



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA

División de Ciencias Biológicas
Maestría en Ciencias Biológicas

Análisis filogenético del genero *Badhamia* sensu
Berkeley (Physarales, Myxomycetes) con base en
caracteres morfológicos

T e s i s

que para obtener el grado de
Maestro en Ciencias Biológicas

P r e s e n t a

Víctor Águila Flores

Director de tesis

M. en C. Laura V. Hernández Cuevas

Comité Tutorial

Dr. Joaquín Cifuentes Blanco
Dr. J.F. Efraín de Luna García
Dr. Arturo Estrada Torres

Tlaxcala, Tlax.

Enero 2008

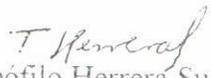
COORDINACIÓN DE LA MAESTRÍA
CENTRO TLAXCALA DE BIOLOGÍA DE LA CONDUCTA
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA
PRESENTE

Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del proyecto de tesis que el **Biól. Agrop. Víctor Águila Flores** realiza para la obtención del grado de Maestro en Ciencias Biológicas, expresamos que, habiendo revisado la versión final del documento de tesis, damos la aprobación para que ésta sea impresa y defendida en el examen correspondiente. El título que llevará es: "**Análisis filogenético del género *Badhamia sensu Berkeley* (Physarales, Myxomycetes) con base en caracteres morfológicos**".

Sin otro particular, aprovechamos para enviarle un cordial saludo.

Atentamente
Tlaxcala, Tlax., enero 17 de 2008


Dr. Arturo Estrada Torres


Dr. Teófilo Herrera Suárez


Dr. Joaquín Cifuentes Blanco


Dr. José Luis Martínez y Pérez


M. en C. Laura Verónica Hernández Cuevas

Este trabajo se realizó en el Laboratorio de Sistemática del Centro de Investigación en Ciencias Biológicas (CICB) de la Universidad Autónoma de Tlaxcala, bajo la dirección de la M. en C. Laura V. Hernández Cuevas, como parte del proyecto Estudios Sistemáticos en Myxomycetes, financiado por CONACYT, SEP-2003-CO2-44621. Para la realización de estudios de maestría se contó con una beca otorgada por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), registro número 188583, dentro de la convocatoria nacional septiembre 2004 (PIFOP). La maestría en Ciencias Biológicas se encuentra registrada actualmente en el Padrón Nacional de Posgrado (PNP) y su sede es el Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta (CTBC), Universidad Autónoma de Tlaxcala.

AGRADECIMIENTOS

A los miembros del comité tutorial Dr. Arturo Estrada Torres, Dr. Joaquín Cifuentes Blanco y Dr. J. F. Efraín de Luna García y del comité de examen de grado Dr. Teófilo Herrera Suárez y Dr. José Luis Martínez y Pérez.

Agradezco muy especialmente a mi directora de tesis M. en C. Laura Hernández Cuevas por todo el apoyo y tiempo dedicado para la realización de este trabajo. Pero sobre todo por la amistad brindada durante estos tres años y por alentarme siempre a no darme por vencido en el difícil camino de la sistemática filogenética.

A cada uno de los investigadores del CICB que me han brindado su amistad y sus conocimientos y que han ayudado a mi formación académica: Dr. Arturo Estrada Torres, Dra. Mercedes Rodríguez Palma, Dra. Adriana Montoya Esquivel, M. en C. Alejandro Kong Luz, Dr. José Luis Martínez y Pérez, M. en C. Gema Galindo Flores, Dra. Guadalupe Santiago Martínez, Dra. Yolanda Nava.

Al Dr. Alejandro Espinosa de los Monteros por haberme aceptado en el curso de Biología Evolutiva y Sistemática así como a mis compañeros de curso, Eva, Alberto, Roberto, Leonor y Diego.

A Xóchitl Galarza por haberme dado hospedaje en mi estancia en Jalapa. Gracias Xóchitl te debo unas chelas.

Al profesor Francisco Varela por sus magníficas y amenas clases durante la maestría.

A mis grandes amigos y compañeros de generación la gazapo-banda: Myrna, Isela, Martha, Marisol, Jorge, Germán y José Luis por todas las chocoaventuras que vivimos en todo este tiempo y por las chelas que faltan por tomarnos.

A todo el personal y amigos de laboratorio con los que he compartido muchos momentos agradables: Lolita, Mayra, Francisco, Alejandro, Laura, Oscar, don Juan, don Ale, doña Cata y Yola Morales. Así como a dos grandes amigos como son Claudia Méndez Espinoza y Rodrigo Flores Rivera.

A mi gran amiga Marisol García Sastre por tu amistad incondicional en todos estos años. La verdad no tengo palabras para agradecerte todo lo que me has ayudado. Gracias chaparrita sin ti no lo hubiera logrado.

A una niña muy especial, Nerit Montiel Martínez por todo lo que hemos vivido en este año y por todo lo que me has enseñado como pareja. Gracias niña, te mando un beso!

DEDICATORIA

A Dios

A mis padres Ángel Águila Pichón y Rufina Flores Águila

A mis hermanos Rogelio, Gonzalo, Román, Ángel y Arturo

A mis abuelitos Longinos y Trinidad

A todos ustedes, mil gracias!

RESUMEN

En la circunscripción actual del género *Badhamia* se incluyen 30 especies, con esporas agrupadas o libres, pero con el capilicio completamente calcificado. No obstante, diversos autores han sugerido que las especies mejor definidas son las que poseen esporas agrupadas. Con base en esta propuesta, el objetivo de este trabajo fue definir si las especies de *Badhamia* con esporas agrupadas constituyen un grupo monofilético a través del estudio de los caracteres morfológicos de los esporomas y la metodología cladista. El estudio incluyó a las once especies de *Badhamia* con esporas agrupadas: *B. bispora*, *B. calcaripes*, *B. capsulifera*, *B. crasipella*, *B. delicatula*, *B. dubia*, *B. nitens*, *B. papaveracea*, *B. populina*, *B. utricularis* y *B. versicolor*; cinco con esporas libres, así como especies seleccionadas de los géneros *Physarum*, *Leocarpus*, *Didymium* y *Stemonitis*, incluyéndose un total de 26 taxa. Se trabajó con ejemplares de los herbarios TLXM, ENCB, XAL, BPI, MA-Fungi, MBU y descripciones de literatura. Las observaciones se realizaron con estereomicroscopio y microscopio óptico con contraste de interferencia de Nomarski. A partir de la revisión directa de 87 especímenes, de las claves taxonómicas y de las descripciones de las especies seleccionadas, se definieron 45 caracteres que corresponden con alguna estructura de los esporomas. Se tomaron como unidades terminales por especie a *S. axifera*, *D. nigripes*, *L. fragilis*, a las siete especies de *Physarum*, así como a *B. bispora*, *B. calcaripes*, *B. delicatula*, *B. populina*, *B. melanospora* y *B. gigantospora*; los especímenes de las especies restantes de *Badhamia* de esporas libres y agrupadas se tomaron cada uno como una unidad terminal. Con estos datos se elaboró una matriz de 57 unidades terminales y 45 caracteres, que se analizó con el programa PAUP mediante búsquedas heurísticas con permutación global de ramas (TBR) y parsimonia como criterio de optimización, con 10 000 réplicas. Se obtuvo el árbol de consenso estricto y se aplicó un análisis de Jackknife con 100 réplicas y un porcentaje de deleción del 30% en cada réplica para determinar la robustez del cladograma. En el análisis de Jackknife la mayoría de las ramas se colapsan y sólo se rescataron dos clados, uno formado por *Ph. polycephalum* + *Ph. viride* con un 76% de soporte y uno integrado por *B. panicea* var. *nivalis* 23828 + *B. panicea* var. *nivalis* 23767, con un 58% de soporte. Estos resultados indican que los caracteres morfológicos

definidos en este estudio no permiten aclarar si las especies de *Badhamia* con esporas agrupadas forman un grupo monofilético. Con base en los especímenes revisados la calcificación del capilicio, el carácter diagnóstico más importante hasta ahora para la delimitación del género *Badhamia*, no fue un carácter morfológico útil para diferenciar a este género de los otros de la familia Physaraceae explorados en este estudio.

Continuación...	Página
8. DISCUSIÓN	61
9. CONCLUSIONES	69
10. PERSPECTIVAS	70
11. REFERENCIAS	72

ÍNDICE DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Morfología de un esporoma	6
Figura 2. Cladograma que muestra las relaciones filogenéticas de Myxomycetes con respecto a otros grupos de organismos	12
Figura 3. Cladograma que muestra las relaciones filogenéticas entre los órdenes de Myxomycetes	14
Figura 4. Esporangios agrupados	44
Figura 5. Esporangios dispersos	44
Figura 6. Hipotalo transparente o hialino	44
Figura 7. Hipotalo con tonalidad amarilla	44
Figura 8. Hipotalo con tonalidad pardo rojiza	44
Figura 9. Hipotalo con ausencia de material residual	44
Figura 10. Hipotalo con material residual en el interior	44
Figura 11. Hipotalo con ausencia de CaCO_3	44
Figura 12. CaCO_3 en el interior del hipotalo	44
Figura 13. Ausencia de estípite	45
Figura 14a, b. Estípite fibroso	45
Figura 15. Estípite membranoso	45
Figura 16. Estípite de forma cilíndrica	45
Figura 17. Estípite cónico	45
Figura 18. Estípite aplanado	45
Figura 19. Estípite sin tonalidad de color	45
Figura 20. Estípite con tonalidad amarilla	45
Figura 21. Estípite con tonalidad rojiza	45
Figura 22. Estípite con ausencia de material residual	46
Figura 23. Estípite lleno de material residual	46
Figura 24. Estípite con ausencia de CaCO_3 en su interior	46
Figura 25a, b. Estípite con CaCO_3 de tonalidad blanca en el interior	46
Figura 26. Estípites no fusionados	46

Figura 27. Estípites fusionados	46
Figura 28. Estípite sin columela	46
Figura 29. Columela de forma cilíndrica	46
Figura 30. Columela de forma globosa-subglobosa	47
Figura 31. Columela de forma cónica	47
Figura 32. Esporoteca de forma cilíndrica	47
Figura 33. Esporoteca de forma globosa-subglobosa	47
Figura 34. Esporoteca de forma obovada	47
Figura 35. Esporoteca de forma oblata	47
Figura 36. Esporoteca de forma plasmodiocárpica-subplasmodiocárpica	47
Figura 37. Esporoteca de forma reniforme	47
Figura 38. Esporotecas sin depresiones en el ápice	48
Figura 39. Esporoteca con depresión en forma de ombligo	48
Figura 40. Esporoteca con depresión en forma de copa	48
Figura 41. Ausencia de ombligo en la base de la esporoteca	48
Figura 42. Presencia de ombligo en la base de la esporoteca	48
Figura 43. Base de la esporoteca sin enrollar	48
Figura 44. Base de la esporoteca enrollada	48
Figura 45. Dehiscencia irregular	48
Figura 46. Dehiscencia en forma de hojuelas	48
Figura 47. Dehiscencia en forma de gajos	49
Figura 48. Dehiscencia en forma de gajos de la base hasta la mitad de la esporoteca, en hojuelas de la mitad hacia el ápice	49
Figura 49. Ausencia de pseudocolumela en el centro de la esporoteca	49
Figura 50. Pseudocolumela en el centro de la esporoteca hialina	49
Figura 51a, b. Pseudocolumela con una tonalidad parda	49
Figura 52. Esporoteca con una capa membranosa	49
Figura 53. Esporoteca con dos capas membranosas	49
Figura 54. Ausencia de color en la primera capa peridial	50

Figura 55. Tonalidad parda en la primera capa peridial	50
Figura 56. Ausencia de color en la segunda capa peridial	50
Figura 57. Tonalidad amarilla en la segunda capa peridial	50
Figura 58. Material granular entre las capas membranosas de la esporoteca	50
Figura 59. Primera capa peridial evanescente	50
Figura 60. Primera capa peridial persistente	50
Figura 61. Peridio sin ornamentación	51
Figura 62. Peridio con ornamentación	51
Figura 63. Ausencia de areolas sobre el peridio	51
Figura 64. Presencia de areolas sobre el peridio	51
Figura 65. CaCO_3 en forma de cristales sobre el peridio	51
Figura 66. CaCO_3 en forma de gránulos sobre el peridio	51
Figura 67. CaCO_3 entre las capas del peridio	52
Figura 68. CaCO_3 sobre la superficie del peridio	52
Figura 69. Tonalidad blanca del CaCO_3 sobre el peridio	52
Figura 70. Tonalidad amarilla del CaCO_3 sobre el peridio	52
Figura 71. CaCO_3 finamente esparcido sobre el peridio	52
Figura 72. CaCO_3 formando una capa continua sobre el peridio	52
Figura 73. CaCO_3 en forma reticulada sobre el peridio	52
Figura 74. CaCO_3 formando escamas sobre el peridio	52
Figura 75. CaCO_3 fuertemente adherido al peridio	53
Figura 76. CaCO_3 débilmente adherido al peridio	53
Figura 77. Filamentos del capilicio formando un retículo	53
Figura 78. Filamentos del capilicio ramificándose dicotómicamente	53
Figura 79. Filamentos del capilicio con una ramificación dicotómica de la base a la mitad de la esporoteca y reticulada de la mitad hacia el ápice	53
Figura 80. Extremos del capilicio interconectados entre sí formando una red externa	53
Figura 81. Ausencia de nódulos no calcareos en los filamentos del capilicio	54
Figura 82. Presencia de nódulos no calcareos en los filamentos del capilicio	54

Figura 83. Ausencia de tonalidad de color en los filamentos del capilicio	54
Figura 84. Tonalidad pardo rojizo sobre los filamentos del capilicio	54
Figura 85. Ausencia de CaCO_3 en los filamentos del capilicio	54
Figura 86a. CaCO_3 llenando completamente los filamentos del capilicio	54
Figura 86b. CaCO_3 en el capilicio sólo en nodos	54
Figura 87. CaCO_3 con tonalidad blanca en los filamentos del capilicio	54
Figura 88. CaCO_3 con tonalidad amarilla en los filamentos del capilicio	54
Figura 89. Esporas libres	55
Figura 90. Esporas débilmente agrupadas	55
Figura 91. Grupos de esporas fuertemente unidas	55
Figura 92. Ausencia de huecos en la agrupación de las esporas	55
Figura 93. Presencia de huecos en los grupos de esporas	55
Figura 94. Esporas con forma globosa-subglobosa a elipsoide	55
Figura 95. Esporas con forma obovada	55
Figura 96. Verrugas sobre la superficie de la espora	56
Figura 97. Espinas sobre la superficie de la espora	56
Figura 98. Crestas formando un retículo sobre la superficie de la espora	56
Figura 99. Ornamentación sin arreglo definido sobre la superficie esporal	56
Figura 100. Ornamentación formando grupos compactos	56
Figura 101. Ornamentación formando hileras	56
Figura 102. Ornamentación distribuida sobre toda la espora	56
Figura 103. Ornamentación distribuida sólo en una parte de la espora	56
Figura 104. Ausencia de pliegues en la superficie esporal	56
Figura 105. Presencia de pliegues en la superficie esporal	56
Figura 106. Ausencia de dehiscencia en la pared esporal	57
Figura 107. Dehiscencia en forma de gajo o hemisferio	57
Figura 108. Dehiscencia en forma de línea completa o incompleta	57
Figura 109. Árbol de consenso estricto obtenidos en el análisis 4	anexos
Figura 110. Análisis de Jackknife obtenido del análisis 4	anexos

1. INTRODUCCIÓN

Los Myxomycetes o mixomicetos son organismos pequeños, de alrededor de 0.5 cm o menos, aunque pueden alcanzar tallas por arriba de los 50 cm, se les ha llamado comúnmente hongos mucilaginosos. Por mucho tiempo se consideró que estos organismos pertenecían al Reino Fungi, aún cuando era evidente que presentan características no fúngicas, ya que tanto en la fase asexual como en la sexual producen células móviles y se alimentan fagotróficamente, atributos propios de los protozoos. Actualmente, se sabe con certeza que no son hongos y se les ubica en el Reino Protista, no obstante, exhiben caracteres morfológicos intermedios entre los miembros de este grupo y los hongos, ya que como resultado de la reproducción se producen esporas similares a las de los hongos.

Existen cerca de 1000 especies descritas en la clase Myxomycetes a nivel mundial, las que se agrupan en cinco órdenes reconocidos: Stemonitales, Liceales, Physarales, Echinosteliales, Trichiales el primero pertenece a la subclase Stemonitomycetidae y los restantes a la subclase Myxogastromycetidae (Martin y cols. 1983). La distinción entre los órdenes radica en el color de las esporas y en la morfología del esporoma. Esto incluye la presencia o ausencia de un capilicio (una red de filamentos alrededor de las esporas) y su ornamentación, así como la presencia o no de depósitos de carbonato de calcio. A estas características identificables en campo, Alexopoulos (1969) agregó observaciones basadas en laboratorio, incluyendo diferencias en el desarrollo del cuerpo fructífero y en la forma del plasmodio.

Aunque hay acuerdo entre los estudiosos del grupo en el reconocimiento de estos órdenes, existen numerosos problemas taxonómicos al interior de cada grupo en niveles taxonómicos poco inclusivos, como familias, géneros y especies. Así, se ha cuestionado la validez del orden Liceales y de algunos géneros que se han segregado de otros, por ejemplo, *Collaria* Nann.-Brem., *Paradiacheopsis* Hertel y *Paradiachea* Hertel separados de *Comatricha* Preuss, y *Stemonitopsis* Nann.-Brem. y *Symphytocarpus* Ing & Nann.-Brem separados de *Stemonitis* Gled. (Martin y Alexopoulos 1969, Farr 1976, Keller y Braun 1999).

De particular interés es lo que sucede con respecto a la circunscripción o posición sistemática de géneros como *Badhamia* Berk., *Physarum* Pers. y *Craterium* Trentep. (Farr 1961, Carter y Nannenga-Bremekamp 1972, Johansen y cols. 2002). Entre estos taxa, los autores aceptan como el grupo morfológicamente mejor definido a *Physarum* y señalan a *Badhamia* como el género problemático, ya que la única diferencia morfológica entre un género y otro es la presencia de un capilicio completamente calcificado en *Badhamia*. No obstante, algunas especies de este género presentan capilicio no completamente calcificado, lo que las hace muy semejantes a algunas especies de *Physarum*, mientras que en varias especies de *Physarum* el capilicio puede ser muy calcificado y confundirse con especies de *Badhamia*; de hecho, en varios trabajos se hace referencia a que la especie tiene capilicio fisarioide o badhamioide (Martin y Alexopoulos 1969, Mitchell y Nannenga-Bremekamp 1976, Nannenga-Bremekamp 1991).

Ante este panorama y para conocer y caracterizar mejor a los organismos, así como para descubrir sus relaciones naturales, se hace necesario realizar análisis más detallados y bajo criterios más objetivos que los hasta ahora empleados. Una forma de hacerlo es a través de la sistemática filogenética. Aunque en un principio desarrollada para reconstruir filogenia en insectos, existen varias áreas de la biología que han incorporado los principios de la sistemática filogenética para la generación de hipótesis clasificatorias que reflejen las relaciones naturales entre los organismos (Villegas 2000). Por lo tanto, la sistemática filogenética puede constituirse como una herramienta útil en la resolución de problemas taxonómicos dentro del grupo de los Myxomycetes.

2. ANTECEDENTES

2.1. Posición taxonómica de los Myxomycetes

Los Myxomycetes frecuentemente se han ubicado en el Reino Fungi por presentar una fase reproductiva que ocupa los mismos hábitats y se dispersa por medio de esporas como los hongos verdaderos (Collins 1979, Wheeler y Blackwell 1984); en la actualidad se reconoce que pertenecen a un grupo distinto al de los hongos, con los que además se ha encontrado que presentan una relación filogenética lejana (Lewis 1994). No obstante, frecuentemente

se han clasificado junto con ellos por conveniencia y tradición, es decir, por lo práctico que resulta seguir una clasificación establecida desde hace varias décadas.

De acuerdo con Martin (1960), Linneo incluyó a las especies de mixomicetos conocidas en su tiempo dentro del grupo de las plantas. Más tarde, Persoon publicó el libro *Synopsis Methodica Fungorum* en el que hizo una clara distinción entre los hongos y las plantas; los primeros comprendían 77 especies y 11 géneros, entre los que se incluía a los Gasteromycetes y dentro de ellos a los mixomicetos. Por su parte, Fries (1829 en Martin 1960) los segregó en un grupo distintivo de los Gasteromycetes, el orden "Myxogastres", a los que separó por la presencia de una fase mucilagínosa llamada plasmodio, ausente en el resto de los Gasteromycetes.

El tratado más importante para los Myxomycetes fue la publicación hecha por De Bary (1858 en Alexopoulos y Mims 1979) quien al observar las fases plasmodiales llegó a la conclusión de que estos organismos no eran plantas, pero tampoco tenían una relación cercana con los hongos como lo habían considerado Persoon y Fries (1829 en Martin 1960). De Bary transfirió a los Myxomycetes al *phylum* Protozoa y los denominó "Mycetozoa" (del Gr. *mykes*=hongo y *zoon*=animal). Más tarde, Macbride (1889) realizó la primera monografía de estos organismos en donde siguió considerándolos como un grupo cercano a los hongos y utilizó el término "Myxomycetes" (del Gr. *myxa*=viscosidad y *myketos*=hongo) para reforzar esta idea. Posteriormente, Martin y cols. (1983) realizaron un tratado de los Myxomycetes utilizando la nomenclatura utilizada para los hongos.

De acuerdo con Alexopoulos y Mims (1979), los Myxomycetes se ubicaban dentro del Reino Fungi. Estos organismos, inicialmente fueron divididos en dos grupos de acuerdo con la posición de sus esporas: Exosporae y Endosporae. Más tarde, estos grupos representaron a las subclases Ceratiomyxomycetidae y Myxogastromycetidae, respectivamente (Martin 1960). Ross (1973) segregó al grupo de los Stemonitales de la subclase Myxogastromycetidae y conformó la subclase Stemonitomycetidae, basándose en el tipo de desarrollo de los esporomas y del plasmodio. En la actualidad, se conocen alrededor de 1000 especies de Myxomycetes agrupadas en tres subclases y seis órdenes de acuerdo con la clasificación en la que se agrupan con los hongos (Mitchell 2000).

