



DOTTORATO DI RICERCA IN BIOLOGIA AVANZATA

(INDIRIZZO DI SISTEMATICA MOLECOLARE)

XX CICLO

**Biologia, distribuzione e sistematica molecolare  
del genere *Platanus* L. nel mondo**



Candidato

Dott. José Armando Lozada García

Tutore

Prof. Paolo De Luca

Coordinatore

Prof. Silvana Filosa

ANNO ACCADEMICO 2006/2007

UNIVERSITA' DEGLI STUDI DI NAPOLI "FEDERICO II"

FACOLTÀ DI SCIENZE MATEMATICHE, FISICHE E

NATURALI

DIPARTAMENTO DELLE SCIENZE BIOLOGICHE

SEZIONE DI BIOLOGIA VEGETALE

DOTTORATO DI RICERCA IN BIOLOGIA AVANZATA

(INDIRIZZO DI SISTEMATICA MOLECOLARE)

XX CICLO

**Biologia, distribuzione e sistematica molecolare  
del genere *Platanus* L. nel mondo**

Dott. José Armando Lozada García

**Tutore**

**Coordinatore**

**Prof. Paolo De Luca**

**Prof. Silvana Filosa**

**ANNO ACCADEMICO 2006/2007**

## Agradecimientos

A Dios por la vida.

A María por su apoyo.

Al PROMEP y la Universidad Veracruzana de México, por el apoyo económico recibido.

Al Profesor Paolo De Luca por la dirección del presente trabajo y la amistad otorgada.

Al Profesor Mario Vázquez Torres por la tutoría y apoyo recibido en la realización de este proyecto.

A la Profesora Olga De Castro por las enseñanzas recibidas.

A los Profesores Donata Cafasso, Paola Cennamo, Aldo Moretti, Paolo Caputo y Salvatore Cozzolino, por el apoyo recibido.

A mis queridos amigos Maria Domenica, Maria Rosa, Lucia, Rosita, Valentina, Giovanni, Antonio, Mario, Vincenzo, los llevaré siempre en mis recuerdos.

A mis seres queridos Verónica, Mariana, Teresa y Antonio, gracias por estar conmigo, los amo.

A Napoli... Gracias.

## Índice

<b>Introducción</b>	<b>6</b>
<b>Plan General de la Tesis</b>	<b>7</b>
<b>La Familia Platanaceae T. Lestiboudois ex Dumortier</b>	<b>9</b>
<b>El Género <i>Platanus</i> Linnaeus</b>	<b>12</b>
<b>Descripción de las Especies del Género <i>Platanus</i> L.</b>	<b>16</b>
<i>Platanus orientalis</i> Linnaeus	16
<i>Platanus gentryi</i> Nixon & Poole	20
<i>Platanus racemosa</i> Nuttall	24
<i>Platanus mexicana</i> Moric.	29
<i>Platanus rzedowskii</i> Nixon & Poole	34
<i>Platanus occidentalis</i> Linnaeus	38
<i>Platanus kerrii</i> Gagnepain	43
<i>Platanus x acerifolia</i> (Aiton) Willdenow	45
<b>Hibridación en el Género <i>Platanus</i> L.</b>	<b>48</b>
<b>Biogeografía del Género <i>Platanus</i> L.</b>	<b>50</b>
<b>Secuencias de Genes en Sistemática Molecular de Plantas</b>	<b>53</b>
Espaciadores Transcritos Internos (ITS)	55
Espaciador <i>atpB-rbcL</i>	57
<b>Materiales y Métodos</b>	<b>58</b>
<b>Obtención, Colecta y Preservación del Material Vegetal</b>	<b>59</b>
<b>Extracción y Análisis de DNA</b>	<b>60</b>
<b>Amplificación del Espaciador ITS 1</b>	<b>62</b>
<b>Amplificación del Espaciador <i>atpB-rbcL</i></b>	<b>63</b>
<b>Secuenciación de los Espaciadores</b>	<b>64</b>
<b>Análisis Filogenético</b>	<b>65</b>
<b>Identificación de Híbridos</b>	<b>66</b>
<b>Resultados y Discusión</b>	<b>67</b>

<b>Análisis de Secuencias</b>	<b>68</b>
<b>Análisis Filogenético</b>	<b>70</b>
<b>Identificación de Híbridos</b>	<b>77</b>
<b>Figuras</b>	<b>79</b>
<b>Tablas</b>	<b>114</b>
<b>Bibliografía</b>	<b>120</b>
<b>Anexos</b>	<b>130</b>

## **Introducción**

## Plan General de la Tesis

Usualmente las relaciones taxonómicas dentro del género *Platanus* L. han sido basadas en características morfológicas y anatómicas, lo que ha generado un pobre conocimiento de sus relaciones e interacciones al interior del género, sobre todo con las especies mexicanas, como consecuencia de la escasez de estudios profundos sobre sus caracteres, y debido primordialmente a la alta variabilidad observada al interior de las especies producto principalmente de su naturaleza alopátrica y a que son aparentemente interfértiles y de espontánea hibridación, fenómeno que se ha observado principalmente en condiciones artificiales y de cultivo.

Recientemente Nixon & Poole (2003) han realizado un tratamiento taxonómico de las especies de *Platanus* en América, con un enfoque principal a las especies mexicanas, donde existe la mayor diversificación del género, reconociendo ocho taxa norteamericanos y dos del viejo mundo, basándose en rasgos morfológicos y sobre su biogeografía. También, reconoce una zona natural de hibridación entre *Platanus rzedowskii* y *Platanus mexicana*, en la parte centro de México.

Además Feng *et al.* (2005) basados en datos moleculares han realizado un análisis filogenético de seis especies de *Platanus* que corresponden a 5 taxa de los propuestos por Nixon y Poole (2003), reconociendo seis clados que corresponden a cinco de las especies descritas previamente.

Sin embargo, las relaciones de *Platanus gentryi*, *Platanus occidentalis* var. *palmeri* y poblaciones de *Platanus* de la zona de Oaxaca, quedaron confusas o no tratadas, en dichos trabajos, por lo

que en el presente estudio se evaluaron las relaciones filogenéticas y biogeográficas de poblaciones de *Platanus* cubriendo un mayor rango de distribución en México, Norte América y Europa, de lo que se tiene al momento reportado; y corroboró el tratamiento taxonómico que ha sido propuesto para las especies de la familia Platanaceae.

De igual forma se examinó la relación filogenética de una población de Mitla, Oaxaca al interior del género y como parte de la especie de *Platanus mexicana* var. *mexicana* como ha sido tratado este taxon.

Para lo cual, fueron utilizadas secuencias de la región espaciadora interna transcrita 1 del ADN ribosomal nuclear (ITS 1), ya que han sido de gran utilidad en la construcción filogenética del género *Platanus* L., como lo ha descrito previamente Feng *et al.* (2005).

Asimismo, se ha demostrado la utilidad de secuencias nucleares y del cloroplasto para investigar el origen de híbridos de plantas (Rieserberg & Brunfield, 1992); por lo que se aplicó este análisis en la identificación de los híbridos putativos *Platanus orientalis* x *Platanus occidentalis* y *Platanus rzedowskii* x *Platanus mexicana*, usando secuencias de los espaciadores ITS 1 y *atpB-rbcL*.

## La Familia Platanaceae T. Lestiboudois ex Dumortier

La familia Platanaceae comprende árboles corpulentos (Fig. 1), deciduos y en raras ocasiones siempre verdes; monoicos, con corteza delgada, algo rugosa que exfolia en placas, quedando el tronco con manchas irregulares con colores de diversa intensidad, con troncos acanalados (Fig. 2). Presenta hojas alternas, simples y palmadamente lobuladas de 3 a 9 (Fig. 3), en la especie *P. kerrii* se encuentran pinadamente nervadas y enteras; más o menos olorosas, pecíolo agrandado en la base y envolviendo a la yema axilar; estípulas caducas y rodeando a la rama (Fig. 4). Flores unisexuales, agrupadas de una a varias cabezuelas unisexuales, globosas densas, a lo largo de un pedúnculo péndulo (Fig. 5); las flores masculinas son numerosas, el cáliz cupular con lóbulos que van de 3 a 7, los pétalos son diminutos y alternos, con 3 hasta 7 estambres, los estambres separados, los filamentos muy cortos y las anteras biloculadas, con dehiscencia longitudinal, alargadas, con un conectivo grande de ápice peltado; flores femeninas con el cáliz cupular, de 3 a 5 lobado o con 3 a 5 sépalos separados, los pétalos ausentes (excepto en *P. racemosa*), los estaminodios de 3 a 4 en un verticilo alrededor de los pistilos exteriores, los pistilos de 5 a 9, el ovario súpero, unilocular, unicarpelar, los óvulos de 1 a 2, el estilo único, linear, curvado, el estigma extendido sobre la cara interior del estilo. Frutos, llamados aquenios (Fig. 6), de 5 a 9, monoespermos, lineares, cuadrangulares, agregados para formar una cabezuela globosa y densa; semilla con el embrión recto, el endospermo delgado y carnoso.

Hoy día Platanaceae es una familia de temperaturas nórdicas y subtropicales de árboles que comprende un solo género, *Platanus* L. con dos subgéneros *Platanus* Leroy y *Castaneophyllum* Leroy, y su rango de distribución comprende solo el hemisferio norte (Fig. 7), desde el sur de Europa y Medio Oriente, en Asia, en el norte de

Vietnam y Laos y en Norte América desde el oeste de California y Baja California, y el este de Norte América, México y Guatemala. Este patrón de distribución es muy similar a muchos taxa considerados relictos terciarios en el hemisferio norte (Soltis *et al.*, 2006).

Desde el siglo pasado ha existido controversia respecto a las relaciones de la familia, incluso varios opinan que sus relaciones son inciertas. Sin embargo, estudios morfológicos recientes han colocado cercanamente a la familia Platanaceae de la familia Hamamelidaceae en el orden Hamamelidales (Cronquist, 1981). Algunos caracteres, como las hojas y las inflorescencias de *Platanus* (único género de la familia) muestran una fuerte afinidad a la subfamilia Liquidambaroideae de la familia Hamamelidaceae (Fig. 8), la cual incluye a *Liquidambar styraciflua* L., debido a la similitud en sus hojas palmado lobadas e inflorescencias en cabezuelas unisexuadas, pero difieren fuertemente en caracteres como las flores, frutos, polen y en la estructura de su madera.

Sin embargo, con el surgimiento de la cladística, la mayoría de estos análisis siguen colocando a la familia en estrecha relación con la familia Hamamelidaceae; sorpresivamente con el surgimiento de datos moleculares, y análisis que combinan datos morfológicos y moleculares, se posiciona a la familia Platanaceae como un taxon hermano de Proteaceae en un clado que también incluye a la familia Nelumbonaceae (Borsch, *et al.* 2003; Doyle, 1998; Floyd *et al.* 1999; Rydin, y Källersjö, 2002, Zanis, *et al.* 2002).

El registro de fósiles de Platanaceae se tiene desde 100 millones de años atrás, desde el cretácico inferior hasta el Terciario, de los cuales se conocen varias especies (Fig. 9), si bien las formas de entonces tenían granos de polen muy pequeños (8-10  $\mu\text{m}$ ) y un peripato desarrollado, carecían de los pelos en la base de los

aquenios (Crepet *et al.* 1992; Crepet *et al.* 2004). En el Cretácico medio, las formas fósiles con hojas platanoides se mezclan con formas de hojas pinadas (*Sapindopsis*) o pedatisectas (*Debeya*, *Dewalquea*), que se prolongan hasta el Eoceno; las hojas con las típicas estípulas del subgénero *Platanus* se encuentran abundantemente en formaciones del Paleoceno. Se sabe que esta familia fue más diversa durante el Cretácico y Terciario que hoy día. El registro fósil de madera Platanoides es abundante en el norte de América, Europa y el este de Asia (Berry, 1929, 1932; Axelrod, 1941; Wing and Boucher, 1998; Poole *et al.* 2002; Zhou *et al.* 2001).

## El Género *Platanus* Linnaeus

Se considera que el único género actual de la familia Platanaceae, *Platanus*, es un relicto con la consideración de fósil viviente. Este género tiene como especie tipo a *Platanus orientalis* L. 1753 y comparte las mismas características que de la familia. Se divide en dos subgéneros: el subgénero *Platanus* subg. *Castaneophyllum* J.F. Leroy que a diferencia del subgénero *Platanus* son árboles siempre verdes; hojas pinadamente venadas, craspedódromas, no lobuladas, con la base del pecíolo con yemas axilares no completamente eclosionadas y las inflorescencias aparentemente axilares; que incluye tan solo a *Platanus kerri* Gagnepain una especie aislada y relicta que representa la rama basal de la evolución del género y es el grupo hermano de las restantes especies. Esta especie se distribuye solo en Laos y Vietnam.

El subgénero *Platanus* subg. *Platanus* presenta los caracteres propios del género pero difiere de *Castaneophyllum* en que son árboles con hojas deciduas en invierno (pero hojas de color pardo algunas veces se mantienen en los árboles); hojas maduras actinódromas o palinactinódromas, con 3 hasta 7 lóbulos, la base del pecíolo envuelve completamente la yema axilar, con inflorescencias terminales.

Este subgénero incluye a las especies *Platanus orientalis* L., *Platanus gentryi* Nixon & Poole, *Platanus racemosa* Nutt., *Platanus mexicana* Moric., *Platanus rzedowskii* Nixon & Poole y *Platanus occidentalis* L.

*Platanus* es un género conocido por los botánicos desde antes de Linnaeus, de hecho el nombre procede del que daban los griegos a *P. orientalis* "platanos", Linnaeus basa su descripción en las especies

de *Platanus orientalis* y *Platanus occidentalis*, diferenciándolos principalmente en la profundidad de los lóbulos de las hojas, que es el carácter comúnmente usado hasta ahora, para distinguir el material vegetal de las dos especies. Desde los trabajos de Linnaeus con *Platanus* varios nombres han sido propuestos para las dos, en su momento conocidas, todos registrados hoy día como sinónimos de las mismas y no fue hasta 1830 que el resto de las especies mostró interés para los botánicos europeos. *Platanus mexicana* fue nombrada por Berlandier por la localidad donde fue colectada cerca de México y *Platanus racemosa* fue nombrada por Nuttall de material colectado en Santa Bárbara, California, *Platanus californica* se le considera un sinónimo. En los siguientes años *Platanus lindeniana* fue nombrada basándose en material colectado en las cercanías de la ciudad de Xalapa, en el estado de Veracruz, México. Posteriormente este nombre se aplica a los plátanos del este y sureste de México desde el sur de San Luís Potosí hasta el sur y oeste de Chiapas y Guatemala.

Para 1891, Kuntze considera a todos los *Platanus* como una sola especie y por lo tanto considera a *Platanus occidentalis*, *Platanus racemosa*, *Platanus mexicana* y *Platanus lindeniana* como variedades de *Platanus orientalis* y reconoce a material colectado en Coahuila, México, por Palmer como *Platanus orientalis* var. *palmeri*; este mismo material es reconocido como sintipo de *Platanus glabrata* Fernald.

Standley (1924) reconoce siete especies para México, en las cuales incluía a *Platanus racemosa*, *Platanus wrightii*, *Platanus glabrata* y *Platanus lindeniana* y reconoce también a *Platanus chiapensis* y *Platanus oaxacana* colectados en los estados mexicanos de Chiapas y Oaxaca respectivamente. Asimismo, reconoce a *Platanus mexicana* como especie que se encuentra en Nuevo León y Tamaulipas en el noreste de México.

Benson en 1943 reduce a *Platanus wrightii* de Arizona y Nuevo México como variedad de *Platanus racemosa* debido a su alta similitud con los ejemplares de California. Nee en 1981 determina que *Platanus mexicana* corresponde al taxon referido por Standley como *Platanus lindeni* y reconoce a *Platanus chiapensis* como su sinónimo.

Pero no fue hasta 1982 que Leroy reconoce al subgénero *Castaneophyllum* con una única especie asiática, de hojas siempre verdes y pinadas, *Platanus kerri* y mantiene al resto de las especies en el subgénero *Platanus*.

Sin embargo, no fue hasta 2003 que Kevin Nixon y Jackie Poole, realizan un trabajo profundo sobre el tratamiento taxonómico del género *Platanus*, sobre todo con las especies de Norte América donde se reconoce que existe una mayor confusión, reconociendo ocho taxones norteamericanos, describen a las especies de *Platanus orientalis* L. como única especie de Eurasia; *Platanus gentryi* Nixon y Poole como una nueva especie del oeste de México; *Platanus racemosa* Nutt. con dos variedades *Platanus racemosa* Nutt. var. *racemosa* y *Platanus racemosa* Nutt. var. *wrightii* (S. Wats.) Benson, distribuidas en California y el noroeste de México; *Platanus mexicana* Moric. con dos variedades, *Platanus mexicana* var. *mexicana* que incluye a las poblaciones de los estados del este de México donde incluye Oaxaca, Chiapas y Guatemala y *Platanus mexicana* var. *interior* Nixon & Poole descrita como una nueva variedad para el centro de México; presentan a *Platanus rzedowskii* Nixon y Poole como una nueva especie no descrita del noreste de México, que frecuentemente es identificada como *Platanus mexicana* Moric. y finalmente a *Platanus occidentalis* L. con dos variedades *Platanus occidentalis* L. var. *occidentalis* del este de los Estados Unidos y *Platanus occidentalis* L. var. *palmeri* (Kuntze) Nixon & Poole ex

Geerinck de los estados de Texas, en Estados Unidos y Coahuila en México.

## Descripción de las Especies del Género *Platanus* L.

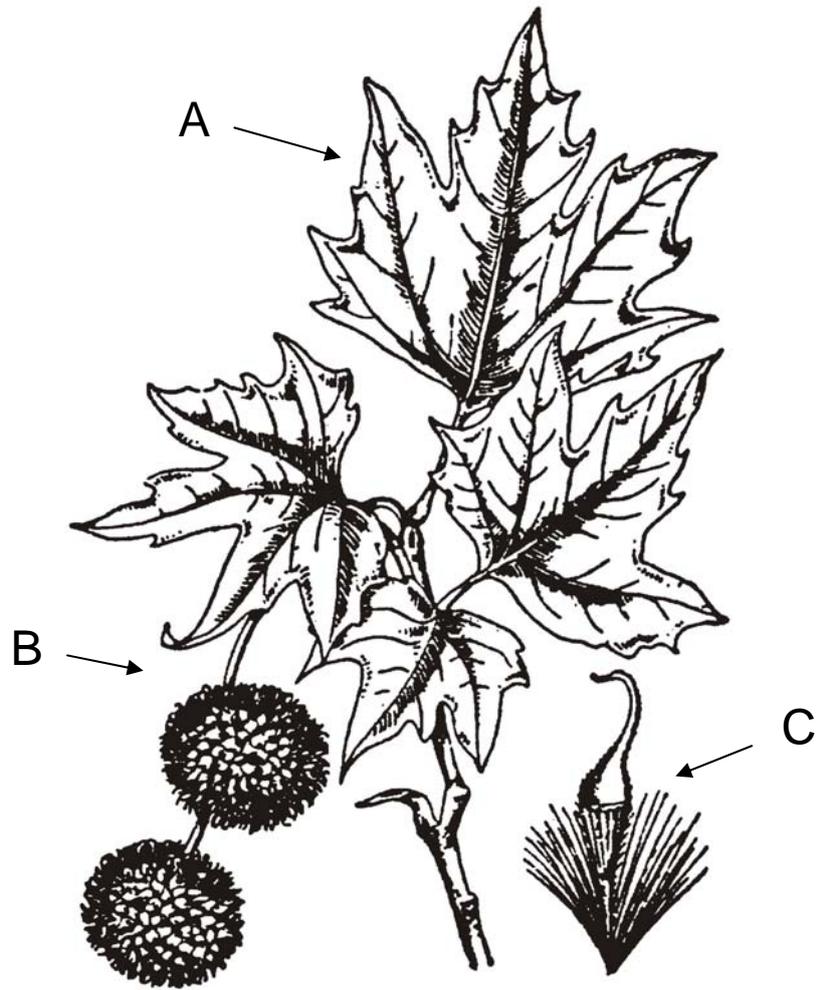
### *Platanus orientalis* Linnaeus

Árbol de 15 hasta 30 metros de altura (Fig. 10), el tronco de 16 metros de circunferencia en la base, muy longevo de hasta 500 años o más, con ramas considerablemente extendidas, es decir de amplia cobertura. La corteza sobre troncos viejos escamada en placas pequeñas, cuadradas de color pardo oscuro y persistentes (Fig. 11). Las hojas profundamente lobadas (Fig. 12), con usualmente 5 lóbulos, aunque se pueden encontrar desde 3 hasta 7, de aproximadamente 3/5 partes la longitud de la lámina, el tamaño de las hojas puede variar de 11 por 18 cm de ancho por 12 a 24 cm de largo, ampliamente cuneada o truncada en la base, el lóbulo mayor mas largo que ancho de aproximadamente 7 a 11 cm de largo por 2.5 a 6 cm de ancho, fuertemente dentadas o enteras, glabras o subglabras cuando alcanzan la madures; el pecíolo de 2.5 a 7.5 cm, las frutas en cabezuelas que pueden ser de 3 hasta 6 (Fig. 13), sobre un largo pedúnculo de 13 a 19 cm (Pignatti, 2003; Yaltirik, 1983).

Según Yaltirik (1983) es una especie que se le encuentra en bosques húmedos, sobre los valles bajos, en suelos aluviales ricos en piedras, en la ribera de los ríos. Crece desde el nivel del mar hasta los 1100 msnm.

Es ampliamente cultivado como árbol de sombra y ornamental sobre calles y avenidas de ambientes urbanos, por lo cual se encuentra ampliamente propagado por toda Europa. Antiguamente en algunas regiones del Asia menor, influenciadas por la cultura griega era considerado como una planta sagrada.

Su distribución natural corresponde al sur de Italia y Sicilia, la península de los Balcanes, Creta, oeste de Siria, norte de Irak, Irán y Turquía.



*Platanus orientalis* L. A. Forma de las hojas; B. Rama con inflorescencias; C. Fruto.

*Platanus orientalis* L. A. Forma delle foglie; B. Ramo con infiorescenze; C. Frutto.



Distribución de *Platanus orientalis* L. en Europa y Asia.  
 Distribuzione in Europa e Asia di *Platanus orientalis* L.

## ***Platanus gentryi* Nixon & Poole**

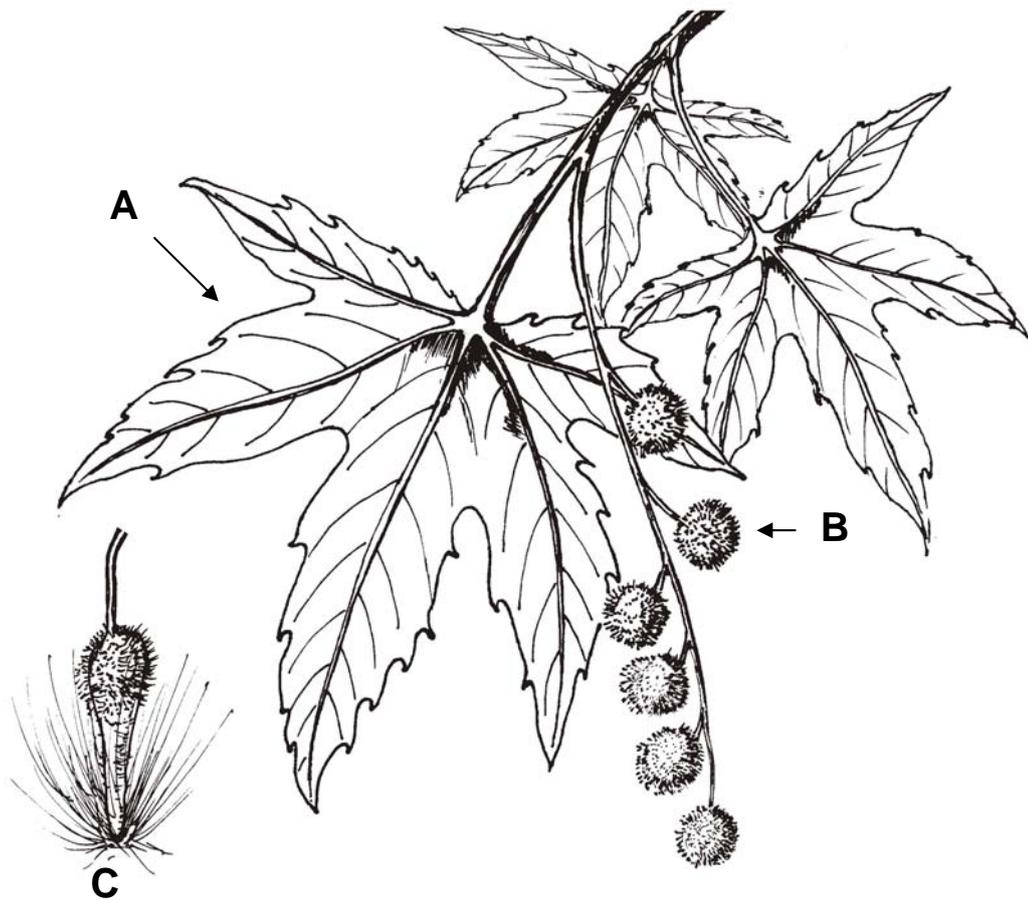
Esta nueva especie descrita por Nixon & Poole (2003), tiene la característica de que son árboles de hasta 30 metros o más de altura, de apariencia piramidal; la corteza también se exfolia en placas dándole al tronco una apariencia moteada; las ramas tienen de 2.0 a 2.5 mm de diámetro cuando son jóvenes, con una densa vestidura de tricomas dendríticos, las ramas viejas son glabras pardorojizas o grises o también algunas veces persisten como piloso dendríticas; las hojas alcanzan desde 8 a 25 cm de longitud por 10 hasta 30 cm de ancho, de orbicular a ovada u obovada en el margen, profundamente lobadas, la superficie del haz verde grisáceo al principio pilosa posteriormente glabras, las venas principales usualmente prominentes, la superficie del envés densamente persistente con vestidura fina blanca o gris; los lóbulos de las hojas, usualmente de 3 hasta 7, normalmente 5, lanceolados u ovado lanceolados con ápices que terminan glandularmente, el lóbulo central de 2 a 2 1/2 veces tan largo como ancho, de 15 cm de longitud por 5 cm de ancho, los lóbulos laterales apicales de 2/3 a 9/10 la longitud del lóbulo central y de morfología similar, los lóbulos basales laterales de 1/3 a 2/3 la longitud del lóbulo central, pero también pueden faltar algunas veces, las hojas pequeñas y no lobuladas son primordios de ramas fértiles, los márgenes de los lóbulos con dientes tipo glandulares poco espaciados, las puntas glandulares de 15 mm de longitud, pero también pueden presentar lóbulos, en muy raras ocasiones, márgenes mas o menos enteros que carecen de dientes. La base de las hojas cordada o truncada, ocasionalmente cuneada, la lámina no decurrente sobre la base del pecíolo. Los pecíolos, primero poco, después densamente vestidos con tricomas dendríticos, posteriormente glabros, de 50 a 70 mm de longitud; estípulas membranosas usualmente con tricomas pardos, algunas veces foliosas, lobuladas con dientes glandulares similares a los de la hojas;

las yemas axilares rojizas a pardas y lisas, las inflorescencias femeninas laxas, racemosas de 5 a 7, en cabezuelas pecioladas o subsésiles y se pueden encontrar en raras ocasiones desde una, de 13 a 15 mm de diámetro cuando maduras y de color amarillento. Las flores femeninas, con estaminodios conspicuos, con cubierta peltada de color naranja, la cubierta peltada con tricomas dendríticos o no ramificados, con 6 carpelos por flor; las inflorescencias masculinas de 3 a 4 en cabezuelas subsésiles; los aquenios maduros de 6 a 9 mm de longitud, truncados, simétricos, lisos, amarillos y glabrados con pelos amarillos a lo largo de la longitud del cuerpo del aquenio y se desprenden en otoño.

