmedos.

Nuestros análisis filogenéticos con un muestreo actualizado de especies descritas después de Trelease (1911), apoyaron la presencia de cuatro clados que comparten dichas



características morfológicas, los clados “*gracilis*”, “*calibanus*”, “*purpusii*” y “*stricta*”. Estos clados no comparten un mismo ancestro común más reciente, por lo que en este trabajo concluimos que la sección *Papillatae* no tienen sustento taxonómico, ya que no se recuperan como grupos monofiléticos. Las características morfológicas que comparten parecen ser producto de convergencia evolutiva y no de ancestría-descendencia.

En este trabajo también analizamos la circunscripción de las especies de *Beaucarnea* (ahora incluyendo a *Calibanus*), ya que algunas especies han sido clasificadas como sinónimos y algunas no han sido descritas formalmente. Por ejemplo, *Beaucarnea purpusii* es una especie cuya circunscripción ha sido controversial. En algunos trabajos es considerada sinónimo de *B. stricta* y en otros como especie válida. En el presente trabajo concluimos que *B. purpusii* es una especie válida independiente de *B. stricta*. Lo anterior lo confirmamos con análisis moleculares y observaciones morfológicas. *Beaucarnea purpusii* y *B. stricta* se apoyaron como monofiléticas en los análisis concatenados (*B. purpusii*: MLBP = 98%; PP = 0.90; BP = 64%; *B. stricta*: MLBP = 92%; PP = 0.98; BP = 80%) (Fig. 3, p. 1198, Capítulo III; Fig. S2, p. S5, Capítulo III). Además, encontramos diferencias morfológicas entre estas dos especies, como internodos muy reducidos entre ripidios en las inflorescencias de *B. purpusii* con respecto a las de *B. stricta* y bractéolas que tienden a ser más gruesas y más largas en *B. purpusii* con respecto a *B. stricta*. Además, las inflorescencias en *B. stricta* usualmente tienen tres órdenes de ramificación, mientras que en *B. purpusii* usualmente tienen solo dos órdenes de ramificación.

En el caso de “*Beaucarnea congesta*”, este nombre que fue asignado a plantas que crecen en montañas al suroeste de Santa María Chimalapa, en Oaxaca, pero no fue publicado formalmente, por lo que en este trabajo lo consideramos como nombre inválido (p. 1208, Capítulo III). La observación detallada que realizamos de al menos uno de los ejemplares utilizados en la asignación de este nombre, indica que las plantas poseían malformaciones, ya que las flores presentan filamentos fusionados con sépalos y flores aglomeradas (*Cedillo 706*, MEXU No. 366300). El nombre “*congesta*” proviene del latín “*aglomerado*”.

Otra especie cuya circunscripción es incierta es *Beaucarnea inermis*. Esta especie fue publicada por Rose en 1906 para plantas creciendo en San Luis Potosí (S.L.P.), México. Hernández consideró a esta especie como sinónimo de *B. recurvata* (Hernández, 1993a). Sin embargo, Hernández *et al.* (2012) consideran a esta especie como válida. En este trabajo no fue posible determinar su circunscripción por la falta de muestras de S.L.P.

El clado “recurvata” requiere de un estudio detallado, ya que las plantas que crecen desde S.L.P. hasta el Istmo de Tehuantepec en Oaxaca, pasando por el sur de Tamaulipas y Veracruz, han sido poco estudiadas y han sido identificadas como *B. inermis*, *B. recurvata*, *B. stricta*, *B. sanctomariana* y *B. congesta*. Sabemos que la mayoría de los especímenes identificados como *Beaucarnea stricta* en el Istmo de Tehuantepec se encuentran mal identificados, ya que las características morfológicas de estos individuos no corresponden a la descripción de *B. stricta* (Lemaire, 1861; Hernández, 1993a). Por ejemplo, *B. stricta* se caracteriza por poseer hojas erectas con abundantes papilas en los surcos estomáticos, mientras que diversos ejemplares del Istmo de Tehuantepec identificados como *B. stricta* poseen hojas recurvadas sin papilas en los surcos estomáticos. No obstante, existen poblaciones creciendo en el Cerro Guiengola, en Tehuantepec (MEXU Nos. 500662; 3885319; 510333; 695875; 695862; 674729), que probablemente correspondan a *B. stricta*.