REINO: Mycetae (Fungi)
DIVISIÓN: Gymnomycota
SUBDIVISIÓN: Plasmodiogyomycotina
CLASE: **Myxomycetes**
SUBCLASE: Ceratiomyxomycetidae
ORDEN: Ceratiomyxales
SUBCLASE: Myxogastromycetidae
ORDEN: Liceales
ORDEN: Echinosteliales
ORDEN: Trichiales
ORDEN: **Physarales**
SUBCLASE: Stemonitomycetidae
ORDEN: Stemonitales

No obstante, la propuesta de clasificación que podría considerarse como más importante, ya que está basada en criterios de índole citológica y bioquímica, además de los criterios morfológicos tradicionales es la de Cavalier-Smith (1998):

REINO: Protista
SUBREINO: Neozoa
INFRARREINO: Sarcomastigota
PHYLUM: Amebozoa
SUBPHYLUM: Conosa
INFRAPHYLUM: **Mycetozoa**
SUPERCLASE: Eumyxa
CLASE: **Myxomycota**
SUBCLASE: **Myxogastria**
ORDEN: Liceida
ORDEN: Echinosteliida
ORDEN: Trichiida
ORDEN: Stemonitida
ORDEN: **Physarida**

Como ya se mencionó, aunque ya es bastante claro que los mixomicetos tiene más afinidad con los protozoarios y de hecho ya se les clasifica en dicho grupo, algunos de los estudios más relevantes del grupo como Martin y Alexopoulos (1969), Farr (1976), Nannenga-Bremekamp (1991) y Mitchell (2000), han mantenido en uso la clasificación en la que los mixomicetos forman parte del Reino Fungi, que es la que seguimos en este trabajo.

2.2. Características morfológicas del esporoma

Las características morfológicas del plasmodio y del esporoma son las que han mostrado mayor importancia desde el punto de vista taxonómico y en las que se encuentra basada su clasificación, tanto si se les considera hongos como protozoarios. En éstas se ha basado casi por completo la delimitación desde órdenes hasta especies. El plasmodio constituye la fase asimilativa del organismo y se han descrito básicamente tres tipos de éste de acuerdo con su tamaño, color y forma: protoplasmodio, afanoplasmodio y faneroplasmodio. Por su parte, los esporomas se forman durante la fase reproductora de los Myxomycetes y se caracterizan por la formación de estructuras simples o complejas, sésiles o no y que portan las esporas. Todos los esporomas poseen alguno de los elementos estructurales que se señalan a continuación:

Hipotalo: Estrato membranoso o de consistencia esponjosa o coriácea depositado por el plasmodio al momento de producir los esporomas. En los esporomas maduros el hipotalo puede formar una capa continua, o una red de venas que conectan varias unidades o grupos de esporocarpos, o puede formarse como parches irregulares o discoides de manera individual. Esta estructura basal une al esporoma con el sustrato. También puede estar calcificado. En pocas especies es suficientemente conspicuo y de apariencia consistente para ser un carácter diagnóstico, mientras que en otras, no es un carácter distintivo y puede ser variable (Farr 1976).

Esporoteca: Estructura que contiene a las esporas. Tiene forma y colores muy variados (Figura 1). Las formas más comunes son las globosas y las cilíndricas, aunque también las hay discoides, hemisféricas, oblatas, cónicas, obcónicas, piriformes, etc.

Estipite: Estructura que soporta a la esporoteca (Figura 1). La forma, color, composición y consistencia son caracteres taxonómicos a los que se les ha dado mucha importancia. Algunos estipites pueden ser fibrosos, estar rellenos o cubiertos por cristales calcáreos o rellenos por células en forma de quistes. A veces, esta estructura puede no estar bien diferenciada del hipotalo y entonces se considera como un pseudoestipite. En las especies del orden Stemonitales, el estipite es hueco o fibroso; en los Echinosteliales, contiene depósitos granulares; en el género *Arcyria* de los Trichiales puede estar lleno de células en forma de quistes. En algunas especies pueden presentarse tanto esporomas estípidados como sésiles (Farr 1976).

Peridio: Cubierta membranosa, gelatinosa, coriácea o calcárea que cubre a la esporoteca (Figura 1). Puede presentar una, dos o tres capas individualizadas (libres) o fuertemente unidas entre sí. La capa exterior puede presentar depósitos calcáreos o material granular, con u otras sustancias y tener zonas adelgazadas por donde ocurre la dehiscencia. Las capas internas pueden estar ornamentadas. A la forma en que se rompe o dehiscencia, también se le ha dado valor taxonómico y puede ser por líneas predefinidas, lóbulos, circuncisa o irregular.

En los miembros de las clases Myxogastromycetidae y Stemonitomycetidae las esporas están rodeadas por un peridio, al menos en los estados tempranos de desarrollo. Al momento de la madurez puede ser persistente, evanescente o parcialmente evanescente y permanecer sólo como un disco, copa basal o formando una red con partes engrosadas.

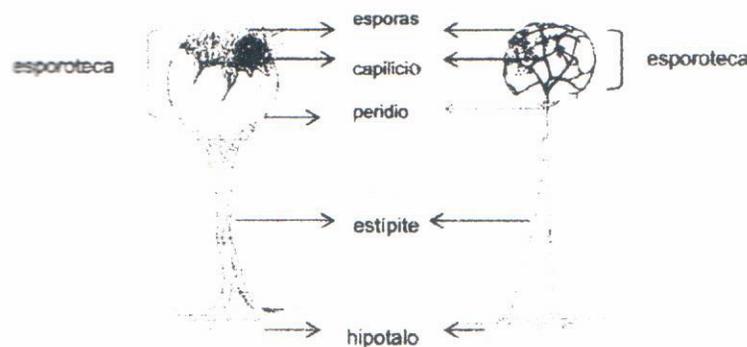


Figura 1. Morfología de un esporoma. El de la izquierda con peridio, el de la derecha sin él (tomado de Lado y Pando 1997).

Columela: Estructura que se forma en el centro e interior de la esporoteca. En especies estipitadas, la columela se refiere a una extensión del estípite. En los Stemonitales y algunos otros mixomicetos, la columela es semejante en estructura y morfología al estípite, mientras que en otras puede ser totalmente diferente de éste en estructura, forma y color. Algunas especies de *Didymium*, por ejemplo, tienen estípites no calcificados y una columela rellena de cristales calcáreos. En algunos casos la columela se ha considerado como un criterio taxonómico muy útil.

La pseudocolumela es una masa central calcárea, libre, esférica, cilíndrica o irregular, no unida al estípite, pero en la mayoría de los casos está conectada con el peridio por filamentos calcáreos. Esta estructura puede variar de prominente a ausente en diferentes esporangios de la misma colonia (Farr 1976).

Capilicio: Estructuras estériles de formas y colores muy variados, localizadas en el interior de la esporoteca y que contribuyen a la dispersión de las esporas. Generalmente son filiformes, tubulares o reticulares, pueden ser sólidas o huecas, lisas u ornamentadas y a veces poseen depósitos calcáreos o son totalmente calcáreos. Son uno de los elementos estructurales al que se le otorga un alto valor taxonómico. Por ejemplo, uno de los caracteres diagnósticos en los Trichiales es que su capilicio es principalmente ornamentado; en Physarales, la presencia o ausencia de carbonato de calcio en el capilicio separa a las dos familias del orden.

Un verdadero capilicio se presenta en todos los órdenes de mixomicetos endosporos, excepto en los Liceales. En Myxogastromycetidae, el capilicio se origina como un sistema de vacuolas tubulares e invaginaciones en el protoplasma previamente a la delimitación de las esporas. En algunos géneros de Stemonitomycetidae, como *Comatricha* y *Langsdorfia*, el capilicio se forma por una extensión de fibras del estípite y columela hacia la periferia (Farr 1976).

Espora: Elemento reproductor de forma generalmente subglobosa que se produce y mantiene en el interior de la esporoteca y que se entremezcla con el capilicio. Sus tonos varían desde el amarillo muy pálido o casi hialino al pardo oscuro o negro. Las esporas van

... con los a marcadamente ornamentadas. La ornamentación puede estar constituida por granulos, verrugas, espinas, reticulos, etc. La importancia taxonómica de los caracteres de la espina, tamaño y ornamentación varía en los diferentes grupos de mixomicetos.

Depositos calcáreos: La presencia o ausencia de depósitos calcáreos, su naturaleza (cristalina o amorfa) y su coloración, son caracteres importantes que se han utilizado para delimitar incluso órdenes o familias.

III. Orden Physarales

Physarales es el orden con mayor número de especies en los mixomicetos, aproximadamente 253 (Lado 2001). Las especies ubicadas en él se caracterizan por presentar carbonato de calcio en una o varias de sus estructuras, principalmente en peridio y capilicio, salvo en el género *Elaeomyxa* en donde se presentan gúttulas cerosas en vez de carbonato de calcio.

Este orden se divide en tres familias: Physaraceae, Didymiaceae y Elaeomyxaceae. La primera se caracteriza por presentar un capilicio total o parcialmente calcáreo y carbonato de calcio en forma de gránulos no cristalinos en el peridio; en Didymiaceae el capilicio no es calcáreo y el carbonato de calcio cuando se presenta es cristalino o granular, mientras que en Elaeomyxaceae se presentan gúttulas cerosas.

Para la familia Physaraceae se reconocen los géneros *Badhamia*, *Badhamiopsis*, *Craterium*, *Fuligo*, *Leocarpus*, *Physarella*, *Physarum*, *Protophysarum* y *Willkommlangea*; algunos de ellos bien definidos, no obstante, en otros casos, la delimitación es ambigua. Por ejemplo, *Physarum*, el género con el mayor número de especies en el grupo se ha delimitado en forma poco clara de los géneros *Badhamia* y *Craterium*, con los que llega a confundirse debido a algunas cuestiones morfológicas que se señalan mas adelante. El capilicio tipo fisaroides (nodos calcáreos conectados por filamentos) se encuentra en *Physarum*, *Craterium* y *Fuligo*. Este último género se separa de los dos anteriores porque presenta fructificaciones etaliodes, mientras que *Physarum* y *Craterium* van de esporóforos a plasmodiocarpus. *Craterium* se separa de *Physarum* porque sus esporóforos son cistiformes y frecuentemente con dehiscencia circuncísil.

Sin embargo, todos estos caracteres pueden ser variables y se cuestiona la separación de los géneros arriba señalados como entidades taxonómicas distintas. Por su parte, *Badhamia* se caracteriza porque su capilicio es una red formada por tubos completamente calcificados, aunque también puede presentar capilicio intermedio entre las formas badhamioide y fisarioide. En algunas especies existe toda una variación del capilicio, desde el tipo fisarioide hasta el badhamioide. La frontera que divide a estos dos géneros se ha discutido por autores como Farr (1961), Gottsberger (1971), Carter y Nannenga-Bremekamp (1972), Mitchell y Nannenga-Bremekamp (1976) y Johansen y cols. (2002).

En la familia Didymiaceae se reconocen seis géneros (Martin y Alexopoulos, 1969), tres de ellos, *Wilczekia*, *Physarina* y *Diderma* presentan carbonato de calcio peridial amorfo y granular, mientras que en *Mucilago*, *Didymium* y *Lepidoderma* es cristalino. De igual forma, Schoknecht (1975) ha cuestionado la presencia y forma del carbonato de calcio como criterios taxonómicos, ya que las condiciones ambientales pueden influir en la cantidad de calcio secretado y el carbonato puede estar ausente en algunas fructificaciones que normalmente lo tienen; asimismo, se ha observado que dependiendo de las condiciones ambientales puede formarse carbonato de calcio cristalino o amorfo. La importancia taxonómica que se le ha otorgado a este atributo ha sido tanta, que es bajo este criterio que se separa a *Diderma* de *Didymium* como géneros.

2.4. Historia del género *Badhamia*

En 1853 Berkeley (citado por Carter y Nannenga-Bremekamp 1972) circunscribió el género *Badhamia* en honor al micólogo Charles David Badham (1806-1857) para un grupo de especies previamente ubicadas dentro del género *Physarum*, que diferían del resto por tener esporas agrupadas y un capilicio en forma de red tridimensional de túbulos completamente calcificados. Estas especies fueron *Physarum hyalinum* Auct. (ahora considerada sinónimo de *B. capsulifera*) y *Physarum utriculare* Auct. (sinónimo de *B. utricularis*); al mismo tiempo describió a *B. capsulifera*, *B. nitens*, *B. pallida* (ahora considerada un sinónimo de *B. nitens*) y *B. fulvella* (cuya identificación es incierta). *Badhamia capsulifera* se constituyó como la especie tipo.

Posteriormente, Rostafinski en 1874 (citado por Carter y Nannenga-Bremekamp 1972) amplió el concepto de *Badhamia* para incluir especies con esporas libres pero con un capilicio badhamioide como *B. affinis* y *B. panicea*. Desde entonces, esta ampliación del concepto ha sido usada por diversos autores. No obstante, Martin y Alexopoulos (1969) mencionaron que solamente las especies de *Badhamia* que poseen esporas agrupadas constituyen un grupo genérico coherente. De las especies restantes, algunas tienen un capilicio típicamente badhamioide en la mayoría de sus ejemplares, mientras en otros el capilicio está calcificado heterogéneamente, con grandes nodos angulares conectados por filamentos calcáreos delgados y en ocasiones algunos de estos filamentos presentan poco carbonato, como en *Physarum*.

Esta gradación en cuanto a la calcificación del capilicio ha dificultado la asignación de algunas especies hacia un género u otro. Farr (1961) mencionó que especies de *Physarum* como *Ph. pezizoideum*, *Ph. oblatum*, *Ph. pusillum* y *Ph. auriscalpium* poseen un capilicio badhamioide, en tanto especies de *Badhamia* como *B. populina*, *B. ovispora*, *B. macrocarpa*, *B. decipiens* y *B. panicea* tienen un capilicio fisarioide. Además, comentó que de acuerdo con lo reportado en distintos trabajos, la morfología del esporoma, el color y la cantidad de carbonato presente en capilicio y peridio parecían estar influenciados por las condiciones ambientales, criterios que usó para transferir a *Badhamia decipiens* a *Physarum*, como se había asignado originalmente.

Sus resultados se basaron en la comparación de las características morfológicas de *Badhamia decipiens*, *Physarum auriscalpium* y *Ph. serpula*. No encontró diferencias significativas entre *Badhamia decipiens* y *Physarum serpula*. Aunque actualmente se reconocen ambas especies, sus diferencias aún no son claras. Por el contrario, Keller (1989) transfirió *Physarum spinisporum* a *Badhamia* argumentando que el capilicio de dicha especie es más badhamioide que fisarioide. Sus conclusiones se basaron en cultivos esporas a espora y en observaciones de microscopía electrónica de barrido.

Existen también los casos en los que no hay gradación en la calcificación, sino que se continúan de manera muy clara los criterios diagnósticos para ambos géneros, como

asociada con *Physarum britannicum*, una especie con esporas agrupadas pero con capilicio solamente filarmente (Carter y Nannenga-Bremekamp 1972).

Hoy: actualmente se reconocen 30 especies en el género *Badhamia* basadas en la clasificación completa del capilicio (Lado 2001), autores como Martin y Alexopoulos (1969), Gombberger (1971) y Mitchell y Nannenga-Bremekamp (1976) han sugerido que solamente las especies con esporas agrupadas constituyen un grupo genérico coherente o grupo natural, sin embargo, no existen trabajos donde se exploren las relaciones filogenéticas entre ellas, o entre éste y otros géneros en Physaraceae.

2.5 Estudios filogenéticos en Myxomycetes

Existen muy pocos estudios filogenéticos realizados en Myxomycetes y entre éstos, sólo una parte han sido publicados formalmente, la mayoría corresponde con datos presentados en congresos. No obstante, dada la escasez de información respecto al tema en cuestión se decidió incluirlos en esta revisión.

Wiesler y Blackwell (1984) reportaron el primer estudio de análisis filogenético para Myxomycetes con base en caracteres morfológicos. El objetivo fue conocer las relaciones entre tres especies del género *Lamproderma*: *Lamproderma verrucosum*, *L. muscorum* y *L. scintillans*. Además, se utilizaron dos especies consideradas como cercanamente relacionadas con éstas, *Lamproderma biasperosporum* y *L. arcyronema*. De acuerdo con el trabajo se obtuvieron cinco caracteres filogenéticamente informativos y se indicó que *L. verrucosum* y *L. muscorum* mostraron un ancestro común, no así *L. scintillans*.

Spiegel y cols. (1995) utilizaron secuencias de la subunidad corta del ARN ribosomal para conocer las relaciones filogenéticas de los Eumycetozoa, a saber, Myxomycetes, Dictyostelida y Protostelida. Sus resultados mostraron que estos grupos forman un grupo monofilético, lo que ya se sospechaba, pues con base en caracteres morfológicos de ciclos de vida Spiegel (1981 citado por Spiegel y cols. 1995), había colocado a los Protostélidos flagelados junto a Myxomycetes como un grupo monofilético.

Baldauf y Doolittle (1997) (Fig. 2) secuenciaron la subunidad corta y larga del ARN ribosomal, así como de las proteínas actina y β -tubulina de tres especies de Mycetozoarios, *Physarum polycephalum* (Myxomycetes), *Dictyostelium discoideum* (Dictyostelidos) y *Planoprotostelium aurantium* (Protostelidos) para conocer sus relaciones filogenéticas. Sus resultados mostraron que las tres especies de Mycetozoarios forman un grupo monofilético y que éste se encuentra fuertemente relacionado con el clado animales+hongos.

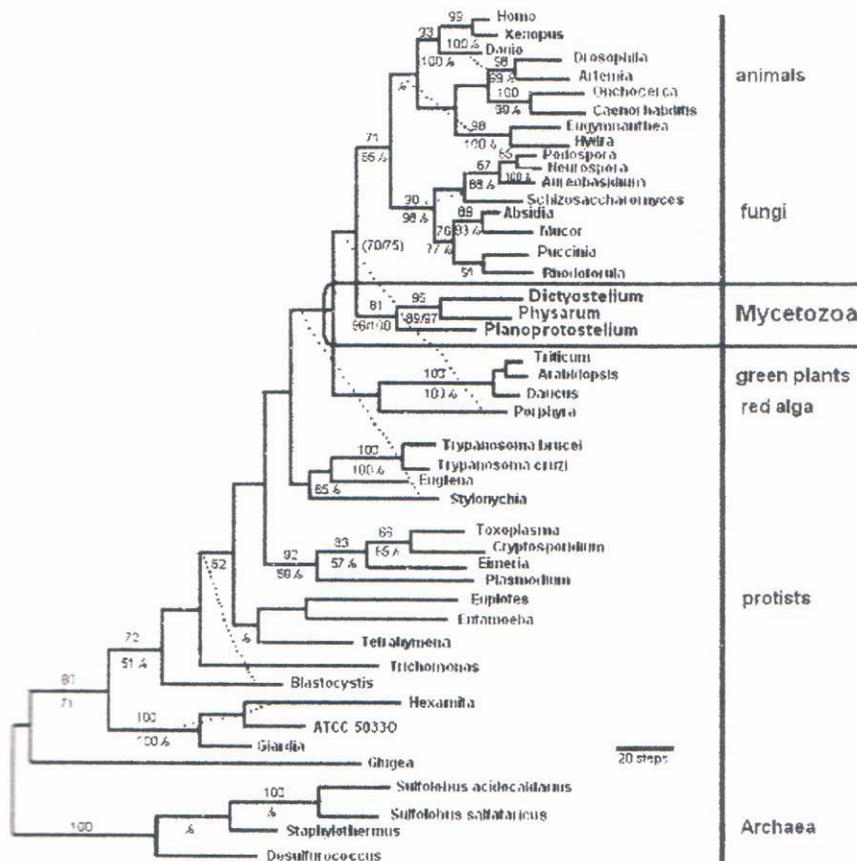


Figura 2. Cladograma que muestra las relaciones filogenéticas de Myxomycetes con respecto a otros grupos de organismos (tomado de Baldauf y Doolittle 1997).

Waller y cols. (2002) estudiaron las relaciones filogenéticas de 10 especies de Myxomycetes: *Physarum polycephalum*, *Ph. didermoides*, *Didymium nigripes*, *D. iridis*, *Siamonitis flavogenita*, *Lycogala epidendrum*, *L. flavofuscum*, *Echinostelium minutum*,

Ceratiomyxa fruticulosa y *Schenella simplex* utilizando secuencias de porciones de la subunidad corta del ADN ribosomal nuclear y mitocondrial. Propusieron que *Physarum*, *Didymium* y *Stemonitis* divergieron de un ancestro común aproximadamente al mismo tiempo. Mientras que *Lycogala* y *Echinostelium* divergieron de este mismo ancestro más antiguamente. De acuerdo con esto, *Ceratiomyxa* no está relacionado filogenéticamente con los demás Myxomycetes.

Johansen y cols. (2002) emplearon secuencias de las subunidades corta y larga del ARN ribosomal de 20 especies de los géneros *Echinostelium*, *Arcyria*, *Stemonitis*, *Comatricha*, *Physarum*, *Badhamia*, *Fuligo*, *Physarella* y *Didymium*. Utilizaron como grupos externos una especie de protostélido y dos de dictiostélidos. El análisis preliminar indicó que los Myxomycetes se ramificaron prontamente y emergieron de los protistas con un origen monofilético. La rama de los protistas se ramificó en la base de la rama de los Myxomycetes, seguida por Echinosteliida y Stemonitiida. Se encontró que el género *Physarum* aparece como polifilético y parece incluir al género *Badhamia*.

Ramiro-Ortega y cols. (2002) estudiaron la variación de los caracteres morfológicos en esporoteca, estípita, estados ameboides y posición flagelar, entre otros, para determinar si los Myxomycetes son un grupo monofilético. Incluyeron 30 especies de los 6 órdenes: Ceratiomyxales, Liceales, Echinosteliales, Trichiales, Physarales y Stemonitales. Siete especies representaron a Protostelidos, Dictyostelidos, Chytridiomycetes y Glomerales como grupos externos. El análisis preliminar sugiere que los Myxomycetes son monofiléticos y que los protostélidos son el grupo hermano más cercano. Los Dictyosteliomycetes son el grupo hermano de Myxomycetes+ Protosteliomycetes.

Marta y cols. (2003) secuenciaron, amplificaron y compararon las regiones ITS del ADN ribosomal de *Lamproderma atrosporum* (4 ejemplares), *L. sauteri* (2 ejemplares) y *L. ovalium* (1 ejemplar), además de comparar esporas y capilicio con la ayuda de microscopía electrónica de barrido para establecer sus relaciones filogenéticas. De acuerdo con sus resultados, ambos tipos de datos mostraron que un ejemplar de *Lamproderma atrosporum* resultó ser un taxa diferente.