Según Nixon & Poole (2003), esta especie se distribuye naturalmente hasta los 1000 msnm en los cañones húmedos del noroeste de México, donde alcanzan grandes proporciones en una estrecha franja con elementos del bosque de pinos. Esta especie se puede considerar un relictó en su distribución y posiblemente sea muy similar al ancestro del cual se derivó *Platanus racemosa*.

Su distribución se encuentra desde el Sur de Sonora, el norte de Sinaloa y algunas partes cercanas del estado de Chihuahua, en México.

Esta especie ha sido tratada como *Platanus racemosa* o como *Platanus wrightii*, confusión generada sobre todo a las abundantes diferencias morfológicas dentro de la especie y a que se distribuye en ambientes húmedos subtropicales geográficamente dispuestos muy cercanamente a las poblaciones de *Platanus racemosa* var. *wrightii* en Chihuahua, México; sin embargo, Nixon y Poole no encontraron material con características intermedias entre estas poblaciones, sin que esto signifique que no existan zonas de intergradación entre las especies.



*Platanus gentryi* Nixon & Poole. A. Forma de las hojas; B. Rama con inflorescencias; C. Fruto.

*Platanus gentryi* Nixon & Poole. A. Forma delle foglie; B. Ramo con infiorescenze; C. Frutto.



Distribución de *Platanus gentryi* Nixon & Poole, en el noroeste de México.

Distribuzione nel Messico del nord ovest di *Platanus gentryi* Nixon & Poole.

## ***Platanus racemosa* Nutt**

Árboles de 15 hasta 25 metros de altura (Fig. 14), de amplia cobertura, los troncos rectos y erectos algunas veces, pero son comunes las formas irregulares, reclinadas, o postradas con ramas irregulares y cercanas al suelo, de más de 2 metros de diámetro. Las estípulas enteras a algo dentadas. La lámina foliar verde oscuro, con 3 a 5 lóbulos y de 10 a 25 de largo por 10 a 25 cm de ancho (Fig. 15), bastante gruesa, los lóbulos de la hoja más largos que anchos, los lóbulos basales algo más pequeños y extendidos, no reflexivos, ampliamente sinuosos y profundamente cóncavos, la profundidad de la hendidura distal alrededor de  $1/3$  a  $2/3$  la distancia de la longitud total desde su inicio a la base de la hoja, el lóbulo central de la hoja de aproximadamente  $1/3$  a  $2/3$  la longitud total de la lámina foliar, los márgenes enteros a remotamente serrados, el ápice agudo a acuminado, algunas veces redondeado; el envés persistentemente tomentoso, el haz glabrescente. Las inflorescencias femeninas en cabezuelas de 1 o 2 y hasta 7 y de 20 a 30 mm de diámetro, laterales y sésiles en raquis de hasta 25 cm de largo (Fig. 16). Los aquenios de 7 a 10 mm, con pelos basales de alrededor de  $2/3$  la longitud del mismo (Kaul, 1993).

Esta especie florece en primavera y fructifica más tarde, se encuentra principalmente en bosques de alta humedad, en la riberas de corrientes de agua y en los cañones rocosos, donde es abundante y algunas veces dentro de los desiertos donde corren ríos o existen zonas cultivadas. Este hermoso árbol es ampliamente cultivado en California, donde se le puede admirar en parques y jardines recreativos, especialmente en el sur de California, donde los individuos nativos son pocos comparados con la población cultivada.

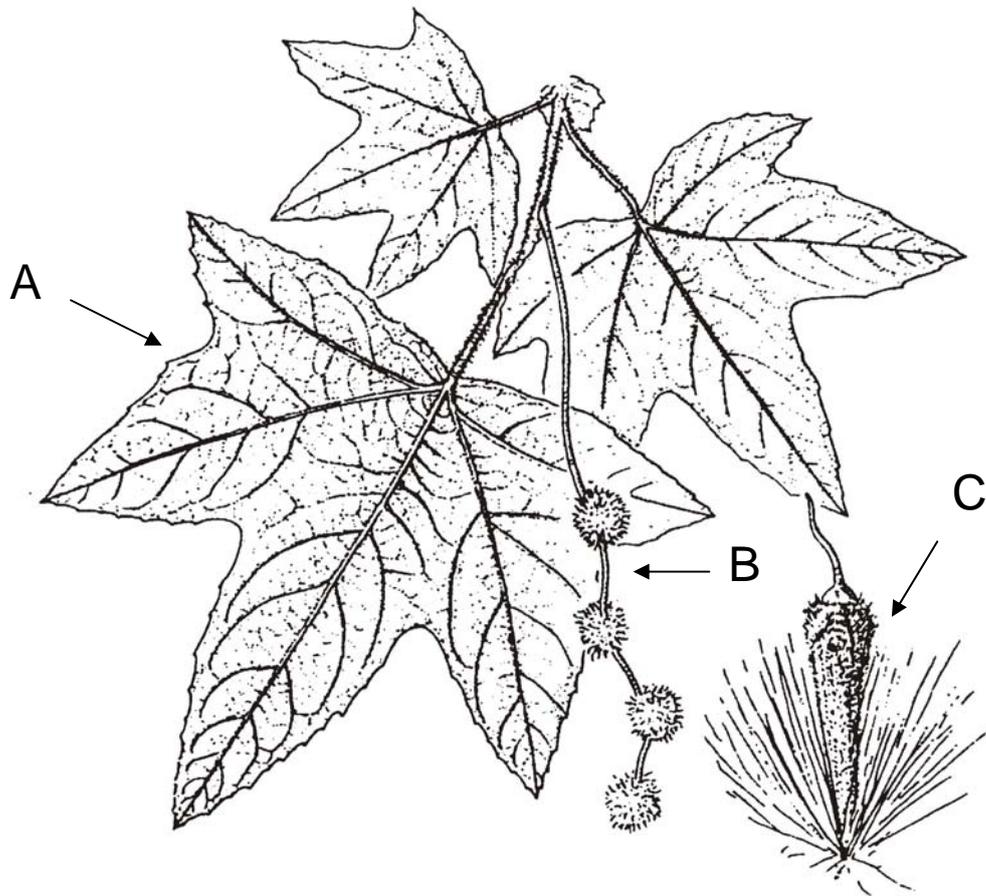
Los nativos americanos usaban infusiones preparadas de la planta de *Platanus racemosa* como medicamento para tratar muchas enfermedades y de la corteza para curar malestares del estómago.

Normalmente se encuentra desde California, Arizona y Nuevo México en Estados Unidos a Baja California, Chihuahua, Sinaloa y Sonora en México. Desde el nivel del mar hasta los 2000 msnm.

Son reconocidas dos variedades de esta especie por Nixon y Poole (2003); *Platanus racemosa* Nutt. var. *racemosa* y *Platanus racemosa* Nutt var. *wrightii* (S. Wats.) Benson (Fig. 17), la cual difiere de la primera, generalmente por que sus hojas, pecíolos y ramas son mas glabros y la tendencia de la inflorescencia femenina de tener menos cabezuelas, normalmente 3 y pedunculadas al raquis; con los aquenios mas truncados.

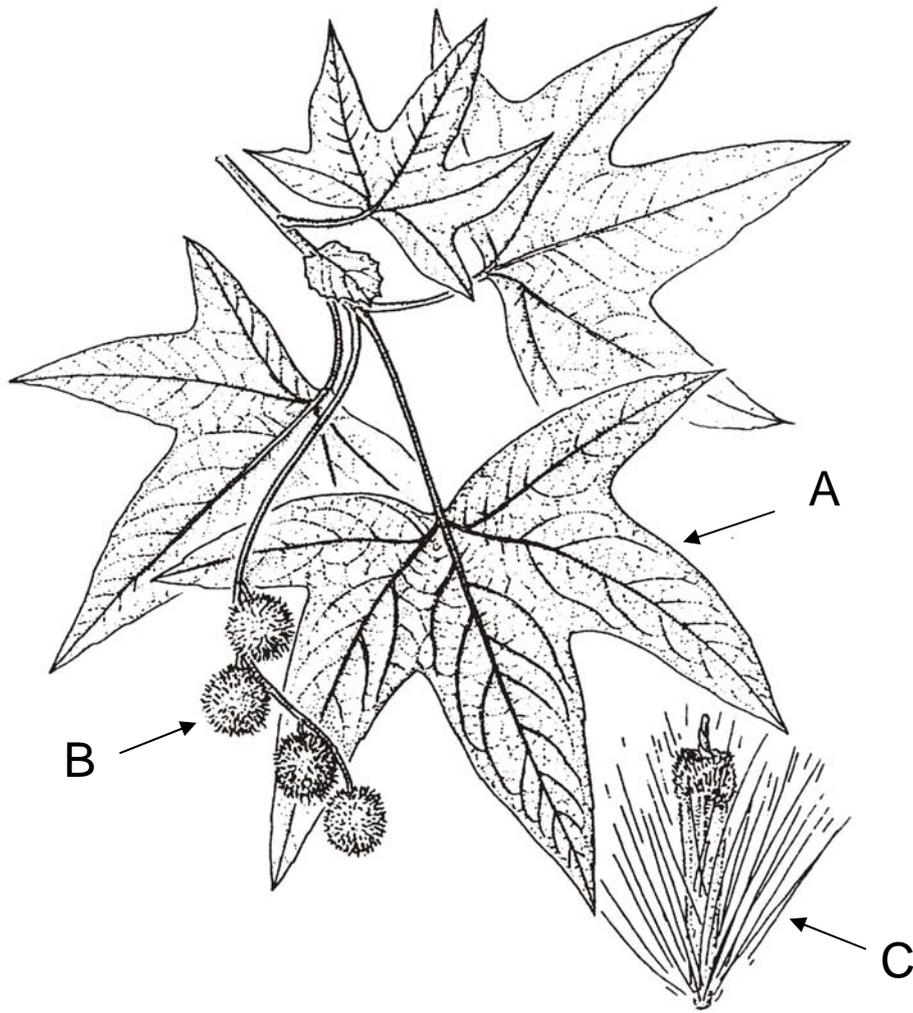
Además de los aspectos morfológicos, estas variedades difieren en su distribución, observándose dos zonas muy marcadas, la primera consiste en la zona más hacia el oeste en los estados de California, Estados Unidos y Baja California en México, la segunda corresponde a los estados de Arizona y Nuevo México, Estados Unidos y Chihuahua, Sonora y Sinaloa, en México.

*Platanus racemosa* var. *racemosa*, también a sido tratada como *Platanus racemosa*, *Platanus orientalis* L. var. *racemosa*, *Platanus occidentalis*, *Platanus mexicana*, pero principalmente como *Platanus californica*. De igual forma *Platanus racemosa* var. *wrightii* ha sido tratada como *Platanus racemosa* y como *Platanus mexicana* pero principalmente se le ha tratado como *Platanus wrightii*. Sin embargo, Nixon y Poole (2003) proponen se mantengan como variedades debido a que los caracteres de ambas no son consistentes y se sobreponen ampliamente los dos taxa.



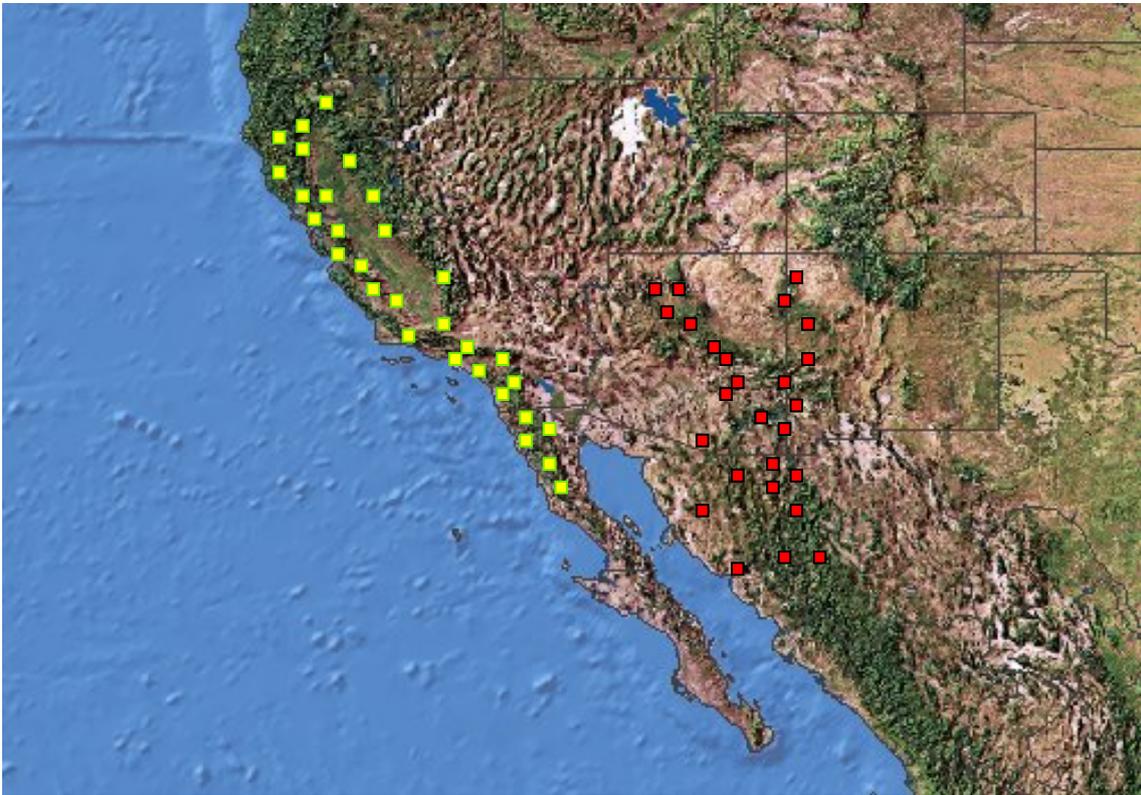
*Platanus racemosa* Nutt. var. *racemosa*. A. Forma de las hojas; B. Rama con inflorescencias; C. Fruto.

*Platanus racemosa* Nutt. var. *racemosa*. A. Forma delle foglie; B. Ramo con infiorescenze; C. Frutto.



*Platanus racemosa* Nutt. var. *wrightii*. A. Forma de las hojas; B. Rama con inflorescencias; C. Fruto.

*Platanus racemosa* Nutt. var. *wrightii*. A. Forma delle foglie; B. Ramo con infiorescenze; C. Frutto.



- Distribución de *Platanus racemosa* Nutt. var. *racemosa* en los estados de California, Estados Unidos y Baja California México.
- Distribución de *Platanus racemosa* Nutt. var. *wrightii* en Arizona, Nuevo México, Estados Unidos y Chihuahua, Sonora y Sinaloa, México.
- Distribuzione di *Platanus racemosa* Nutt. var. *racemosa* in California (USA), e Baja California (Messico).
- Distribuzione di *Platanus racemosa* Nutt. var. *wrightii* in Arizona, New México (USA), e Chihuahua, Sonora e Sinaloa (Messico).

### ***Platanus mexicana* Moric.**

Árbol caducifolio, de 15 a 25, hasta 35 metros de altura (Fig. 18), con tronco de un metro a uno y medio de diámetro, corteza que se exfolia originando manchas de forma irregular de color blanquecino (Fig. 19), la ramificación es irregular, ramas jóvenes con pelos dendríticos, el pecíolo de 2 a 4 hasta 8 cm de largo, la lámina foliar de 9 a 22 cm de largo y de 8 a 20 cm de ancho, generalmente con tres lóbulos y subpeltada, los lóbulos ascendentes o a veces divergentes, acuminados, con el margen entero, o a veces con pequeños dientes cerca de la base, normalmente las hojas de menor tamaño no presentan dientes y si los pequeños lóbulos basales en las ramas fértiles, la base redondeada o truncada y algo recurrente en el pecíolo, la nerviación es palmada, con nervios laterales que divergen 1 a 1.5 cm arriba de la base de la lámina, haz subtomentoso que se vuelve glabrado, con pelos pequeños y muy ramificados, envés densamente tomentoso en hojas jóvenes, los pelos ramificados blancos y rojizos, a veces se vuelve glabrescente con la edad; las inflorescencias masculinas de 3 a 7 cm de largo, con raquis tomentoso, con dos a cinco cabezuelas, globosas sésiles o subsésiles, de 7 a 11 mm de diámetro; la inflorescencia femenina terminal en ramillas jóvenes, de 5 a 12 hasta 16 a 30 cm de largo con 1, 2 hasta 5 cabezuelas sésiles o subsésiles; flores masculinas con el perianto hasta de 1 mm de largo, filamentos ausentes, anteras de 2 a 2.5 mm de largo; flores femeninas con el perianto inconspicuo, ovario tomentoso, estilo linear de 3.5 a 4 mm de largo, estigma extendido; aquenios lineares de 5 a 6 mm de largo, tomentoso o glabrescente, los pelos de la base de 5 a 6 mm de largo.

Esta especie florece de diciembre a mayo encontrándose los frutos de abril a agosto, crece en lugares con humedad alta en cañadas y en los márgenes de arroyos, ríos y en medio de bosques

caducifolios, encinares y selvas medianas y bajas caducifolias, desde los 160 hasta los 2400 msnm (Carranza, 1994).

Especie de gran aprecio por su belleza, por lo que se ha usado con fines ornamentales, presentando una buena adaptación a las condiciones de manejo y cultivo. En algunas regiones de México su madera es utilizada para la fabricación de artesanías y en ebanistería.

Este árbol también se le conoce en la zona de su distribución como álamo, álamo blanco, haya, olivo, papalote y papalotcuáhuil en lengua náhuatl (CONABIO, 2007).

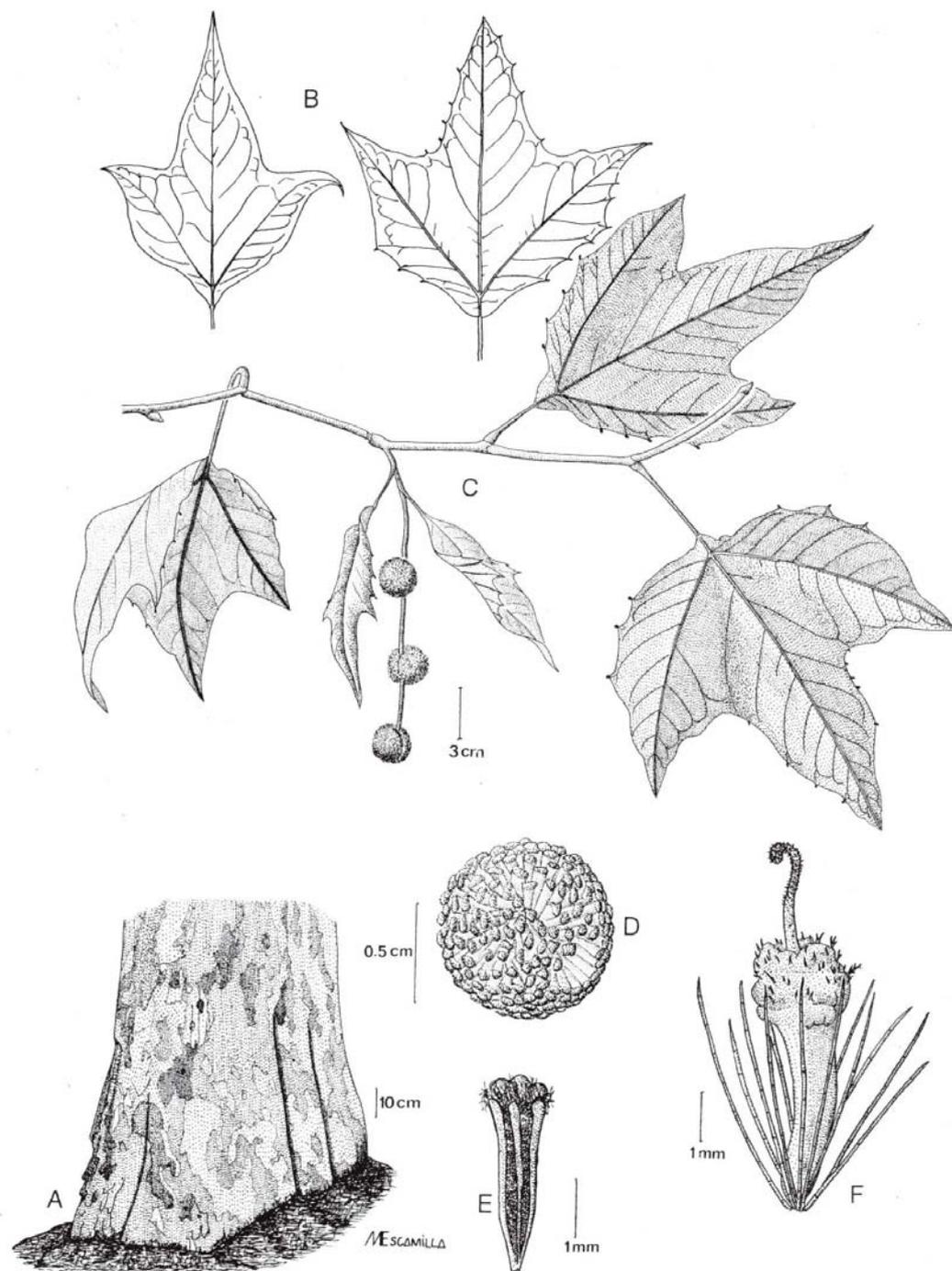
Su distribución se encuentra desde el centro de México en los estados de Querétaro, Guanajuato, San Luís Potosí e Hidalgo al este de México desde Veracruz a Chiapas y también en Guatemala (Nee, 1981).

Nixon y Poole (2003) reconocen dos variedades para esta especie: *Platanus mexicana* var. *mexicana* y *Platanus mexicana* var. *interior*, esta última difiere de la primera, en la mayor longitud de las hojas, y estas son menos tomentosas y eventualmente glabrescentes, las inflorescencias masculinas tienen menos cabezuelas, normalmente de 2 a 3 y normalmente aquenios mayores en tamaño. Son similares en la variedad de la forma de las hojas, nervadura, forma del aquenio y la vestidura del mismo.

También las dos variedades difieren en su distribución, *Platanus mexicana* var. *interior* se encuentra en las partes altas del centro de México, en los estados de Querétaro, Guanajuato y San Luís Potosí y *Platanus mexicana* var. *mexicana* se le encuentra desde Veracruz, México, hasta Guatemala.