En el caso de *B. sanctomariana*, este nombre fue asignado para plantas creciendo en Santa María Chimalapa, en laderas que dan al Atlántico. Estas plantas se caracterizan por poseer una base relativamente pequeña, de alrededor de 1 m de altura, de donde surgen numerosas ramas largas y flexibles de acuerdo a nuestras observaciones en el campo. En este trabajo recuperamos a *B. sanctomarinana* junto con *B. sp. 1*, un ejemplar de una planta que crece al sur de los Chimalapas, en Juchitán, como taxón hermano (Figs. 2—3, p. 1197—1198, Capítulo III). Así mismo, recuperamos a estos dos taxones como hermanos de *B. recurvata* de Tamaulipas. En este trabajo reconocemos a *B. sanctomariana* y *B. recurvata* como válidas. No obstante, queda mucho trabajo detallado por hacer. Por ejemplo, se requieren más muestras por población y muestreo de distintas poblaciones por región, para poder determinar si *B. inermis* es una especie válida, conocer los límites

geográficos de *B. recurvata* y determinar si las plantas creciendo en el Istmo de Tehuantepec son *B. recurvata*, *B. sanctomariana* o si pertenecen a alguna otra especie.

Continuando con el análisis de las especies de *Beaucarnea*, *B. compacta* y *B. glassiana* se recuperaron en un clado, aunque sin resolución. No obstante, encontramos diferencias morfológicas entre ambas especies para considerarlas independientes. Por ejemplo, los frutos en *B. compacta* son alados, mientras que en *B. glassiana* carecen de alas. Las hojas de *B. compacta* presentan papilas en toda la superficie, mientras que en *B. glassiana* las papilas únicamente están presentes en los surcos estomáticos. Las inflorescencias en *B. compacta* comienzan a ramificar a partir de ~1 m de la base del escapo, mientras que en *B. glassiana* a partir de ~20 cm de la base del escapo. Además, las inflorescencias en *B. compacta* tienden a ser más largas y menos ramificadas que en *B. glassiana*. Creemos que el tiempo de especiación entre estas dos especies no ha sido suficiente como para observar las diferencias a nivel molecular. Se requiere de análisis poblacionales para determinar su clasificación.

Respecto a *Beaucarnea hookeri*, las poblaciones de Hidalgo se recuperaron independientes del clado *B. hookeri* de Guanajuato y de S.L.P. en todos nuestros análisis filogenéticos (Figs. 2—3, p. 1197—1198, Capítulo III; Figs. S1—S2, p. S4—S5, Capítulo III). *Beaucarnea hookeri* de Hidalgo se recuperó como taxón hermano del clado *B. compacta*-*B. glassiana*. Es necesario un estudio más a detalle de las plantas de Hidalgo para determinar su circunscripción. Finalmente, en Puebla identificamos plantas que podrían corresponder a una nueva especie de *Beaucarnea*. El trabajo a detalle de este material está en proceso.

## CONCLUSIÓN GENERAL

En este trabajo concluimos que *Beaucarnea* (incluyendo a *Calibanus*), *Dasyilirion* y *Nolina* son géneros válidos. Consideramos 12 especie válidas para *Beaucarnea*: *B. compacta*, *B. glassiana*, *B. goldmanii*, *B. gracilis*, *B. guatemalensis*, *B. hiriartiae*, *B. hookeri*, *B. pliabilis*, *B. purpusii*, *B. recurvata*, *B. sanctomariana* y *B. stricta*. Excluimos los siguientes nombres: *Beaucarnea congesta*, *B. glauca*, *B. tuberculata*, *Pincenectitia glauca*, *P. gracilis* y *P. tuberculata*. Así mismo, designamos lectotipos para los siguientes nombres: *Beaucarnea hookeri*, *B. recurvata*, *Dasyilirion caespitosum* y *D. inerme* y designamos una combinación nueva, *B. glassiana*.

Utilizamos caracteres vegetativos y reproductivos para identificar caracteres diagnósticos de las especies de *Beaucarnea* y generar una clave de identificación. Entre los caracteres más importantes destacaron la presencia/ausencia de papilas en los surcos estomáticos de las hojas; el hábito caudiciforme o arborescente; la forma, longitud y ancho de las hojas; la presencia/ausencia de alas en el gineceo y frutos; el tamaño del gineceo y del estilo; el tamaño de los segmentos del perianto y de las brácteas; la separación entre ripidios; la presencia/ausencia de muesca apical en el fruto; la ramificación y consistencia de las ramas de las plantas y la distribución geográfica, entre otras (Apéndice S3, p. 1211, Capítulo III; ver también Tabla S3, p. S3, Capítulo III).