Fiore-Donno y cols. (2005) (Fig. 3) secuenciaron la subunidad corta del RNA ribosomal y el factor de elongación 1- α de once especies de Myxomycetes de 5 órdenes. Análisis separados y combinados de los dos grupos de datos sostienen la división de los Myxomycetes en tres grupos distintos. El clado basal está constituido por los Echinosteliales que poseen esporas ligeramente pigmentadas o no pigmentadas. El segundo grupo consistió de Liceales+Trichiales, taxa caracterizados por la presencia de esporas pigmentadas pero con tonos muy claros. El tercer grupo se formó con los otros dos órdenes Physarales+Stemonitales, ambos con esporas pigmentadas en tonos oscuros.

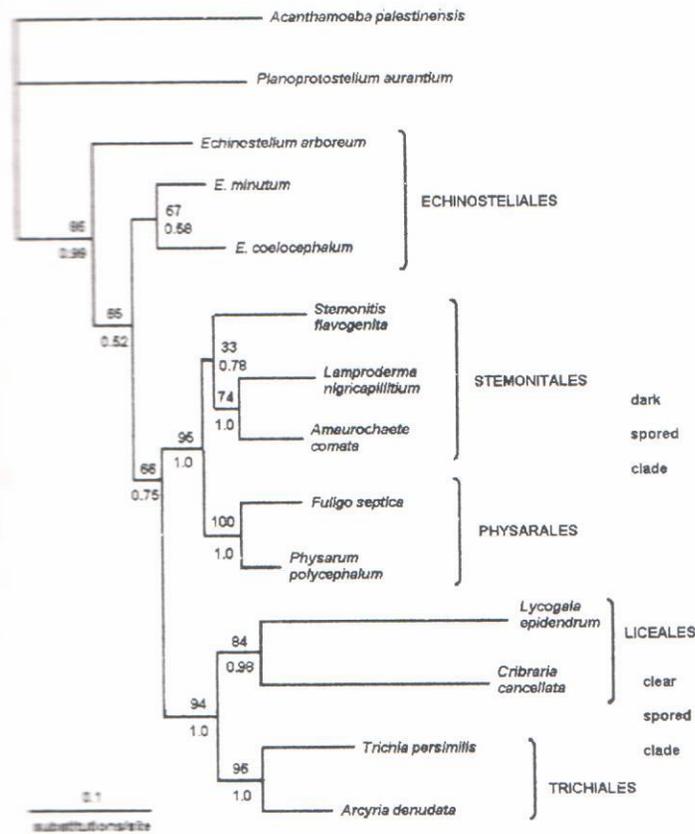


Figura 3. Cladograma que muestra las relaciones filogenéticas entre los órdenes de Myxomycetes (tomado de Fiore-Donno y cols. 2005).

Huang y cols. (2005), reportaron las relaciones filogenéticas de las familias Physaraceae y Didymiaceae incluidas en el orden Physarales secuenciando las subunidades corta y larga

del ADN ribosomal. Se utilizó un total de doce ejemplares. Sus resultados mostraron que estas familias son monofiléticas. En este estudio utilizaron dos ejemplares de *Badhamia melanospora* (sinónimo *B. gracilis*) y una de *B. utricularis*. Los dos ejemplares de *B. melanospora* formaron un grupo monofilético, pero *B. utricularis* se agrupó en un clado distinto junto con *Ph. polycephalum*.

Ramirez-Ortega y cols. (2005) determinaron la posición filogenética de la familia Cribariaceae del orden Liceales utilizando caracteres morfológicos. Utilizaron 57 especies representativas de Myxomycetes y construyeron una matriz de datos con 60 caracteres. En sus resultados reportaron la existencia de 5 clados. En el primero incluyeron dos subclados: Physariales por un lado y *Licea variabilis* (Liceales) y *Calomyxa metallica* (Trichiales) por el otro. En el segundo clado se agrupó a Cribariaceae y a algunos miembros de Trichiales. El tercero lo constituyeron Stemonitales+Echinosteliales. Reticulariaceae conformó el cuarto clado. Por último, el quinto clado comprendió a los Liceaceae. Estos resultados sugieren que Liceales es polifilético y que el grupo hermano de Cribariaceae podría estar formado por los Trichiales.

Como podrá notarse, sólo un trabajo ha sido específico para el orden Physarales (Haugli y cols. 2005). No obstante, no se tiene reportado ninguno para el género *Badhamia*, aunque la problemática taxonómica de este género se resaltó en los trabajos de Johansen y cols. (2002) y Haugli y cols. (2005).

3. JUSTIFICACIÓN

La sistemática ocupa un papel central en el estudio de la biodiversidad como producto de una historia evolutiva, ya que considera la información básica para descubrir y reconstruir patrones biológicos y generar hipótesis que expliquen los procesos que los producen (Rosen y Ricklefs 1994). Para ello considera información morfológica, ecológica, reproductiva, molecular, etc. No obstante, la morfología ha sido muy útil para realizar estudios de clasificación y lo seguirá siendo en la medida que se utilice bajo una perspectiva más natural, como la que ofrece la sistemática filogenética. Sin embargo, en lo

que respecta a Myxomycetes, existen pocos estudios filogenéticos en los que se haya intentado dilucidar sus relaciones con otros grupos (Baldauf y Dolittle 1997).

Al interior del grupo, en niveles taxonómicos poco inclusivos recientemente han comenzado a explorarse las relaciones entre los diversos órdenes de Myxomycetes usando tanto caracteres moleculares (Miller y cols. 2002, Fiore-Donno y cols. 2005), como morfológicos (Ramirez-Ortega y cols. 2002, 2005). El estudio de las relaciones entre especies sólo ha sido aplicado en el género *Lamproderma* (Martin y cols. 2003).

La definición de las especies de Myxomycetes está estructurada bajo un concepto morfológico de los caracteres de las esporomas (Clark 2000). No obstante, se ha señalado que estos caracteres tienen serias limitaciones en la circunscripción de especies, pues sólo se cuenta con un bajo número de ellos y en la mayoría de los casos se desconoce su constancia y plasticidad (Clark 2000). Por este motivo, resulta difícil la asignación de algunas especies hacia un género u otro, como es el caso particular de las especies ubicadas dentro del género *Badhamia* (orden Physarales), donde actualmente se ha marcado que la calcificación completa del capilicio es la única característica que las diferencia de las especies del género *Physarum* (Lado 2001).

No obstante, esta condición no está definida con claridad ya que existen especies cuyo capilicio puede ir desde poco calcáreo hasta completamente calcificado, lo que ha provocado que en distintas ocasiones las especies de *Badhamia* sean cambiadas al género *Physarum* y viceversa (Farr 1961, Carter y Nannenga-Bremekamp 1972, Keller 1989).

La problemática del género *Badhamia* no ha podido ser resuelta con los criterios de la taxonomía tradicional, lo que lleva al empleo de enfoques como el que ofrece la sistemática filogenética para tratar de resolverla usando caracteres morfológicos evaluados desde dicha perspectiva.

4. HIPÓTESIS

Las especies de *Badhamia* que poseen esporas agrupadas forman un grupo monofilético.

5. OBJETIVOS

5.1. Objetivo general

Definir si las especies con esporas agrupadas en el género *Badhamia* constituyen un grupo monofilético con base en el estudio de los caracteres morfológicos de los esporomas y el empleo de la metodología cladista.

5.2. Objetivos específicos

1. Seleccionar caracteres morfológicos potencialmente informativos desde el punto de vista filogenético, en especies de *Badhamia* y otras especies de Myxomycetes relacionados.
2. Realizar análisis filogenéticos usando los caracteres morfológicos seleccionados para someter a prueba la hipótesis de monofilia del grupo de interés.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1. Selección de taxa

Para los propósitos del presente estudio se seleccionaron ejemplares de las once especies del género *Badhamia* con esporas agrupadas, que propiamente constituyen el grupo interno de estudio. Asimismo, se incluyeron especies de varios grupos externos simultáneamente: algunas especies del género *Badhamia* con esporas libres; especies de otros dos géneros de la Familia Physaraceae, del género monotípico *Leocarpus* y varias del género *Physarium*, con el que existen los problemas de delimitación más serios con respecto a *Badhamia*; un miembro de *Didymium*, género de Didymiaceae que es otra de las familias de Physarales, y como grupo más externo un representante del género *Stemonitis* del Orden Stemonitales, el que de acuerdo con algunos estudios filogenéticos usando caracteres moleculares es el grupo hermano de Physarales (Fiore-Dono y cols. 2005).

Se trabajó con especímenes herborizados, en el 58% cinco o cuatro por taxon, mientras que en 27% con tres o uno ejemplares procedentes de los herbarios que albergan algunas de las colecciones más importantes de Myxomycetes en México y el extranjero: TLXM (Centro de Investigación en Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Tlaxcala, México), ENCB (Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, México), IAN (Instituto de Ecología, A. C., México), BPI (U.S. National Fungus Collections, EHN), MA-Fungi (Real Jardín Botánico de Madrid, España) y MBU (Museum Botanicum Universitatis, Helsinki, Finlandia), así como con ejemplares de la colección personal de Marianne Meyer de Francia, a quien se le reconoce internacionalmente por sus contribuciones y estudios taxonómicos sobre Myxomycetes.

En el caso de las especies que se obtuvieron en préstamo, pero que se encontraron muy deterioradas y/o el material era escaso, así como aquéllas de las que no se tuvo acceso a través de materiales de herbario, se recurrió a descripciones detalladas de literatura (19%) y a la revisión de material fotográfico para algunos caracteres. Los materiales de herbario cuya determinación se consideró dudosa fueron descartados después de una cuidadosa revisión. La lista de especímenes revisados para efecto de este estudio se presenta en la Tabla 4.

Las especies del género *Badhamia* con las cuales se trabajó fueron las siguientes:

Especies de esporas agrupadas: *Badhamia bispora*, *B. calcaripes*, *B. capsulifera* (especie tipo), *B. crasipella*, *B. delicatula*, *B. dubia*, *B. nitens*, *B. papaveracea*, *B. populina*, *B. umbratica* y *B. versicolor*.

Especies de esporas libres: *Badhamia affinis*, *B. gigantospora*, *B. goniospora*, *B. melanospora* y *B. panicea*.

Especies de *Physarum*: La especie del género que presenta esporas agrupadas: *Physarum immaniter*, así como algunas especies que representan la variación de caracteres morfológicos, esto es: estipitadas y no estipitadas, capilicio reticulado y dicotómico, capilicio fisuride y badhamioide, plasmodiocárpicas y no plasmodiocárpicas,

ornamentación y pigmentación peculiar en las esporas. Estas fueron *Ph. dictyosporum*, *Ph. molianum*, *Ph. pezzomaderum*, *Ph. polycephalum*, *Ph. pusillum* y *Ph. viride*.

Especies de los otros géneros: *Leocarpus fragilis*, la única especie de este género y su variedad con esporas agrupadas, *L. fragilis* var. *bisporus*, *Didymium nigripes* y *Stemonitis axifera*.

El número total de especies incluidos en el estudio fue de 26, de los cuales 11 pertenecen al grupo interno, es decir, las especies de *Badhamia* con esporas agrupadas, y 15 al grupo externo, es decir, las especies de *Badhamia* con esporas libres, así como las especies de *Phycium*, *Leocarpus fragilis*, *Didymium nigripes* y *Stemonitis axifera*.

6.2. Variación en los caracteres morfológicos

La variación de los caracteres en los taxa seleccionados se determinó a través de observaciones macro y microscópicas de las diferentes estructuras que componen a las fases reproductoras de los mixomicetos, es decir, los esporomas de los especímenes de cada especie. Las observaciones macroscópicas se realizaron con un estereomicroscopio, mientras que las microscópicas se hicieron con un microscopio óptico con iluminación brillante y con contraste interferencial de Nomarski. Para corroborar la presencia de carbonato de calcio y su conformación estructural se utilizó luz polarizada. Para definir las tonalidades de color se utilizó la tabla de colores Methuen (Kornerup y Wanscher 1984). Para diferenciar si la coloración en las estructuras que presentan carbonato de calcio era una propiedad intrínseca a este compuesto o a la estructura que lo contenía se hicieron observaciones con HCl al 10% y NaCl al 0.9%. La información obtenida se complementó con datos bibliográficos y algunos registros fotográficos.

6.3. Selección de caracteres

La selección de caracteres y estados es la parte fundamental de todo estudio taxonómico, ya que los caracteres y sus estados constituyen la base empírica de la descripción y comparación en la biología sistemática y comparativa (De Luna y Mishler 1996). La elección de caracteres en este trabajo se realizó considerando la variación observada en los

géneros estudiados, haciendo además una discusión de cada uno de ellos con la finalidad de hacer más explícito el examen de su variación.

La información obtenida a partir de las observaciones morfológicas se interpretó y analizó a través de los métodos cladísticos. Los análisis consistieron en la selección de caracteres, el reconocimiento de estados y su codificación en una matriz de datos (de Luna y Mishler 1996). Los caracteres morfológicos seleccionados se sometieron a las pruebas de homología: similitud, variabilidad, conjunción e independencia para evaluar su utilidad en el análisis cladístico (De Pinna 1991). La polaridad de los caracteres se definió básicamente a través del criterio de grupo externo. Para la construcción de la matriz de caracteres se utilizó el programa MacClade (Maddison y Maddison 1992).

6.4. Análisis filogenético

Durante el transcurso del estudio se realizaron diferentes análisis a medida que se fueron obteniendo los ejemplares de las especies deseadas. Los caracteres seleccionados como potencialmente útiles desde el punto de vista de la sistemática filogenética se sometieron a pruebas de congruencia mediante el criterio de parsimonia inferencial (De Luna y Mishler 1996). Se realizaron cuatro análisis donde la búsqueda de árboles más parsimoniosos fue realizada con el programa PAUP* 4.0b4 (Swofford 2000) con todos los caracteres considerados con el mismo peso y desordenados. En todos los casos *Stemonitis aculea* y *Didymium nigripes* se asignaron como los grupos más externos.

Al inicio del estudio y con los especímenes obtenidos hasta ese momento, es decir, 29 ejemplares pertenecientes a 13 especies, se elaboró una lista preliminar de 56 caracteres potencialmente informativos. A partir de esta lista y debido a la inclusión de información proveniente de nuevos ejemplares, se redefinieron algunos de los caracteres obteniéndose con la primera lista con 78 caracteres producto de la revisión de 50 ejemplares pertenecientes a 16 especies. La información contenida en esta primera lista se utilizó para realizar un primer análisis filogenético. En este análisis cada una de las Unidades Taxonómicas Operacionales (UTOS) de la matriz de datos constituyó el resumen de las observaciones realizadas de todos los especímenes de dicha especie, en otras palabras, una UTO representaba a una especie. Para este análisis solamente se incluyeron a *B.*

capulifera, *B. utricularis* y *B. dubia*, ya que eran las únicas especies de las que se tenían ejemplares en ese momento. Debido a que el número de UTOS era razonablemente bajo (16 especies) se realizó una búsqueda de árboles más parsimoniosos de tipo Branch & Bound.

En la segunda lista de caracteres se hizo una reevaluación de estos debido a la incorporación de nuevos ejemplares que mostraron más variación intra-específica. Además de las tres especies de esporas agrupadas mencionadas en el análisis anterior, se incluyó adicionalmente a *B. versicolor* que muestra también el mismo carácter, por lo que se obtuvieron 32 caracteres de la revisión de 17 especies. Con esta matriz de datos se realizó un análisis en PAUP con un tipo de búsqueda Branch & Bound. Posteriormente, se realizó una prueba de Jackknife con 100 réplicas y un porcentaje de caracteres eliminados en cada réplica del 30%.

No obstante, conforme se tuvo acceso a un mayor número de ejemplares se observó aumentada variación intra-específica en algunas especies, principalmente en las del género *Badhamia*, razón por la cual a partir de la tercera lista se decidió tomar a los ejemplares con mayor variación como unidades terminales. Por tal motivo, en el caso de los representantes del género *Physarum*, así como en *Stemonitis axifera* y *Didymium nigripes*, cada UTOS correspondió con una especie, es decir, las observaciones basadas en el estudio de más sus ejemplares. Lo mismo sucedió con *B. gigantospora*, *B. goniospora*, *B. melanospora*, *B. capsulifera* y *B. utricularis*, las que también se tomaron por especie, al igual que *B. hispora*, *B. calcaripes*, *B. delicatula*, *B. populina* y *Ph. bitunicatum* ya que se tuvo información bibliográfica y fotográfica debido a que no se tuvo acceso a materiales de herbario. En las demás especies de *Badhamia*, cada ejemplar fue considerado como unidad terminal. De esta manera, se redefinió la matriz quedando constituida por 50 UTOS y 39 caracteres.

En este análisis se realizó una búsqueda heurística con permutación global de ramas (TSA), con un total de 10 000 réplicas utilizando máxima parsimonia como criterio de optimización. Se obtuvo el árbol de consenso estricto y se aplicó un análisis de Jackknife

con 100 réplicas y un porcentaje de deleción del 10% en cada réplica para determinar la robustez del cladograma.

En el cuarto y último análisis se trabajó con una matriz de datos de 57 UTOS y 45 caracteres (Tabla 2, anexos). Por un lado, se tomaron como unidades terminales por especie a *S. arjéna*, *D. nigripes*, *L. fragilis*, y las siete especies de *Physarum* incluidas en el análisis. Lo mismo se hizo para *B. bispora*, *B. calcaripes*, *B. delicatula* y *B. populina* así como a que en estos caso los datos se tomaron de las descripciones disponibles en literatura. Por el otro, todos los ejemplares de *Badhamia* de esporas libres y agrupadas se tomaron como UTOS con el fin de observar su ubicación dentro de los árboles filogenéticos, con excepción de *B. melanospora* y *B. gigantospora* que también se tomaron por especie, ya que la información de todos los especímenes fue constante en todos sus caracteres. Asimismo, se incluyeron dos ejemplares de *Badhamia* de identidades taxonómicas completamente inciertas, una proveniente de Argentina con el número 18780 y la otra procedente del estado de Hidalgo, México, con el número 5871.

De los 45 caracteres incluidos en este último análisis, 27 caracteres se definieron como de un estado y 18 como multiestado. El signo “?” en la matriz indica ausencia de la estructura en cuestión o desconocimiento del estado de carácter. Debido al número de unidades a analizar, se realizaron búsquedas heurísticas con el criterio de permutación gradual de ramas (TBR) y máxima parsimonia (Kitching 1992), con 10 000 réplicas. Se obtuvo el árbol de consenso estricto y se aplicó un análisis de Jackknife con 100 réplicas y un porcentaje de caracteres eliminados en cada réplica del 30% para determinar la robustez del cladograma (Bremer 1994). Para la optimización de los estados de carácter en el análisis se usó la opción ACCTRAN de PAUP. Los cambios de carácter por rama fueron mostrados en uno de los árboles más parsimoniosos resultantes en el análisis, los que se utilizaron en el mismo.

7. RESULTADOS

7.1 Definición y codificación de caracteres. Los 45 caracteres presentados a continuación son el resultado de la revisión de 87 especímenes pertenecientes a 23 especies y tres variedades. No se tuvo acceso a materiales de *Physarum bitunicatum*, *Isidomonia populina*, *B. bispora*, *B. calcaripes* y *B. delicatula* por lo que se utilizó la información bibliográfica disponible especies (Martin y Alexopoulos 1969, Carter y Nannenga-Bremekamp 1972, Mitchell y Nannenga-Bremekamp 1976, Whitney 1978), así como fotografías de dichas especies. Un concentrado de los caracteres y sus estados se encuentra en la tabla 2.

Los 45 caracteres fueron agrupados en seis categorías que corresponden con alguna estructura de los esporomas, salvo el primero que se refiere a un atributo del conjunto de ellos. Veintisiete caracteres se definieron como doble estado y 18 como multiestado. Algunas características no se incluyeron en el análisis debido a alguna de las siguientes causas: i) fueron homogéneas en todos los taxa incluidos en el estudio, ii) se encontraban poco definidas. Estos rasgos se encuentran listados y discutidos en el apartado de caracteres excluidos.

A continuación se presenta la categoría y su descripción, seguida de los caracteres numerales consecutivamente, su descripción y algunos comentarios, así como los estados de cada carácter representados en las figuras correspondientes.

Conjunto de esporomas. Cuando los mixomicetos pasan de su condición plasmodial o asimilativa a la reproductora, el plasmodio se transforma en esporomas, también llamados "fructificaciones" o "esporocarpos", que son las estructuras donde se producen las esporas. El plasmodio puede originar un esporoma único, como sucede en algunas especies de los órdenes Echinosteliales y Liceales, aunque es más frecuente que se originen numerosos esporomas, como en el caso de los Physarales (Lado y Pando 1987).

1. Distribución de los esporomas. 0 = agrupados; 1 = dispersos.

Se refiere a la ubicación de los esporomas que en conjunto constituyen una colonia o conjunto de esporomas. El estado agrupado incluye a los esporomas cuyas partes

esporangios y/o estípites) se encuentran muy cercanas entre sí y/o compactadas o amontonadas, de tal manera que puede haber contacto entre ellas (Figura 4); mientras que dispersos son aquellos esporomas que no presentan cercanía entre sí, sin contacto alguno y se distribuyen discontinuamente (Figura 5) (Moreno 1984).

Hipotalo. Estrato membranoso depositado por el plasmodio al momento de producir los esporomas, es una estructura basal que une al esporoma con el sustrato. En los especímenes maduros el hipotalo puede formar una capa continua o una red de venas conectando varias unidades o grupos de esporomas. Puede contener CaCO_3 o materia orgánica en la parte baja de la membrana.

Aunque Farr (1976) mencionó que la consistencia del hipotalo es membranosa, esponjosa o coriácea, en los ejemplares utilizados en este estudio se observó que todos los hipotalos son de consistencia membranosa y que el aspecto coriáceo o calcáreo en algunas especies se debe a la presencia de materia orgánica o de carbonato de calcio que se encuentra por debajo del hipotalo membranoso. Asimismo, de acuerdo con las observaciones el denominado "hipotalo discoide" mencionado en claves taxonómicas para varias especies es parte integral del estípite y no del hipotalo en sí.

2. Tonalidad de color del hipotalo: 0 = ausente; 1 = tonalidades amarillas; 2 = tonalidades pardo, pardo rojizas a negras.

Debido a que las tonalidades de color de los hipotalos de las distintas especies muestran un continuo difícil de discretizar, fue necesario el apoyo de una tabla de colores como la Methuen (Komerup y Wanscher 1984) para definir estados en donde se incluyeron las tonalidades de color más próximas entre sí. De esta manera, el estado ausente (0) se definió para hipotalos transparentes o sin tonalidad de color (Figura 6). En el estado 1 se encuentran aquéllos con tonos amarillos (Figura 7), mientras que en el estado 2 se integraron todos los hipotalos con diferentes tonalidades pardas, pardo rojizas a negras (Figura 8). Estas tonalidades oscuras no están dadas por el material de fondo que se encuentra en la parte baja del mismo.