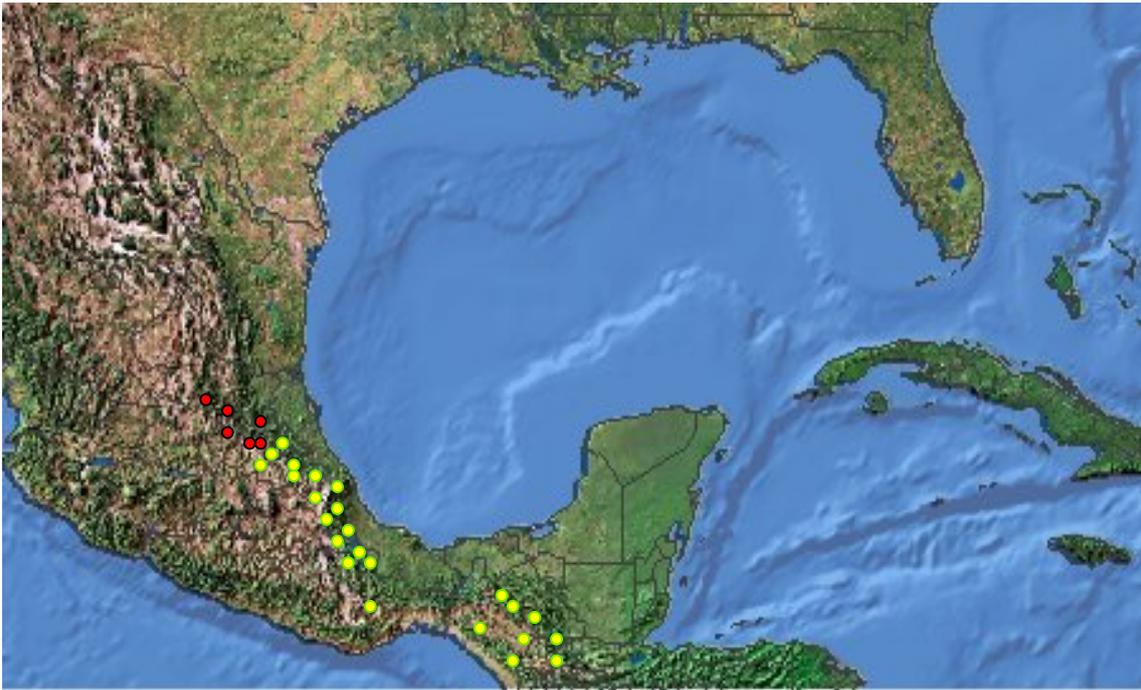
A *Platanus mexicana* var. *mexicana* se le ha tratado como *Platanus lindeniana*, sobre todo a los ejemplares del estado de Veracruz donde fue descrita. Asimismo, se considera que no existe suficiente evidencia para que los ejemplares de Chiapas conocidos como *Platanus chiapensis* sean considerados como especie diferente, a pesar de que algunas discrepancias morfológicas son evidentes. De la misma forma ocurre con *Platanus oaxacana* que se encuentra en Oaxaca, México.

A *Platanus mexicana* var. *interior* de igual forma se la ha tratado como *Platanus glabrata*, que Nixon & Poole lo consideran sinónimo de *Platanus occidentalis* var. *palmeri*, aparentemente por sus hojas glabras.



*Platanus mexicana* Moric. A. Corteza del tronco; B. Forma de las hojas; C. Rama con inflorescencias; D. Cabezuela masculina; E. Antera; E. Fruto.

*Platanus mexicana* Moric. A. Cortecchia; B. Forma delle foglie; C. Ramo con infiorescenze; D. Infiorescenza maschile; E. Antera; E. Frutto.



Distribución de *Platanus mexicana* sobre la Sierra Madre Oriental, Oaxaca y Chiapas, México y Guatemala. ● *Platanus mexicana* var. *mexicana*. ● *Platanus mexicana* var. *interior*.

Distribuzione di *Platanus mexicana* in Sierra Madre Orientale, Oaxaca, Chiapas(Messico) e Guatemala. ● *Platanus mexicana* var. *mexicana*. ● *Platanus mexicana* var. *interior*.

### ***Platanus rzedowskii* Nixon & Pooled**

Árboles de 25 metros de altura o más, de cobertura estrecha a amplia; corteza que se exfolia en grandes placas, de apariencia moteada; ramas tomentosas cuando jóvenes, con indumento rojizo, rojo pardo o gris cuando envejecen, glabras o con pelos dendríticos persistentes, de 2 a 3 mm de diámetro. La lámina foliar de 3-7 a 15-25 cm de longitud y de 10-20, hasta 25 cm de ancho, ampliamente ovada a deltoidea en el contorno, ligeramente lobada, la superficie del haz de color verde intenso o algunas veces amarillo verdoso, al principio con tricomas dendríticos, posteriormente con venas principales no prominentes, el envés densamente tomentoso blanco o grisáceo; de 3 a 5 y algunas veces hasta 7 lóbulos deltoides a estrechamente triangulares, con el lóbulo central acuminado, que puede terminar en glándulas, lóbulo central de 7/10 a 1 ½ veces lo largo que lo ancho, de 15 cm de longitud por 11 cm de ancho, los lóbulos laterales y el apical normalmente 2/3 partes o menos de la longitud del lóbulo central, los lóbulos basales laterales normalmente 2/3 partes de la longitud del lóbulo apical, los márgenes de los lóbulos normalmente lisos, enteros, pero algunas veces con dientes secundarios; la base de la hoja truncada a atenuada-decurrente, la hoja normalmente decurrente de manera próxima al pecíolo desde el eje de la vena principal por aproximadamente 5 a 7 o hasta 10 mm o algunas veces no decurrente. Los pecíolos al principio pilosos, posteriormente glabros, de 25 hasta 80 mm de longitud, la cubierta basal expandida de 5 a 6 mm longitud por 3 a 5 mm de ancho. Las estípulas foliáceas o membranosas, mayoritariamente enteras y verdes, con tricomas pardos, de 12 a 18 mm sobre la lámina. Yemas axilares pardo rojizas. Las inflorescencias femeninas libres, de un solo capítulo, en raras ocasiones 2, de 20 a 40 mm de diámetro cuando maduras, normalmente con una cubierta color blanquecina debido a la vestidura blanca de los aquenios. Flores

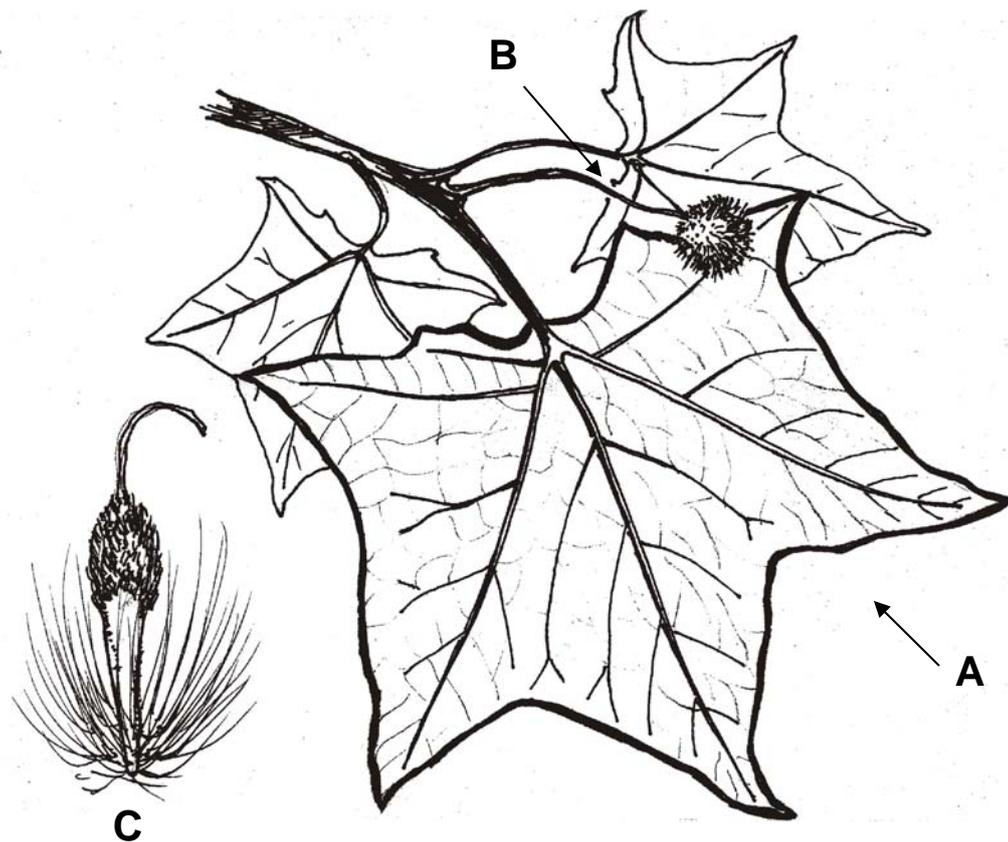
femeninas con aproximadamente 6 carpelos por flor, ovarios densamente cubiertos con tricomas dendríticos blanquecinos, los estilos de 4 a 8 mm de longitud, apicalmente circinados y rojizos. Las inflorescencias masculinas de una cabezuela, las flores con anteras de 2.5 a 3 mm de longitud. Los aquenios desde 4 hasta 12 mm de longitud, la parte superior gradualmente cubierta dentro de un estilo persistente, densamente piloso con tricomas blanquecinos de al menos 1/3 de la longitud del aquenio, en algunos ejemplares el aquenio densamente tomentoso; los pelos de color amarillo articulados ascendentes a lo largo del cuerpo del aquenio unidos en su base.

En esta especie los aquenios normalmente caen al término del verano o en el otoño, aunque en muy raras ocasiones se mantienen en las cabezuelas durante el invierno (Nixon & Poole, 2003). Su hábitat es muy restringido a la ribera de arroyos, riachuelos y ríos, desde los 450 hasta los 1800 msnm.

Su área de distribución se encuentra principalmente en el lado este de la Sierra Madre Oriental en los estados mexicanos de Nuevo León, Tamaulipas y el norte de San Luís Potosí.

*Platanus rzedowskii* es una de las especies mas bellas y distinguibles de *Platanus*, por lo que es de potencial uso ornamental se le cultiva en el norte de México y ocasionalmente en Texas, California y Florida.

Normalmente esta especie ha sido tratada como *Platanus mexicana*, pero Nixon & Poole, 2003, la presenta como una nueva especie del noreste de México.



*Platanus rzedowskii* Nixon & Poole A. Forma de las hojas; B. Rama con inflorescencias; C. Fruto.

*Platanus rzedowskii* Nixon & Poole A. Forma delle foglie; B. Ramo con infiorescenze; C. Frutto.



Distribución de *Platanus rzedowskii* sobre la Sierra Madre Oriental en los estados mexicanos de Nuevo León, Tamaulipas y el norte de San Luis Potosí.

Distribuzione di *Platanus rzedowskii* in Nuevo León, Tamaulipas, San Luis Potosí, in Sierra Madre Orientale (Messico).

## ***Platanus occidentalis* Linnaeus**

Árboles de más de 50 metros de altura de grandes proporciones y biomasa (Fig. 20); con troncos rectos sin ramificaciones, de grandes dimensiones, ó muy ramificados e incluso multitroncales, que alcanzan hasta los 4 metros de diámetro (Fig. 21). Estípulas enteras a ásperamente serradas. Las hojas verde claro y normalmente lobuladas (Fig. 22), desde tres, cinco o siete lóbulos presentes por lámina u ocasionalmente no lobuladas, con dimensiones de 6 a más de 20 cm por 6 a más de 25 cm; los lóbulos de la lámina foliar comúnmente mas anchos que largos, los lóbulos de la base usualmente pequeños, a fuertemente reflexivos, ampliamente sinuosos y suavemente cóncavos, la profundidad de las hendiduras distales comúnmente menos de 1/2 de la distancia de la hendidura a la base de la lámina foliar, el lóbulo central de la hoja de 1/2 a 2/3 la longitud de la misma; los márgenes son enteros a serrados, los dientes algunas veces con arista corta, ápice usualmente acuminado; la superficie normalmente se encuentra glabrescente, envés persistentemente tomentoso a lo largo de las venas. Las inflorescencias femeninas (Fig. 23), en cabezuelas de una a dos, que alcanzan de 25 a 30 mm de diámetro; los pedúnculos pueden tener hasta 15 cm. Los aquenios de siete a 10mm de largo, con pelos en la base de la misma longitud (Fig. 24).

Según Kaul (1993) estos árboles florecen en primavera y fructifican más tarde, manteniéndose la capitula durante el invierno, cayendo los aquenios desde la primavera al otoño. Se encuentran de manera abundante sobre suelos aluviales cerca de corrientes de agua y lagos y en colinas con humedad abundante, desde el nivel del mar hasta los 950msnm.

La distribución de esta especie corresponde a la parte noreste de América desde Ontario, Canadá, la parte este de los Estados Unidos de Norte América, en los estados de Alabama, Arkansas, Connecticut, Delaware, D.C., Florida, Georgia, Illinois, Iowa, Kansas, Kentucky, Louisiana, Maryland, Massachusetts, Michigan, Missouri, Montana, Nebraska, New Hampshire, New Jersey, New York, North Carolina, Ohio, Oklahoma, Pennsylvania, Rhode Island, South Carolina, Tennessee, Texas, Vermont, Virginia, West Virginia, y los estados de Coahuila, Nuevo León, San Luís Potosí y Tamaulipas en la parte noreste de México (Kaul, 1993).

Los nativos americanos usaban esta especie para una variedad de usos medicinales que incluía remedios para atender problemas de resfriado, dietéticos, dermatológicos, ginecológicos, respiratorios y gastrointestinales.

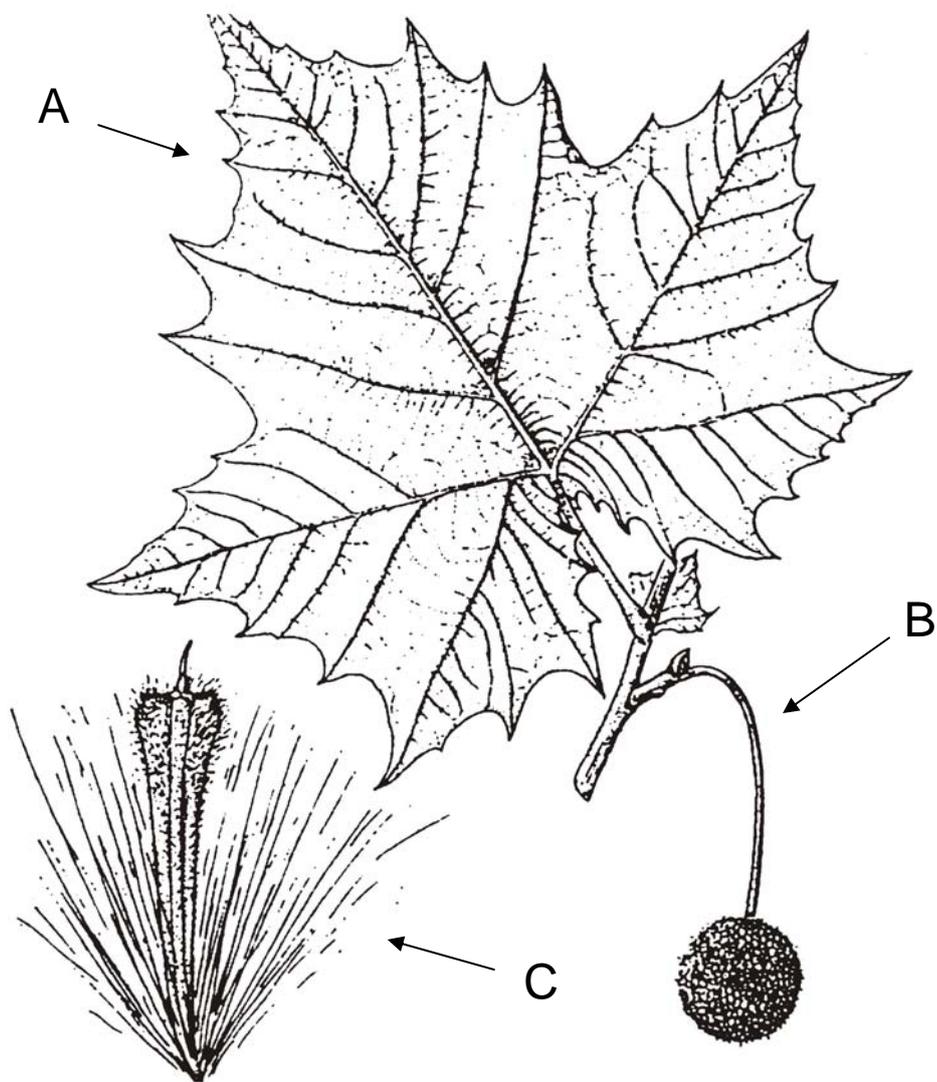
Los nombres con que son conocidos estos majestuosos árboles son sicomoro o sycamore y american plane-tree, en lengua inglesa.

Árboles que se distribuyen en la zona oeste del rango que corresponde a la especie, desde Iowa hasta México, y que presentan hojas de menor tamaño y tan largas como anchas, han sido llamados *P. occidentalis* var. *glabrata* (Fernald) Sargent. De igual forma, han sido llamados *P. occidentalis* var. *attenuata* a los árboles con la lámina foliar lobulada con más profundidad y la base largamente cuneada y decurrente sobre el pecíolo.

Según Nixon y Poole (2003) existen dos variedades; *Platanus occidentalis* L. var. *occidentalis* que es el sicomoro común en la parte este de los Estados Unidos y se encuentra principalmente en cañadas y bosques húmedos con corrientes de agua, de desde el sur de Maine a la parte central de Texas y Florida, siendo uno de los árboles mas

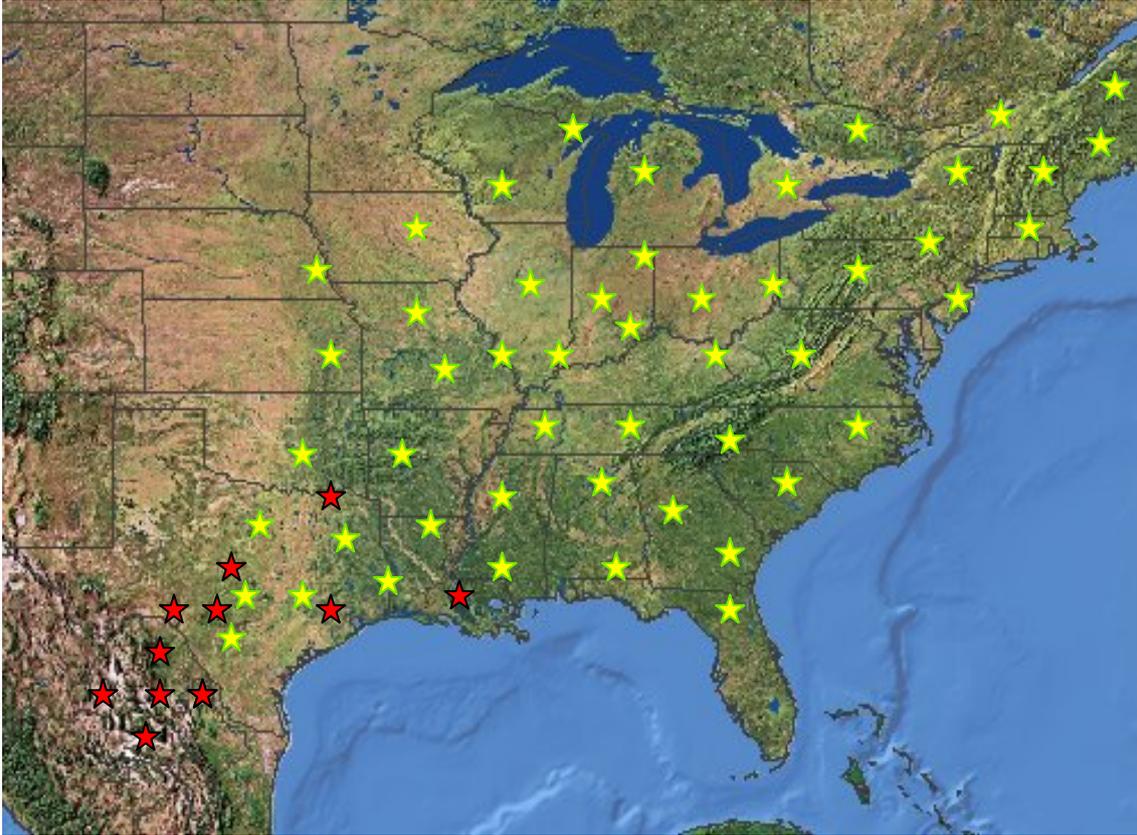
grandes del bosque caducifolio. La otra variedad corresponde a *Platanus occidentalis* L. var. *palmeri* (Kuntze) Nixon & Poole ex Geerinck que se distribuye principalmente en la zona que corresponde a la parte central de Texas al noreste de México, en el estado de Coahuila a lo largo de barrancas y cañadas, rodeado de ambientes secos relativamente y varios tipos de bosques. Éste difiere del primero en que es de menor porte, los márgenes de la lámina foliar son mas enteros y más glabradas y las cabezuelas son más pequeñas.

Para ambas variedades se han utilizado los siguientes nombres: *Platanus orientalis* L. var. *occidentalis* (L.) Kunze, *Platanus lobata* Moench., *Platanus vulgaris angulosa* Spach, *Platanus occidentalis hispanica* Wesmael, *Platanus excelsa* Salisb., *Platanus integrifolia* Hort. Ex C. Koch y *Platanus pyramidalis* Hort. ex Dippel para *Platanus occidentalis* var. *occidentalis*; *Platanus orientalis* L. var. *palmeri* Kuntze *Platanus glabrata* Fern. y *Platanus densicoma* Dode para *Platanus occidentalis* var. *palmeri*.



*Platanus occidentalis* L. A. Forma de las hojas; B. Rama con inflorescencias; C. Fruto.

*Platanus occidentalis* L. A. Forma delle foglie; B. Ramo con infiorescenze; C. Frutto.



Distribución de *Platanus occidentalis* L. en el noreste de México y este de los Estados Unidos de Norte América. ★ *Platanus occidentalis* var. *occidentalis*. ★ *Platanus occidentalis* var. *palmeri*.

Distribuzione di *Platanus occidentalis* L. nel nordest del Messico e nell'est del Nord America. ★ *Platanus occidentalis* var. *occidentalis*. ★ *Platanus occidentalis* var. *palmeri*.

### ***Platanus kerrii* Gagnepain**

Árboles siempre verdes; las hojas son pinadamente venadas y craspedódromas, y a diferencia del resto de las especies del género *Platanus* L. no son lobadas, con márgenes enteros; la base del pecíolo no envuelve la yema axilar y puede ser un adaptación al hábito de no ser decíduo; las estípulas no envuelven completamente al tallo y las inflorescencias son axiales, además de ser caracterizadas por un número elevado de flores muy pequeñas de entre 10 y 12.

Única especie del Subgénero *Castaneophyllum*. Esta especie se le considera relictas y tiene su distribución en los bosques húmedos y tropicales del norte de Vietnam, norte de Laos y probablemente en las zonas cercanas de China, en Asia sudoriental.



Distribución de *Platanus kerrii* Gagnepain en el norte de Vietnam y Laos en Asia sudoriental.

Distribuzione di *Platanus kerrii* Gagnepain nel nord del Vietnam e in Laos (Asia sudorientale).