Encontramos 6 clados principales al interior de *Beaucarnea*, los cuales nombramos “recurvata”, “gracilis”, “calibanus”, “purpusii”, “stricta” y “sureño” (Rojas-Piña, *et. al.*, 2014). Los seis clados se distribuyen en dos tipos de hábitats contrastantes, uno relativamente húmedo y otro relativamente seco. Las especies que habitan ambientes relativamente húmedos son *B. goldmanii*, *B. guatemalensis* y *B. pliabilis* del clado “sureño” y *B. recurvata*, *B. sanctomariana* y *B. sp1* del clado “recurvata”. Las especies que habitan ambientes relativamente secos son *B. gracilis* del clado “gracilis”, *B. compacta*, *B. glassiana* y *B. hookeri* del clado “calibanus”, *B. purpusii* y *B. hiriartiae* del clado “purpusii” y *B. stricta* del clado “stricta”.

Las características morfológicas que comparten estos clados parecen ser producto de convergencia evolutiva y no de ancestría-descendencia, por lo que consideramos que las secciones *Beaucarnea* y *Papillatae* no tienen sustento taxonómico y no deben ser consideradas como válidas.

Aún quedan pendientes algunos puntos por resolver, por ejemplo, queda pendiente analizar si *Beaucarnea inermis* debe considerarse como especie válida. En caso de ser válida, será necesario realizar análisis poblacionales con marcadores moleculares con una alta tasa de mutación, así como análisis morfológicos detallados para esclarecer los límites entre *B. recurvata* y *B. inermis*, ya que existen ejemplares identificados con ambos nombres en S.L.P, Tamaulipas y Veracruz. Así mismo, es necesario un análisis detallado de las plantas creciendo en el Istmo de Tehuantepec para determinar a qué especies corresponden. Los especímenes colectados en esa zona han sido identificados como *B. recurvata*, *B. congesta*, *B. stricta* y *B. sanctomariana*. En este trabajo determinamos que *B. congesta* es un nombre inválido y que algunos de los ejemplares identificados en esa zona no corresponden a *B. stricta*. En el caso de *B. compacta* y *B. glassiana*, en este trabajo no encontramos diferencias moleculares, pero sí diferencias morfológicas. Es necesario realizar análisis poblacionales con marcadores moleculares con una alta tasa de mutación, como los microsatélites, para obtener un perfil genético de ambas especies y determinar si deben mantenerse como independientes. En caso de identificarse como independientes, sería importante identificar caracteres diagnósticos para ambas especies. También hace falta realizar investigación profunda de herbario y de literatura taxonómica para determinar si existen holotipos de *B. gracilis* y *B. stricta*. Finalmente, es necesario realizar análisis demográficos actualizados que indiquen el estado actual de las poblaciones de todas las especies de *Beaucarnea* y con ello realizar planes de conservación y manejo adecuados.