3. Material residual dentro del hipotalo: 0 = ausente (Figura 9); 1 = presente (Figura 10).

Ross (1973) describió el proceso por el cual el estípite de muchos Physarales se impregna de material residual producido por el metabolismo del plasmodio; al estar el hipotalo en la parte baja del estípite, es probable que esta estructura se impregne con material de desecho a través del mismo proceso. Generalmente este material tiene forma de pequeños gránulos con tonos oscuros dentro del hipotalo.

4. Carbonato de calcio dentro del hipotalo: 0 = ausente (Figura 11); 1 = presente (Figura 12).

El carbonato de calcio puede presentarse en diferentes estructuras de Myxomycetes pertenecientes al orden Physarales, que van desde el hipotalo, el estípite, el peridio y el aplicio; en la mayoría de los casos es de color blanco. En este estudio se observó CaCO_3 dentro del hipotalo de algunos ejemplares de *Physarum melleum*, *Badhamia juncea* y *B. gonospora*.

Estípite. Es la estructura que soporta a la esporoteca, su consistencia es variable ya que puede ser fibroso o membranoso, colorido o no, así como presentar CaCO_3 o materia orgánica en su interior o estar hueco. En esta categoría se incluyó también a la columela, definiéndose ésta como una extensión del estípite insertada dentro de la esporoteca.

Con respecto a los "pseudostípites" registrados en las descripciones de numerosas especies de Physarales, se propone que no hay tales, sino que se trata de estípites con diferentes manifestaciones o estados de carácter. Estas observaciones concuerdan con las de Welden (1955) acerca de la morfogénesis de *Didymium iridis*, familia Didymiaceae, descrito con un "estípite verdadero" y *B. melanospora* (sinónimo *B. juncea*), familia Physaraceae, descrita con un "pseudostípite" o "estípite poco diferenciado del hipotalo". Aunque Welden (1955) manejó ambos términos, sus observaciones del desarrollo muestran que las dos estructuras corresponden con lo mismo, ya que al menos morfológicamente siguen el mismo proceso de desarrollo y tienen la misma consistencia.

5. Presencia y tipo de estípite: 0 = ausente; 1 = fibroso; 2 = membranoso.

Las esporizancias en mixomicetos pueden producirse al ras del sustrato y carecer de estructuras de sostén, en cuyo caso se indica una ausencia de estípite (Figura 13). Sin embargo, se ha indicado que una de las diferencias que separa a los miembros de la subclase Mixogastromycetidae de la Stemonitomycetidae es la consistencia del estípite. En las Stemonitomycetidae (al cual pertenece *Stemonitis axifera*) el estípite es de consistencia fibrosa (Figura 14a, b). En el estípite de *S. axifera* se observan líneas paralelas entre sí que le dan su apariencia fibrosa típica, como la de las fibras vegetales de plantas como el *Agave* y la *Opuntia*.

En cambio, la consistencia de los estípites del resto de las especies de los géneros *Dalman*, *Physarum*, *Leocarpus* y *Badhamia* incluidas en este estudio, todos pertenecientes a la subclase Mixogastromycetidae, mostraron estar formados por una membrana con apariencia de papel celofán (Figura 15). Es muy común encontrar en las diferentes descripciones de especies de la subclase Mixogastromycetidae que se refieren a la apariencia de los estípites como robustos o calcáreos. No obstante, estos aspectos son dados por la presencia de carbonato de calcio o material residual que se encuentra en el interior del mismo.

6. Forma del estípite: 0 = cilíndrico; 1 = cónico; 2 = aplanado.

En este carácter se definió en el estado 0 como cilíndrico a aquellos estípites que poseen tanto la base como el ápice del mismo ancho (Figura 16). En el estado 1 se consideraron a los estípites que presentaron la base más ancha que el ápice (Figura 17) (Hansen 1984), en tanto en el estado 2 "aplanado", se incluyeron aquellos estípites donde tanto la base como el ápice tienen el mismo ancho pero no forman una estructura tridimensional sino laminar (Figura 18).

7. Tonalidad de color del estípite: 0 = ausente; 1 = tonos amarillo-naranja; 2 = tonos rojizos, negro-rojizos a negros.

Como en el caso del hipotalo, se usó la tabla de colores Methuen para definir los estados de este carácter. De esta manera, el estado ausente (0) se definió para aquellos estípites transparentes o sin tonalidad de color (Figura 19); en el estado 1 se encuentran todos los estípites que tuvieron tonalidades de color desde amarillas hasta naranjas (Figura 20), mientras que en el estado 2 se integraron aquellos estípites con tonalidades desde

... y hasta negras (Figura 21). En ambos estados, los tonos incluidos... entre uno y otro, razón por lo cual no se pudieron definir mas... los tonos mas cercanos en un estado. Aunque el color del... de *Physarum melleum* se ha reportado con una tonalidad blanca (Martin y... (1969), al usar las soluciones de HCl al 10% y de NaCl al 0.9% pudo... que el estípite es transparente y que el color blanco se debe al carbonato de... que se encuentra en su interior.

II. Material residual en el interior del estípite: 0 = ausente (Figura 22); 1 = presente (Figura 23).

De acuerdo con Ross (1973), el plasmodio secreta una cantidad considerable de material residual como producto de su metabolismo, que al ascender a través del estípite hueco le... con estos residuos. Éstos contribuyen frecuentemente a la rigidez del... pero no deben confundirse con el propio estípite. Generalmente los residuos... de pequeños gránulos con tonos oscuros siendo variable la cantidad de... depositado, pues en algunos ejemplares se presenta sólo en la base del estípite... que en otros llega hasta la mitad o casi hasta el ápice.

III. Carbonato de calcio en el interior del estípite y tonalidad: 0 = ausente (Figura 24); 1 = con tonalidad blanca (Figura 25a, b); 2 = con tonalidad amarilla.

El carbonato de calcio es uno de los caracteres que delimitan al orden Physariales y... en una o varias de las estructuras de los taxa incluidos en éste. La... de carbonato de calcio con tonalidad blanca en el interior del estípite de... es una de los rasgos típicos de esta especie. Lo mismo sucede en... que presenta CaCO_3 con tonalidad amarilla dentro del estípite. No... obtener ejemplares de este taxon, por lo que dicho estado de carácter fue... con base en las diferentes descripciones de la especie.

IV. Fusión de los estípites: 0 = ausente; 1 = presente.

En algunas especies como *Didymium nigripes* o *Ph. melleum*, los estípites se encuentran... en otras palabras, un estípite soporta una esporoteca (0 = ausente) (Figura 26). En otras especies, la mayoría de ellas del género *Badhamia*, los estípites se... fusionados entre sí, desde la base hasta un tercio o en algunos... hasta tres cuartos de su longitud, no obstante, es posible discernir que son

elementos estípites ya que puede observarse que cada uno de ellos sostiene una esporoteca (0 = presente) (Figura 27). El número de estípites fusionados varía aún en la misma colonia de esporomas.

II. Proyección del estípite dentro de la esporoteca como una columela: 0 = ausente; 1 = con forma cilíndrica; 2 = con forma globosa-subglobosa; 3 = con forma cónica.

Harz (1976) definió a la columela como una extensión del estípite insertada dentro de la esporoteca. Esta puede estar presente o ausente (Figura 28) dependiendo de la especie y se ha considerado como un criterio taxonómico muy útil. Tres especies presentaron columela en todos sus ejemplares: *Stemonitis axifera* con una columela de forma cilíndrica y que abarcaba casi toda la altura de la esporoteca (1 = con forma cilíndrica) (Figura 29); *Didyminium nigripes* con una columela de forma globosa-subglobosa y que ocupa casi la mitad del interior de la esporoteca (2 = con forma globosa-subglobosa) (Figura 30) y *Physarium melleum* con una columela cónica que sólo alcanza un tercio o menos del interior de la esporoteca (3 = con forma cónica) (Figura 31).

III. Forma del CaCO₃ en el interior de la columela: 0 = ausente; 1 = en forma de cristales; 2 = en forma de gránulos.

La columela, definida como la extensión del estípite insertada dentro de la esporoteca, puede presentar o no carbonato de calcio en su interior, manifestándose éste en diferentes formas. Así, en el estado 1 el carbonato de calcio se encuentra en forma de cristales estelados, en tanto, en el estado 2, presente en *Ph. melleum*, se manifiesta en forma de gránulos. La columela de *S. axifera* no presenta carbonato de calcio en su interior (0 = ausente).

IV. Tonalidad de color del CaCO₃ en la columela: 0 = blanco; 1 = amarillo.

El color del carbonato de calcio dentro de la columela puede presentar diferentes tonos de color; en este estudio se determinaron dos tonos con base en los ejemplares analizados con columela. El color del carbonato de calcio dentro de las columelas de los ejemplares de *D. nigripes* y *Ph. melleum* mostró una tonalidad blanca, mientras que en *Didymium calcizipes* se presentó una tonalidad amarilla.

Esporoteca. Se refiere únicamente al receptáculo que contiene las esporas y se presenta en formas muy variadas, se excluyen el hipotalo y el estípite (Lado y Pando 1997). En este estudio se definieron las formas cilíndrica, ovada, oblata, reniforme, globosa-subglobosa, plasmodiocárpica-subplasmodiocárpica. Las cuatro primeras fueron definidas con la ayuda del Glosario Botánico Ilustrado (Moreno 1984), las dos restantes han sido utilizadas y definidas en las distintas claves taxonómicas de mixomicetos.

Como parte de la esporoteca se incluye al peridio, que es la cubierta que delimita a la esporoteca y encierra a las esporas y puede estar formada por una, dos o tres capas fibrosas fuertemente unidas entre sí. La más externa puede presentar depósitos calcáreos o material granular y tener zonas adelgazadas por donde se produce la dehiscencia, que es el mecanismo que expone o libera las esporas al ambiente. A ésta también se le ha dado valor taxonómico identificándose aquí cuatro formas: irregular, en hojuelas, en gajos y en gajos de la base hasta la mitad de la esporoteca y hojuelas en el ápice.

Las capas peridiales internas pueden estar ornamentadas como en *Physarum dictyosporum*. Se han indicado diferentes colores para el peridio, no obstante, utilizando solución salina y ácido clorhídrico en estructuras como el capilicio, se determinó que la coloración es producto del CaCO_3 que se encuentra en su superficie, con excepción de los peridios de *Stemonitis axifera*, *Didymium nigripes*, *Physarum dictyosporum* y *Didymium* sp. ET-5871, cuyos peridios son de colores pardos aún en ausencia de carbonato de calcio.

0 = Forma de la esporoteca: 0 = cilíndrica; 1 = globosa-subglobosa; 2 = obovada; 3 = oblata; 4 = plasmodiocárpico-subplasmodiocárpico; 5 = reniforme.

En este estudio se definieron seis formas distintas para la esporoteca. Las seis han sido utilizadas y definidas en las distintas claves taxonómicas de mixomicetos. 0 = cilíndrica, cuando la base y el ápice de la esporoteca tienen el mismo ancho siendo la forma típica de *S. axifera* (Figura 32); 1 = globosa-subglobosa, en este caso la esporoteca tiene una forma más o menos esférica, muy común en los ejemplares de *Ph. molleum* y *Ph. pusillum* (Figura 33).

La forma 2 = obovada, se definió cuando la esporoteca presenta forma de huevo invertido, es decir, con el ápice más amplio que la base presentándose en *Leocarpus*

negligo (Figura 34); 3 = oblata, aquí se presentan formas redondeadas pero más anchas que altas, muy comunes en *Ph. viride* y *Ph. pezizoideum* (Figura 35); 4 = intravaginal-subplasmodiocárpico, esporotecas alargadas y en ocasiones unificadas, frecuentemente observadas en *Ph. dictyosporum* (Figura 36) y 5 = uniforme, aquellas esporotecas con forma de riñón, comunes en *B. melanospora* (Figura 37).

15. Depresión en el ápice de la esporoteca: 0 = ausente (Figura 38); 1 = en forma de ombligo; 2 = en forma de copa.

Algunas especies de mixomicetos utilizados en este estudio presentaron algún tipo de depresión en la parte superior de la esporoteca (ápice). De esta manera, el estado 1 quedó definido como una depresión redondeada en el centro de la esporoteca (en forma de ombligo) y se presentó en *Didymium nigripes* y *Badhamia melanospora* (Figura 39). Mientras que en *B. gigantospora* y *B. affinnis* ET-9142 la depresión abarcó casi toda la parte superior de la esporoteca (2 = en forma de copa) (Figura 40).

16. Depresión (ombligo) en la base de la esporoteca causada por la inserción del estípite: 0 = ausente (Figura 41); 1 = presente (Figura 42).

D. nigripes y *B. melanospora* presentan un ombligo en la base de la esporoteca, dicha depresión es causada por la presión que ejerce el estípite sobre la base de la esporoteca. No obstante, el estípite de *B. melanospora* no penetra en la esporoteca, sino que forma un continuo con el peridio. En cambio, en *D. nigripes* el estípite si se inserta en la esporoteca dando lugar a la columela.

17. Base de la esporoteca enrollada: 0 = ausente (Figura 43); 1 = presente.

Nannenga y Alexopoulos (1969) y Nannenga Bremekamp (1991) mencionaron que algunas especies poseen esporotecas de forma lobulada y entre ellas se encuentra *Ph. pseudoplumbeum*. No obstante, de acuerdo con el material estudiado la esporoteca en ésta y otras especies descritas como lobuladas tienen una forma oblata (Figura 44), pero tan amplia que tiende a doblarse hacia arriba dando la apariencia lobulada que se describe en las claves taxonómicas.

18. Forma de la dehiscencia: 0 = irregular; 1 = en hojuelas; 2 = en gajos; 3 = en gajos de la base hasta la mitad de la esporoteca, en hojuelas en el ápice.

La dehiscencia es el mecanismo por el cual el peridio se fragmenta liberando las esporas al ambiente. A ésta también se le ha dado valor taxonómico identificándose aquí cuatro formas: 0 = irregular, cuando la dehiscencia no presentó un patrón definido (Figura 45); 1 = en hojuelas, cuando la fragmentación sobre el peridio se presentó en forma de crestas irregulares (Figura 46); 2 = en gajos, cuando la fragmentación se presentó de la base hacia el ápice de la esporoteca en líneas radiales dando la apariencia de formar los gajos de una naranja (Figura 47).

En el estado 3 la dehiscencia comienza en forma de gajos de la base hasta la mitad de la esporoteca y de ahí al ápice se presenta en forma de hojuelas, esto podría indicar que se trata de un polimorfismo o de dos caracteres independientes. No obstante, de acuerdo con la forma en como se presenta el patrón de la dehiscencia parece ser una variante más del mismo carácter, como puede observarse en la Figura 48, razón por la cual se decidió definir como un cuarto estado y no como caracteres independientes.

19. Pseudocolumela en el centro de la esporoteca y tonalidad: 0 = ausente (Figura 49); 1 = hialina; 2 = con una tonalidad parda.

Lee (1976) definió a la pseudocolumela como una masa central calcárea, esférica, cilíndrica o irregular, no unida al estípite, pero en la mayoría de los casos conectada con el peridio por filamentos calcáreos. En *Badhamia* sp. (CL-18780) se observó una pseudocolumela con la membrana hialina recubriendo al carbonato de calcio (Figura 50), mientras que en los ejemplares de *Physarum dictyosporum* la membrana que recubre a la pseudocolumela presentó una tonalidad parda (Figura 51a, b). Para poder definir las tonalidades de color de la membrana de la pseudocolumela se utilizó HCl al 10% y NaCl al 0.9%, en todos los casos el carbonato de calcio dentro de la pseudocolumela fue de color blanco.

20. Número de capas membranosas en la esporoteca: 0 = una (Figura 52); 1 = dos.

Prácticamente en todas las descripciones de las especies incluidas en Physaraceae se menciona la presencia de una capa peridial membranosa. Cuando se menciona que el peridio es débil, la segunda capa es de naturaleza calcárea. Al hacer la revisión microscópica de los especímenes fue posible detectar la presencia de dos capas

membranosas, fuertemente adheridas entre sí en *Ph. dictyosporum* aunque dicha característica no ha sido mencionada en la descripción de esta especie (Figura 53).

De la misma forma, se pudo determinar que la capa cartilaginosa descrita en *Leocarpus fragilis* es también membranosa, lo mismo para *Badhamia crassipella* (en esta especie se ha reportado la presencia de una segunda capa membranosa) y algunos ejemplares de *B. nitens*. Esta condición se ha reportado sólo para *Ph. tropicale* y se ha observado en otras especies de este género, como *Ph. straminipes* (Martin y Alexopoulos, 1969).

21. Tonalidad de color en la primera capa peridial: 0 = ausente (Figura 54); 1 = parda.

Aunque en muchas descripciones de Physarales se mencionan tonalidades de color en el peridio, esto se debe a un efecto indirecto del color que posee el carbonato de calcio que se encuentra sobre éste. Utilizando HCl al 10% y NaCl al 0.9% pudo determinarse que la mayoría de los ejemplares poseen un peridio transparente y sólo en algunos casos como en *Physarum dictyosporum* la primera capa de peridio posee una tonalidad parda oscura a ella (Figura 55). Cuando hubo presencia de dos capas peridiales, la capa externa que se encontraba en contacto con los filamentos del capilicio fue homologada con aquellas que solo presentaban una capa peridial.

22. Tonalidad de color en la segunda capa peridial: 0 = ausente; 1 = amarillo.

Al hacer la revisión microscópica de los especímenes incluidos en el estudio se encontró en los ejemplares de *Ph. dictyosporum* una segunda capa membranosa adherida fuertemente a la primera, sin tonalidad de color o hialina (Figura 56). Asimismo, utilizando HCl al 10% y NaCl al 0.9% pudo determinarse la naturaleza de la capa más externa de peridio de *Leocarpus fragilis* que se ha indicado como cartilaginosa, lisa, brillante y gelatinosa (Nannenga-Bremekamp 1991), dando como resultado que dicha capa en realidad también membranosa y hialina (0 = ausente); lo que le da la apariencia cartilaginosa es material granular que tiene impregnado en su cara interna, es decir, entre ésta y la capa más interna que es membranosa. Por otro lado, En *B. crassipella* y en algunos ejemplares de *B. nitens* se pudo observar la presencia de una segunda capa membranosa con una tonalidad amarilla (1 = amarillo) (Figura 57).

23. Material granular entre las capas membranosas de la esporoteca: 0 = ausente; 1 = presente (Figura 58).

Ver discusión del carácter 22.

24. Tipo de la primera capa peridial: 0 = evanescente; 1 = persistente.

Ross (1973) describió el proceso de morfogénesis en el orden Stemonitales, al que pertenece *Stemonitis axifera* y describió el peridio como delgado y muy frágil, tanto que se pierde antes de que el esporangio alcance su madurez y deja sólo algunos vestigios en la base de la esporoteca (Figura 59a,b). En los demás órdenes de Myxomycetes, el peridio persiste hasta la madurez del cuerpo fructífero (Figura 60).

25. Ornamentación sobre la superficie del peridio: 0 = ausente (Figura 61); 1 = presente.

Aunque en la descripción de *Physarum dictyosporum* dada por Martin y Alexopoulos (1969) no se mencionó la presencia de un peridio ornamentado, en las muestras de dicha especie procedentes de una selva baja caducifolia se observó una ornamentación en forma de círculos de tamaño y distribución relativamente homogéneos sobre toda la superficie de la primera capa peridial (Figura 62).

26. Areolas sobre la superficie del peridio: 0 = ausentes (Figura 63); 1 = presentes.

Los ejemplares de *Didymium nigripes* presentaron zonas engrosadas de color pardo sobre la superficie del peridio, comúnmente llamadas areolas (Figura 64). Las areolas sólo se encontraron en muestras de esta especie. Otras especies de *Didymium* también presentan areolas, aunque no fueron incluidas en el estudio.

27. Forma del carbonato de calcio sobre el peridio: 0 = ausente; 1 = en forma de cristales; 2 = en forma de gránulos.

La ausencia de carbonato de calcio en todas las estructuras del esporoma es un carácter diagnóstico que define al Orden Stemonitales al cual pertenece *S. axifera*. La forma del CaCO_3 es un carácter (junto con la ausencia de carbonato de calcio en capilicio) que separa a las familias Didymiaceae y Physaraceae; así pues, el género *Didymium* posee carbonato de calcio en forma de cristales estelados en la superficie del peridio (Figura 65a, b), en tanto que en todos los géneros de la familia Physaraceae la forma del carbonato de calcio es de tipo granular (Figura 66a, b).

22. Presencia del carbonato de calcio en las capas del peridio: 0 = intermedia; 1 = ausente.

El carbonato de calcio depositado en las capas peridiales puede encontrarse en medio de ellas como en el caso de *Leocarpus fragilis* y en algunos ejemplares de *Badhamia nitens* (Figura 67), o bien, sobre ellas como en *Ph. dictyosporum* y la mayoría de los ejemplares incluidos en el estudio (Figura 68).

23. Tonalidad de color del carbonato de calcio sobre el peridio: 0 = blanco, 1 = amarillo-naranja

Para este carácter se definieron dos estados utilizando la carta de colores Metheun (Gamerop y Wanscher 1984), 0 = blanco (Figura 69) y 1 = tonalidades que fueron desde el amarillo hasta el naranja (Figura 70). No fue posible separar estos dos tonos en diferentes estados, debido a que los ejemplares con esta cualidad mostraban un continuo entre un tono y otro.

24. Forma de agregación del carbonato de calcio sobre el peridio: 0 = finamente disperso; 1 = en forma de una capa continua; 2 = en forma de crestas unidas entre sí integrando un retículo; 3 = en forma de escamas.

Los granúlos de carbonato de calcio depositados sobre la superficie del peridio pueden presentar diferentes formas de agregación. Con base en la observación de los diferentes ejemplares incluidos en el estudio se pudieron identificar cuatro formas distintas. En algunos casos la agregación es muy cercana, continua y compacta sobre toda la superficie del peridio dando lugar a una capa calcárea (estado 1) (Figura 72). En otros, los granúlos se presentan en forma de crestas unidas entre sí formando un retículo sobre la superficie peridial (estado 2) (Figura 73). La agregación del carbonato de calcio también se presenta en forma de pequeñas escamas o costras circulares sobre todo el peridio (estado 3) (Figura 74). En ocasiones el carbonato de calcio sólo se encuentra disperso sobre el peridio sin formar una agregación definida (estado 0) (Figura 71).