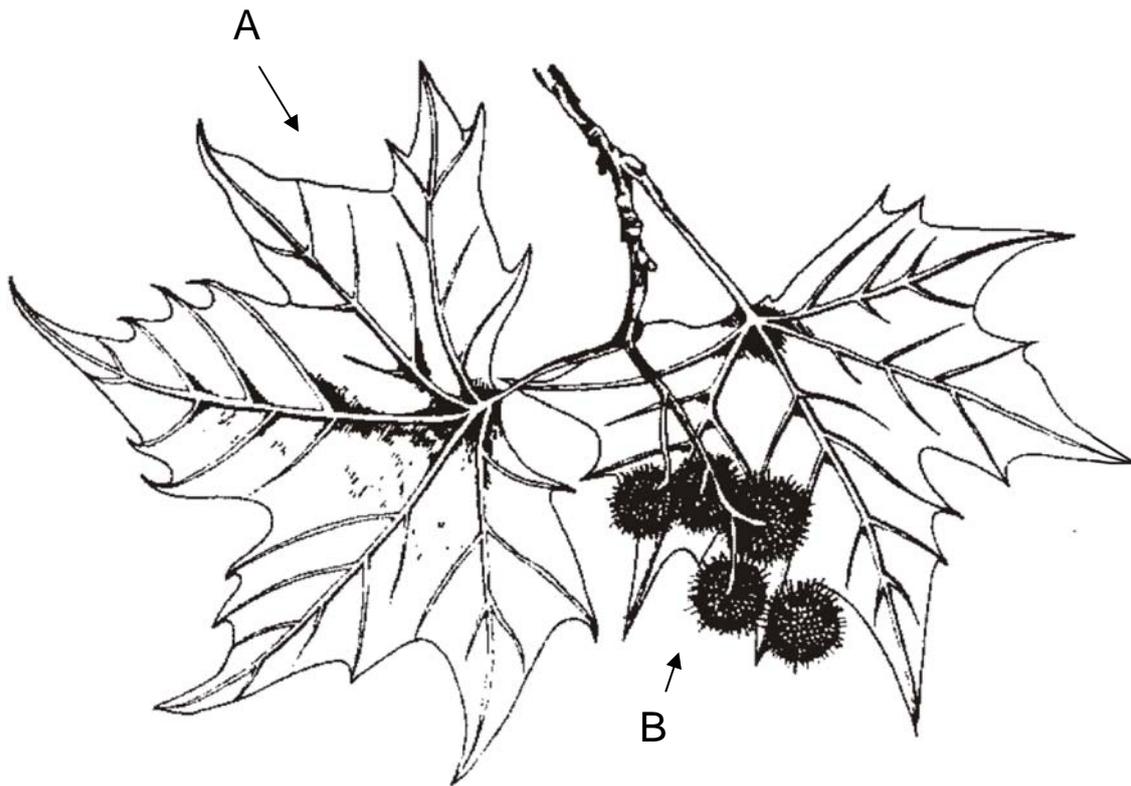
### ***Platanus x acerifolia* (Aiton) Willdenow**

Árboles deciduos, de hasta 30 metros de altura. Las ramas jóvenes densamente tomentosas gris-amarillentas, las más viejas rojo-pardas y glabradas. Las estípulas de 1 a 1.5 cm; los pecíolos de 3 a 10 cm, densamente pubescentes de color amarillo-pardo. La lámina foliar ampliamente ovada, de 12 a 25 por 10 a 24 cm, lobulada desde 3 o 5, incluso hasta 7, con pubescencia gris-amarilla en ambas superficies cuando joven, posteriormente cuando maduras glabradas y con solo pubescencia en la vena axial del envés, la hoja con 3 o 5 venas principales. La base de la hoja subcordada o truncada; los lóbulos enteros o ampliamente dentados con 1 o 2 dientes en el margen; el lóbulo central ampliamente triangular, tan largo como ancho,. Las flores masculinas con sépalos ovados y pubescentes; los pétalos oblongos aproximadamente 2 veces lo largo de los sépalos; estambres más largos que los pétalos; las anteras conectivo peltadas y pubescentes. Infrutescencias desde una, dos o tres, en cabezuelas de aproximadamente 2.5 cm de diámetro. Los aquenios con estilo espiciforme persistente, de 2 a 3 mm; los pelos basales ausentes o muy cortos, no proyectados más allá de la infrutescencia.

Estos árboles florecen de marzo a mayo principalmente y fructifican de junio a octubre y es mundialmente conocido como plátano común.

Según Zhiyun (2003) *Platanus acerifolia* podría ser un cultivar de *Platanus orientalis*, aunque es más aceptado su estatus híbrido entre *Platanus orientalis* y *Platanus occidentalis*, pero su origen ha sido muy discutido y se mantiene incierto, es un árbol ampliamente cultivado en Asia y Europa.

Este híbrido también es conocido como *Platanus x hispanica* Munich., *Platanus x hybrida* Brot. y fue probablemente primero establecido en España o el sur de Francia alrededor de 1650 y en 1680 ha sido cultivado en Inglaterra.



*Platanus x acerifolia* (Aiton) Willdenow. A. Forma de las hojas; B. Rama con inflorescencias.

*Platanus x acerifolia* (Aiton) Willdenow. A. Forma delle foglie; B. Ramo con infiorescenze.

## Hibridación en el Género *Platanus* L.

La hibridación y la introgresión son considerados importantes influencias en los procesos evolutivos y de diversificación de muchas especies de plantas. La hibridación es el cruce reproductivo entre dos especies distintas que pueden producir individuos viables y fértiles (Arnold, 1997). Aunque la hibridación puede ser un proceso natural, lo más frecuente es que esté asociado a alteraciones provocadas por la introducción de nuevas especies por el hombre. La hibridación es rara, pero entre las plantas es un fenómeno extremadamente común. La introgresión es la penetración de genes de una especie en otra por medio de la hibridación. Los híbridos tienden a derivar, en las sucesivas generaciones, hacia los caracteres de uno de los parentales, pero en el proceso puede quedar fijada la transferencia de algunos genes de la otra especie (Bartish *et al.*, 2000; Edwards-Burke *et al.*, 1997; Ryan, 2006).

Las especies reconocidas de *Platanus* han sido ejemplo de especies de naturaleza alopátrica, con pocas, o prácticamente sin barreras de hibridación y que son probablemente interfértiles; con escasas y limitadas zonas de contacto en su distribución geográfica y con una posible reticulación interespecífica en el pasado, como un posible factor importante de evolución en el género, debido principalmente a lo restringido de su hábitat, fenómeno que se comparte en muchas plantas leñosas, como en el género *Quercus* que presenta características similares (González- Rodríguez, *et al.* 2004).

Nixon & Poole (2003) reportaron una zona natural de contacto entre dos especies de *Platanus* en Norte América donde se observa hibridación interespecífica. Especímenes que muestran introgresión morfológica entre *Platanus rzedowskii* y *Platanus mexicana* se encuentran en la región de San Luís Potosí, México. No obstante esta

zona es muy restringida y probablemente se encuentre en la ribera de un solo río. Además, no se descarta la posibilidad de hibridación y posterior introgresión y estabilización entre las variedades de *Platanus racemosa* var. *racemosa* de California y Baja California y las poblaciones que se encuentran mas al este de *Platanus racemosa* var. *wrightii* en Estados Unidos y México, y entre *Platanus occidentalis* var. *occidentalis* y *Platanus occidentalis* var. *palmeri* del este de Estados Unidos y noreste de México y entre poblaciones de *Platanus mexicana* que se encuentran en los estados de Veracruz y Chiapas, México.

Desde hace mucho tiempo es conocido en Europa la formación de híbridos entre *Platanus orientalis* y *Platanus occidentalis*. *Platanus orientalis* tiene su rango de distribución en Europa oriental y se cree se encuentra desde el Terciario en esta región, mientras que *Platanus occidentalis* fue introducido de América apenas en el siglo XVII o en el XVIII, usado principalmente como árbol ornamental en las calles y jardines. Como consecuencia, las dos especies se sobrepusieron geográficamente, y nuevos híbridos se encontraron en jardines, causando confusión en su identificación. *Platanus x hispanica* Muench, conocido como plátano de Londres, nombrado también como *Platanus x acerifolia* (Aiton) Willd. o *Platanus x hybrida* Brot., es el híbrido entre el plátano del este y el plátano americano, probablemente primero fue establecido en el sur de España y Francia y alrededor de 1680 fue propagado en Inglaterra. Hoy día es ampliamente cultivado en prácticamente toda Europa.

## Biogeografía del Género *Platanus* L.

El género *Platanus* se distribuye naturalmente en el hemisferio norte, en cinco regiones principalmente, que obedecen a zonas con ambientes húmedos o riparios, subtropicales o de montañas tropicales y solo una especie se extiende hasta las zonas frías templadas del norte (Fig. 7). Este patrón de distribución es característico de muchas especies consideradas relictos del Terciario del hemisferio norte y ha sido influenciado por diferentes eventos de disyunción que crearon barreras en el flujo de genes, generando la separación de las especies hoy conocidas (Milne, 2006).

Dos especies se encuentran en el viejo mundo y las otras cinco en América del Norte. *Platanus kerri*, que se encuentra en las selvas tropicales del norte de Vietnam y lugares cercanos de Laos, en el este de Asia, especie considerada como un relictos, se cree que sus ancestros probablemente fueron los primeros en experimentar un aislamiento genético del resto de los representantes del género, como se puede observar en sus caracteres morfológicos tan diferentes, como el ser árboles siempre verdes y tener hojas con nervadura pinada.

El primer gran evento de vicarianza en el subgénero *Platanus*, que lo limita a tener su distribución en el hemisferio norte probablemente ocurrió a sus ancestros al ser apartados principalmente por la formación de un mar interno que separó al hemisferio norte y confinó a muchas especies a estas latitudes, hace aproximadamente 105 a 70 millones de años (Graham, 1999; Feng, *et al.* 2005). Posteriormente las especies de los grupos del oeste de Norte América-Eurasia y este de Estados Unidos-sureste de México fueron apartadas principalmente por la formación de ambientes

mucho mas áridos entre las regiones del este y oeste de Norte América en el periodo Terciario (Axelrod y Raven, 1985).

*Platanus orientalis* es la otra especie que se encuentra en Eurasia y su distribución ocupa la parte oriental del Mediterráneo. Su gran parecido con las especies del oeste de Norte América parece ser consistente con el evento de disyunción que generó su separación en el pasado, dato que concuerda con la relación de elementos de la flora de Norte América-norte de México con la flora de Eurasia (Qian, 2001). Estas dos zonas geográficas estuvieron unidas a través de una continuidad de flora existente entre el oeste de Estados Unidos "Madreano" y Eurasia "Tetiano", hasta el final del Oligoceno, con su posterior separación, como se ha observado en otras especies que presentan el mismo patrón de distribución (Hileman *et al.* 2001). *Platanus orientalis* probablemente tenía una distribución en toda Europa, pero la desecación del mar Mediterráneo, como resultado de la obstrucción del estrecho de Gibraltar en el Mioceno tardío y las grandes glaciaciones del Pleistoceno, probablemente lo confinaron a las penínsulas Itálica y de los Balcanes y le permitieron su dispersión a la región de Medio Oriente (Brito, 2005; Caujapé-Castells y Jausen, 2003).

Las especies de *Platanus occidentalis*, *Platanus rzedowskii* y *Platanus mexicana*, experimentaron otro evento de vicarianza. Inicialmente sus ancestros se dispersaron probablemente hacia el sur, en el norte de América Latina, durante el Eoceno, pero posteriores cambios climáticos y lo restringido del hábitat del grupo los confinó a las zonas actuales que ocupan, condiciones que generaron un continuo desarrollo de climas más áridos a través de toda la región (Axelrod, 1975; Graham, 1999).

Es muy posible que en el Mioceno tardío o el Plioceno en el sureste de México las poblaciones de *Platanus mexicana* de Veracruz, Oaxaca y Chiapas se separaron y aislaron. Este alejamiento, probablemente lo ocasionaron los cambios tectónicos que generaron el Istmo de Tehuantepec hace aproximadamente 6 millones de años, generando una barrera entre el Golfo de México y océano Pacífico (Barrier *et al.*, 1998; Rzedowski, 1996).

Otro gran evento de disyunción corresponde al grupo, que concierne a *Platanus racemosa* var. *racemosa* y *Platanus racemosa* var. *wrightii*, que muestran un gran parecido y probablemente indicios de introgresión y de hibridación. Los antecesores de estas variedades seguramente se dispersaban en un continuo desde California- Baja California hasta Arizona, región que en el Mioceno era mucho mas húmeda y con ambientes riparios abundantes, donde muy probablemente se asentaron. Con el descendimiento de la temperatura y los ambientes áridos se formaron entre estas regiones los desiertos de Mojave y Sonora, al inicio del Plioceno, lo que generó una barrera entre estas variedades y separó sus poblaciones, quedando solo los relictos riparios en medio de zonas desérticas, donde hoy prosperan (Peinado *et al.* 1994; Marshall y Liebherr, 2000).

## **Secuencias de Genes en Sistemática Molecular de Plantas**

Virtualmente todos los estudios filogenéticos sobre bases moleculares son realizados utilizando como caracteres ya sea los mapeos genómicos, que las secuencias del DNA. Para indagar la variación a nivel de secuencias del ADN, útiles para resolver problemas que atañen a la sistemática vegetal, se selecciona un segmento particular del genoma ya sea nuclear o del cloroplasto, cuya tasa de mutación sea adecuada y que presente variación taxonómica útil. Posteriormente, se separa mediante una amplificación enzimática por la reacción en cadena de la polimerasa (PCR), para consecutivamente secuenciarlo mediante un método químico o enzimático (González, 1997; Vogler y Monaghan, 2006). Las nuevas tecnologías de los secuenciadores automatizados para generar secuencias de ADN han facilitado los trabajos que involucran este tipo de datos, una de estas técnicas es la secuenciación cíclica. En esta técnica, la secuenciación del ADN se lleva a cabo durante una amplificación enzimática. En la reacción de amplificación se utiliza sólo un iniciador y se incorporan los cuatro ddNTP's marcados con distintos compuestos fluorescentes. Los cuatro fluoróforos identificarán a cada uno de los nucleótidos (A, G, T, y C). Los fluoróforos más usados son los derivados de la rodamina y fluoresceína. El producto de la secuenciación cíclica se somete a una electroforesis en un secuenciador automatizado. Conforme se lleva a cabo la electroforesis los fluoróforos son excitados por un rayo láser. Cada emisión fluorescente es transmitida como una señal a una computadora donde un programa la interpreta y la codifica como un nucleótido particular (González, 1998).

Con estos datos obtenidos se puede reconstruir la historia evolutiva de un grupo de entidades, en términos de la relativa

descendencia de ancestros comunes. Estas relaciones son representadas como un diagrama ramificado, o árbol, con ramas unidas por nodos y conduciendo a terminales en los extremos del árbol. Los tres principales tipos de relaciones que se pueden distinguir son monofilia, parafilia y polifilia. Grupos monofiléticos y parafiléticos tienen un solo origen evolutivo. Los grupos monofiléticos incluyen todos los descendientes de un solo antecesor, así como el antecesor mismo. Si un linaje que emerge de un grupo monofilético es removido, un grupo parafilético se mantiene. En contraste, grupos polifiléticos resultan de una evolución convergente, y las características que soportan al grupo están ausentes en el antepasado común más reciente (Kitching *et al.* 1998). En las familias de genes estos principios aproximan a la ortología y paralogía. La ortología se refiere a grupos de genes que revelan la filogenia de la especie. Así, dentro de un grupo de genes monofiléticos cada especie es representada por una sola ortología. En contraste, parálogos revelan la historia de una familia de genes. Así, dentro de un grupo de genes, cada especie se puede representar por un número de parálogos (Harrinson y Langdale, 2006).

## Espaciadores Transcritos Internos (ITS)

Actualmente, los genes del núcleo que codifican para el RNA ribosomal han sido utilizados con mucho éxito para dilucidar relaciones filogenéticas. De particular interés resulta la región que comprende los dos espaciadores transcritos internos ITS 1 e ITS 2 ya que han demostrado que pueden proveer una serie de caracteres, para resolver problemas a bajos niveles filogenéticos en angiospermas, incluso de manera independiente a hipótesis basadas sobre evidencia morfológica o cp DNA (Baldwing *et al.* 1995; Soltis & Soltis, 1998).

Estos genes están organizados en posición tandem y comprenden de cientos a miles de copias consecutivas. Su estructura se muestra en la figura 25. La subunidad menor (18S) y la subunidad mayor (26S) están separadas de un gen pequeño para la subunidad 5.8S, el conjunto íntegro de genes es transcrito como una sola unidad. Entre estos genes existen espaciadores transcritos cortos, conocidos como ITS1 e ITS2. Cada conjunto de los tres genes está separado del siguiente por un espaciador grande, definido como espaciador intergénico grande o IGS. Estas secuencias muy repetidas, están sujetas a procesos de homogenización, si alguna mutación ocurre se propaga en todas las unidades. Esto significa que todas las copias de la secuencia son muy similares entre si, que lo que respecta a las copias presentes en otras especies (Baldwing *et al.* 1995; Maggini *et al.* 1995).

Las características de esta región que la hacen tan atractiva en estudios filogenéticos, es que se encuentran altamente repetidas en el genoma nuclear de las plantas, en un locus del cromosoma o en múltiples loci, lo que permite su detección, amplificación, clonación y secuenciamiento, de manera relativamente sencilla. Además, esta

familia de genes experimenta una evolución concertada y recombinación sexual, que promueven uniformidad intragenómica de las unidades repetidas, incluso entre cromosomas no homólogos, lo que minimiza la importancia de muestreo intrapoblacional. Asimismo, la presencia de la pequeña subunidad 5.8S y regiones que flanquean a cada uno de los espaciadores transcritos (ITS 1 e ITS 2), altamente conservadas, hace que esta región sea fácilmente amplificada, incluso en material de herbario, usando iniciadores universales muy bien diseñados (Fig. 25).

Se han reportado numerosas técnicas moleculares para la identificación de híbridos en diferentes especies de plantas (Heuertz *et al.*, 2006; Perron *et al.* 2000; González, 1998). Pero recientes estudios filogenéticos realizados con secuencias de los espaciadores transcritos internos (ITS) han mostrado una alta correlación entre secuencias nucleotídicas con las especies (y como consecuencia correlación especie-específica de sus sitios de restricción en las secuencias) lo que permite su uso como marcadores de especies para detectar o confirmar la paternidad de híbridos. De hecho, estos marcadores se heredan codominantemente, por lo que un híbrido putativo en plantas debe mostrar el perfil aditivo en sus secuencias (Doyle & Doyle, 1988; Rieserber *et al.* 1990); o la planta no es un híbrido, sino una variante morfológica de una especie parental.

### **Espaciador *atpB-rbcL***

Una de las secuencias especialmente utilizadas en sistemática molecular son el gene *rbcL* del cloroplasto. Este gen codifica la subunidad grande de la enzima de la fotosíntesis ribulosa 1,5 difosfato carboxilasa / oxigenasa (RuBisCO) que funciona como aceptor de carbono en prácticamente todos los eucariotas fotosintéticos y las cianobacterias. Este gen ha sido utilizado por que es prácticamente universal en todas las plantas, bastante grande, de aproximadamente (1428 bp), no presenta problemas de alineamiento y como es parte del cloroplasto se presenta en la célula vegetal en muchas copias (Bracco, 1999). Una de las limitaciones de la *rbcL*, como marcador filogenético es su baja tasa de mutación. Se trata de una molécula muy conservativa y por lo tanto no es muy adecuada para inferir relaciones filogenéticas entre géneros muy cercanos o a su interior. Sin embargo, el espaciador entre el gen de la subunidad mayor ATP sintetasa y la subunidad mayor (*rbcL*) de la ribulosa 1,5 difosfato carboxilasa-oxigenasa (RuBisCO), conocido como *atpB-rbcL*; es una secuencia de aproximadamente 900 bp (Fig. 26) sujeta a elevadas tasas de mutación y considerables inserciones y deleciones. Por este motivo el espaciador mencionado, se ha hecho un buen candidato para ser utilizado ampliamente para resolver relaciones, ya sea entre especies (Natali *et al.*, 1995), que a niveles superiores (Savolainen *et al.*, 1995; Soltis & Soltis, 1998) y al ser parte del genoma plastidial puede ser utilizado como todos los marcadores del DNA de cloroplasto que tradicionalmente se han empleado para detectar linajes maternos en progenies híbridas (Palmer, 1985). Debido a que éste es heredado estrictamente vía materna en las angiospermas (Harris & Ingram, 1992).

## **Materiales y Métodos**

## **Obtención, Colecta y Preservación del Material Vegetal**

La tabla 1 muestra el origen de los ejemplares utilizados, algunos corresponden a ejemplares de herbario y otros fueron colectados directamente en su lugar de distribución.

Para los ejemplares que fueron colectados en campo, se cortaron hojas sanas y sin ningún daño mecánico o por el ataque de depredadores. Estas hojas fueron lavadas cuidadosamente en una solución jabonosa al 5% y cloro al 5% durante 5 minutos, se enjuagaron con agua destilada y limpiaron con algodón humedecido con alcohol al 70 %, nuevamente se enjuagaron con agua destilada y secaron con papel absorbente.

Para la preservación del material en el campo se siguió la técnica propuesta por Chase y Hills (1991). De cuatro a seis gramos de tejido se guardaron en pequeñas bolsas de plástico tipo ziploc, las hojas fueron cortadas primero en pedazos pequeños, no mayores de 2 cm<sup>2</sup>, con escalpelo. Después se colocaron en las bolsas y se agregó sílica gel en una proporción 10:1 (50-60 gramos). La sílica usada fue una mezcla de sílica con tamaño de malla de 28-200 sin indicador, grado 12 (Fisher Scientific), con sílica con indicador al 5%. Posteriormente las bolsas fueron agitadas para distribuir uniformemente la sílica entre los trozos de hoja. Después de 12 horas, se verificó que las muestras estuvieran secas por completo, para lo cual se tomó un pedazo de hoja y se doblo, si se rompe limpiamente se retira la mayor parte de sílica (la cual se reutilizó hasta 6-8 veces) que incluyó el indicador para saber si las muestras se rehidrataban nuevamente. Las bolsas se guardaron en cajas de plástico con tapas selladas herméticamente.

## Extracción y Análisis de DNA

El DNA total fue extraído de aproximadamente 100 mg de peso seco de material vegetal de acuerdo a la técnica propuesta por Doyle & Doyle (1987,1990) con algunas modificaciones. El tejido vegetal fue triturado en un homogenizador con 900  $\mu$ L de solución tampón de lisis CTAB 2x (100 mM TRIS-HCl pH 8.0, 1.4 NaCl, 20 mM EDTA, 2% bromuro de hexadeciltrimetilamonio "CTAB") y 0.2 % de  $\beta$ mercaptoetanol que actuó inhibiendo la acción de peroxidasas y polifenoloxidasas y manteniendo un ambiente reductor. Inmediatamente se incubó a 60 °C por aproximadamente 30 minutos agitando suavemente cada 10 minutos, posteriormente se enfrió hasta alcanzar la temperatura ambiente. Se agregó el mismo volumen de solución de cloroformo-alcohol isoamílico en una proporción 24:1, respectivamente; se agitó suavemente y centrifugó a 6000 rpm durante 8 minutos, se recuperó el sobrenadante que contiene el DNA en solución y se procedió a lavarlo 2 veces en la misma solución de cloroformo-alcohol isoamílico en igual proporción 1:1. La mezcla fue centrifugada nuevamente en las mismas condiciones. Se recuperó de nuevo el sobrenadante y se le agregó el 70% del volumen recuperado de alcohol isopropílico, para precipitar los ácidos nucleicos, para lo cual se incubó a - 20 °C durante 30 minutos, posteriormente fue centrifugado a 13 000 rpm durante 8 minutos a 4 °C, se decantó el sobrenadante y el DNA precipitado fue lavado con un volumen de 600  $\mu$ L de alcohol etílico frío, nuevamente fue centrifugado a 13 000 rpm y el etanol eliminado por decantación y posteriormente secado con liofilizador para eliminar todo rastro de alcohol. Posteriormente, el DNA obtenido se resuspendió en un volumen de 50  $\mu$ L de agua destilada y esterilizada.

Una vez obtenido el DNA, se estimó su concentración e integridad en una electroforesis en gel de agarosa 0.8 % en TBE

(Tris-EDTA-ácido bórico) con bromuro de etídio (10 mg/ mL) y observado al transiluminador de luz ultravioleta y fotografiado. El marcador de peso molecular empleado fue el DNA del fago  $\lambda$  digerido con la enzima de restricción Hind III (Marker II, Boheringer).

## Amplificación del Espaciador ITS 1

La amplificación del espaciador ITS 1 fue llevada a cabo usando los iniciadores que se alinean en la región 3' de la subunidad 18S (JK 14: 5'-GGA GAA GTC GTA ACA AGG TTT CCG-3') y en la región 3' de la subunidad pequeña 5.8S (JK 11: 5'-TTG CAG AAT CCC GTG AAC CAT CG-3') de acuerdo con lo propuesto por Aceto *et al.* (1999). La amplificación fue conducida usando un termociclador GeneAmp® PCR System 9700 (Applied Biosystems). El volumen para cada reacción fue de 50 µL, usando 10 ng de templado, 5 µL de 10X buffer (Amersham Pharmacia Biotech Inc.), 1 µL de cada nucleótido, en una concentración de 2.5 mM (Amersham Pharmacia Biotech Inc.), 0.250 µL de cada uno de los iniciadores, en una concentración de 25 mM y 0.50 µL de Taq-DNA polimerasa (Amersham Pharmacia Biotech Inc.). Los parámetros seguidos en la amplificación fueron los siguientes: desnaturalización inicial a 94 °C por 3 minutos, seguido de 30 ciclos que consistieron en una desnaturalización a 94 °C por 3 minutos, un alineamiento a 55 °C por 1 minuto y una extensión a 72 °C por un minuto, con un incremento de 3 segundos por ciclo. Finalmente, una extensión final a 72 °C por tres minutos.

## **Amplificación del Espaciador *atpB-rbcL***

La amplificación del espaciador *atpB-rbcL* fue llevada a cabo usando los iniciadores que se alinean en la región 3' de la subunidad  $\beta$  de la ATP'asa (*atpB4*: 5'-ATC CTT TAC TCA GTG AAT GAG-3') y en la región 5' de la subunidad grande de la Rubisco (*rbcL* rev: 5'-GCT TTA GTC TCT GTT TGT GG-3'). Las condiciones de amplificación fueron las mismas que ya se mencionaron para la amplificación del espaciador ITS 1.

## Secuenciación de los Espaciadores

Los fragmentos amplificados de la PCR fueron purificados siguiendo el protocolo propuesto para el Kit de purificación GFX™ PCR de la Amersham Biosciences. La reacción de secuenciación se realizó en ambas direcciones usando el método de Sanger modificado (Sanger *et al.* 1977) en un sistema de secuenciación cíclico utilizando en la reacción dideoxinucleótidos fluorocromados (Big Dye™ Terminator Cycle Sequencing Kit de la Applied Biosystems). Las reacciones fueron entonces separadas en un secuenciador de DNA automático modelo 310 (Applied Biosystems). Los electroferogramas y secuencias de cada producto de PCR fueron procesadas, alineadas y visualmente analizadas usando los software Sequence Analysis 1.8 y Sequence Navigator 1.0.1 (Applied Biosystems).