## Referencias de la Introducción, Capítulo I, Discusión y Conclusión.

- APG II. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Bot. J. Linn. Soc.* 141: 399—436.
- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot. J. Linn. Soc.* 161: 105-121
- Baker, D.J. 1872. On *Dasylyrion* and *Beaucarnea*. *J. Bot.* 1: 296-299; 323-329.
- Baker, D.J. 1881. A synopsis of Aloineae and Yuccoideae. *Bot. J. Linn. Soc.* 18: 233-237.
- Bogler, D.J. 1998. Nolinaceae. En: Kubitzki, K. (ed.) *The families and genera of vascular plants*. Vol. III. Berlin, Springer-Verlag.
- Bogler, D.J, Neff J.L. y Simpson, B.B. 1995. Multiple origins of the yucca-yucca moth association. *Proc. Nat. Acad. Sci., USA.* 92: 6864—6867.
- Bogler, D.J. y Simpson, B.B. 1996. Phylogeny of Agavaceae based on ITS rDNA sequence variation. *Am. J. Bot.* 83(9): 1225-1235
- Cardel, Y., Rico-Gray, V., García-Franco, J.G. y Thien, L.B. 1997. Ecological status of *Beaucarnea gracilis*, an endemic species of the semiarid Tehuacán Valley, México. *Conserv. biol.* 11(2): 367-374.
- Chase, M.W., Soltis, D.E., Olmstead, R.G., Morgan, D., Les, D.H., Mishler, B.D., Duvall, M.R., Price, R.A., Hills, H.G., Qiu, Y.L., Kron, K.A., Rettig, J.H., Conti, E., Palmer, J.D., Manhart, J.R., Sytsma, K.J., Michaels, H.J., Kress, W.J., Karol, K.G., Clark, W.D., Hedren, M., Gaut, B.S., Jansen, R.K., Kim, K.J., Wimpee, C.F., Smith, J.F., Furnier, G.R., Strauss, S.H., Xiang, Q.Y., Plunkett, G.M., Soltis, P.S., Swensen, S.M., Williams, S.E., Gadek, P.A., Quinn, C.J., Eguiarte, L.E., Golenberg, E., Gerald, H.L. Jr., Graham, S.W., Barrett, S.C.H., Dayanandan, S. y Albert, V.A. 1993. Phylogenetics of seed plants: an análisis of nucleotide sequence from the plastid gene *rbcL*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80(3): 528—548+550—580.
- Chase, M.W., Soltis, D.E., Soltis, P.S., Rudall, P.J., Fay, M. F., Hahn, W. H., Sullivan, S., Joseph, J., Molvray, M., Kores, P. J., Givinish, T. J., Sytsma, K. J. y Pires, C. 2000. Higher-level systematics of the monocotyledons: an assessment of current knowledge and a new classification. En: Wilson, K.L. y Morrison, D.A. (eds.). *Monocots: Systematics and Evolution vol. II*. CSIRO, Melbourne, 3—16.
- Dahlgren, R.M.T., Clifford, H.T. y Yeo, P.F. 1985. *The families of monocotyledons. Structure, Evolution and Taxonomy*. Berlin, Springer-Verlag.
- Davidse, G., Sousa-Sánchez, M. y Chater, A.O. (eds.) 1994. Alismataceae a Cyperaceae. *Fl. Mesoamer.* 6: i—xvi, 1—543.
- Duvall, M.R., Clegg, M.T., Chase, M.W., Clark, W.D., Kress, W.J., Hills, H.G., Eguiarte, L.E., Smith, J.F., Gaut, B.S., Zimmer, E.A. y Learn JR, G.H. 1993. Phylogenetic hypothesis for the monocotyledons constructed from *rbcL* gene sequence. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80: 607-619.
- Eguiarte, L.E., Duvall, M.R., Learn Jr., G.H. y Clegg, M.T. 1994. The systematic status of the Agavaceae and Nolinaceae and related Asparagales in the Monocotyledons: An analysis based on the *rbcL* gene sequence. *Bol. Soc. Bot. México.* 54: 35—56.