25. Adhesión del carbonato de calcio al peridio: 0 = fuerte; 1 = débil.

En especies como *Physarum dictyosporum* el CaCO_3 encontrado sobre la superficie del peridio formando una capa continua es fácilmente desprendible incluso al contacto, dejando al peridio desnudo (Figura 76). Por el contrario, en especies como *Badhamia nitens* o *Ph. pusillum* el CaCO_3 no se desprende del peridio aunque se trate de remover

... (Figura 75) y para lograrlo se tiene que recurrir a la aplicación de agentes...
... (Figura 75)

Capilios. Estructuras estériles, de forma filamentosa, flexibles o rígidas, higroscópicas... localizadas en el interior de la esporoteca formando una maraña o red con... múltiples que contribuyen a la dispersión de las esporas. En la familia... estas estructuras poseen depósitos calcáreos o se encuentran totalmente... Aunque en las claves taxonómicas se indican diferentes colores para el... utilizando NaCl al 0.9% y HCl al 10%, por separado, se determinó que el... está dado por un efecto indirecto del color del CaCO₃ presente en el... En la mayoría de los casos los filamentos del capilicio son... con excepción de *Stemonitis axifera*, *Didymium nigripes* y *Physarum... en donde hay tonalidades pardas.*

22. Tipo de ramificación del capilicio: 0 = reticulado; 1 = dicotómico; 2 = dicotómico de la base a la mitad, reticulado de la mitad hacia el ápice.

La forma en como se ramifican los filamentos del capilicio en los ejemplares incluidos... no mostró ser la misma para todos. Utilizando el glosario botánico... (Moreno 1984) se definieron tres estados. Por un lado, en el estado 0 se definió... a aquel tipo de ramificación semejante a una redcilla (Figura 77a, b). Por el otro, el estado 1 se definió como dicotómico y corresponde con un patrón de... donde los filamentos se dividen sucesivamente en dos desde la base... de la esporoteca (Figura 78).

Finalmente, en el estado 2 los filamentos se ramifican con un patrón dicotómico de la... hasta la mitad de la esporoteca y a partir de ahí y hasta el ápice la ramificación... un patrón reticulado. Esto podría indicar que se trata de un polimorfismo o de... independientes. No obstante, de acuerdo con la forma en como se... la ramificación del capilicio parece ser simplemente una variación más del... como se puede observar en la Figura 79, razón por la cual se decidió... un tercer estado y no como caracteres independientes.

22. **Capilios del capilicio interconectados entre sí formando una red externa: 0 = ausentes; 1 = presentes.**

Carter y Nannengopoulos (1969) distinguieron al género *Stemonitis* por la presencia de una red superficial desarrollada sólo debajo del peridio e independiente del capilicio que se desarrolla de la columela (Figura 80a, b). De acuerdo con estos autores, las puntas de los filamentos del capilicio se fusionan con la red. Este carácter es exclusivo del género *Stemonitis* y no se presenta en los demás órdenes de mixomicetos.

23. **Nódulos no calcáreos en el capilicio: 0 = ausentes (Figura 81); 1 = presentes.**

Los nódulos son descritos aquí como abultamientos frecuentemente encontrados en los filamentos del capilicio (Figura 82). Welden (1955) mencionó que los nódulos en *D. rosea* son formados por pequeñas vacuolas que se anastomosan con las invaginaciones del peridio y columela en el momento de la formación del capilicio y propuso que este mismo fenómeno puede compartirse entre las especies del género.

24. **Tonalidad de color en los filamentos del capilicio: 0 = ausente; 1 = con tonos amarillos, pardo-rojizo o violáceo.**

La mayoría de los ejemplares presentan un capilicio transparente o hialino (0= ausente) (Figura 83) y solamente los filamentos de los ejemplares de *Stemonitis axifera*, *Stemonitis nigripes* y *Physarum dictyosporum* mostraron tonalidades que fueron de amarillo a pardo rojizo quedando todos incluidos en el mismo estado (estado 1) (Figura 84), ya que los tonos de color son continuos dificultando una delimitación del estado de color con mayor detalle.

25. **Carbonato de calcio en el interior de los filamentos del capilicio: 0 = ausente (Figura 85); 1 = presente en forma de nodos o en filamentos parcial o completamente calcificados (Figura 86a, b).**

La distinción y diferenciación entre los géneros *Badhamia* y *Physarum* está dada por el grado de calcificación en el capilicio (Rostafinski 1874 citado por Carter y Nannengopoulos 1972). No obstante, en los ejemplares examinados en este estudio se encontró gran dificultad para diferenciar y definir estados discretos con esta propiedad, ya que, por un lado, los nodos adquieren formas muy diversas y con frecuencia se encuentran en el mismo especímenes debido al gradiente que se observa desde un capilicio hialinoide a uno badhamioide, siendo muy difícil su separación.

Este ya había sido mencionado por otros autores como Martin y Alexopoulos (1969), Carter y Namwanga-Bremekamp (1972), Farr (1976), Whitney (1978) y Whitney y Walker (1982). Por otro lado, el capilicio completamente calcificado resulta muy difícil de observar, ya que es muy complicado encontrar una esporoteca libre de esporas.

27. Tonalidad de color del carbonato de calcio dentro de los filamentos del capilicio: 0 = blanco; 1 = amarillo-naranja.

Para este carácter se definieron dos estados, 0 = blanco (Figura 87) y tonalidades que van desde el amarillo hasta el naranja (estado 1) (Figura 88). No fue posible separar estos dos tonos en diferentes estados, debido a que los ejemplares con esta cualidad muestran un continuo entre un tono y otro.

Esporas. Son las estructuras producidas para la reproducción y dispersión de los mixomicetos. En la mayoría de las especies descritas su forma es esférica o globosa y están individualizadas; presentan coloraciones variadas, desde casi hialinas, amarillas, rojas, hasta casi negras, pueden ser lisas u ornamentadas. Se les ha asignado un valor taxonómico alto para la separación de especies y variedades, las que se han definido con base en los tamaños y ornamentación de su superficie. En un trabajo de relaciones filogenéticas en mixomicetos se discutió que su coloración es un carácter importante para la separación de órdenes (Fiore-Donno y cols. 2005). La presencia de esporas ornamentadas se ha reportado para Liceales, Trichiales y Physarales, siendo esta condición más común en este último orden.

28. Adhesión de las esporas en grupo: 0 = ausente; 1 = débilmente agrupadas; 2 = fuertemente agrupadas; 3 = fuertemente agrupadas sólo por un costado de la pared.

Clasificadas en las observaciones directas e indirectas de los especímenes se determinaron cuatro estados: 0 = ausente (libres) (Figura 89), 1 = débilmente agrupadas (Figura 90), 2 = fuertemente agrupadas (Figura 91a, b) y 3 = fuertemente agrupadas sólo por un costado de la pared. El estado ausente o libres se definió cuando a las esporas no se observaron unidas entre sí, es decir, se encontraban de manera individualizada. El estado débilmente agrupadas se definió para aquellos grupos de esporas donde la adhesión es muy débil, generalmente son pocas las esporas unidas y se observa una gran

con la forma obovada (estado 1) se delimitó para esporas con forma de huevo, es decir, con el ápice más amplio que la base (Figura 95).

43. Tipo de ornamentación de las esporas: 0 = verrugas; 1 = espinas; 2 = crestas formando un retículo.

Este carácter se definió con base en observaciones a 100X con contraste de interferencia de Nomarski. La diferencia entre verrugas y espinas está marcada por la forma, talla y tipo de las proyecciones. Se denominó como verrugas a las proyecciones cortas, de forma más o menos cilíndrica o globular y con ápice redondeado u obtuso (Figura 96). Las espinas son proyecciones largas, cónicas y de ápice agudo (Figura 97). Las crestas son proyecciones en forma de bandas o listones, altas y cuyo arreglo forma patrones reticulados sobre la espora (Figura 98).

44. Arreglo de la ornamentación sobre la superficie esporal: 0= sin arreglo definido; 1=formando grupos compactos; 2= formando hileras.

Las proyecciones de las esporas pueden presentar diferentes arreglos sobre la superficie esporal. En la mayoría de los casos no se observó un arreglo definido (estado 0) (Figura 99), no obstante, en *Didymium nigripes*, *Physarum melleum*, *Ph. polycephalum*, *Ph. rousaeum*, *Ph. viride*, *Ph. pusillum*, así como en algunos ejemplares de *B. panicea* y *B. violaceospora*, dichas ornamentaciones además de estar distribuidas de manera regular sobre toda la superficie esporal, llegan a formar agregados pequeños (estado 1) (Figura 100). En otros casos, las proyecciones además de encontrarse dispersas sobre la superficie esporal se observan formando hileras sobre ésta, como es el caso de *B. dubia* (estado 2) (Figura 101).

45. Distribución de la ornamentación sobre la espora: 0 = completa; 1 = incompleta.

Las esporas que se encuentran en grupos muestran un efecto indirecto en cuanto a la distribución de la ornamentación sobre la superficie esporal dependiendo del grado de cohesión del conjunto. Por un lado, donde la cohesión es muy fuerte la ornamentación sólo se encuentra en el ápice de las esporas como en la mayoría de los ejemplares de *B. panicea* (*Didymium* sp. ET-5871 (Figura 103). Por el otro, donde la cohesión es débil o casi nula sólo por la unión de las proyecciones de las esporas adyacentes, la ornamentación se presenta casi o completamente sobre la superficie esporal, aunque un

no regular en cuanto al tamaño de las proyecciones como en *B. utricularis* o *B. melanospora*. Las esporas libres siempre tienen la ornamentación distribuida sobre toda la pared (Figura 102).

4. Pliegues en la superficie esporal: 0 = ausentes (Figura 104); 1 = presentes.

En los especímenes maduros de *B. melanospora* las esporas tienen una apariencia reticulada o reticulada descrita en las descripciones taxonómicas (Figura 105). De acuerdo con fotomicrografías de microscopía electrónica de transmisión hechas por Vassiliou y Alexopoulos (1971) se muestra que dicha reticulación es producto de un engrosamiento de la pared esporal y no de proyecciones a manera de listones o bandas reticuladas sobre ésta, como sucede en otras especies, por ejemplo *Ph. dictyosporum*. Este estudio concuerda con nuestras observaciones del material de dicha especie, por lo que se definió como un carácter independiente del tipo de ornamentación de las esporas.

4. Dehiscencia predefinida en la pared esporal: 0 = ausente (Figura 106); 1 = en forma de hemisferio; 2 = en forma de una línea completa o incompleta.

En algunas especies de mixomicetos las esporas poseen una zona adelgazada en su pared conocida como dehiscencia, que es la zona por donde el protoplasma de la espora emerge. Esta dehiscencia presenta diferentes formas, en este estudio se observaron 2 formas: estado 1 = forma de gajo o hemisferio, ya que dicho adelgazamiento se observa en un extremo de la espora (Figura 107). En tanto que en el estado 2 = en forma de línea completa o incompleta, la dehiscencia se observa en la parte media de la espora, en algunas ocasiones abarcando todo su diámetro, mientras que en otros sólo la mitad o tres cuartos de éste (Figuras 108a, b).

Si bien la diferencia entre una línea de dehiscencia completa y una incompleta ha sido una característica que se ha usado para separar especies, por ejemplo *Badhamia affinis* y *B. goniospora* (Nannenga-Bremekamp 1966), en los ejemplares revisados en este estudio se observaron líneas que iban desde la mitad hasta casi completas o completas no importar la especie, ya fuera *B. affinis*, *B. goniospora* o *B. gigantespora*. Por este motivo, el estado 2 se definió con todas aquellas especies que presentaron líneas de dehiscencia completas o incompletas en sus esporas.

Caracteres excluidos. Algunas de las características mencionadas en las descripciones de diversas especies de Myxomycetes no se incluyeron dentro de la lista de caracteres. Las razones para ello fueron que en algunos casos dichos atributos se encontraron en todos los ejemplares revisados sin mostrar variación inter específica, mientras que en otros fueron poco claros o ambiguos y, finalmente se consideró que estos se encontraban mal definidos. A continuación se presentan aquellos caracteres que en base al material revisado fueron excluidos de los análisis debido a lo antes mencionado.

Color de las esporas

Wang, Zhang y cols. (2005) secuenciaron la subunidad corta del RNA ribosomal y del locus de elongación 1- α de once especies de Myxomycetes de 5 órdenes. Los análisis mostraron la división de los Myxomycetes en tres grupos distintos. La característica morfológica ligada a estos grupos fue el color de las esporas. Uno de los grupos estuvo formado por los órdenes Physariales+Stemonitales, ambos con esporas oscuras.

Aunque a niveles taxonómicos superiores el color de las esporas es útil para definir grupos, esto no sucede a niveles inferiores como son familias o géneros, ya que todas las especies ubicadas en estos dos órdenes los presentan, aunque si bien es cierto que existen diferentes tonalidades que van desde el pardo violáceo, púrpúreo, vináceo, etc., resulta sumamente complicado definir estados discretos en este carácter. Además, la intensidad de color varía entre ejemplares de la misma especie en cuanto a su intensidad por lo que la definición de estados resultó muy complicada.

Iridiscencia

La iridiscencia es considerada en muchas de las descripciones de mixomicetos con un alto grado de importancia dependiendo de la especie. No obstante, en este estudio se observó iridiscencia en prácticamente todos los ejemplares estudiados en mayor o menor grado. Aunado a esto, se detectó que dicho rasgo tiende a desvanecerse con el transcurso del tiempo, ya que en algunas muestras inmaduras se observaron fuertes iridiscencias, mientras que en ejemplares de herbario la iridiscencia se notaba poco intensa, dando la impresión de perderse con el tiempo.

Número de esporas por grupo

En las descripciones de las especies de *Badhamia* que presentan esporas agrupadas usualmente se menciona el número de esporas con relativa importancia. No obstante, en las observaciones hechas a nuestros ejemplares se pudo determinar que el número de esporas por grupo puede ser muy heterogéneo, aún en la misma muestra, con grupos tan pequeños que resulta imposible contarlas. Solamente se pueden contar las esporas por grupo en aquellos especímenes que muestran agrupaciones de 30 esporas o menos.

Torsión del estípite

Este carácter se ha mencionado con cierta regularidad para algunas especies como *B. rotundipora* (Chin-Fai 1990) y *Physarum viride* (Alexopoulos 1969). Sin embargo, en los ejemplares estudiados de estas y otras de las especies incluidas en el estudio se pudo observar una gran variación en cuanto a la torsión del estípite, ya que en la misma colonia de esporangios se presentaban estípites rectos, poco, medianamente y completamente torcidos por lo que los estados propuestos eran poco claros o ambiguos. Después de varios intentos por lograr delimitar adecuadamente el carácter, al final fue rechazado.

Capilicio duplex

Nannenga y Alexopoulos (1969) describieron al capilicio de *Leocarpus fragilis* como duplex, es decir, con una parte del capilicio formada por placas calcáreas y a la otra parte como no calcárea, mencionándolos como dos sistemas distintos y siendo una de las características distintivas del género. Por el contrario, Nannenga-Bremekamp (1991) describió al capilicio de dicha especie como badhamioide, es decir, un capilicio con filamentos casi completamente llenos de calcio, pero constituyendo un solo sistema capilicial.

Al revisar las muestras de *L. fragilis*, consideramos como más certera la definición dada por Nannenga-Bremekamp (1991) en el sentido de que es sólo un sistema capilicial, en donde los filamentos centrales están llenos de calcio mientras en la periferia se encuentran ausentes de éste.

Punto basal en la esporoteca

El punto basal se ha definido como una expansión del ápice del estípote en forma de punto en el que se inserta o a partir del cual se desarrolla el peridio. Este carácter se ha mencionado para *Physarum pusillum* y fue precisamente en los distintos ejemplares de esta especie donde pudo observarse que en algunos de ellos se encontraba bien delimitado, mientras que en otros era muy difuso, por lo cual parece un carácter poco claro o ambiguo.

Apertura de malla del capilicio

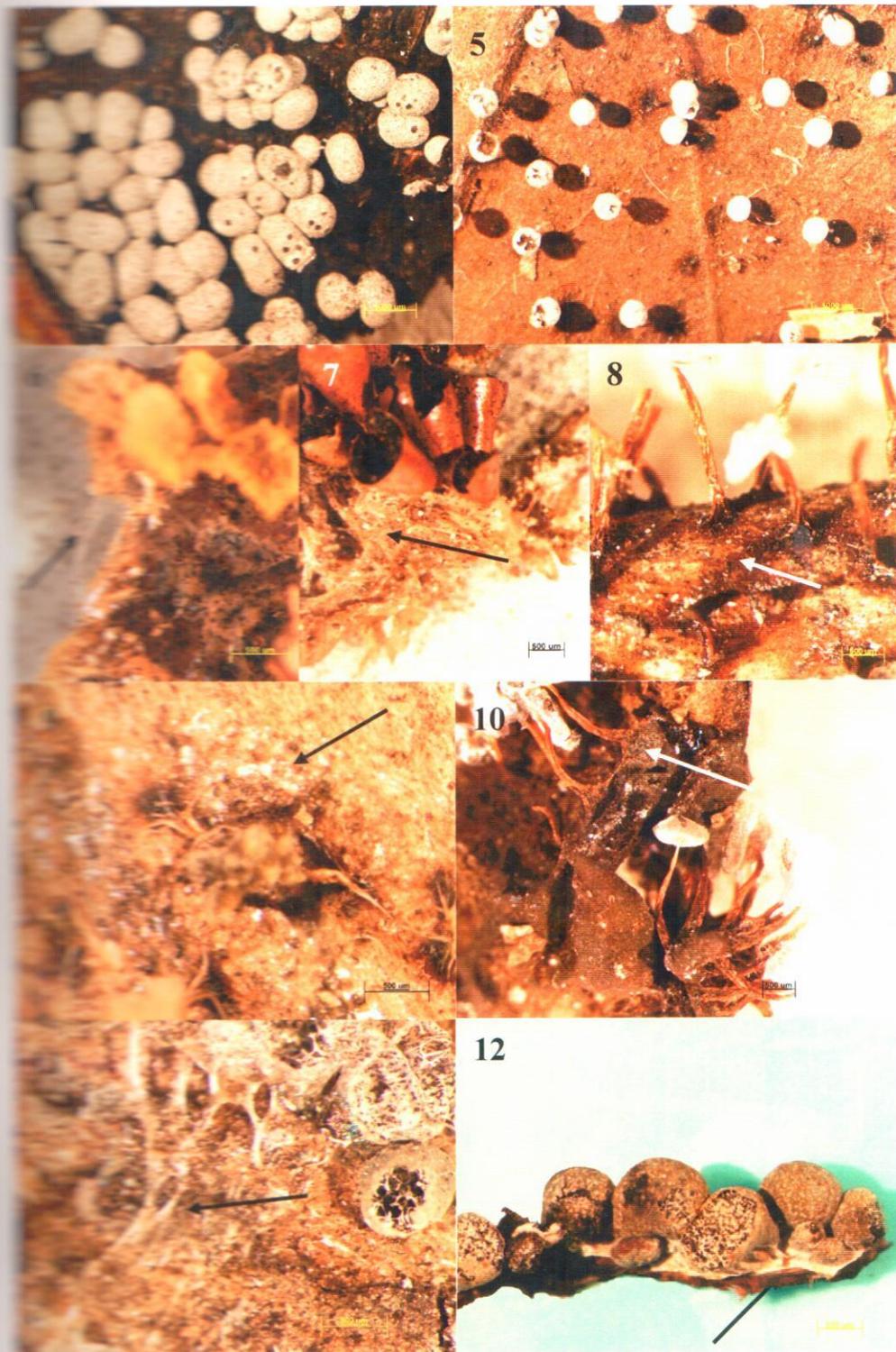
La apertura de la malla del capilicio o retículo es mencionada en algunas de las especies de *Physarum* como parte de su descripción. Si bien los retículos presentan una apertura de malla muy heterogéneos, si se observan diferencias en algunas especies; por esta razón al principio del desarrollo de este trabajo se tomaron medidas de la apertura de malla, pero más tarde se decidió no usarlas debido a que en la mayoría de los casos resultó muy difícil realizar la medición, pues los filamentos del capilicio tienden a romperse, rasgarse o se encontraban dañados al momento de realizar preparaciones para microscopio de Nomarski, por lo que solamente se pudieron tomar medidas en un porcentaje muy bajo de las muestras.

Peridio ruguloso

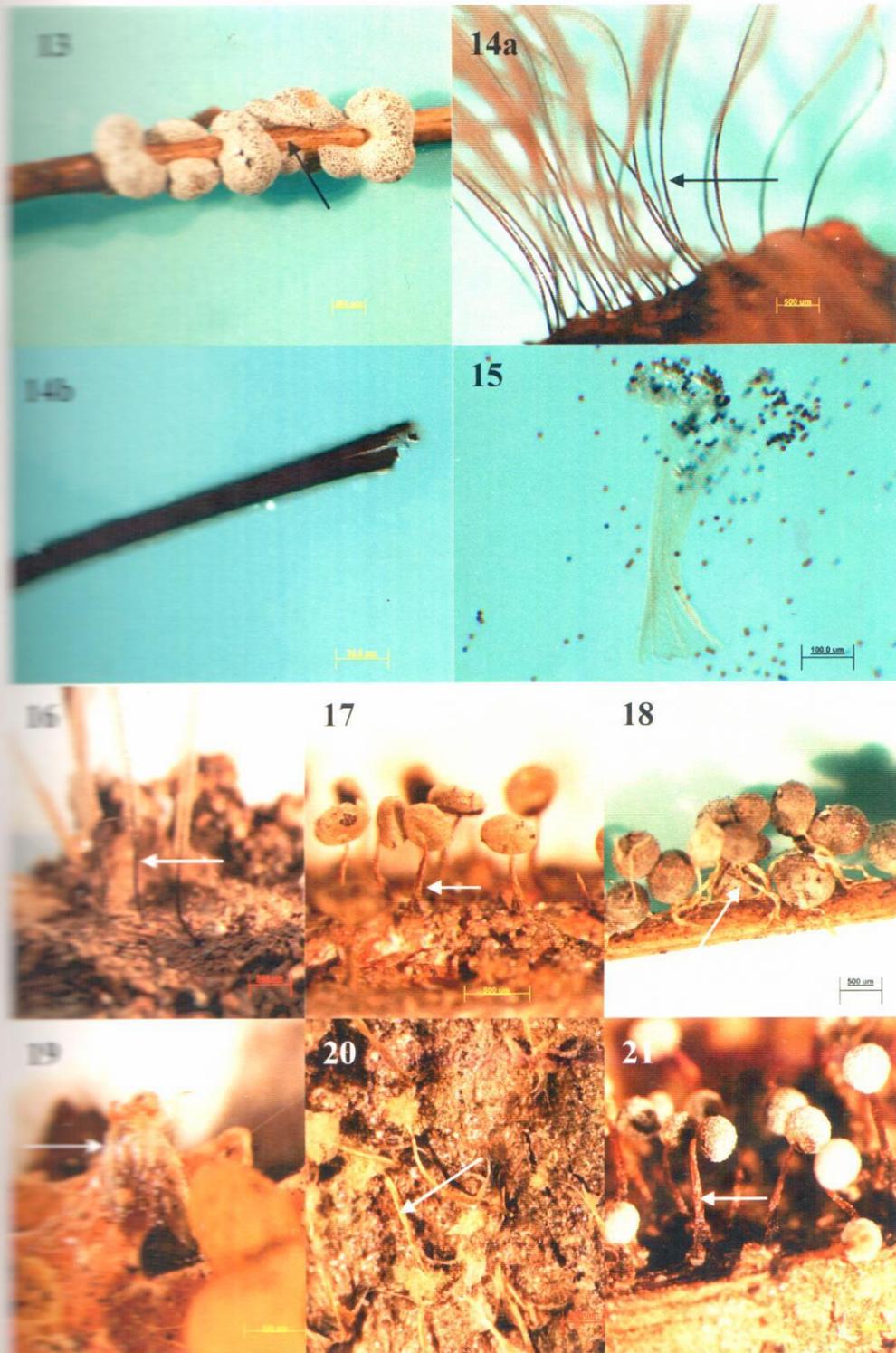
El peridio ruguloso se ha definido como aquel en que se presentan arrugas o pliegues sobre su superficie, no obstante, dicha definición resulta muy ambigua, ya que esta apariencia puede deberse en algunos casos a la forma de agregación del carbonato sobre el peridio, mientras que en otros, se debía a inmadurez por parte de los esporomas, razón por la cual dicho carácter fue descartado.