## Análisis Filogenético

El primer alineamiento de las secuencias obtenido, fue entonces depurado usando la herramienta Clustal W del software BioEdit 7.0 (Hall, 1999). Las secuencias fueron entonces ajustadas y nuevamente alineadas con varias secuencias de los espaciadores ITS1 de *Platanus* disponibles en GeneBank, URL: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/GenBank> (Tabla 2). El análisis filogenético fue llevado a cabo usando el software MEGA versión 4.0 (Tamura *et al.* 2007), bajo el criterio de máxima parsimonia (MP) usando el algoritmo de Close-Neighbor-Interchange (Nei y Kumar, 2000) con nivel 2 y 100 replicas.

Un árbol de distancias también fue inferido usando el método UPGMA (Sneath & Sokal, 1973) aplicando el método de Jukes-Cantor (Jukes & Cantor, 1969) bajo el mismo software MEGA versión 4.0 (Tamura *et al.* 2007).

## Identificación de Híbridos

En el presente estudio nos enfocamos sobre la utilidad de secuencias nucleares ITS 1 y del cloroplasto *atpB-rbcL* como marcadores moleculares para establecer una correcta identificación de híbridos entre especies putativas que experimentan interfertilidad intraespecífica. Se realizó un análisis de paternidad a través de la comparación de los patrones genéticos de descendencia con las posibles líneas paternas, comparando las regiones ITS 1 e identificando posiciones donde: a) mostraron heterocigocidad en la secuencia, b) además las especies parentales mostraron diferencia en las mismas posiciones. La comparación de las secuencias de *atpB-rbcL*, se realizó bajo los mismos criterios, para demostrar la línea materna en la descendencia, y solo fue aplicada a los híbridos *Platanus x hispanica*.

## **Resultados y Discusión**

## Análisis de Secuencias

La longitud de las regiones ITS 1 y el contenido porcentual de G + C de todos los taxa examinados se presenta en la tabla 3. La longitud del espaciador varió de 289 bp a 292 bp, siendo la más corta para *Platanus kerrii*, 290 bp en *Platanus racemosa* var. *racemosa* y en *Platanus racemosa* var. *wrightii*, y hasta 292 bp como en *Platanus mexicana* var. *mexicana*, el resto de los taxa incluyendo los híbridos presento una longitud de 291 bp. El contenido porcentual de G + C varió de 65.5% en *Platanus racemosa* var. *wrightii* a 68.1% en *Platanus occidentalis* y *Platanus rzedowskii*.

La identidad entre los taxa estudiados varió desde 93.12 % entre *Platanus kerrii* y *Platanus occidentalis* al 100 % entre los taxa *Platanus rzedowskii*, *Platanus occidentalis* var. *occidentalis* y *Platanus occidentalis* var. *palmeri*, de igual forma, entre *Platanus racemosa* var. *racemosa*, *Platanus gentryi* y *Platanus oaxacana*. La diferencia mayor entre las identidades de las secuencias del espaciador ITS 1 se encontró entre *Platanus kerrii* y el resto de las especies (*Platanus orientalis* 93.12 %, *Platanus gentryi* 93.9 %, *Platanus racemosa* var. *racemosa* y *Platanus racemosa* var. *wrightii* 93.5 %, *Platanus oaxacana* 93.87 %, *Platanus mexicana* 94.25 %, *Platanus rzedowskii* 94.96 %, *Platanus occidentalis* var. *occidentalis* y *Platanus occidentalis* var. *palmeri* 94.99 %) datos que concuerdan con lo propuesto por Leroy en 1982 al tratar a esta especie como parte del subgénero *Castaneophyllum* e independiente del subgénero *Platanus* que incluye al resto de las especies.

El alineamiento obtenido requirió de 292 caracteres, con tres inserciones/deleciones en las posiciones 164, 183 y 225, todos tuvieron una longitud de solo una base. La matriz obtenida presentó 264 caracteres que fueron constantes a todos los taxa, 28 sitios

fueron variables, de los cuales 13 fueron autopomorfías y 15 correspondieron a sitios potencialmente informativos de parsimonia.

## Análisis Filogenético

Debido a que Feng *et al.* (2005) demostró el origen monofilético de la familia Platanaceae y que *Platanus kerri*, único miembro del subgénero *Castaneophyllum* es grupo hermano del subgénero *Platanus* L. éste fue usado como grupo externo funcional para el radicamento de los árboles en los análisis filogenéticos realizados.

Las relaciones filogenéticas del género *Platanus* L. fueron inferidas usando el método de máxima parsimonia, los resultados se resumen en la tabla 4 y la figura 27 muestra el cladograma obtenido en dicho análisis, teniendo una longitud de 32 pasos evolutivos. El índice de consistencia fue de 0.903226 (0.833333) y el índice de retención fue de 0.980263 (0.980263) para todos los sitios y entre paréntesis los que corresponden solo a sitios con información de parsimonia, los gaps fueron tratados como datos faltantes.

El árbol se observa muy bien resuelto a la base del cladograma con dos clados principales que agrupan a su vez dos subclados dentro de estos y que corresponden ambos al subgénero *Platanus*. Las relaciones entre los taxa fueron parcialmente resueltos en la mayoría de las partes terminales de los principales linajes observados, separando muy bien a las especies de *Platanus orientalis* respecto al grupo de *Platanus racemosa*, *Platanus oaxacana* y *Platanus gentryi* que se presento como grupo hermano, mismo que se observa colapsado. *Platanus mexicana* se resuelve como grupo hermano de *Platanus occidentalis*, que incluye a sus híbridos y *Platanus rzedowskii*. Este subclado que incluye a *Platanus occidentalis* con sus dos variedades y *Platanus rzedowskii* no se observa completamente resuelto.

Bajo el mismo análisis pero omitiendo los gaps, se obtiene el árbol que se muestra en la figura 28, éste muestra una longitud de 16 pasos evolutivos, el índice de consistencia fue de 1.0 y el índice de retención fue de 1.0, ambos valores se repiten solo para los sitios potencialmente informativos de parsimonia. Nuevamente se observa el estado monofilético del subgénero *Platanus*. Así mismo, el complejo *Platanus racemosa-Platanus oaxacana-Platanus gentryi* se sostiene como un único clado al interior del subgénero y *Platanus racemosa* var. *wrightii* muestra diferencias significativas a nivel molecular respecto a las otras especies del mismo complejo. El resto de los taxa del subgénero *Platanus* se observa colapsado.

Los resultados del análisis usando el método UPGMA se muestra en el dendrograma más óptimo con la suma de longitud en la ramas de 0.08882214 con 326 sitios, y se observa en la figura 29. Este dendrograma es completamente congruente en su topología con el cladograma (Fig. 27) obtenido del análisis de máxima parsimonia con dos grandes grupos en la base que reúnen a su vez, dos subgrupos que corresponden a las especies de *Platanus orientalis* y sus híbridos y como grupo hermano al grupo que incluye nuevamente a *Platanus racemosa*, *Platanus gentryi* y *Platanus oaxacana*, y el otro subgrupo, igualmente equivalente, que reúne como grupos hermanos a las especies de *Platanus mexicana* y *Platanus occidentalis-Platanus rzedowskii*.

En gran parte, las relaciones inferidas del análisis filogenético son congruentes con la distribución geográfica que muestran las especies de *Platanus* en el mundo y con el tratamiento taxonómico que realiza Nixon y Poole (2003), partiendo del hecho que las especies de *Platanus* han sido consideradas como especies alopátricas separadas en función de datos morfológicos y de distribución geográfica.

Principalmente, se sostiene el origen monofilético del subgénero *Platanus* como la había propuesto Leroy (1982) en el clado principal a la base del cladograma. Congruente con las diferencias morfológicas de *Platanus kerri*, único representante del subgénero *Castaneophyllum*, con los rasgos morfológicos que presentan las especies del subgénero *Platanus* L. como tener hojas deciduas, con nervadura no pinada, lobuladas desde 3 a 7; con la base del pecíolo envolviendo la yema axilar completamente y con inflorescencias terminales a diferencia de las inflorescencias axiales de *Platanus kerri*. Así como, su distribución geográfica, que confina a *Platanus kerri* al continente Asiático en el norte de Vietnam y Laos como se observa en la figura 7, donde el resto de las especies se distribuyen en el hemisferio norte en Europa y América.

Resulta interesante observar que los dos principales clados derivados dentro del subgénero *Platanus* L. coinciden también con la dicotomía bien definida, observada por Ninxon y Poole (2003), en los caracteres morfológicos y biogeográficos al interior del subgénero.

El primer clado corresponde a las especies del este de América del Norte (*Platanus occidentalis* var. *occidentalis*, *Platanus occidentalis* var. *palmeri*, *Platanus rzedowskii* y *Platanus mexicana*), distribuidas desde el noreste de Estados Unidos, noreste y sureste de México y Guatemala (Fig. 30). Además de compartir la misma zona de distribución, estas especies mantienen caracteres morfológicos similares, como se representa en la figura 31. Estas similitudes se encuentran principalmente en los lóbulos de sus hojas que son menos profundos, generalmente presentan de una a dos cabezuelas por infrutescencia, excepto *Platanus mexicana* que puede tener hasta 4 principalmente en la variedad *mexicana*, aquenios distalmente pilosos

a densamente tomentosos cuando maduros y estaminodios glabrescentes y aplanados.

El segundo clado corresponde a las especies del suroeste de Estados Unidos y noroeste de México (*Platanus racemosa* var. *racemosa*, *Platanus racemosa* var. *wrightii* y *Platanus gentryi*) y la especie asociada *Platanus orientalis* de Europa (Fig. 32) que comparten similitudes en cuanto presentan hojas lobuladas con senos más profundos, respecto a las especies del noreste, inflorescencias femeninas espigadas o racemosas y los aquenios son glabrescentes cuando maduran (Fig. 33).

La dicotomía entre estos dos clados probablemente se originó cuando en América del Norte se generaron condiciones ambientales mucho más áridas entre las regiones del este y oeste de Norte América en el periodo Terciario (Axelrod y Raven, 1985), lo que limitó la distribución de estas especies que crecen en condiciones de alta humedad, confinándolas a ambos extremos del continente.

Dentro del primer clado se observan dos subclados que agrupan en primer termino a *Platanus occidentalis* var. *occidentalis*, *Platanus occidentalis* var. *palmeri* y la especie más sureña *Platanus rzedowskii*. Este subclado no se observa bien resuelto, ya que no se observaron diferencias significativas a nivel molecular, lo que coincide con el trabajo de Feng *et al.* (2005), donde incluso con datos moleculares que incluían secuencias de cloroplasto y de genes nucleares codificantes, no encuentra diferencia entre estos taxa. En este trabajo incluimos a *Platanus occidentalis* var. *palmeri* del estado mexicano de Coahuila, donde tiene su distribución natural y un ejemplar más de *Platanus rzedowskii* del estado mexicano de Nuevo León, respecto al trabajo previamente citado, pero como se esperaba no presentaron diferencias significativas en las secuencias de la familia de genes

estudiada, por lo que se recomienda que en futuros estudios se incluyan otros marcadores moleculares y datos morfológicos, de poblaciones con una mayor cobertura en su zona de distribución, que permitan hacer inferencias sobre la posibilidad de intergradación genética y evolución reticulada entre estas taxa a fin de establecer relaciones más precisas sobre su condición de especies y evolución dentro del género.

Sin embargo, si se observaron diferencias a nivel de secuencias en los ejemplares híbridos, *Platanus x hybrida* y *Platanus x hispanica*, que agruparon con estas especies en el cladograma del análisis de máxima parsimonia. Estos híbridos son producto de la cruce de *Platanus occidentalis* y *Platanus orientalis*, como se demuestra más adelante en este trabajo, pero por ésta misma causa se agrupan con *Platanus orientalis* en el dendrograma producto del análisis de distancias.

El segundo subclado observado en esta sección define claramente a *Platanus mexicana* como grupo hermano al complejo *Platanus occidentalis-Platanus rzedowskii*. En nuestro estudio incluimos secuencias de ejemplares de los estados mexicanos de Veracruz y Chiapas, ya que las poblaciones de este último han sido tratadas como *Platanus chiapensis*, pero tal como lo ha descrito Nee (1981) y Nixon y Poole (2003), donde no encuentran evidencia suficiente a nivel morfológico para tratarlas como especies diferentes, de manera similar no encontramos evidencia suficiente a nivel molecular con las secuencias estudiadas.

Los eventos que probablemente permitieron el aislamiento genético y a la vez una posible explicación de variabilidad morfológica con indicios claros de intergradación de las poblaciones que integran estos dos subclados, en diferentes momentos históricos, se deba a las

condiciones fluctuantes del Eoceno hasta el Pleistoceno que permitió la entrada de especies templadas a América Latina y constantes limitaciones y expansiones de los ambientes templados y riparios, y finalmente un aislamiento generado por el incremento de condiciones de baja humedad en tiempos recientes, con el consiguiente aislamiento genético observado, como lo proponen Axelrod (1975) y Graham (1999).

Respecto al segundo clado, que de igual forma presenta dos subclados, el primero incluye a *Platanus orientalis* que resuelve satisfactoriamente como grupo hermano del complejo *Platanus racemosa-Platanus gentryi*, congruente también con las diferencias morfológicas que caracterizan a la especie (Pignatti, 2003; Yaltirik, 1983), siendo principalmente la presencia de dientes en los márgenes de los lóbulos, los aquenios con vestidura en el ápice, y las infrutescencias con 3 hasta 6 cabezuelas sobre largos pedúnculos, pero sobre todo su distribución geográfica que corresponde a la única especie de Europa oriental y el Medio Oriente.

El segundo subclado incluye a *Platanus racemosa* var. *racemosa*, *Platanus racemosa* var. *wrightii*, *Platanus gentryi* y a los ejemplares aquí tratados como *Platanus oaxacana*. A la base de este subclado se observa un colapso entre las especies de *Platanus racemosa* var. *racemosa*, *Platanus gentryi* y *Platanus oaxacana*, debido a que no se encontraron diferencias significativas en las secuencias estudiadas. Las variedades de *Platanus racemosa* han sido tratadas como especies diferentes, *Platanus racemosa* y *Platanus wrightii* (Kaul, 1993), respectivamente. Sin embargo, Nixon y Poole (2003) no encontró evidencia significativa a nivel morfológico, debido a que algunos ejemplares muestran una sobreposición de caracteres estado, sobre todo en poblaciones que se encuentran en las zonas intermedias a su rango de distribución, por lo cual las mantiene a

nivel de variedades. De manera diversa, nuestros resultados muestran diferencias a nivel de secuencias del espaciador ITS 1, entre estas dos variedades, lo que también coincide con lo reportado por Feng *et al.* 2005.

Los ejemplares analizados provenientes de Mitla, en el estado mexicano de Oaxaca, sorpresivamente agruparon con *Platanus racemosa*. Normalmente, los especímenes de éste estado de México son tratados como *Platanus mexicana* (Carranza, 1994; Nee, 1981) o en su caso, como *Platanus oaxacana*. Además, Nixon y Poole (2003) los trata como *Platanus mexicana* var. *mexicana*, haciendo referencia al ejemplar sobre el cual se basó la descripción original de *Platanus oaxacana*, el cual presenta los caracteres principales en el diagnóstico de la especie *Platanus mexicana* var. *mexicana*, cabe mencionar que también hace referencia a este ejemplar como aberrante. Sin embargo, los ejemplares de Mitla, Oaxaca, incluidos en nuestro estudio no mostraron diferencias en sus secuencias respecto a las de *Platanus racemosa* var. *racemosa* y *Platanus gentryi*, pero si diferencias significativas respecto a las secuencias de *Platanus mexicana*, es muy probable que estos ejemplares correspondan a una población descendiente de un antecesor común con *Platanus racemosa* y *Platanus gentryi*, confinada por la historia geográfica del istmo de Tehuantepec a esta zona. Sin embargo se requiere de estudios profundos sobre la morfología, distribución y origen de esta población para poder sostener esta hipótesis. De igual forma, Standl desde 1919 ha considerado ejemplares de Oaxaca, México, como especie separada de *Platanus mexicana*.

## I Identificación de Híbridos

Se analizaron las secuencias ITS 1 de *Platanus x hispanica*, *Platanus orientalis* y *Platanus occidentalis*, como líneas parentales putativas, todas las secuencias mostraron una longitud de 291 bp. Las diferencias entre *Platanus orientalis* y *Platanus occidentalis* se encontraron en 10 sustituciones de bases en las posiciones 54, 91, 98, 100, 105, 118, 119, 158, 172 y 277. Como se esperaba los híbridos *Platanus x hispanica* mostraron heterocigocidad en las posiciones que corresponden a las bases en donde las especies parentales mostraron diferencias. Esta heterocigocidad en las secuencias ITS 1 claramente muestra la naturaleza híbrida de *Platanus x hispanica*, los alineamientos obtenidos se presentan en el anexo 1.

Las secuencias analizadas del espaciador del cloroplasto *atpB-rbcL* para los mismos especímenes fueron de 600 bp de longitud. Las dos especies parentales mostraron diferencias en la composición de sus secuencias. El alineamiento de las secuencias se muestra en el anexo 2. *Platanus x hispanica* mostró una secuencia idéntica a *Platanus orientalis*, confirmando la identificación de la línea materna en la formación de los híbridos.

De igual forma, los ejemplares híbridos mostraron rasgos intermedios en la morfología de sus hojas, como se observa en la figura 34, donde se comparan las hojas de *Platanus orientalis*, *Platanus x hispanica* y *Platanus occidentalis*.

De manera similar, se realizó el análisis a los híbridos *Platanus x acerifolia* y *Platanus x hybrida* híbridos putativos de *Platanus occidentalis* y *Platanus orientalis*, mostrando diferentes niveles de similitud en la heterocigocidad de sus secuencias ITS 1, respecto a

las secuencias de las especies parentales. Las posiciones donde mostró heterocigocidad de bases *Platanus x acerifolia* fueron 54, 98, 100, 105, 118, 119 y 172, tres menos respecto a *Platanus x hispanica*, el alineamiento se muestra en el anexo 3. *Platanus x hybrida* mostró heterocigocidad de bases en las posiciones 54, 91, 98, 100, 105, 118, 119, 158, 172, 224 y 277, de manera similar que *Platanus x hispanica*, pero con una heterocigocidad más observada en la posición 224, que solo se presentó en este híbrido. El alineamiento de las secuencias se muestran en el anexo 4.

Se ha reportado una zona de hibridación natural entre *Platanus rzedowskii* y *Platanus mexicana* en el estado mexicano de San Luis Potosí (Nixon y Poole, 2003), por lo que aplicamos el mismo análisis al híbrido *Platanus rzedowskii x Platanus mexicana* de esta localidad, comprobando la naturaleza híbrida de sus secuencias ITS 1, como se había propuesto previamente. Se analizaron las secuencias de *Platanus rzedowskii x Platanus mexicana*, y de *Platanus rzedowskii* y *Platanus mexicana* como líneas parentales putativas, las secuencias mostraron la longitud reportada en la tabla 3. Las diferencias entre *Platanus rzedowskii* y *Platanus mexicana* se encontraron en 2 sustituciones de bases en las posiciones 105 y 119. De igual forma, en las mismas posiciones se encontró heterocigocidad en las bases donde las especies parentales mostraron diferencias. El alineamiento de las secuencias se muestran en el anexo 5.

Como se ha demostrado, el análisis de secuencias del espaciador ITS 1, puede ser una herramienta útil para determinar el estatus híbrido y la correcta identificación de líneas parentales. Los marcadores moleculares seleccionados claramente identifican el origen híbrido de los especímenes investigados.

## Figuras



Figura 1. Árbol característico de la familia Platanaceae. La especie corresponde a *Platanus occidentalis* L.

Esemplare característico della famiglia delle Platanaceae. (*Platanus occidentalis* L.).



Figura 2. Corteza característica de las especies de la familia Platanaceae.

Tipica Corteccia delle specie appartenenti alle Platanaceae.



Figura 3. Hoja característica de las especies de la familia Platanaceae.  
Tipica foglia delle specie appartenenti alle Platanaceae.



Figura 4. Estípula característica de las especies de la familia Platanaceae.

Forma tipica delle stipole nelle specie appartenenti alla famiglia delle Platanaceae.



Figura 5. Infrutescencias características de las especies de la familia Platanaceae.

Tipiche infruttescenze delle specie appartenenti alla famiglia delle Platanaceae.



Figura 6. Aquenios característicos de las especies de la familia Platanaceae.

Tipici acheni delle specie appartenenti alla famiglia delle Platanaceae.

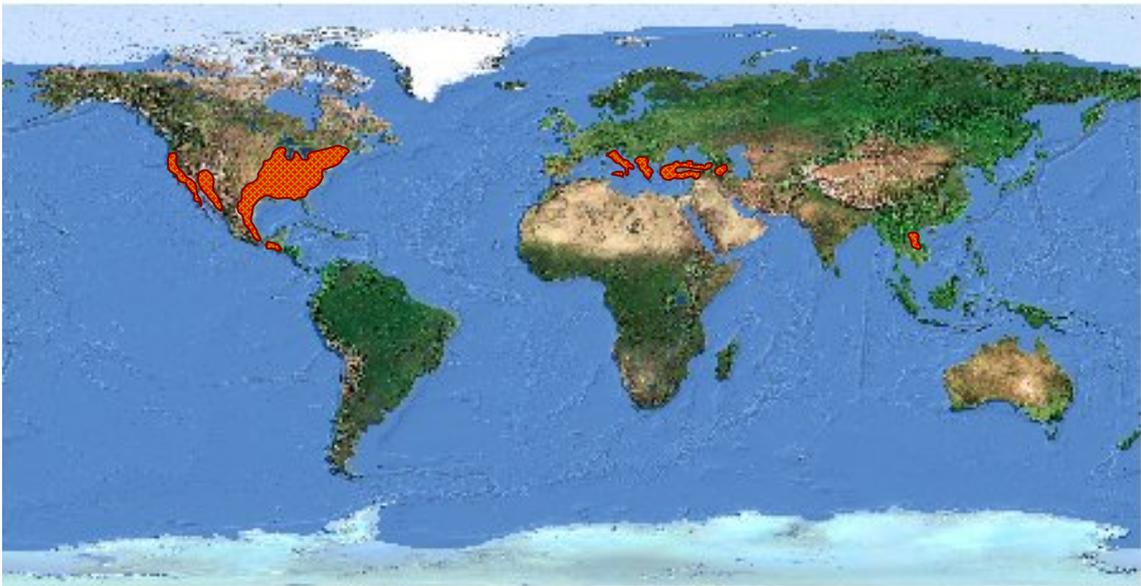


Figura 7. ■ Distribución de la familia Platanaceae en el mundo. Obsérvese la distribución geográfica en el hemisferio norte.

■ Distribuzione nel mondo della famiglia delle Platanaceae. Si noti la distribuzione nell' emisfero nord.



**A)**



**B)**

Figura 8. **A)** *Liquidambar styraciflua* L. **B)** *Platanus occidentalis* L. Observe la similitudine de las hojas y las infrutescencias.

**A)** *Liquidambar styraciflua* L. **B)** *Platanus occidentalis* L. Si noti la similitudine delle foglie e delle infruttescenze.



**A)**



**B)**



**C)**

Figura 9. Ejemplares de *Platanus* fósiles. **A)** *Platanus wyomingensis*  
**B)** *Platanus sp.* **C)** *Platanus acerioides*.

Reperti fossili di *Platanus* **A)** *Platanus wyomingensis* **B)** *Platanus sp.*  
**C)** *Platanus acerioides*.



Figura 10. Ejemplar de *Platanus orientalis*.  
Esemplare di *Platanus orientalis*.



Figura 11. Imagen que muestra la corteza característica de *Platanus orientalis*.

Immagine che mostra la corteccia caratteristica di *Platanus orientalis*.



Figura 12. Imagen que muestra la hoja característica de *Platanus orientalis*.

Immagine che mostra la foglia caratteristica di *Platanus orientalis*.



Figura 13. Imagen que muestra las infrutescencias de *Platanus orientalis*.

Immagine che mostra le infruttescenze caratteristiche di *Platanus orientalis*.



Figura 14. Ejemplar de *Platanus racemosa* mostrando tronco característico de esta especie.

Tronco característico di *Platanus racemosa*.



Figura 15. Imagen que muestra la hoja con estípula característica de *Platanus racemosa*.

Immagine della foglia e della stipola tipica di *Platanus racemosa*.



Figura 16. Imagen que muestra las inflorescencias características de *Platanus racemosa*.

Infiorescenze caratteristiche di *Platanus racemosa*.



Figura 17. Exemplar de *Platanus racemosa* var. *wrightii*.  
Esemplare di *Platanus racemosa* var. *wrightii*.



Figura 18. Ejemplar de *Platanus mexicana* creciendo en la ribera de un río.

Esemplare di *Platanus mexicana* cresciuto lungo il corso di un fiume.



Figura 19. Ejemplar de *Platanus mexicana* mostrando tronco característico de esta especie.

Tronco característico di *Platanus mexicana*.



Figura 20. Exemplar de *Platanus occidentalis*.

Esemplare di *Platanus occidentalis*.



Figura 21. Ejemplar de *Platanus occidentalis* mostrando tronco característico de esta especie.