- Eguiarte, L.E. 1995. Hutchinson (Agavales) vs. Huber y Dalhgren (Asparagales): análisis moleculares sobre la filogenia y evolución de la familia Agavaceae *sensu* Hutchinson dentro de las monocotiledóneas. *Bol. Soc. Bot. México*. 56: 45—56.
- Engler, A. y Prantl, K. 1887—1897. *Die Natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender*. P.p. 513. Leipzig, Verlag von Wilhem Englemann.
- Espejo, S.A. y López-Ferrari, A.R. 2008. Monocotiledóneas. En Ocegueda, S. y Llorente-Bousquets, J. (coords.). *Catálogo taxonómico de especies de México, en Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. Conabio. México, CD1.
- Guillot, O.D. 2009. Flora ornamental española: aspectos históricos y principales especies. *Monografías de Bouteloua* (8): 56. <http://www.floramontiberica.org/> [o ISBN ebook: 978-84-937528-1-1].
- Hemsley, W.B. 1884. En: F. Ducane-Goldman y O. Salvin (eds.) *Biologia Centrali-Americana ó Contributions to the knowledge of the fauna and flora of Mexico and Central America*. Botany Vol. III. Londres.
- Hernández, S.L. 1992. Una nueva especie de *Beaucarnea* (Nolinaceae). *Acta Bot. Mex.* 18: 25-29
- Hernández, S.L. 1993a. Cladistic análisis of the american genera of Asparagales and the systematic study of *Beaucarnea* (Nolinaceae) and *Hemiphylacus* (Hyacinthaceae). Ph.D. Dissertation. The University of Texas at Austin, Austin, Texas.
- Hernández, S.L. 1993b. *Beaucarnea* ¿Un género amenazado? *Cactáceas y Suculentas de México*. 38: 11-14
- Hernández, S.L. y Zamudio, S. 2003. Two new remarkable Nolinaceae from Central Mexico. *Brettonia*. 55(3): 226-232
- Hernández, S.L., Osorio, M.A.L., Orellana, R., Martínez, M., Pérez, M.A., Conteras, A., Malda, G., Espadas, C., Almanza, K.E., Castillo, H.A. y Álvarez, A.F. 2012. *Manejo y conservación de las especies con valor comercial de Pata de Elefante (Beaucarnea)*. México. Editorial Universitaria, Universidad Autónoma de Querétaro. P.p. 115.
- Hooker, W.J. 1859. *Dasylirium hartwegianum*: Hartweg's *Dasylirium*. *Bot. Mag.* 85: t. 5099.
- Huber, H. 1969. Die Samenmerkmale und Verwandtschaftsverhältnisse der Liliiflorae. *Mitt. Bot. Staatssamml München*. 8: 219—538.
- Hutchinson, J. 1959. *The families of flowering plants. Vol. III. Monocotyledons*. Oxford. Claredon Press 2<sup>nd</sup> ed. p. 662-665
- Kim, J-H, Kim, D-K., Forest, F., Fay, M.F. y Chase, M.W. 2010. Molecular phylogenetics of Ruscaceae *sensu lato* and related families (Asparagales) based on plastid and nuclear DNA sequences. *Ann. Bot.* 106: 775-790.
- Lemaire, C. 1861. Genre nouveau de la famille des Asparagacées: *Beaucarnea* (Dasyliaceae Nob.). *Ill. Hort.* 8(Misc.): 57-62
- Morren, M.E. 1865. Notice sur le *Dasyliron longifolium* Zucc. ou *Dasylirion* a longues feuilles, a l'occasion de sa florasion au jardin botanique de Liége au mois de mai 1865. *Hort. Belg.* 15: 324.

- Rojas-Piña, V., Olson, M.E., Alvarado-Cárdenas, L.O. y Fruns, L.E. 2014. Molecular phylogenetics and morphology of *Beaucarnea* (Ruscaceae) as distinct from *Nolina*, and the submersion of *Calibanus* into *Beaucarnea*. *TAXON*. 63(6): 1193—1211.
- Rose, P. 1906. Studies of Mexican and Central American Plants: Liliaceae. *Dasylium* and its allies. *Cont. U.S. Nat. Herb.* 5 (3): 87—92.
- Rudall, P.J., Conran, J.G. y Chase, M.W. 2000. Systematics of Ruscaceae/Convallariaceae: a combined morphological and molecular investigation. *Bot. J. Linn. Soc.* 134: 73—92.
- Salcedo, G.O. y Hernández-Sandoval, L.G. 2010. Estudio de la comercialización de *Beaucarnea inermis*. Universidad Autónoma de Querétaro.
- Seberg, O., Petersen, G., Davis, J.I., Pires, J.C., Stevenson, D.W., Chase, M.W., Fay, M.F., Devey, D.S., Jorgensen, T., Sytsma, K.J. y Pillon, Y. 2012. Phylogeny of the Asparagales based on three plastid and two mitochondrial genes. *Am. J. Bot.* 99(5): 875—889.
- SEMARNAT. 2010. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT). Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental de especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Categoría de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. Diario Oficial [http://biblioteca.semarnat.gob.mx/janium/Documentos/Ciga/agenda/DOFsr/DO2454.pdf].
- Sheidweiler, M.J.F. 1861. Ein *Dasylium* und zwei *Agaven*. *Wochenschr. Vereines Beförd. Gartenbaues Königl. Preuss. Staaten*. Verlag Von Karl Weigant, Berlin. 4: 286.
- Takhtajan, A.L. 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). *Bot. Rev.* 46: 225—359.
- Thorne, R.F. 1992. An updated phylogenetic classification of the flowering plants. *Aliso* 13: 365—389.
- Trelease, W. 1911. The desert group Nolinaceae. *Proc. Am. Phil. Soc.* 50: 404—443.
- Watson, S. 1879. XV Contributions to American Botany Revision of the North American Liliaceae. *Proc. Am. Acad. Arts Sci.* 14: 218.
- Yamashita, J. y Tamura, M.N. 2000. Phylogenetic analyses and chromosome evolution in Convallarieae (Ruscaceae *sensu lato*), with some taxonomic treatments. *J. Plant Res.* 117(5): 363—370.