Expansiones membranosas en el capilicio

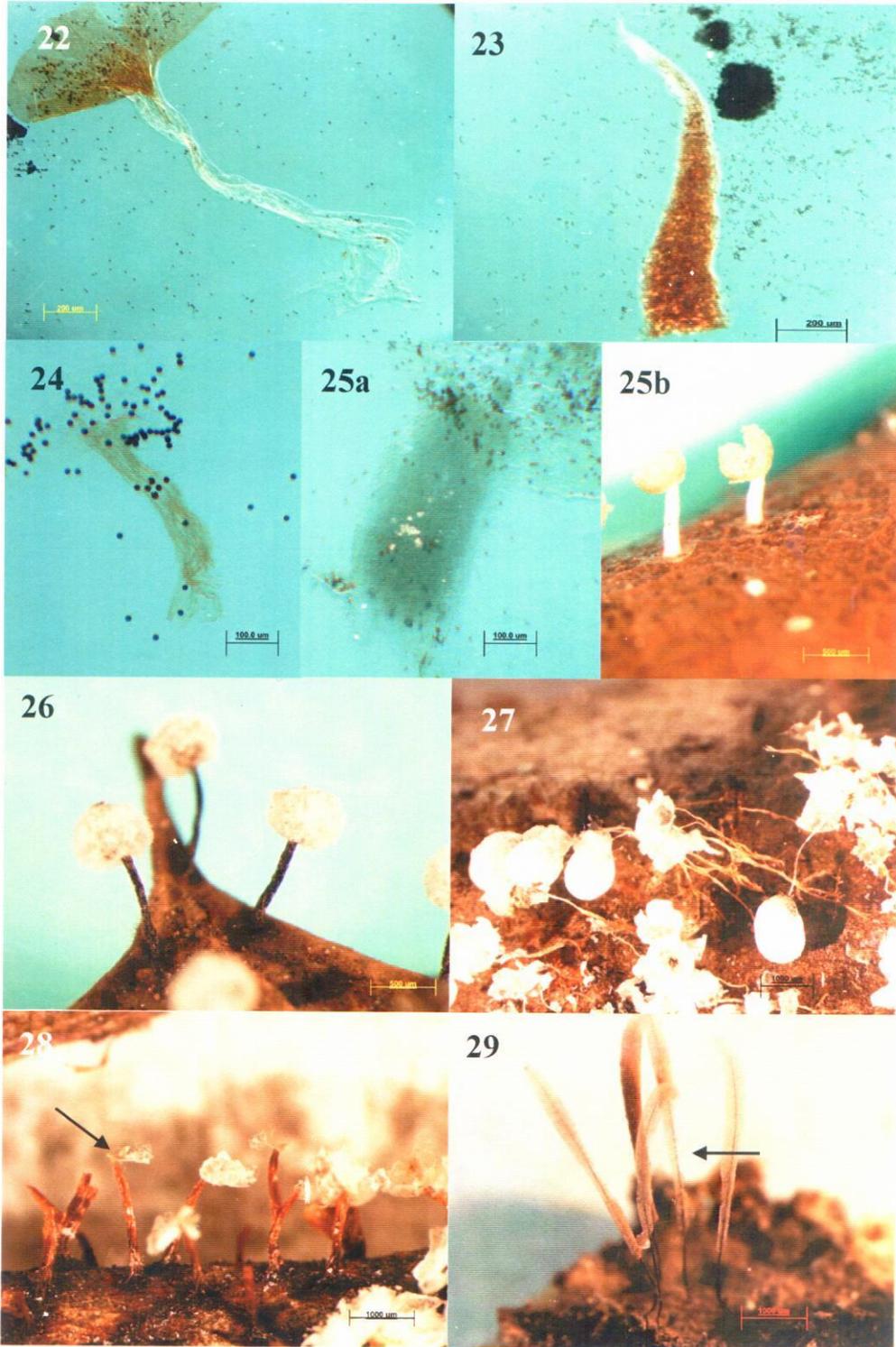
Este carácter se menciona para algunas especies, aunque no se le da mucha importancia. Las expansiones generalmente se presentan en el punto de bifurcación de dos filamentos. No obstante, resultó muy complicado decidir en que momento se tiene una expansión membranosa, además, el grosor de los filamentos y por ende algunas expansiones son producto de la cantidad de carbonato de calcio que se encuentra en su interior. Por este motivo, este carácter no se tomó en cuenta en los análisis.



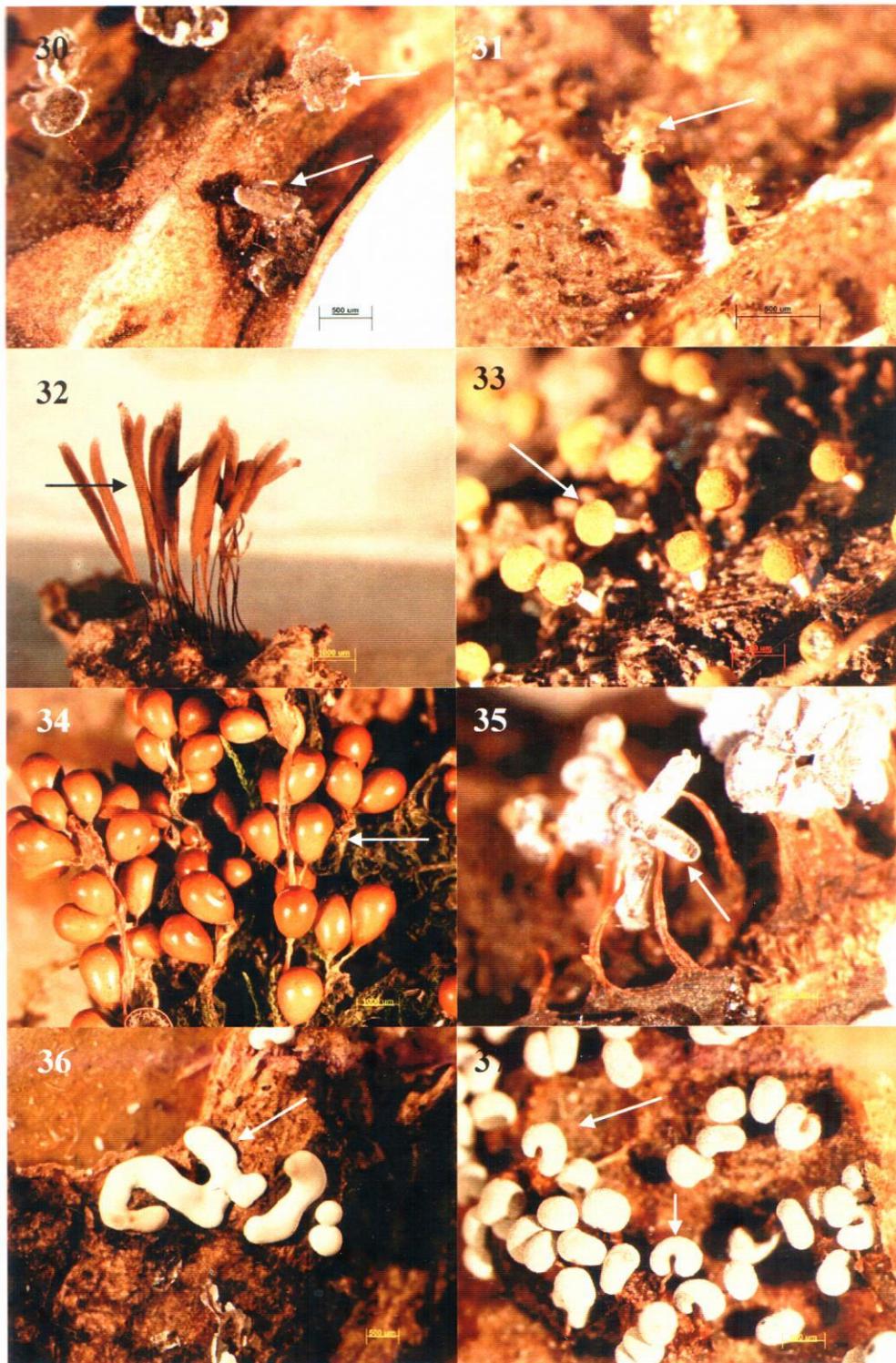
Figuras 4-12. 4. Esporangios agrupados (*B. panicea* TLXM-Hooff 4066). 5. Esporangios dispersos (*B. panicea* TLXM-VR 709). 6. Hipotalo transparente o hialino (*B. nitens* Meyer 27298). 7. Hipotalo con tonalidad amarilla (*L. fragilis* Meyer 6099). 8. Hipotalo con tonalidad pardo rojiza (*B. sporensis* XAL-FT 2000). 9. Hipotalo con ausencia de material residual (*Ph. polycephalum* XAL-66-229). 10. Hipotalo con material residual en el interior (*Ph. pezizoideum* Meyer 18115). 11. Hipotalo con ausencia de CaCO_3 (*B. capsulifera* BPI 743298). 12. CaCO_3 en el interior del hipotalo (*B. panicea* BPI 743795).



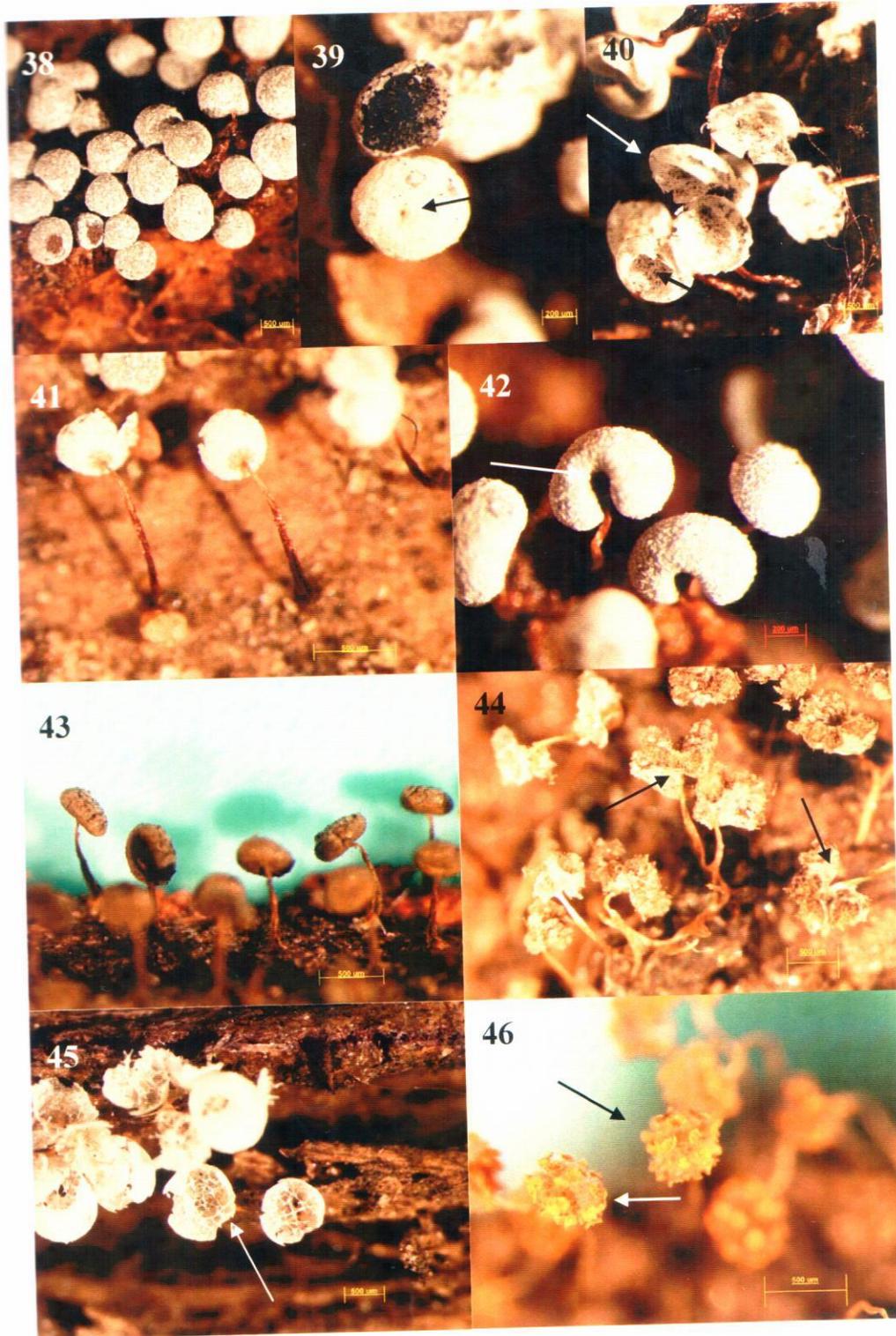
Figuras 13-21. 13. Ausencia de estípite (*B. panicea* Meyer 23767). 14a, b. Estípite fibroso (*S. axifera* TLXM-426 en estéreo microscopio y microscopio con contraste de interferencia de Nomarski). 15. Estípite membranoso (*B. melanospora* TLXM-HC 2071). 16. Estípite de forma cilíndrica (*S. axifera* TLXM-426). 17. Estípite cónico (*Ph. viride* XAL-AL 5). 18. Estípite aplanado (*B. utricularis* TLXM-HC 2218). 19. Estípite sin tonalidad de color (*B. nitens* Meyer 27298). 20. Estípite con tonalidad oscura (*Ph. pusillum* XAL-UA 11). 21. Estípite con tonalidad rojiza (*Ph. pusillum* TLXM 125).



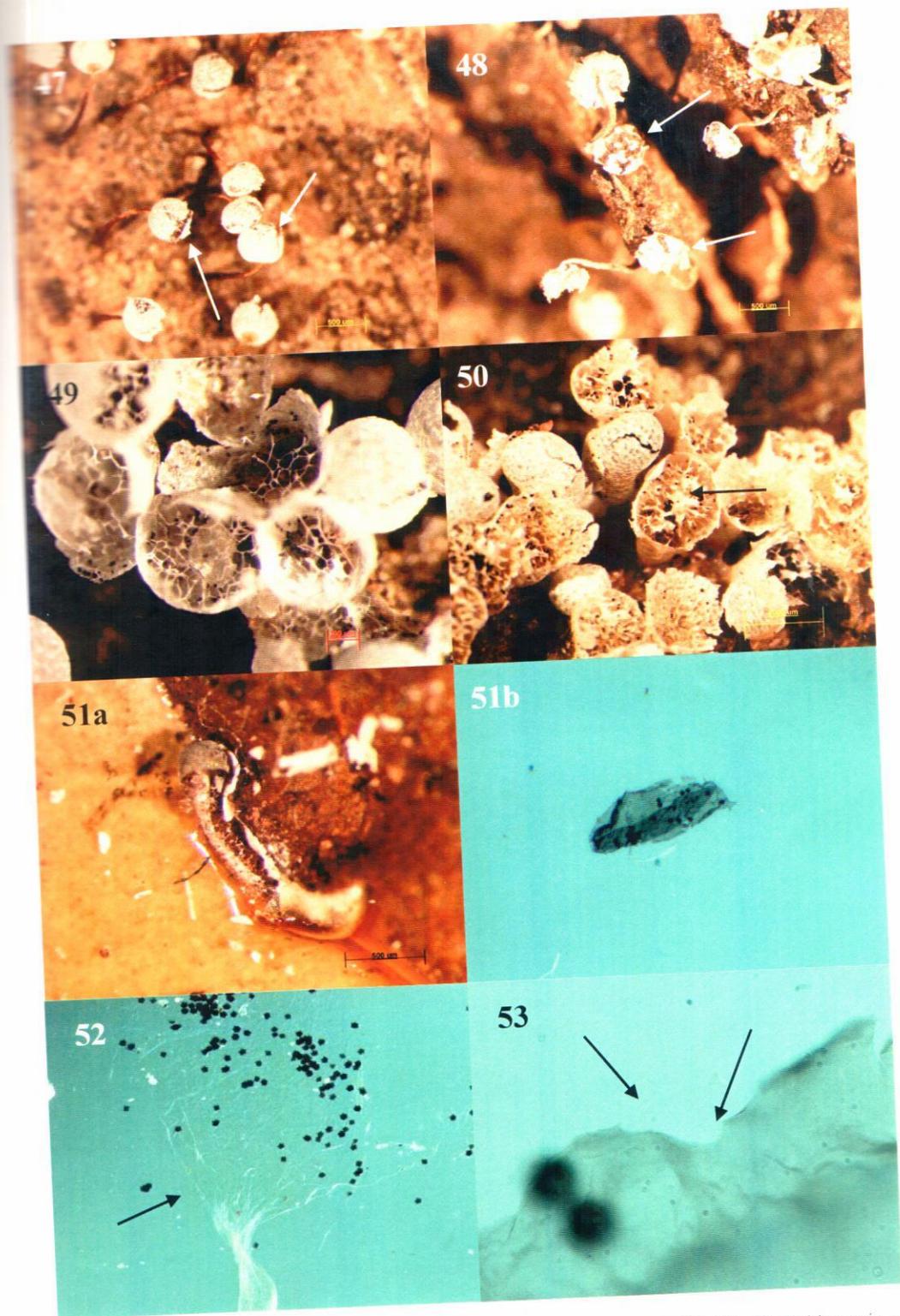
Figuras 22-29. 22. Estípite con ausencia de material residual (*L. fragilis* TLXM-VR 502). 23. Estípite lleno de material residual (*Ph. viride* TLXM 194). 24. Estípite con ausencia de CaCO_3 en su interior (*B. melanospora* TLXM-ET9344). 25a, b. Estípite con CaCO_3 de tonalidad blanca en el interior (*Ph. melleum* UTMC 1571, con contraste de interferencia de Nomarski y estéreo microscopio). 26. Estípites no fusionados (*D. nigripes* TLXM-VR 128). 27. Estípites fusionados (*B. utricularis* Meyer 29767). 28. Estípite sin columela (*B. gigantospora* XAL-FT 2000). 29. Columela de forma cilíndrica (*S. axifera* TLXM 4276).



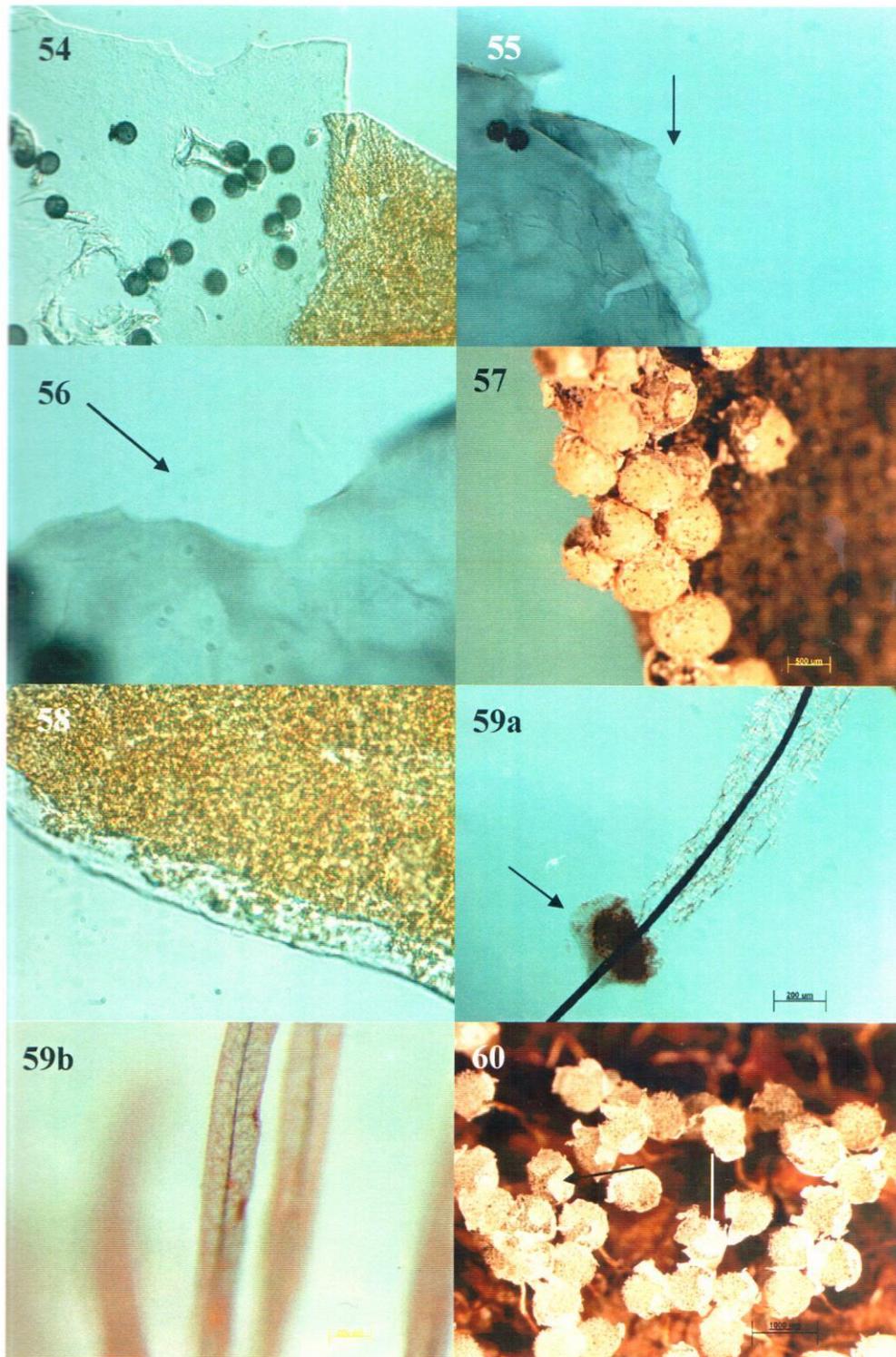
Figuras 30-37. 30. Columela de forma globosa-subglobosa (*D. nigripes* TLXM-VR 709). 31. Columela de forma cónica (*Ph. melleum* TLXM-VR 179). 32. Esporoteca de forma cilíndrica (*S. axifera* TLXM 4378). 33. Esporoteca de forma globosa-subglobosa (*Ph. melleum* TLXM-VR 179). 34. Esporoteca de forma obovada (*L. fragilis* TLXM-VR 588). 35. Esporoteca de forma oblata (*Ph. pezizoideum* Meyer 18115). 36. Esporoteca de forma plasmodiocárpica-subplasmodiocárpica (*Ph. dictyosporum* TLXM 4126). 37. Esporoteca de forma reniforme (*B. melanospora* TLXM-ET 9344).