Tronco característico di *Platanus occidentalis*.



Figura 22. Imagen que muestra la hoja característica de *Platanus occidentalis*.

Foglia caratteristica di *Platanus occidentalis*.



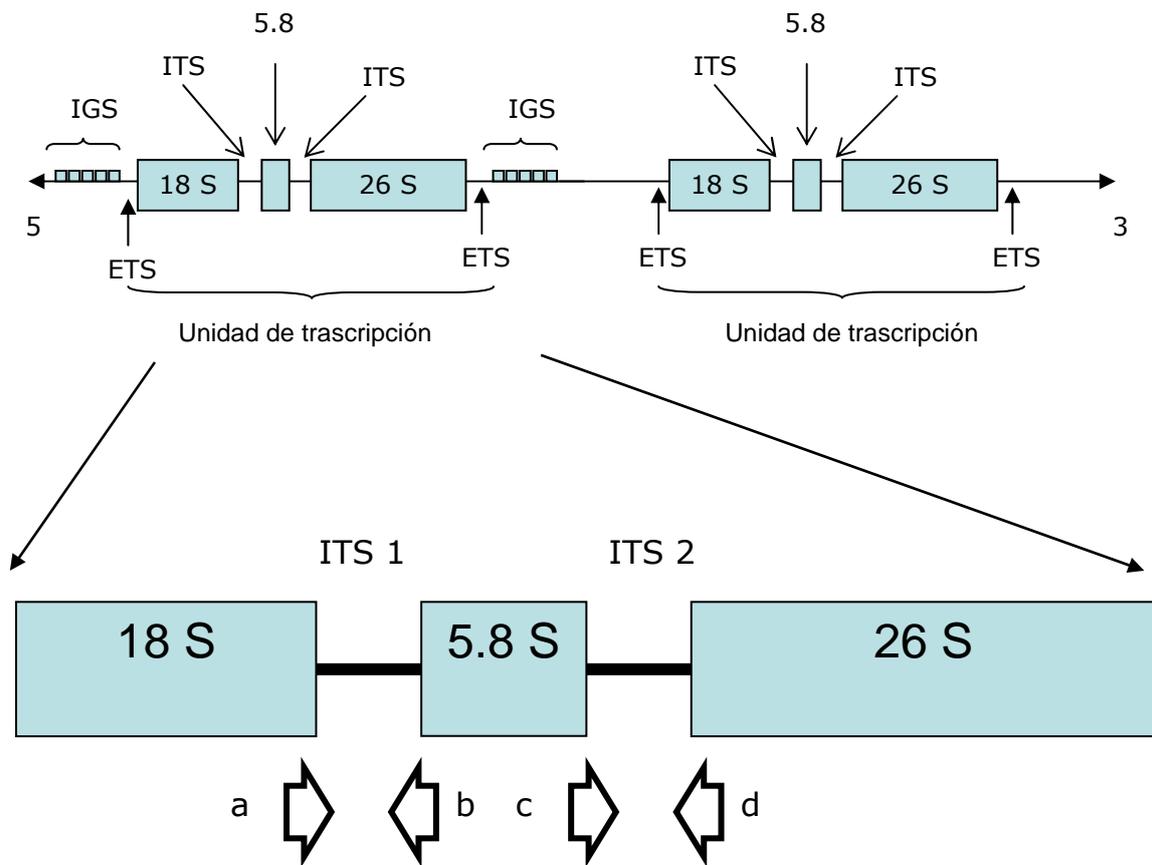
Figura 23. Imagen que muestra las inflorescencias características de *Platanus occidentalis*.

Infiorescenza tipica di *Platanus occidentalis*.



Figura 24. Imagen que muestra los aquenios característicos de *Platanus occidentalis*.

Acheni di *Platanus occidentalis*.



- a) 5'-GGA GAA GTC GTA ACA AGG TTT CCG-3'
- b) 5'-ATC CTG CAA TTC ACA CCA AGT ATC G-3'
- c) 5'-TTG CAG AAT CCC GTG AAC CAT CG-3'
- d) 5'-CCA AAC AAC CCG ACT CGT AGA CAG C-3'

Figura 25. Esquema que muestra la estructura de la unidad repetida de los genes ribosomales vegetales y la secuencia de los *primer* utilizados para la amplificación de las regiones ITS 1 e ITS 2. (Aceto *et al.*, 1999). IGS: espaciador intergénico, ITS: espaciador transcrito interno, ETS: espaciador transcrito externo.

Rappresentazione schematica dell'unità ripetuta dei geni ribosomali vegetali e sequenze dei primer utilizzati per l'amplificazione delle regioni ITS 1 e 2.



1) *AtpB*4: 5'-ATC CTT TAC TCA GTG AAT GAG-3'

2) *rbcL* rev: 5'-GCT TTA GTC TCT GTT TGT GG-3'

Figura 26. Esquema del espaciador entre los genes *atpB* y *rbcL* y las secuencias de los *primer* utilizados para amplificarlo.

Rappresentazione grafica dello spaziatore tra *atpB* e *rbcL* e sequenze dei primer utilizzati per l'amplificazione.

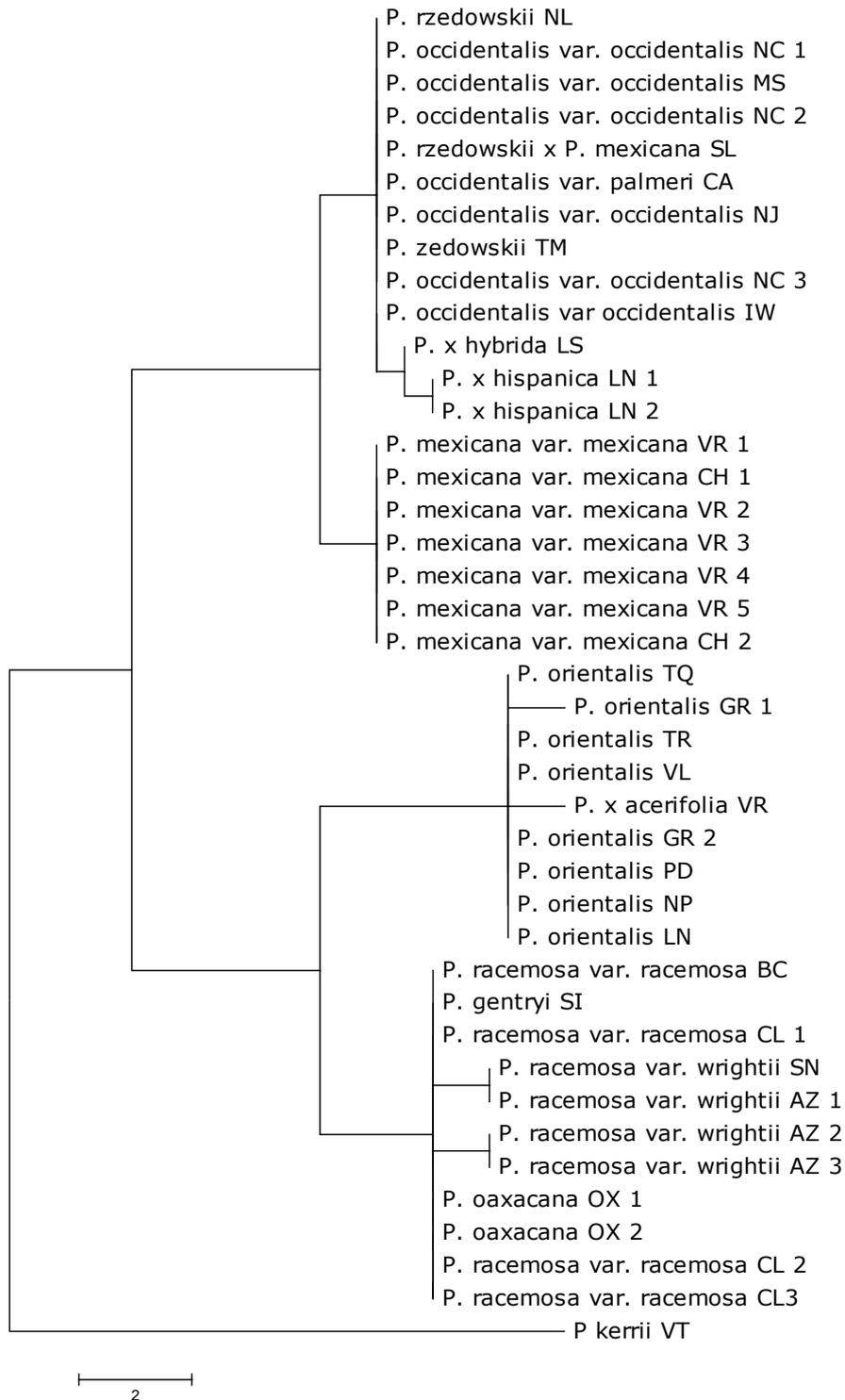


Figura 27. Cladograma obtenido de las secuencias del espaciador ITS 1, usando máxima parsimonia. I.C. = 0.903226. I.R. = 0.980263. (MEGA versión 4.0).

Cladogramma ottenuto dall'analisi filogenetica delle sequenze dello spaziatore ITS1 utilizzando la massima parsimonia. C.I. = 0.903226. R.I. = 0.980263. (MEGA version 4.0).

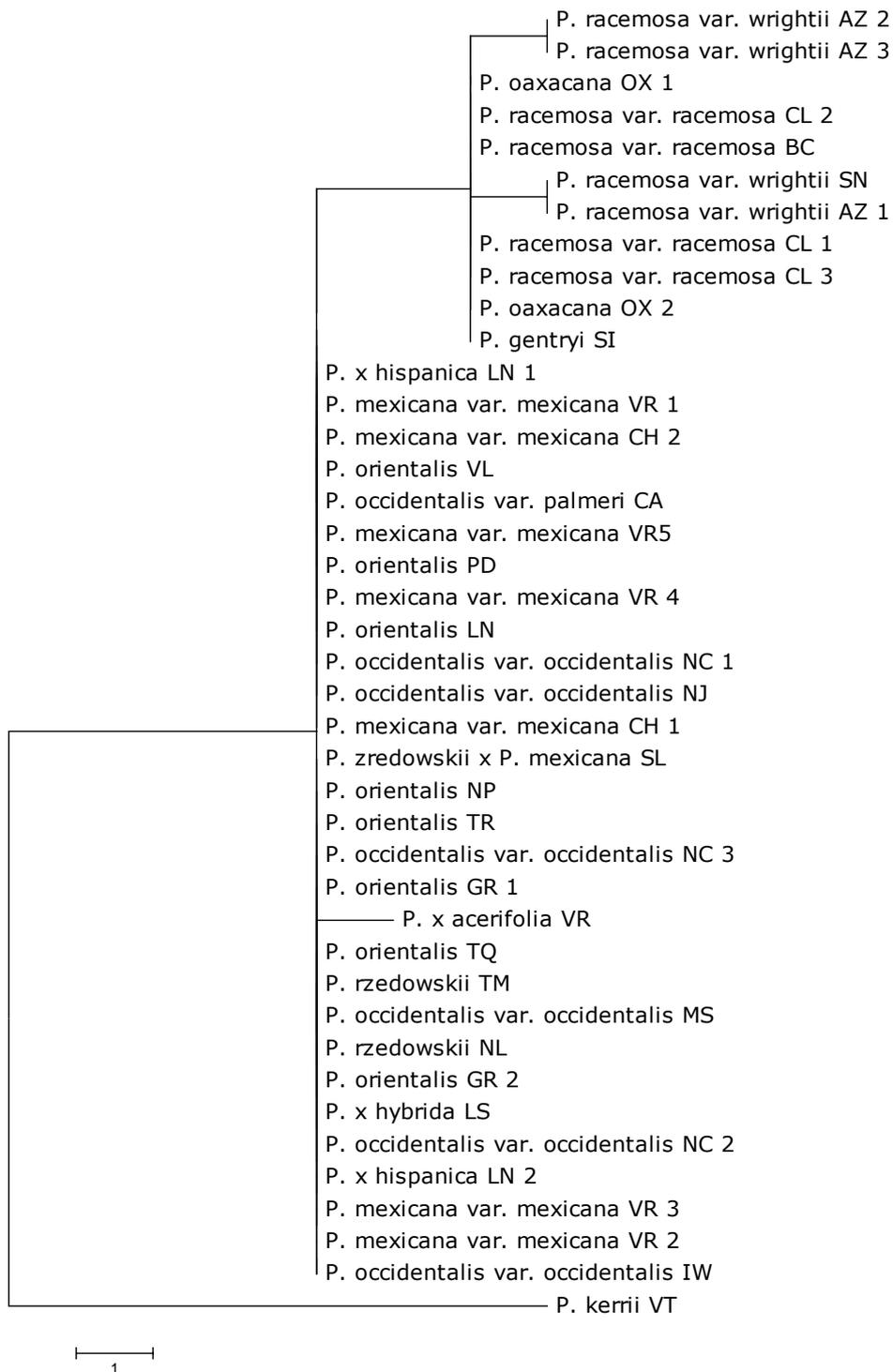


Figura 28. Cladograma obtenido de las secuencias del espaciador ITS 1, usando máxima parsimonia eliminando gaps. I.C. = 1.00. I.R. = 1.00. (MEGA versión 4.0).

Cladogramma ottenuto dall'analisi filogenetica delle sequenze dello spaziatore ITS1 utilizzando la massima parsimonia eliminando gaps. C.I. = 1.00. R.I. = 1.00. (MEGA version 4.0).

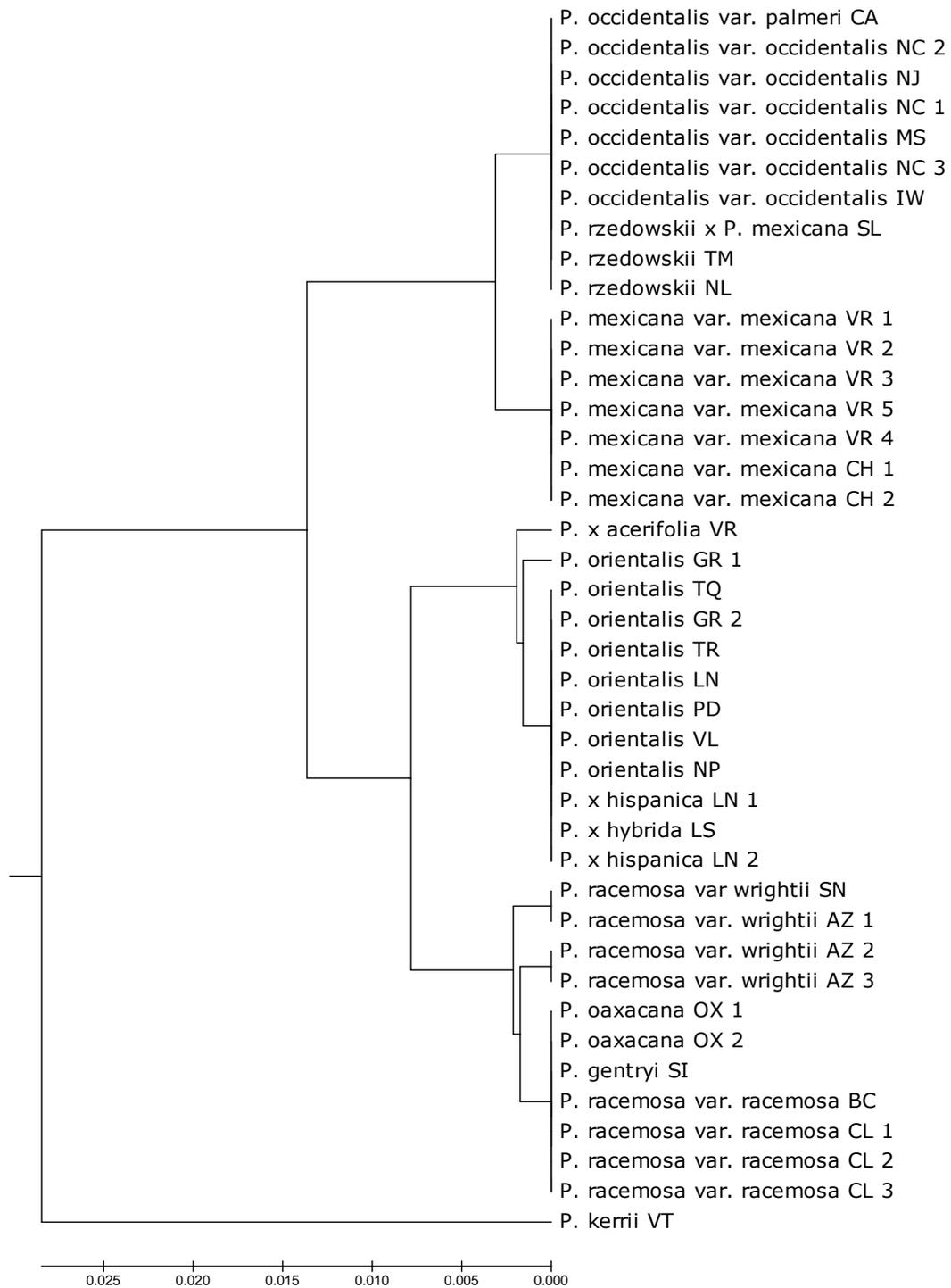


Figura 29. Dendrograma más óptimo obtenido de las secuencias del espaciador ITS 1, usando el método UPGMA, con la suma de longitud en la ramas de 0.08882214 con 326 sitios. (MEGA versión 4.0).

Dendrogramma UPGMA ottenuto dall'analisi delle sequenze dello spaziatore ITS 1. (Sum of branch length = 0.08882214). (MEGA version 4.0).

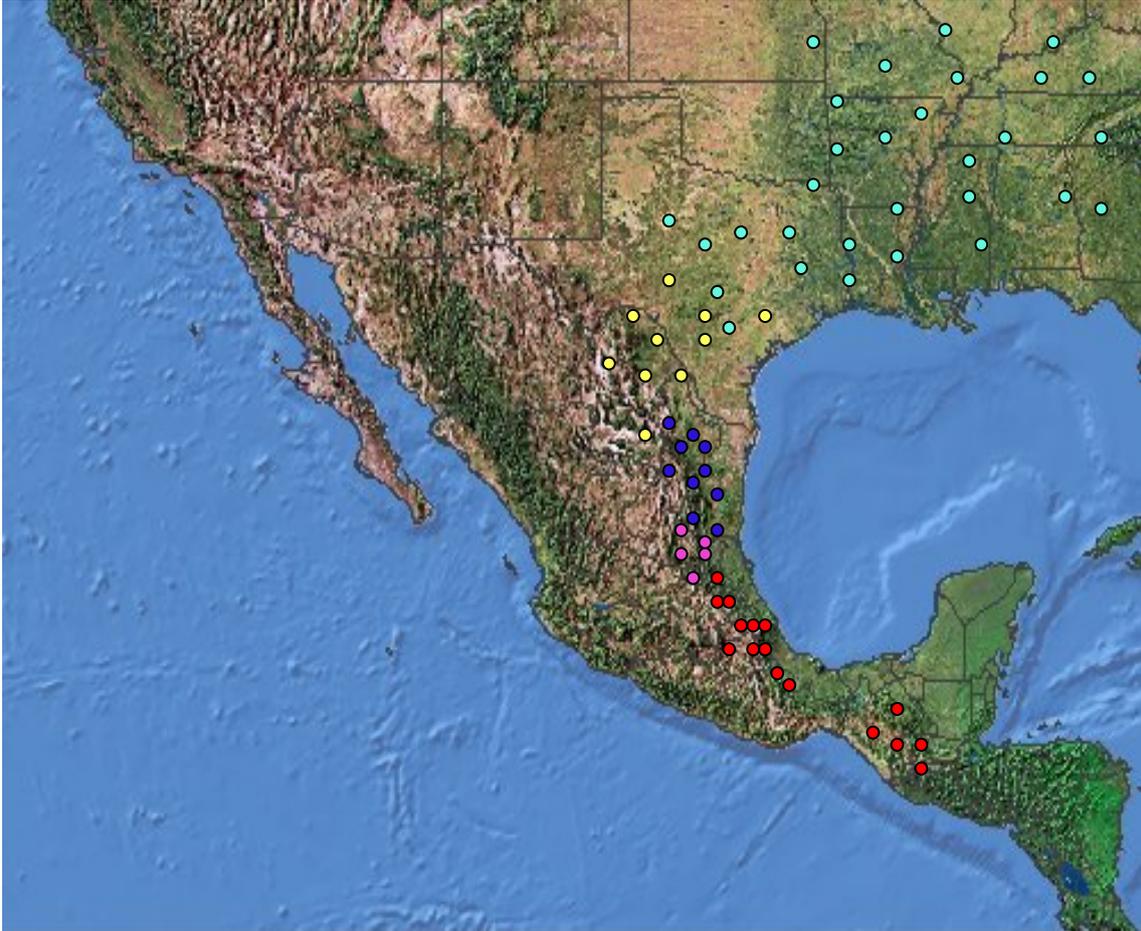
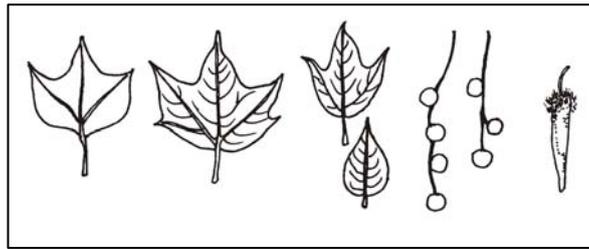
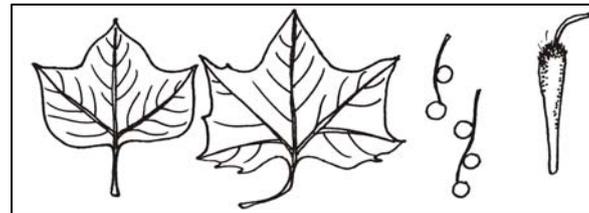


Figura 30. Distribución de *Platanus* en el este de Estados Unidos, México y Guatemala. ● *Platanus mexicana* var. *mexicana*, ● *Platanus mexicana* var. *interior*, ● *Platanus rzedowskii*, ● *Platanus occidentalis* var. *palmeri*, ● *Platanus occidentalis* var. *occidentalis*.

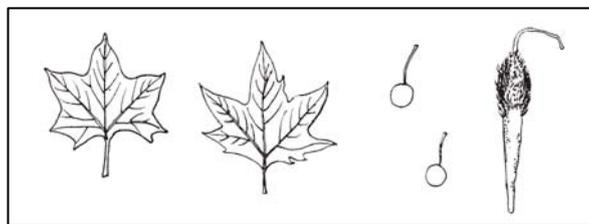
Distribuzione di *Platanus* nell' est degli USA, Messico e Guatemala. ● *Platanus mexicana* var. *mexicana*, ● *Platanus mexicana* var. *interior*, ● *Platanus rzedowskii*, ● *Platanus occidentalis* var. *palmeri*, ● *Platanus occidentalis* var. *occidentalis*.



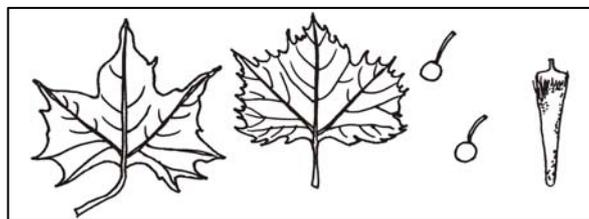
*Platanus mexicana* var. *mexicana*



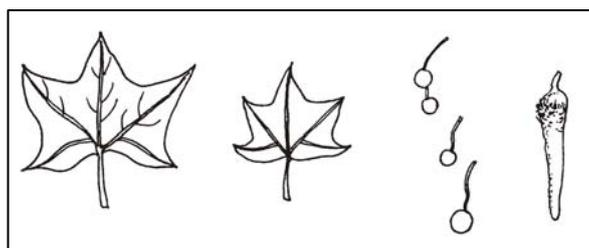
*Platanus mexicana* var. *interior*



*Platanus rzedowskii*



*Platanus occidentalis* var. *occidentalis*



*Platanus occidentalis* var. *palmeri*

Figura 31. Esquema representativo de la forma de las hojas, morfología de inflorescencias femeninas y achenios con los pelos removidos, de las especies de *Platanus* del este de Norte América.

Schema delle forme delle foglie, morfologia delle infiorescenze femminili e degli acheni, delle specie di *Platanus* dell' est del Nord America.

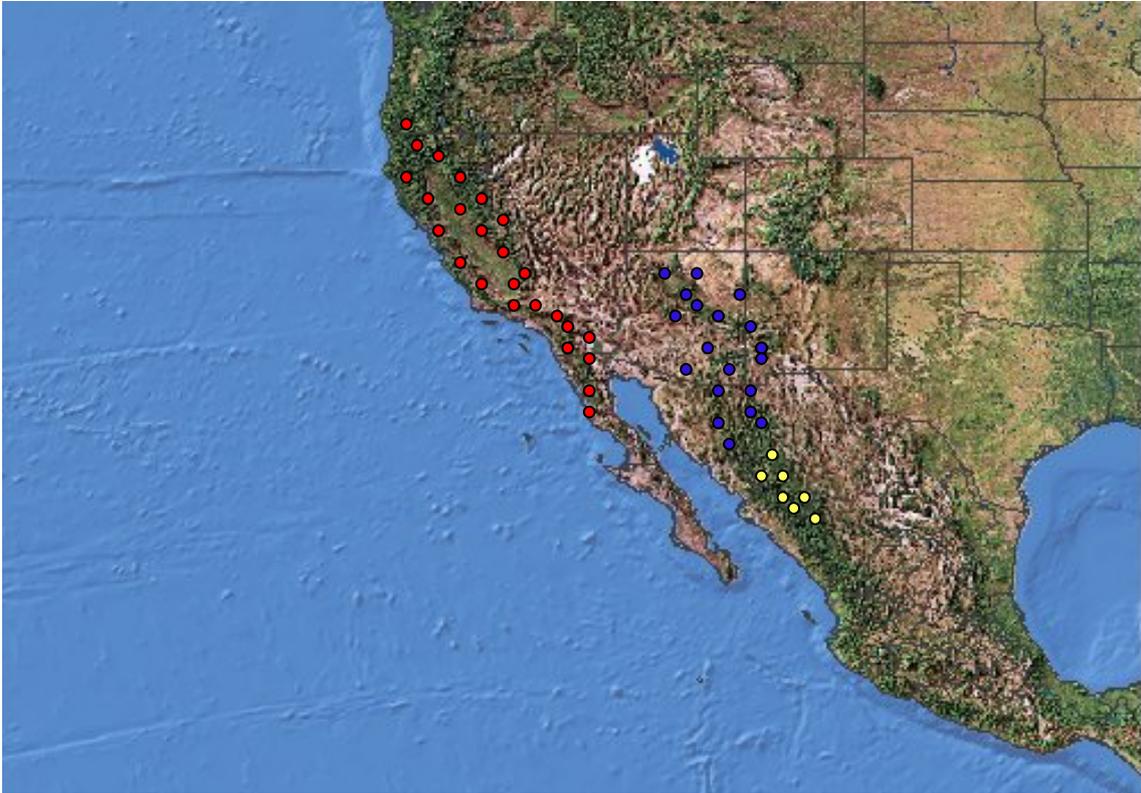
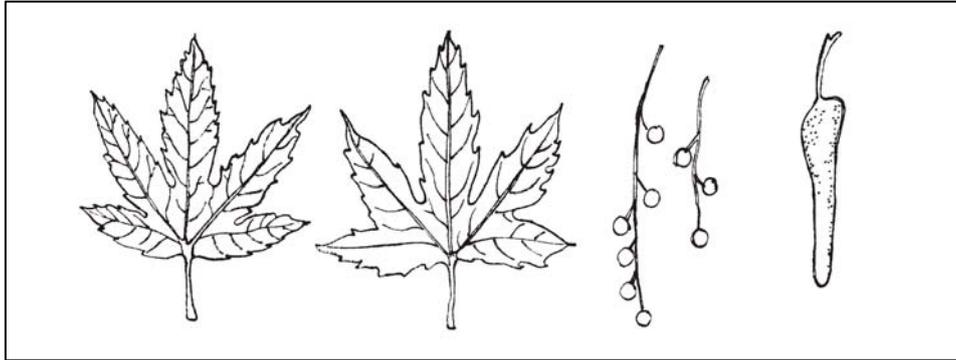
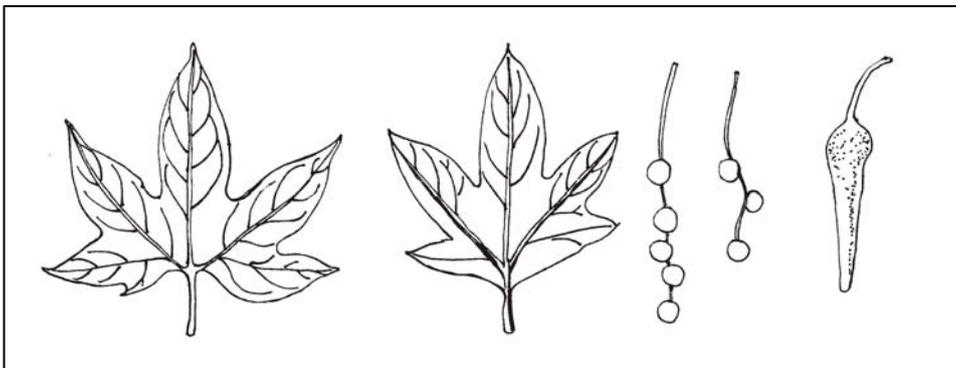


Figura 32. Distribución de *Platanus* en el oeste de Norte América. ● *Platanus racemosa* var. *racemosa*, ● *Platanus racemosa* var. *wrightii*, ● *Platanus gentryi*.

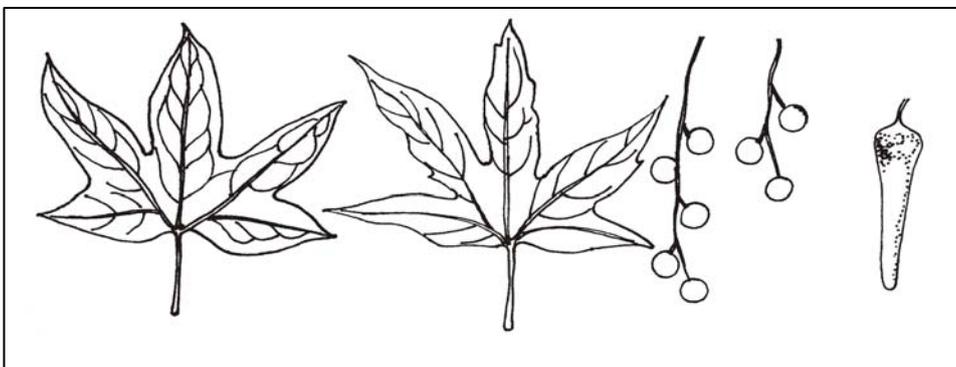
Distribuzione di *Platanus* nell' ovest del Nord America. ● *Platanus racemosa* var. *racemosa*, ● *Platanus racemosa* var. *wrightii*, ● *Platanus gentryi*.



*Platanus gentryi*



*Platanus racemosa* var. *racemosa*



*Platanus racemosa* var. *wrightii*

Figura 33. Esquema representativo de la forma de las hojas, morfología de inflorescencias femeninas y aquenios con los pelos removidos, de las especies de *Platanus* del oeste de Norte América.

Schema delle forme delle foglie, morfologia delle infiorescenze femminili e degli acheni, delle specie di *Platanus* dell' ovest del Nord America.

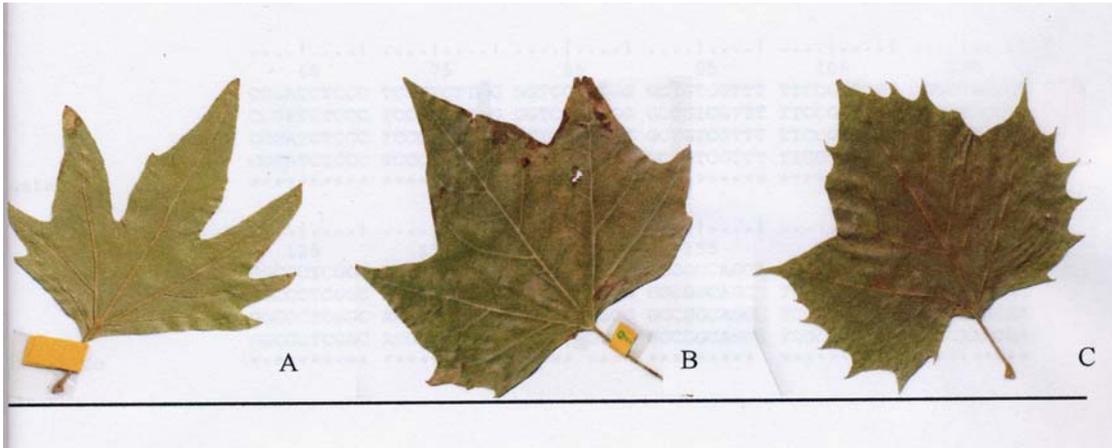


Figura 34. Imagen que compara la morfología de las hojas de A) *Platanus orientalis*, B) *Platanus x hispanica*, C) *Platanus occidentalis*.

Morfologia delle foglie di: A) *Platanus orientalis*, B) *Platanus x hispanica*, C) *Platanus occidentalis*.

## Tablas

Tabla 1. Relación de ejemplares de *Platanus* estudiadas. Las siglas corresponden a aquellas que los identifican por su lugar de origen.

Elenco degli esemplari di *Platanus* analizzati. Le sigle indicano l'origine.

Especie	Origen	Siglas
<i>P. orientalis</i>	Turquía	TQ
<i>P. orientalis</i>	Grecia 1	GR 1
<i>P. orientalis</i>	Turkmenistán	TR
<i>P. orientalis</i>	Velia, Italia	VL
<i>P. orientalis</i>	Grecia 2	GR 2
<i>P. orientalis</i>	Padova, Italia	PD
<i>P. orientalis</i>	Nápoles, Italia	NP
<i>P. orientalis</i>	Londres, Inglaterra	LN
<i>P. gentryi</i>	Sinaloa, México	SI
<i>P. racemosa</i> var. <i>racemosa</i>	Baja California, México	BC
<i>P. racemosa</i> var. <i>racemosa</i>	California, EU	CL 1
<i>P. racemosa</i> var. <i>racemosa</i>	California, EU	CL 2
<i>P. racemosa</i> var. <i>racemosa</i>	California, EU	CL 3
<i>P. racemosa</i> var. <i>wrightii</i>	Sonora, México	SN
<i>P. racemosa</i> var. <i>wrightii</i>	Arizona, EU	AZ 1
<i>P. racemosa</i> var. <i>wrightii</i>	Arizona, EU	AZ 2
<i>P. racemosa</i> var. <i>wrightii</i>	Arizona, EU	AZ 3
<i>P. oaxacana</i>	Oaxaca, México	OX 1
<i>P. oaxacana</i>	Oaxaca, México	OX 2
<i>P. mexicana</i> var. <i>mexicana</i>	Veracruz, México	VR 1
<i>P. mexicana</i> var. <i>mexicana</i>	Chiapas, México	CH 1
<i>P. mexicana</i> var. <i>mexicana</i>	Veracruz, México	VR 2
<i>P. mexicana</i> var. <i>mexicana</i>	Veracruz, México	VR 3
<i>P. mexicana</i> var. <i>mexicana</i>	Veracruz, México	VR 4
<i>P. mexicana</i> var. <i>mexicana</i>	Veracruz, México	VR 5
<i>P. mexicana</i> var. <i>mexicana</i>	Chiapas, México	CH 2

Tabla 1. Continuación.

<i>P. rzedowskii</i>	Nuevo León, México	NL
<i>P. rzedowskii</i>	Tamaulipas, México	TM
<i>P. occidentalis</i> var. <i>occidentalis</i>	North Carolina, EU	NC 1
<i>P. occidentalis</i> var. <i>occidentalis</i>	Missouri, EU	MS
<i>P. occidentalis</i> var. <i>occidentalis</i>	North Carolina, EU	NC 2
<i>P. occidentalis</i> var. <i>occidentalis</i>	New Jersey, EU	NJ
<i>P. occidentalis</i> var. <i>occidentalis</i>	North Carolina, EU	NC 3
<i>P. occidentalis</i> var. <i>occidentalis</i>	Iowa, EU	IW
<i>P. occidentalis</i> var. <i>palmeri</i>	Coahuila, México	CA
<i>P. kerri</i>	Vietnam	VT
<i>P. rzedowskii</i> x <i>P. mexicana</i>	San Lu�s Potos�, M�xico	SL
<i>P. x hybrida</i>	Lisboa, Portugal	LS
<i>P. x hispanica</i>	Londres, Inglaterra	LN 1
<i>P. x hispanica</i>	Londres, Inglaterra	LN 2
<i>P. x acerifolia</i>	Veracruz, M�xico	VR

Tabla 2. Número de accesión a GeneBank de las secuencias utilizadas.

Numeri di riferimento in GeneBank delle sequenze utilizzate.

Especie	Número de accesión a GeneBANK
<i>P. orientalis</i> TQ	AY706034
<i>P. orientalis</i> GR 1	AY706036
<i>P. orientalis</i> TR	AY706037
<i>P. orientalis</i> GR 2	AY706035
<i>P. racemosa</i> var. <i>racemosa</i> CL 2	AY706038
<i>P. racemosa</i> var. <i>racemosa</i> CL 3	AY706039
<i>P. racemosa</i> var. <i>wrightii</i> AZ 1	AY706043
<i>P. racemosa</i> var. <i>wrightii</i> AZ 2	AY706041
<i>P. racemosa</i> var. <i>wrightii</i> AZ 3	AY706042
<i>P. mexicana</i> var. <i>mexicana</i> CH 1	AY706025
<i>P. mexicana</i> var. <i>mexicana</i> VR 3	AY706021
<i>P. mexicana</i> var. <i>mexicana</i> VR 4	AY706024
<i>P. mexicana</i> var. <i>mexicana</i> VR 5	AY706023
<i>P. mexicana</i> var. <i>mexicana</i> CH 2	AY706026
<i>P. rzedowskii</i> TM	AY706027
<i>P. occidentalis</i> var. <i>occidentalis</i> NC 1	AY706031
<i>P. occidentalis</i> var. <i>occidentalis</i> MS	AY706029
<i>P. occidentalis</i> var. <i>occidentalis</i> NC 2	AY706030
<i>P. occidentalis</i> var. <i>occidentalis</i> NJ	AY706033
<i>P. kerri</i> VT	AY706018

URL: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/GenBank>

Tabla 3. Longitud en pb y contenido porcentual de G + C del espaciador ITS 1 de los taxa examinados.

Lunghezza in coppie di basi e percentuale in G + C delle sequenze di ITS 1 dei taxa esaminati.

Taxa	Longitud ITS 1 en bp	% G + C
<i>P. orientalis</i>	291	65.9
<i>P. gentryi</i>	290	65.8
<i>P. racemosa</i> var. <i>racemosa</i>	290	65.8-66.1
<i>P. racemosa</i> var. <i>wrightii</i>	290	65.5-66.2
<i>P. oaxacana</i>	290	65.8
<i>P. mexicana</i> var. <i>mexicana</i>	292	67.4
<i>P. rzedowskii</i>	291	68.1
<i>P. occidentalis</i> var. <i>occidentalis</i>	291	68.1
<i>P. occidentalis</i> var. <i>palmeri</i>	291	68.1
<i>P. x hispanica</i>	291	67.7
<i>P. x hybrida</i>	291	66.9
<i>P. x acerifolia</i>	291	67.9
<i>P. rzedowskii</i> x <i>P. mexicana</i>	291	67.8
<i>P. kerrii</i>	289	67.8

Tabla 4. Resumen del análisis filogenético con máxima parsimonia.

Tavola riassuntiva delle caratteristiche dell'analisi filogenetica con la massima parsimonia.

Matris	Número de caracteres	Longitud en pasos	IC	IR	IC*	IR*
ITS 1	292	32	0.903226	0.980263	0.833333	0.980263

IC: índice de consistencia. IR: índice de retención. \* corresponden solo a sitios con información de parsimonia.

IC: indice di consistenza. IR: indice di ritenzione. \* corrispondono solo a siti informativi di parsimonia.

## **Bibliografía**

Aceto S., Caputo P., Cozzolino S., Gaudio L., Moretti A., 1999. Phylogeny And Evolution Of *Orchis* And Allied Genera Based On ITS DNA Variation: Morphological Gaps And Molecular Continuity. *Molecular Phylogenetic Evolution*,13: 67-76.

Arnold M. L. 1997. *Natural Hybridization And Evolution*. Oxford University Press, New York, New York, USA.

Axelrod D. I. 1941. The Concept Of Ecospecies In Tertiary Paleobotany *Proceedings Of The National Academy Of Sciences*. 27: 545-551.

Axelrod, D. I. 1975. Evolution And Biogeography Of Madrean-Tethyan Sclerophyll Vegetation. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 62: 280-334.

Baldwin B. G., Sanderson M. J., Porter J. M., Wojciechowski M. F. Campbell C. S. and Donoghue M. J. 1995. The ITS Region Of Nuclear Ribosomal DNA: A Valuable Source Of Evidence On Angiosperm Phylogeny. *Ann. Missouri Bot. Gard*. 82: 247-277.

Barrier E., Velasquillo L., Chavez M. and Gallon R. 1998. Neotectonic Evolution Of The Isthmus Of Tehuentepec (South-Eastern Mexico). *Tectonophysics*. 287: 77-96.

Bartish I. V., Rumpunen K. & H. Nybom. 2000. Combined Analyses Of RAPDs, cpDNA And Morphology Demonstrate Spontaneous Hybridization In The Plant Genus *Chaenomeles*. *Heredity* 85: 383-392.

Berry E. W. 1929. Fossil Plants And Mountain Uplift In The Pacific States. *Geology*. 15: 447-480.

Berry E. W. 1932. The Miocene Flora Of Idaho. Proceedings Of The National Academy Of Sciences.18: 289-290.

Borsch T., Hilu K. W., Quandt D., Wilde C., Neinhuis C. & Barthlott W. 2003. Noncoding Plastid *trnT-trnF* Sequences Reveal A Well Resolved Phylogeny Of Basal Angiosperms. J. Evol. Biol. 16: 558-576.

Bracco, F. 1999. Sistematica Molecolare. Pp. 107-123. In: Botanica Sistematica Un Approccio Filogenetico. Edizione Italiana A Cura Di M. Bigazzi, F. Bracco, L. Cornara, F. Macchia, M. Mariotti, C. Nepi, A. Papini, M. Raffaelli, M. Rizzotto, F. Selvi. Piccin Nuova Libreria S.p. A. Padova, Italia.

Brito P. H. 2005. The Influence Of Pleistocene Glacial Refugia On Tawny Owl Genetic Diversity And Phylogeography In Western Europe. Molecular Ecology. 14: 3077–3094.

Caujapé-Castells J. and Jansen R. K. 2003. The Influence Of The Miocene Mediterranean Desiccation On The Geographical Expansion And Genetic Variation Of *Androcymbium gramineum* (Cav.) Mcbride (Colchicaceae). Molecular Ecology . 12: 1515–1525.

CONABIO, 2007. *Platanus mexicana*. Ficha Técnica. México.

Cronquist, A. 1981. An Integrated System Of Classification Of Flowering Plants. Columbia University Press, New York.

Crepet W. L., Nixon K. C. and Gandolfo M. A. 2004. Fossil Evidence And Phylogeny: The Age Of Major Angiosperm Clades Based On Mesofossil And Macrofossil Evidence From Cretaceous Deposits. American Journal Of Botany 91(10): 1666–1682.

Crepet W. L., Nixon K. C., Friis E. M. and Freudenstein J. V. 1992. Oldest Fossil Flowers Of Hamamelidaceous Affinity, From The Late Cretaceous Of New Jersey. *Evolution Proc. Nati. Acad. Sci. USA*.89: 8986-8989.

Carranza E. 1994. Familia Platanaceae. Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Fascículo 23. Instituto de Ecología A.C., Centro Regional del Bajío, Pátzcuaro, Michoacán, México.

Chase M. W. and Hills H. H. 1991. Silica Gel: An Ideal Material For Field Preservation Of Leaf Samples For DNA Studies. *Taxon* 40: 215-220.

Doyle J. J. & Doyle J. L. 1988. Natural Interspecific Hybridization In Eastern North American Claytonia. *American Journal of Botany*. 75: 1238-1246.

Doyle J.J. & Doyle J.L., 1987. A Rapid DNA Isolation Procedure For Small Quantities Of Fresh Leaf Tissue. *Phytochemical Bulletin*. 19: 11-15.

Doyle J.J. & Doyle J.L., 1990. Isolation Of Plant DNA From Fresh Tissue. *Focus*. 12: 13-15.

Edwards-Burke M. A., Hamrick J. L. and Price R. A. 1997. Frequency And Direction Of Hybridization In Sympatric Populations Of *Pinus taeda* And *P. echinata* (Pinaceae). *American Journal of Botany* 84(8): 879-886.

Floyd S. K., Lerner V. T. and Friedman W. E. 1999. A Developmental And Evolutionary Analysis Of Embryology In *Platanus* (Platanaceae), A Basal Eudicot. *American Journal of Botany* 86(11): 1523–1537.

González D. 1997. El Uso De Secuencias Génicas Para Estudios Taxonómicos. *Bol. Soc. Bot. México*. 60: 137-157.

González D. 1998. Marcadores Moleculares Para Los Estudios Comparativos De La Variación En Ecología y Sistemática. *Revista Mexicana De Micología*. 14: 1-27.

González-Rodríguez A., Arias D. M., Valencia S. and Oyama K. 2004. Morphological And RAPD Analysis Of Hybridization Between *Quercus affinis* And *Q. laurina* (Fagaceae), Two Mexican Red Oaks. *American Journal of Botany*. 91(3): 401–409.

Graham A. 1999. The Tertiary History Of The Northern Temperate Element In The Northern Latin American Biota. *American Journal of Botany*. 86(1): 32–38.

Feng, Y., Oh S. H., and Manos P. S. 2005. Phylogeny And Historical Biogeography Of The Genus *Platanus* As Inferred From Nuclear And Chloroplast DNA. *Systematic Botany*. 30: 786-799.

Hall T. A. 1999. BioEdit: A User-Friendly Biological Sequence Alignment Editor And Analysis Program For Windows 95/98/NT. *Nucl. Acids. Symp. Ser.* 41: 95-98.

Harris S. A. & Ingram R. 1992. Chloroplast DNA And Biosystematics: The Effect Of Intraspecific Diversity And Plastid Transmission. *Taxon*. 40: 393-412.

Harrison C. J. and Langdale J. A. 2006. Techniques For Molecular Analysis A Step By Step Guide To Phylogeny Reconstruction. *The Plant Journal*. 45: 561-572.

Heuertz M., Carnevale S., Fineschi S., Sebastiani F., Hausman J . F ., Paule L. and Vendramin G. G. 2006. Chloroplast DNA Phylogeography Of European Ashes, *Fraxinus* sp. (Oleaceae): Roles Of Hybridization And Life History Traits *Molecular Ecology* 15: 2131–2140.

Hileman L. C., Vasey M. C., and Parker V. T. 2001. Phylogeny And Biogeography Of The Arbutoideae (Ericaceae): Implications For The Madrean-Tethyan Hypothesis. *Systematic Botany*. 26 (1): 131–143.

Jukes T. H. & Cantor C.R. 1969. Evolution Of Protein Molecules. In Munro H. N., editor, *Mammalian Protein Metabolism*, pp. 21-132, Academic Press, New York.

Kaul R. B. 1993. Platanaceae. *Flora of North America*, Vol. 3: 358-361. Eds.: *Flora of North America Editorial Committee*. Oxford University Press, Oxford.

Kimura M. 1980. A Simple Method For Estimating Evolutionary Rates Of Base Substitution Through Comparative Studies Of Nucleotide Sequences. *J. Mol. Evol.* 16: 111–120.

Kitching I. J., Forey P. L., Humphries C. J. and Williams D. M. 1998. *Cladistics (2<sup>nd</sup> edn): The Theory And Practice Of Parsimony Analysis*. Oxford, UK: Oxford University Press.

Leroy, F. J. 1982. Origine Et Évolution Du Genre *Platanus* (Platanaceae). *Comptes Rendus De L'Académ E Des Sciences Série III*. 295: 251-254.

Maggini F. Marrocco R. e Gelati M. T. 1995. Evoluzione Molecolare Delle Sequenze Nucleotidiche Degli Spaziatori Interni Dei Geni Per L'RNA Ribosomale In Angiosperme, Gimnosperme E Pteridofite. *Giornale Botanico Italiano*. 129: 45-56.

Marshall C. J. and Liebherr J. K. 2000. Cladistic Biogeography Of The Mexican Transition Zone. *Journal of Biogeography*. 27: 203–216.

Milne R. I. 2006. Northern Hemisphere Plant Disjunctions: A Window On Tertiary Land Bridges And Climate Change?. *Annals Of Botany*. 98: 465-472.

Nee M. 1981. Platanaceae. Flora de Veracruz, Fascículo 19. Instituto Nacional de Investigaciones Sobre Recursos Bióticos. Xalapa, Veracruz, México.

Nei M. & Kumar S. 2000. *Molecular Evolution And Phylogenetics*. Oxford University Press, New York.

Nixon K. C. and Poole J. M. 2003. Revision Of The Mexican And Guatemalan Species Of *Platanus* (Platanaceae). *Lundellia*. 6: 103-137.

Palmer J. D. 1985. Isolation And Structural Analysis Of Chloroplast DNA. *Methods Enzymology*. 118: 167-186.

Peinado M., Alcaraz F., Delgadüxo J. & Aguado I. 1994. Fitogeografía De La Península De Baja California, México. *Anales Jard. Bot. Madrid*. 51(2): 255-277.

Perron M., Perry D. J., Andalo C. and Bousquet J. 2000. Evidence From Sequence Tagged-Site Markers Of A Recent Progenitor-Derivative Species Pair. PNAS. 97: 11331-11336.

Pignatti S. 2003. Platanaceae. Flora D'Italia. Edagricole, Vol. 1: 487. Bologna.

Pilotti M., Ponzio V. and Motta E. 2002. Disorders Of *Platanus x acerifolia* In Italy Associated With *Fusarium solani*. For. Path. 32: 249–264.