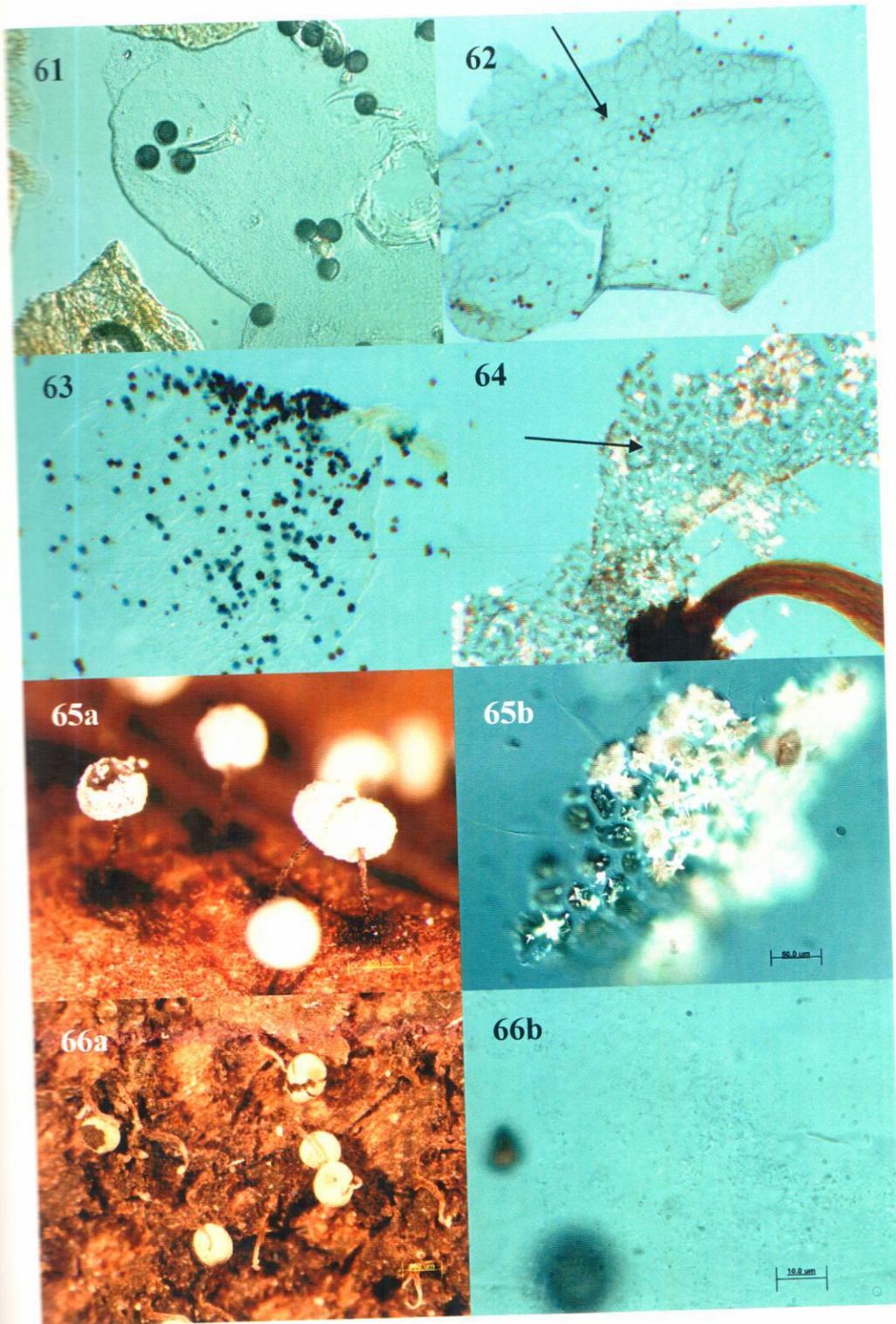
Figuras 38-46. 38. Esporotecas sin depresión en el ápice (*B. panicea* TLXM-Hooff 4066). 39. Esporoteca con depresión en forma de ombligo (*B. melanospora* BPI 737901). 40. Esporoteca con depresión en forma de copa (*B. gigantospora* XAL-FT 2000). 41. Ausencia de ombligo en la base de la esporoteca (*Ph. pusillum* TLXM-JCD 12). 42. Presencia de ombligo en la base de la esporoteca (*B. melanospora* TLXM-ET 9344). 43. Base de la esporoteca sin enrollar (*Ph. viride* XAL-AL 5). 44. Base de la esporoteca enrollada (*Ph. polycephalum* XAL-AS 230). 45. Dehiscencia irregular (*B. capsulifera* Meyer 11368). 46. Dehiscencia en forma de hojuelas (*Ph. viride* TLXM 2209).



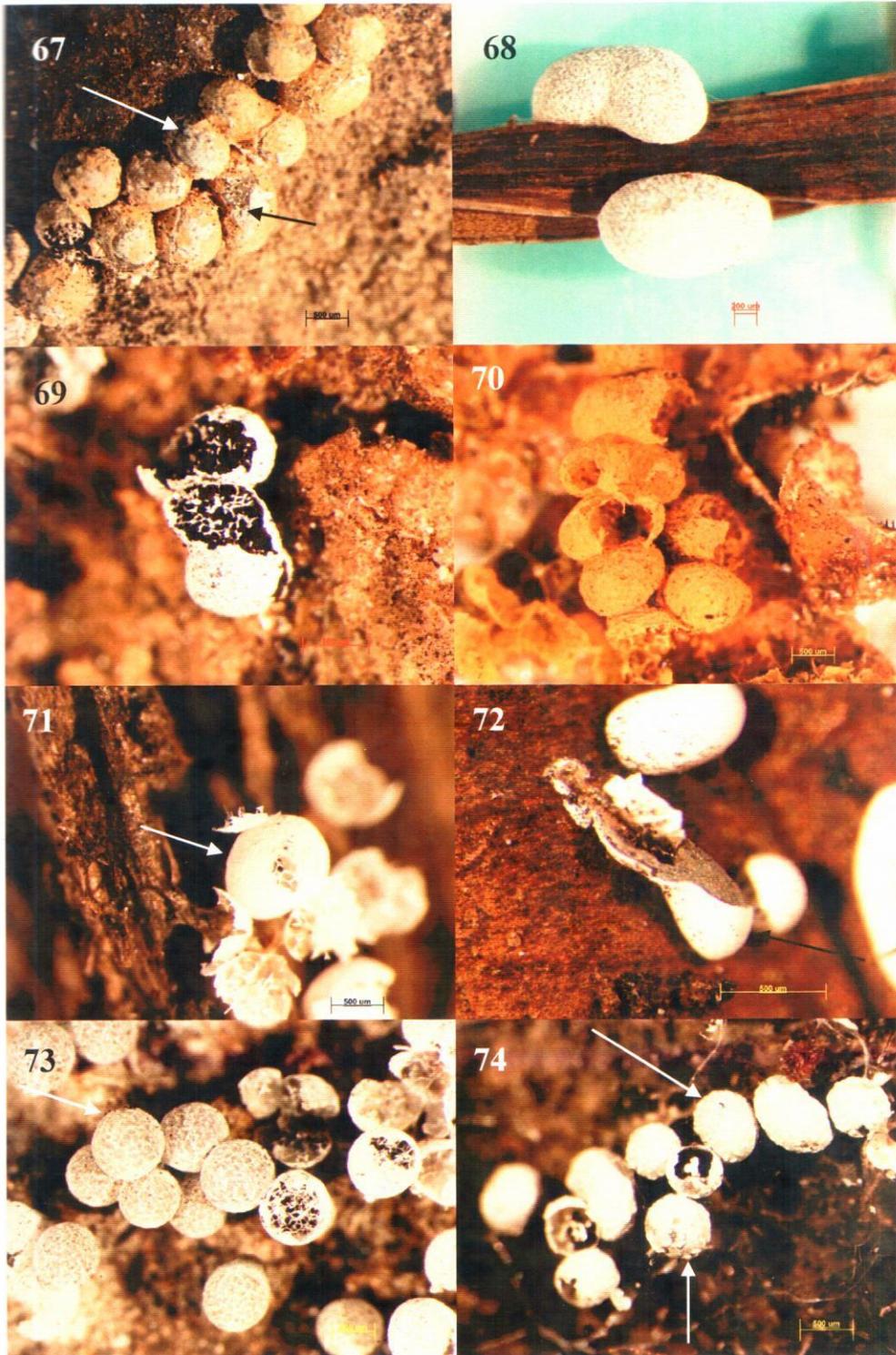
Figuras 47-53. 47. Dehiscencia en forma de gajos (*Ph. pusillum* TLXM-JCD 12). 48. Dehiscencia en forma de gajos de la base hasta la mitad de la esporoteca, en hojuelas de la mitad hacia el ápice (*Ph. viride* TLXM 137). 49. Ausencia de pseudocolumela en el centro de la esporoteca (*B. dubia* TLXM-JCD 30). 50. Pseudocolumela en el centro de la esporoteca hialina (*Badhamia* sp. TLXM-CL 18780). 51a, b. Pseudocolumela con una tonalidad parda (*Ph. dictyosporum* TLXM 4311 en estéreo microscopio y con contraste de interferencia de Nomarski). 52. Esporoteca con una capa membranosa (*B. uricularis* TLXM-VR 735). 53. Esporoteca con dos capas membranosas (*Ph. dictyosporum* TLXM 4311).



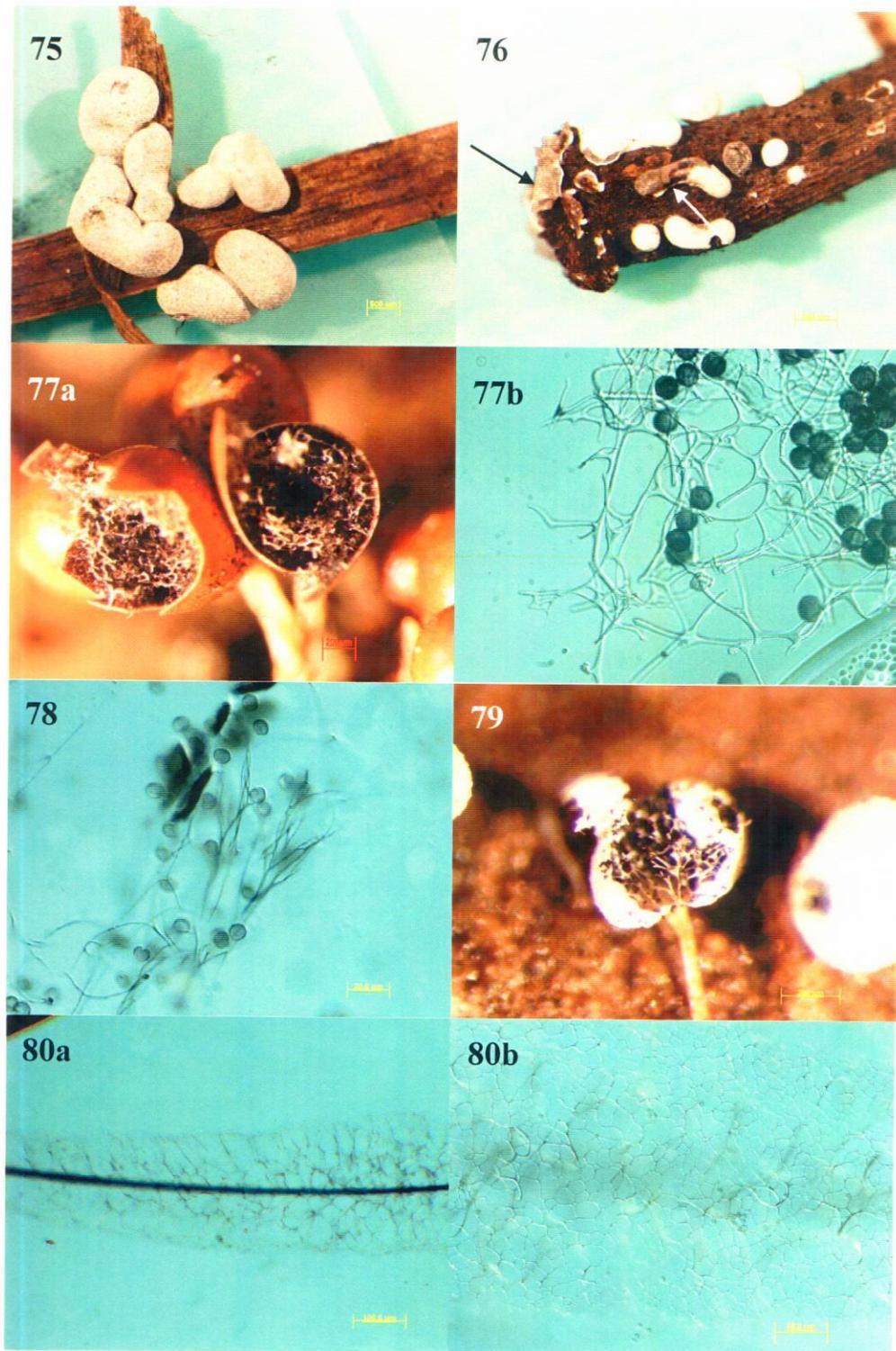
Figuras 54-60. 54. Ausencia de color en la primera capa peridial (*L. fragilis* TLXM 2034). 55. Tonalidad parda en la primera capa peridial (*Ph. dictyosporum* TLXM 4311). 56. Ausencia de color en la segunda capa peridial (*Ph. dictyosporum* TLXM 4311). 57. Tonalidad amarilla en la segunda capa peridial (*Badhamia* sp. TLXM-ET 5871). 58. Presencia de material granular entre las capas membranosas de la esporoteca (*L. fragilis* TLXM 2034). 59a, b. Primera capa peridial evanescente (*S. axifera* TLXM 2079 con contraste de interferencia de Nomarski y estéreo microscopio). 60. Primera capa peridial persistente (*B. utricularis* TLXM-VR 735).



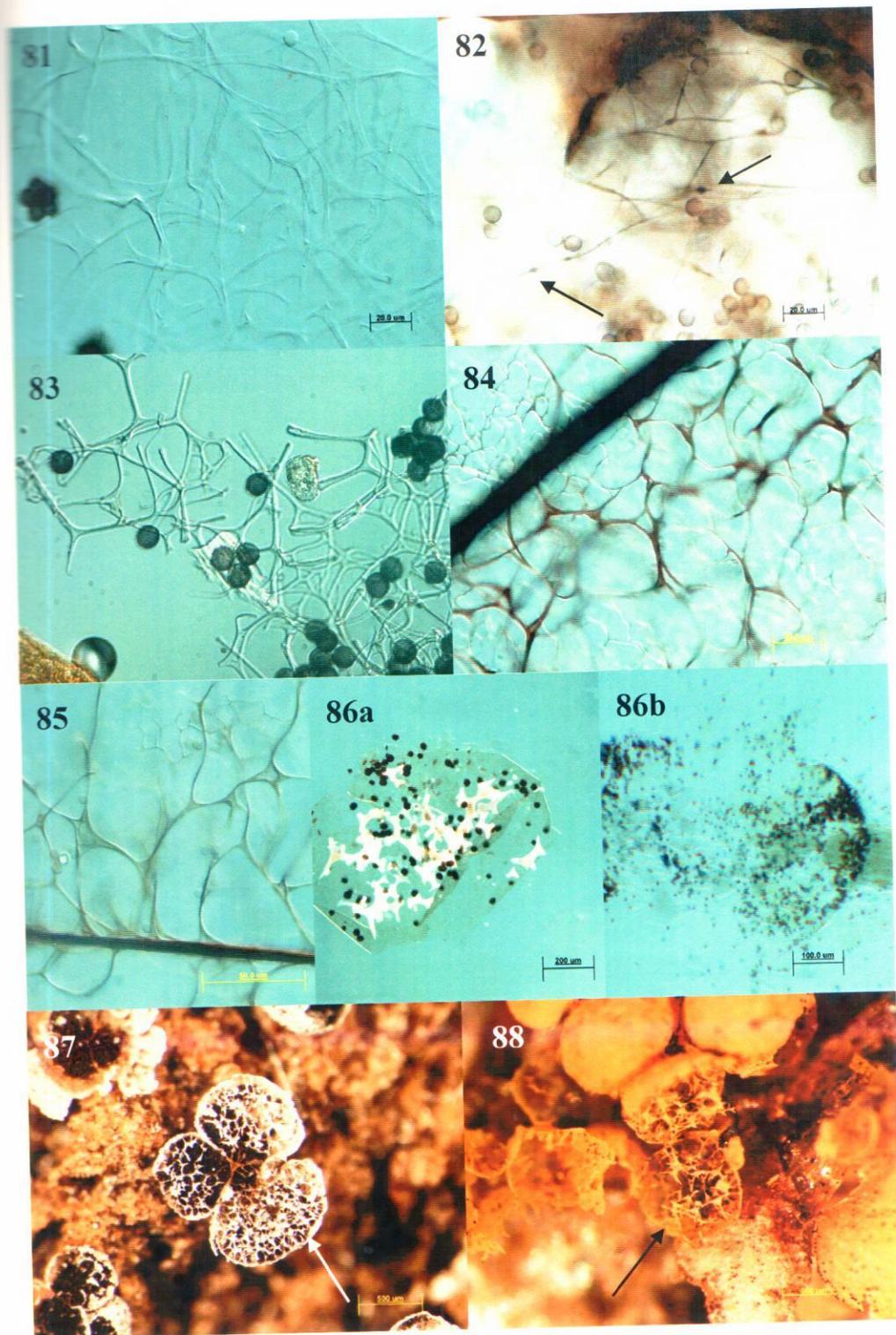
Figuras 61-66. 61. Peridio sin ornamentación (*L. fragilis* TLXM 2034). 62. Peridio con ornamentación (*Ph. dictyosporum* TLXM 4311). 63. Ausencia de areolas sobre el peridio (*B. utricularis* TLXM-HC 2218). 64. Presencia de areolas sobre el peridio (*D. nigripes* TLXM 453). 65a, b. CaCO_3 en forma de cristales sobre el peridio (*D. nigripes* TLXM-VR 709, en estéreo microscopio y con contraste de interferencia de Nomarski). 66a, b. CaCO_3 en forma de gránulos sobre el peridio (*Ph. viride* TLXM 194 en estéreo microscopio y con contraste de interferencia de Nomarski).



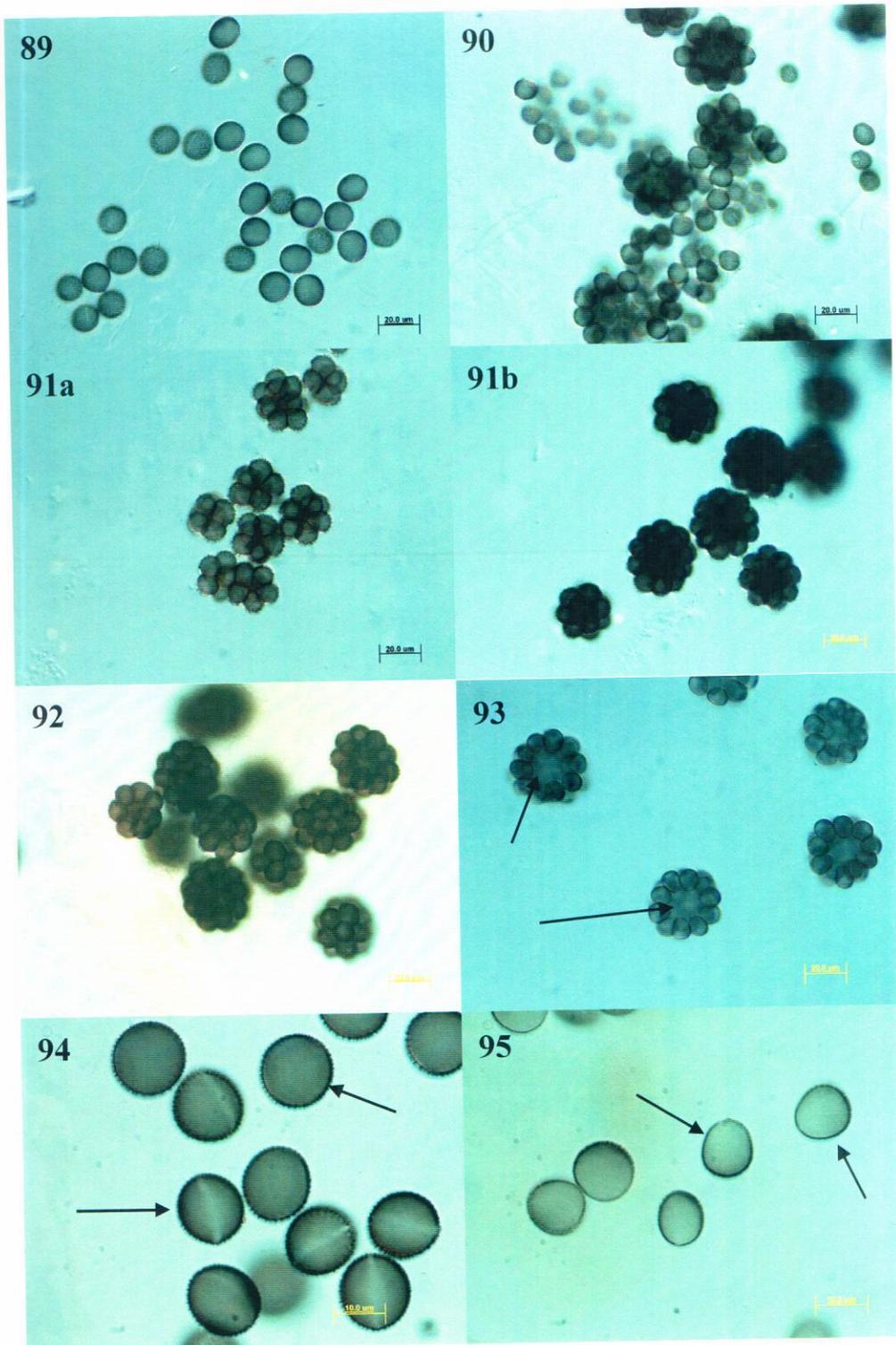
Figuras 67-74. 67. CaCO_3 entre las capas del peridio (*Badhamia* sp. TLXM-ET 5871). 68. CaCO_3 sobre la superficie del peridio (*B. panicea* Meyer 23767). 69. Tonalidad blanca del CaCO_3 sobre el peridio (*B. goniospora* TLXM 1584). 70. Tonalidad amarilla del CaCO_3 sobre el peridio (*B. nitens* Meyer 27298). 71. CaCO_3 finamente esparcido sobre el peridio (*B. capsulifera* Meyer 11368). 72. CaCO_3 formando una capa continua sobre el peridio (*Ph. dictyosporum* TLXM 4311). 73. CaCO_3 en forma reticulada sobre el peridio (*Badhamia dubia* TLXM-JCD 30). 74. CaCO_3 formando escamas sobre el peridio (*B. goniospora* TLXM-ET 9150).