Pilotti M., Gervasi F. and Brunetti A. 2005. Molecular Identification Of *Fomitiporia mediterranea* And *Eutypa lata*/Libertella *blepharis* In *Platanus x acerifolia*. J. Phytopathology. 153: 193–202.

Poole I., Davies K. L. and Wilkinson H. P. 2002. A Review Of The Platanaceous Woods From The Eocene Paratropical Rainforest Of South-East England. Botanical Journal Of The Linnean Society. 139:181–191.

Qian H. 2001. Floristic Analysis Of Vascular Plant Genera Of North America North Of Mexico: Spatial Patterning Of Phytogeography. Journal Of Biogeography. 28: 525-534.

Rieserberg L. H. & Brunsfel S. J. 1992. Molecular Evidence And Plant Introgression. In: Molecular Systematics Of Plant. Soltis P. S., Soltis D. E., And Doyle J. J. Chapman And Hall (Editors), New York.

Rieserberg L. H., Carter R. & Zona S. 1990. Molecular Test Of Hypothesized Hybrid Origin Of Two Diploid *Helianthus* Species (Asteraceae). Evolution. 44: 1498-1511.

Ryan F. P. 2006. Genomic Creativity And Natural Selection: A Modern Synthesis. *Biological Journal Of The Linnean Society*. 88: 655–672.

Rydin C. and Källersjö M. 2002. Taxon Sampling And Seed Plant Phylogeny. *Cladistics* 18: 485–513.

Rzedowski J. 1996. Análisis Preliminar De La Flora Vasculare De Los Bosques Mesófilos De Montaña De México. *Acta Botánica Mexicana*. 35: 25-44.

Sanger F., Miklen S., Coulson A. R., 1977. DNA Sequencing With Chain-Terminating Inhibitors. *Proceedings Of The National Academy Of The Science Of The USA*, 74: 5463-5467.

Sneath P. H. A. & Sokal R. R. 1973. *Numerical Taxonomy*. Freeman, San Francisco.

Soltis D. E., Morris A. B., Lachlan J., Manos P. S. and Soltis P. S. 2006. Comparative Phylogeography Of Unglaciared Eastern North America. *Molecular Ecology*.15: 4261–4293.

Soltis D.E., Soltis P.S., 1998: Choosing An Approach And An Appropriate Gene For Phylogenetic Analysis, pp. 1-42. In: *Molecular Systematic Of Plants II: DNA Sequencing*, Edited By Soltis D.E., Soltis P.S., Doyle J.J. Kluwer Academic Publisher, USA.

Tamura K., Dudley J., Nei M. & Kumar S. 2007. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) Software version 4.0. *Molecular Biology and Evolution* 10.1093/molbev/msm092.

Tsopelas P. and Angelopoulos A. 2004. First Report Of Canker Stain Disease Of Plane Trees, Caused By *Ceratocystis fimbriata* f. sp. *platani* In Greece. Plant Pathology. 53: 531.

Vogler A. P. and Monaghan M. T. 2006. Recent Advances In DNA Taxonomy. J Zool Syst Evol Res. doi: 1- 10.

Vigouroux A. and Olivier R. 2004. First Hybrid Plane Trees To Show Resistance Against Canker Stain (*Ceratocystis fimbriata* f. sp. *platani*). For. Path. 34: 307–319.

Wing, S. L. and Boucher L. D. 1998. Ecological Aspects Of The Cretaceous Flowering Plant Radiation. Annu. Rev. Earth Planet. Sci. 26: 379–421.

Yaltirik, F. 1983. Platanaceae. Flora Of Turkey And The East Aegean Islands. Edited by Davis, P. H. Edinburgh University Press, Vol. 7: 655-656.

Zanis M. J., Soltis, D. E., Soltis P. S., Mathews S. and Donoghue M. J. 2002. The Root Of The Angiosperms Revisited. PNAS. 99: 6848-6853.

Zhiyun Z., Hongda Z. and Turland N. J. 2003. Platanaceae. Flora Of China. 9: 44-55.

Zhou Z., Crepet W. L., and Nixon, K. C. 2001. The Earliest Fossil Evidence Of The Hamamelidaceae: Late Cretaceous (Turonian) Inflorescences And Fruits Of Altingioideae. American Journal of Botany. 88 (5): 753–766.

## **Anexos**

Anexo 1. Alineamiento que compara las secuencias ITS 1 de *Platanus orientalis*, *Platanus occidentalis* y sus híbridos *Platanus x hispanica*. Las posiciones donde se encuentra heterocigocidad de bases son resaltadas en rojo.

Confronto delle sequenze ITS 1 di *Platanus orientalis*, *Platanus occidentalis* e *Platanus x hispanica*. Gli ibridi mostrano eterozigositá nelle sequenze.

	..... ..... ..... .....			
	5	15	25	35
Platanus orientalis	TCGAAACCTG	CCCAGCAGAA	CGACCCGCGA	ACCTGTGACA
Platanus occidentalis	TCGAAACCTG	CCCAGCAGAA	CGACCCGCGA	ACCTGTGACA
Platanus x hispanica LN 1	TCGAAACCTG	CCCAGCAGAA	CGACCCGCGA	ACCTGTGACA
Platanus x hispanica LN 2	TCGAAACCTG	CCCAGCAGAA	CGACCCGCGA	ACCTGTGACA
Clustal Consensus	*****	*****	*****	*****
	..... ..... ..... .....			
	45	55	65	75
Platanus orientalis	CCACGCCGAG	GGGTGGAGGA	GGGGTGCAG	CCCCGATCTC
Platanus occidentalis	CCACGCCGAG	GGGCGGAGGA	GGGGTGCAG	CCCCGATCTC
Platanus x hispanica LN 1	CCACGCCGAG	GGGYGGAGGA	GGGGTGCAG	CCCCGATCTC
Platanus x hispanica LN 2	CCACGCCGAG	GGGYGGAGGA	GGGGTGCAG	CCCCGATCTC
Clustal Consensus	*****	*** *****	*****	*****
	..... ..... ..... .....			
	85	95	105	115
Platanus orientalis	CCTCCCTCTT	TGGGTCGTGT	GGGCTGTCGT	TTTTCCGCAC
Platanus occidentalis	CCTCCCTCTT	CGGGTCGAGC	GGGCCGTCGT	TTTTCCGTGC
Platanus x hispanica LN 1	CCTCCCTCTT	YGGGTCGWY	GGGCYGTTCGT	TTTTCCGYRC
Platanus x hispanica LN 2	CCTCCCTCTT	YGGGTCGWY	GGGCYGTTCGT	TTTTCCGYRC
Clustal Consensus	*****	***** *	**** *****	***** *
	..... ..... ..... .....			
	125	135	145	155
Platanus orientalis	GTCCGTTGCC	CGGGCCCTCG	GCACGTGGCA	CGGCGCTTGG
Platanus occidentalis	GTCCGTTGCC	CGGGCCCTCG	GCACGTGGCA	CGGCGCTCGG
Platanus x hispanica LN 1	GTCCGTTGCC	CGGGCCCTCG	GCACGTGGCA	CGGCGCTYGG
Platanus x hispanica LN 2	GTCCGTTGCC	CGGGCCCTCG	GCACGTGGCA	CGGCGCTYGG
Clustal Consensus	*****	*****	*****	***** **
	..... ..... ..... .....			
	165	175	185	195
Platanus orientalis	GGGGCGGCAG	CATCGCAGAC	CCGACCAAAC	AACGAACCCG
Platanus occidentalis	GGGGCGGCAG	CCTCGCAGAC	CCGACCAAAC	AACGAACCCG
Platanus x hispanica LN 1	GGGGCGGCAG	CMTCGCAGAC	CCGACCAAAC	AACGAACCCG
Platanus x hispanica LN 2	GGGGCGGCAG	CMTCGCAGAC	CCGACCAAAC	AACGAACCCG
Clustal Consensus	*****	* *****	*****	*****

Anexo 1. Continuación.

```

      ....|. ....|. ....|. ....|. ....|. ....|.
      205      215      225      235
Platanus orientalis GCGCGAACGG CGCCAAGGAA ATCAAAAACG GAACGGGCGT
Platanus occidentalis GCGCGAACGG CGCCAAGGAA ATCGAAAACG GAACGGGCGT
Platanus x hispanica LN 1 GCGCGAACGG CGCCAAGGAA ATCAAAAACG GAACGGGCGT
Platanus x hispanica LN 2 GCGCGAACGG CGCCAAGGAA ATCAAAAACG GAACGGGCGT
Clustal Consensus *****

      ....|. ....|. ....|. ....|. ....|. ....|.
      245      255      265      275
Platanus orientalis GCCTTCGCTT CACCGTCGGT GTTGCGGGGC GTCGTCGAAA
Platanus occidentalis GCCTTCGCTT CACCGTCGGT GTTGCGGGGC GTCGTCAAAA
Platanus x hispanica LN 1 GCCTTCGCTT CACCGTCGGT GTTGCGGGGC GTCGTCRAAA
Platanus x hispanica LN 2 GCCTTCGCTT CACCGTCGGT GTTGCGGGGC GTCGTCRAAA
Clustal Consensus *****

      ....|. ....|. .
      285
Platanus orientalis CTCCGATCTC A
Platanus occidentalis CTCCGATCTC A
Platanus x hispanica LN 1 CTCCGATCTC A
Platanus x hispanica LN 2 CTCCGATCTC A
Clustal Consensus *****

```

Anexo 2. Alineamiento que compara las secuencias del espaciador *atpB-rbcL* de *Platanus orientalis*, *Platanus occidentalis* y sus híbridos *Platanus x hispanica*.

Confronto delle sequenze *atpB-rbcL* di *Platanus orientalis*, *Platanus occidentalis* e *Platanus x hispanica*.

	..... .....	..... .....	..... .....	..... .....
	65	75	85	95
P. orientalis	GGTCAAATGG	ATAAACTGAC	CTGTGCGAGC	AGCTTCTGAC
P. occidentalis	GGTCAAATGG	ATAAACTGAC	CTGTGCGAGC	AGCTTCTGAC
P. x hispanica LN 1	GGTCAAATGG	ATAAACTGAC	CTGTGCGAGC	AGCTTCTGAC
P. x hispanica LN 2	GGTCAAATGG	ATAAACTGAC	CTGTGCGAGC	AGCTTCTGAC
Clustal Consensus	*****	*****	*****	*****
	..... .....	..... .....	..... .....	..... .....
	105	115	125	135
P. orientalis	AGCGTAGCGT	CATC-AGGTC	ATAATCCATA	ATGCCATTGT
P. occidentalis	AGCGTAGCGT	CATCCAGGTC	ATAATCCATA	ATGCCATTGT
P. x hispanica LN 1	AGCGTAGCGT	CATC-AGGTC	ATAATCCATA	ATGCCATTGT
P. x hispanica LN 2	AGCGTAGCGT	CATC-AGGTC	ATAATCCATA	ATGCCATTGT
Clustal Consensus	*****	**** *	*****	*****
	..... .....	..... .....	..... .....	..... .....
	145	155	165	175
P. orientalis	GGGTTATTTT	GTTACCCAGG	AAGATATTTT	CCAGCACGGT
P. occidentalis	GGGTTATTTT	GTTACCCAGG	AAGATATTTT	CCAGCACGGT
P. x hispanica LN 1	GGGTTATTTT	GTTACCCAGG	AAGATATTTT	CCAGCACGGT
P. x hispanica LN 2	GGGTTATTTT	GTTACCCAGG	AAGATATTTT	CCAGCACGGT
Clustal Consensus	*****	*****	*****	*****
	..... .....	..... .....	..... .....	..... .....
	185	195	205	215
P. orientalis	CAATTCTTTC	ACCAGGGCCA	ATTCCTGATG	AATGATGGCG
P. occidentalis	CAATTCTTTC	ACCAGGGCCA	ATTCCTGATG	AATGATGGCG
P. x hispanica LN 1	CAATTCTTTC	ACCAGGGCCA	ATTCCTGATG	AATGATGGCG
P. x hispanica LN 2	CAATTCTTTC	ACCAGGGCCA	ATTCCTGATG	AATGATGGCG
Clustal Consensus	*****	*****	*****	*****
	..... .....	..... .....	..... .....	..... .....
	225	235	245	255
P. orientalis	ATACCTTTGC	GTTCCGGTATC	GCGGATGTGA	CTCGCCTGAA
P. occidentalis	ATACCTTTGC	GTTCCGGTATC	GCGGATGTGA	CTCGCCTGAA
P. x hispanica LN 1	ATACCTTTGC	GTTCCGGTATC	GCGGATGTGA	CTCGCCTGAA
P. x hispanica LN 2	ATACCTTTGC	GTTCCGGTATC	GCGGATGTGA	CTCGCCTGAA
Clustal Consensus	*****	*****	*****	*****
	..... .....	..... .....	..... .....	..... .....
	265	275	285	
P. orientalis	TCTCTTCTCC	CGC <b>AAA</b> AATA	ATTTTCGCTT	
P. occidentalis	TCTCTTCTCC	CGCGGAAATA	ATTTTCGCTT	
P. x hispanica LN 1	TCTCTTCTCC	CGC <b>AAA</b> AATA	ATTTTCGCTT	
P. x hispanica LN 2	TCTCTTCTCC	CGC <b>AAA</b> AATA	ATTTTCGCTT	
Clustal Consensus	*****	*** *	*****	

Anexo 3. Alineamiento que compara las secuencias ITS 1 de *Platanus orientalis*, *Platanus occidentalis* y su híbrido *Platanus x acerifolia*. Las posiciones donde se encuentra heterocigocidad de bases son resaltadas en rojo.

Confronto delle sequenze ITS 1 di *Platanus orientalis*, *Platanus occidentalis* e *Platanus x acerifolia*. L'ibrido mostra eterozigositá nella sequenza.

	..... ..... ..... .....			
	5	15	25	35
<i>Platanus orientalis</i>	TCGAAACCTG	CCCAGCAGAA	CGACCCGCGA	ACCTGTGACA
<i>P. occidentalis</i>	TCGAAACCTG	CCCAGCAGAA	CGACCCGCGA	ACCTGTGACA
<i>P. x acerifolia</i>	TCGAAACCTG	CCCAGCAGAA	CGACCCGCGA	ACCTGTGACA
Clustal Consensus	*****	*****	*****	*****
	..... ..... ..... .....			
	45	55	65	75
<i>Platanus orientalis</i>	CCACGCCGAG	GGGTGGAGGA	GGGGTGCAG	CCCCGATCTC
<i>P. occidentalis</i>	CCACGCCGAG	GGGCGGAGGA	GGGGTGCAG	CCCCGATCTC
<i>P. x acerifolia</i>	CCACGCCGAG	GTGYGGAGGA	GGGGTGCAG	CCCCGATCTC
Clustal Consensus	*****	* * *****	*****	*****
	..... ..... ..... .....			
	85	95	105	115
<i>Platanus orientalis</i>	CCTCCCTCTT	TGGGTCGTGT	GGGCTGTCGT	TTTTCCGCAC
<i>P. occidentalis</i>	CCTCCCTCTT	CGGGTCGAGC	GGGCCGTCGT	TTTTCCGTGC
<i>P. x acerifolia</i>	CCTCCCTCTT	TGGGTCGWY	GGGCYGTCTG	TTTTCCGYRC
Clustal Consensus	*****	***** *	**** *****	***** *
	..... ..... ..... .....			
	125	135	145	155
<i>Platanus orientalis</i>	GTCCGTTGCC	CGGGCCCTCG	GCACGTGGCA	CGGCGCTTGG
<i>P. occidentalis</i>	GTCCGTTGCC	CGGGCCCTCG	GCACGTGGCA	CGGCGCTCGG
<i>P. x acerifolia</i>	GTCCGTTGCC	CGGGCCCTCG	GCACGTGGCA	CGGCGCTTGG
Clustal Consensus	*****	*****	*****	***** *
	..... ..... ..... .....			
	165	175	185	195
<i>Platanus orientalis</i>	GGGGCGGCAG	CATCGCAGAC	CCGACCAAAC	AACGAACCCG
<i>P. occidentalis</i>	GGGGCGGCAG	CCTCGCAGAC	CCGACCAAAC	AACGAACCCG
<i>P. x acerifolia</i>	GGGGCGGCAG	CMTCGCAGAC	CCGACCAAAC	AACGAACCCG
Clustal Consensus	*****	* *****	** *****	*****

Anexo 3. Continuación.

	..... .....	..... .....	..... .....	..... .....
	205	215	225	235
Platanus orientalis	GCGCGAACGG	CGCCAAGGAA	ATCAAAAACG	GAACGGGCGT
P. occidentalis	GCGCGAACGG	CGCCAAGGAA	ATCGAAAACG	GAACGGGCGT
P. x acerifolia	GCGCGAACGG	CGCCAAGGAA	ATCAAAAACG	GAACGGGCGT
Clustal Consensus	*****	*****	**** *	*****

	..... .....	..... .....	..... .....	..... .....
	245	255	265	275
Platanus orientalis	GCCTTCGCTT	CACCGTCGGT	GTTGCGGGGC	GTCGTCGAAA
P. occidentalis	GCCTTCGCTT	CACCGTCGGT	GTTGCGGGGC	GTCGTCAAAA
P. x acerifolia	GCCTTCGCTT	CACCGTCGGT	GTTGCGGGGC	GTCGTCGAAA
Clustal Consensus	*****	*****	*****	***** **

	..... .....  ..
	285
Platanus orientalis	CTCCGATCTC A.
P. occidentalis	CTCCGATCTC A.
P. x acerifolia	CTCCGATCTC A.
Clustal Consensus	***** *

Anexo 4. Alineamiento que compara las secuencias ITS 1 de *Platanus orientalis*, *Platanus occidentalis* y su híbrido *Platanus x hybrida*. Las posiciones donde se encuentra heterocigocidad de bases son resaltadas en rojo.

Confronto delle sequenze ITS 1 di *Platanus orientalis*, *Platanus occidentalis* e *Platanus x hybrida*. L'ibrido mostra eterozigositá nella sequenza.

```

      .....|.....| .....|.....| .....|.....| .....|.....|
      5      15      25      35
P. orientalis TCGAAACCTG CCCAGCAGAA CGACCCGCGA ACCTGTGACA
P. occidentalis TCGAAACCTG CCCAGCAGAA CGACCCGCGA ACCTGTGACA
P. x hybrida TCGAAACCTG CCCAGCAGAA CGACCCGCGA ACCTGTGACA
Clustal Consensus *****

      .....|.....| .....|.....| .....|.....|
      45      55      65      75
P. orientalis CCACGCCGAG GGGTGGAGGA GGGGTGCGAG CCCCGATCTC
P. occidentalis CCACGCCGAG GGGCGGAGGA GGGGTGCGAG CCCCGATCTC
P. x hybrida CCACGCCGAG GGGYGGAGGA GGGGTGCGAG CCCCGATCTC
Clustal Consensus *****

      .....|.....| .....|.....| .....|.....|
      85      95      105      115
P. orientalis CCTCCCTTT TGGGTCGTGT GGGCTGTCGT TTTTCCGCAC
P. occidentalis CCTCCCTTT CGGGTCGAGC GGGCCGTCGT TTTTCCGTGC
P. x hybrida CCTCCCTTT YGGGTCGWY GGGCYGTCGT TTTTCCGYRC
Clustal Consensus *****

      .....|.....| .....|.....| .....|.....|
      125      135      145      155
P. orientalis GTCCGTTGCC CGGGCCCTCG GCACGTGGCA CGGCGCTTGG
P. occidentalis GTCCGTTGCC CGGGCCCTCG GCACGTGGCA CGGCGCTCGG
P. x hybrida GTCCGTTGCC CGGGCCCTCG GCACGTGGCA CGGCGCTYGG
Clustal Consensus *****

      .....|.....| .....|.....| .....|.....|
      165      175      185      195
P. orientalis GGGGCGGCAG CATCGCAGAC CCGACCAAAC AACGAACCCG
P. occidentalis GGGGCGGCAG CCTCGCAGAC CCGACCAAAC AACGAACCCG
P. x hybrida GGGGCGGCAG CMTCGCAGAC CCGACCAAAC AACGAACCCG
Clustal Consensus *****

```

Anexo 4. Continuación.

	..... .....	..... .....	..... .....	..... .....
	205	215	225	235
P. orientalis	GCGCGAACGG	CGCCAAGGAA	ATCAAAAACG	GAACGGGCGT
P. occidentalis	GCGCGAACGG	CGCCAAGGAA	ATCGAAAACG	GAACGGGCGT
P. x hybrida	GCGCGAACGG	CGCCAAGGAA	ATC <b>R</b> AAAACG	GAACGGGCGT
Clustal Consensus	*****	*****	*** *****	*****

	..... .....	..... .....	..... .....	..... .....
	245	255	265	275
P. orientalis	GCCTTCGCTT	CACCGTCGGT	GTTGCGGGGC	GTCGTCGAAA
P. occidentalis	GCCTTCGCTT	CACCGTCGGT	GTTGCGGGGC	GTCGTCAAAA
P. x hybrida	GCCTTCGCTT	CACCGTCGGT	GTTGCGGGGC	GTCGTC <b>R</b> AAA
Clustal Consensus	*****	*****	*****	***** **

	..... .....	.
	285	
P. orientalis	CTCCGATCTC	A
P. occidentalis	CTCCGATCTC	A
P. x hybrida	CTCCGATCTC	A
Clustal Consensus	*****	*

Anexo 5. Alineamiento que compara las secuencias ITS 1 de *Platanus rzedowskii*, *Platanus mexicana* y su híbrido *Platanus rzedowskii* x *Platanus mexicana*. Las posiciones donde se encuentra heterocigocidad de bases son resaltadas en rojo.

Confronto delle sequenze ITS 1 di *Platanus rzedowskii*, *Platanus mexicana* e *Platanus rzedowskii* x *Platanus mexicana*. L'ibrido mostra eterozigositá nella sequenza.

```

      ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
      5      15      25      35
P. rzedowskii NL      TCGAAACCTG CCCAGCAGAA CGACCCGCGA ACCTGTGACA
P. mexicana VR 1      TCGAAACCTG CCCAGCAGAA CGACCCGCGA ACCTGTGACA
P. rzedowskii x P. mexicana TCGAAACCTG CCCAGCAGAA CGACCCGCGA ACCTGTGACA
Clustal Consensus      *****

```

```

      ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
      45      55      65      75
P. rzedowskii NL      CCACGCCGAG GGGCGGAGGA GGGGTGCGAG CCCCAGATCTC
P. mexicana VR 1      CCACGCCGAG GGGCGGAGGA GGGGTGCGAG CCCCAGATCTC
P. rzedowskii x P. mexicana CCACGCCGAG GGGCGGAGGA GGGGTGCGAG CCCCAGATCTC
Clustal Consensus      *****

```

```

      ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
      85      95      105      115
P. rzedowskii NL      CCTCCCTCTT CGGGTCGAGC GGGCCGTCGT TTTTCCGTGC
P. mexicana VR 1      CCTCCCTCTT CGGGTCGAGC GGGCTGTCGT TTTTCCGTAC
P. rzedowskii x P. mexicana CCTCCCTCTT CGGGTCGAGC GGGCYGTCGT TTTTCCGTRC
Clustal Consensus      *****

```

```

      ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
      125      135      145      155
P. rzedowskii NL      GTCCGTTGCC CGGGCCCTCG GCACGTGGCA CGGCGCTCGG
P. mexicana VR 1      GTCCGTTGCC CGGGCCCTCG GCACGTGGCA CGGCGCTCGG
P. rzedowskii x P. mexicana GTCCGTTGCC CGGGCCCTCG GCACGTGGCA CGGCGCTCGG
Clustal Consensus      *****

```

```

      ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
      165      175      185      195
P. rzedowskii NL      GGGGCGGCAG CCTCGCAGAC CC-GACCAAA CAACGAACCC
P. mexicana VR 1      GGGGCGGCAG CCTCGCAGAC CCCGACCAAA CAACGAACCC
P. rzedowskii x P. mexicana GGGGCGGCAG CCTCGCAGAC CC-GACCAAA CAACGAACCC
Clustal Consensus      *****

```

Anexo 5. Continuación.

```

      .....|.....| .....|.....| .....|.....| .....|.....|
      205      215      225      235
P. rzedowski NL      GCGCGAACG GCGCCAAGGA AATCGAAAAC GGAACGGGCG
P. mexicana VR 1     GCGCGAACG GCGCCAAGGA AATCGAAAAC GGAACGGGCG
P. rzedowski x P.mexicana GCGCGAACG GCGCCAAGGA AATCGAAAAC GGAACGGGCG
Clustal Consensus    *****

```

```

      .....|.....| .....|.....| .....|.....|
      245      255      265      275
P. rzedowski NL      TGCCTTCGCT TCACCGTCGG TGTTGCGGGG CGTCGTCAAA
P. mexicana VR 1     TGCCTTCGCT TCACCGTCGG TGTTGCGGGG CGTCGTCAAA
P. rzedowski x P.mexicana TGCCTTCGCT TCACCGTCGG TGTTGCGGGG CGTCGTCAAA
Clustal Consensus    *****

```

```

      .....|.....| ..
      285
P. rzedowski NL      ACTCCGATCT CA
P. mexicana VR 1     ACTCCGATCT CA
P. rzedowski x P.mexicana ACTCCGATCT CA
Clustal Consensus    ***** **

```