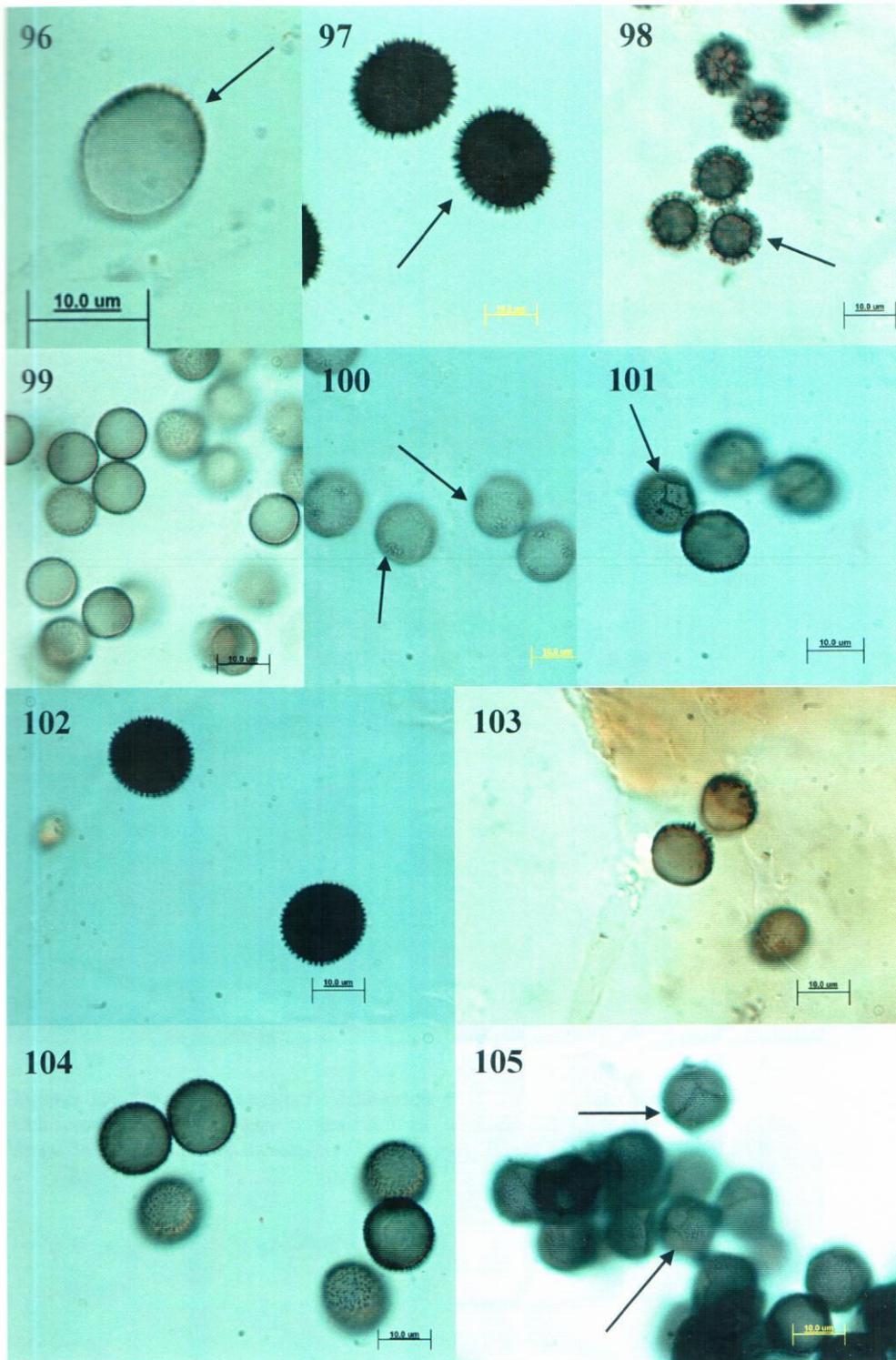
Figuras 75-80. 75. CaCO_3 fuertemente adherido al peridio (*B. panicea* Hooff 4066). 76. CaCO_3 débilmente adherido al peridio (*Ph. dictyosporum* TLXM 4317). 77. Filamentos del capilicio formando un retículo (*L. fragilis* TLXM 2034 en estereo microscopio y con contraste de interferencia de Nomarski). 78. Filamentos del capilicio ramificándose dicotómicamente (*D. nigripes* TLXM-VR 709). 79. Filamentos del capilicio con una ramificación dicotómica de la base a la mitad de la esporoteca y reticulada de la mitad hacia el ápice (*B. melanospora* TLXM-ET 9344). 80a, b. Presencia de extremos del capilicio interconectados entre sí formando una red externa (*S. axifera* TLXM 4378).



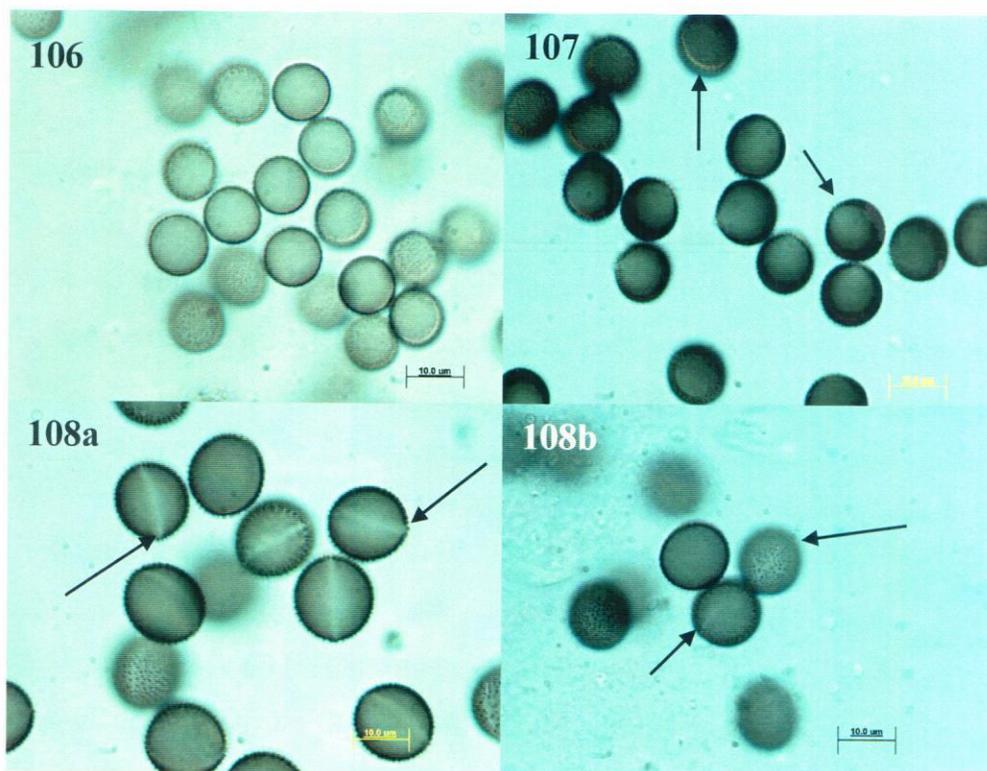
Figuras 81-88. 81. Ausencia de nódulos no calcareos en los filamentos del capilicio (*B. utricularis* VR 735). 82. Presencia de nódulos no calcareos en los filamentos del capilicio (*D. nigripes* TLXM-VR 709). 83. Ausencia de tonalidad de color en los filamentos del capilicio (*L. fragilis* TLXM 2034). 84. Tonalidad pardo rojizo sobre los filamentos del capilicio (*S. axifera* TLXM 339). 85. Ausencia de CaCO_3 en los filamentos del capilicio (*S. axifera* TLXM 4378). 86a. CaCO_3 llenando completamente los filamentos del capilicio (*Badhamia* sp. TLXM-ET 5871). 86b. CaCO_3 en el capilicio sólo en nodos (*Ph. melleum* TLXM 259). 87. CaCO_3 con tonalidad blanca en los filamentos del capilicio (*B. gontospora* TLXM-RP 1580). 88. CaCO_3 con tonalidad amarilla en los filamentos del capilicio (*B. nitens* Meyer 27298).



Figuras 89-95. 89. Esporas libres (*B. affinis* TLXM-ET 9142). 90. Esporas débilmente agrupadas (*B. dubia* Ridellius 13). 91a, b. Grupos de esporas fuertemente unidas (*B. nitens* Meyer 27298 y *B. capsulifera* TLXM-ET 3696). 92. Ausencia de huecos en la agrupación de las esporas (*B. capsulifera* TLXM-ET 3696). 93. Presencia de huecos en los grupos de esporas (*B. versicolor* Meyer 35337). 94. Esporas con forma globosa-subglobosa a elipsoide (*B. goniospora* TLXM 1580). 95. Esporas con forma obovada (*B. versicolor* Meyer 8646).



Figuras 96-105. 96. Verrugas sobre la superficie de la espora (*B. versicolor* BPI 806113). 97. Espinas sobre la superficie de la espora (*B. gigantespora* MBU 3768). 98. Crestas formando un reticulo sobre la superficie de la espora (*Ph. dictyosporum* TLXM 4126). 99. Ornamentación sin arreglo definido sobre la superficie esporal (*B. panicea* BPI 743795). 100. Ornamentación formando grupos compactos (*Ph. pusillum* TLXM 5255). 101. Ornamentación formando hileras (*B. dubia* Ridelius 13). 102. Ornamentación distribuida sobre toda la espora (*B. gigantespora* XAL-MM s/n). 103. Ornamentación distribuida sólo en una parte de la espora (*Badhamia* sp. TLXM-ET 5871); 104. Ausencia de pliegues en la superficie esporal (*B. affinis* TLXM-ET 9142). 105. Presencia de pliegues en la superficie esporal (*B. melanospora* TLXM 5203).



Figuras 106-108. 106. Ausencia de dehiscencia en la pared esporal (*B. panicea* BPI 743795). 107. Dehiscencia en forma de gajo o hemisferio (*B. utricularis* BPI 744159). 108a, b. Dehiscencia en forma de línea completa o incompleta (*B. goniospora* TLXM 1580, *B. goniospora* TLXM 208).

III Análisis de Parsimonia

En la tabla 1 puede observarse un resumen de los valores obtenidos en los cuatro análisis realizados en este estudio. En el primer análisis (matriz de 16 UTOS y 78 caracteres) se obtuvieron 150 árboles con una longitud de 122 pasos, un índice de consistencia (IC) de 0.590 y un índice de retención (IR) de 0.541. De los 150 árboles obtenidos se obtuvo el de consenso estricto en el que no se obtuvo resolución, los caracteres y sus estados utilizados en este primer análisis puede encontrarse en la tabla 5 (anexos).

En el segundo análisis (matriz de 17 UTOS y 32 caracteres) se obtuvieron 2918 árboles con una longitud de 63 pasos, un IC de 0.810 y un IR de 0.700. En el árbol de consenso estricto de este análisis tampoco se obtuvo resolución, ya que todas las ramas se colapsaron formando un cladograma de tipo peine. No obstante, en el análisis de Jackknife se rescató un clado formado por *Lasioscarpus fragilis*, *Ph. dictyosporum*, y *B. panicea* con un 57% de soporte. Las relaciones de las demás especies y en particular de las especies de *Badhamia* con esporas agrupadas no fueron rescatadas en este análisis, los caracteres y sus estados utilizados en este segundo análisis puede encontrarse en la tabla 6 (anexos).

En el tercer análisis (matriz de 50 UTOS y 39 caracteres) se obtuvieron 66 árboles con una longitud de 157 pasos, un IC de 0.3949 y un IR de 0.6494. En el árbol de consenso estricto de este análisis se recuperaron cuatro clados, uno que incluyó a *Didymium nigripes*, *Badhamia gigantospora*, *Physarum pezizoideum*, *Ph. pusillum* y dos especímenes de *B. affinis*; otro quedó constituido por *Lasioscarpus fragilis*, *Ph. melleum*, *B. calcaripes*, *Ph. polycephalum* y *Ph. viride*; uno tercero formado por cuatro especímenes de *B. nitens* y *B. bispora*; y un último constituido por los dos especímenes de *B. crasipella*. En el análisis de Jackknife el clado de *D. nigripes*, *B. gigantospora*, *Ph. pezizoideum*, *Ph. pusillum* y un espécimen de *B. affinis* tuvo un soporte de 52%; el de *Physarum melleum*, *B. calcaripes*, *Ph. polycephalum* y *Ph. viride* un 75%; el de los dos especímenes de *B. crasipella* un 93%, y el formado por los cuatro especímenes de *B. nitens* + *B. bispora* un 65%. Los caracteres y sus estados utilizados en este tercer análisis puede encontrarse en la tabla 7 (anexos).

En el cuarto y último análisis (matriz de 57 UTOS y 45 caracteres), de los 45 caracteres incluidos, 38 resultaron parsimoniosamente informativos y 10 no informativos. Se generaron 45 árboles igualmente parsimoniosos con una longitud de 173 pasos, un IC de 0.3815 y un IR de 0.6537, los cuales fueron sumariados en un árbol de consenso estricto que se muestra en la figura 109. El análisis de caracteres se realizó en uno de los 45 árboles más parsimoniosos.

En el árbol de consenso estricto la mayoría de las ramas se colapsaron, no obstante, se formaron tres clados. El primero de ellos se encuentra formado por *Physarum bitunicatum*, *Badhamia* sp. 8071 Hidalgo, *B. nitens* 27939, *B. crasipella* 8439 y *B. nitens* 9143. Este grupo está soportado por tres caracteres homoplásicos (Carácter 20: número de capas membranosas en la esporoteca, 1 = débil; carácter 28: posición del carbonato de calcio en las capas del peridio, 0 = intermedia; carácter 29: adhesión del carbonato de calcio al peridio: 1 = débil).

El segundo clado quedó integrado por *Physarum polycephalum* y *Ph. viride* unidos por tres caracteres homoplásicos (carácter 7: tonalidad de color del estípite, 1 = tonos amarillo-naranja; carácter 30: forma de agregación del carbonato de calcio sobre el peridio, 0 = finamente esparcido; carácter 37: tonalidad de color del carbonato de calcio dentro de los filamentos del capilicio: 1 = amarillo-naranja). Ambas especies se caracterizan por la presencia de estos tonos de color en sus estructuras y usualmente habitan en los mismos ambientes.

El tercer clado quedó formado por los cinco ejemplares de *Badhamia versicolor* así como por *B. affinis* 658 y *B. calcaripes*. Este grupo está soportado por un carácter homoplásico (carácter 5: presencia y tipo de estípite, 0 = ausente). Aunque este clado está integrado sólo por especies de *Badhamia*, éstas presentan desde esporas fuertemente agrupadas (*B. versicolor* 806113 y *B. calcaripes*), laxamente agrupadas (los otros cuatro especímenes de *B. versicolor*), hasta esporas libres (*B. affinis* 658).

En el análisis de Jackknife solamente se rescató uno de los clados encontrados en el árbol de consenso estricto, el formado por *Physarum polycephalum* + *Ph. viride* con un 76% de soporte; sin embargo, se evidenció un clado no presente en el consenso estricto y que está integrado por *B. panicea* var. *nivalis* 23828 + *B. panicea* var. *nivalis* 23767, con un 58% de soporte (Fig. 110) que

de los árboles mas parsimoniosos se encuentra soportado por un carácter homoplásico
 forma de la dehiscencia, 1 = en hojuelas).

	Número de ejemplares	Número de UTOS	Número de caracteres	Caracteres informativos	Caracteres no informativos	Número de árboles	Longitud	Índices
	50	16	78	40	38	150	122	IC = 0.590 IR = 0.541
	80	19	32	13	18	2918	63	IC = 0.810 IR = 0.700
	87	50	39	32	7	66	157	IC = 0.3949 IR = 0.6494
	87	57	45	35	10	45	173	IC = 0.3815 IR = 0.6537

Tabla 1. Valores obtenidos en los cuatro análisis realizados en el transcurso del estudio.

DISCUSIÓN

han sido varios los autores (Carter y Nannenga-Bremekamp 1972, Farr 1961, Keller 1969, Martin y Alexopoulos 1969, Gottsberger (1971), Mitchell y Nannenga-Bremekamp 1976) que han mencionado la problemática existente en cuanto a la delimitación del género *Badhamia* con base en lo que se ha considerado como el carácter diagnóstico más importante, esto es, la calcificación completa del capilicio. En el transcurso de esta investigación pudieron observarse dos situaciones por las cuales dicho carácter debe de ser tomado con reserva. Por un lado, existe una gradación continua en cuanto a la cantidad de carbonato de calcio dentro de los filamentos del capilicio de los ejemplares de *Badhamia* y *Physarum*, entre especies diferentes, pero más importante y crítico aún, en ejemplares que corresponde con la misma especie y aún dentro de los esporomas de un mismo ejemplar. Por este motivo, no fue posible hacer una definición de estados discretos en cuanto a si existen capilicios fisaroides o badhamioides, por ello es imposible definir con base en este atributo si los especímenes corresponden a uno u otro género.

Por otro lado, un capilicio completamente calcificado resulta muy difícil de observar ya que las esporas ubicadas dentro de la esporoteca no permiten observar todos los filamentos del capilicio y sólo se observa una parte de éste, con base en lo cual en muchos casos se infiere si el capilicio se encuentra o no completamente calcificado. Además, al hacer la revisión de los diversos ejemplares tanto de *Badhamia* como de *Physarum* se observó en muy pocos casos el capilicio badhamioide por lo que la decisión de si un ejemplar pertenece a un género u otro depende del observador. Adicionalmente, de acuerdo con Farr (1961), la cantidad de carbonato de calcio dentro del capilicio puede estar influenciada por factores ambientales externos como la humedad, fenómeno que es frecuente en especímenes provenientes de cámara húmeda. Todas estas evidencias apuntan a que el grado de calcificación del capilicio no es un carácter morfológico válido y menos aún, para delimitar géneros, lo que apoyaría la hipótesis de Johansen y cols. (2002) acerca de que *Physarum* parece incluir al género *Badhamia*.

Al utilizar microscopía electrónica de transmisión, Demaree y Kowalski (1975) observaron dos mecanismos por los cuales los grupos de esporas se mantienen unidas en

algunas especies del género *Badhamia*, particularmente *B. nitens*, *B. versicolor* y *B. crasipella*. Por un lado, en *B. nitens* los grupos de esporas se forman por una fuerte adhesión entre las paredes adyacentes de esporas contiguas, lo que hace muy difícil la separación de las agrupaciones. Por el otro, en *B. versicolor* los ápices de las espinulas de una espora se incrustan en pequeñas depresiones de la pared de las esporas adyacentes o más raramente, las esporas se encuentran unidas por los ápices de las proyecciones, lo que favorece que los grupos puedan ser disgregados con relativa facilidad. Por último, en *Badhamia crasipella* la agrupación de las esporas se da a través de los ápices de la ornamentación y por ello los grupos pueden separarse con facilidad. Así, estos autores propusieron que el tipo de agrupación de las esporas en *B. versicolor* y *B. crasipella* es el mismo, adicionalmente, proponen que el grado de cohesión de los grupos de esporas es un carácter importante para definir especies. Al respecto, Schnittler y Mitchell (2000) proponen que la presencia de esporas agrupadas que son raras en Myxomycetes pudo ser resultado de una mutación única y deberían tomarse otros criterios además de éste para definir taxa nuevos, sin embargo, llaman la atención al caso de *Badhamia* donde dicho fenómeno es frecuente, pero indican que esta condición parecería más una desventaja evolutiva para el grupo en términos de su dispersión. Debido a ello y no obstante la importante contribución de Demaree y Kowalski (1975) consideramos que el grado de cohesión en los grupos de esporas debe de tomarse aún con reservas para la delimitación de especies, por las razones que a continuación se mencionan. Primero, no se tuvo acceso a las descripciones originales hechas por Berkeley en 1853, no obstante, en las notas hechas por Carter y Nannenga-Bremekamp (1972) acerca de la descripción de las seis especies de *Badhamia* con esporas agrupadas hechas por este autor, no se menciona si estas son fuertemente o laxamente agrupadas, por lo que suponemos que esta diferencia no fue tomado en cuenta por el primer autor.

Segundo, hasta antes de la publicación de Demaree y Kowalski (1975), no se le daba mucha importancia a si tenían grupos de esporas fuerte o laxamente agrupadas. Prueba de ello, es la descripción hecha por Nannenga-Bremekamp (1968) para *Badhamia dubia* en donde no se menciona si el tipo de agrupación que posee dicha especie es débil o fuertemente compactada. De la misma forma, Martin y Alexopoulos (1969) mencionaron

a *Badhamia populina* con grupos de esporas fuertemente unidas y ocasionalmente con esporas débilmente unidas. Tercero, si bien Demaree y Kowalski (1975) demuestran los mecanismos por los cuales se agrupan las esporas, sólo utilizaron dos ejemplares por especie de las tres *Badhamias* con esporas agrupadas que incluyeron en su estudio. Por este motivo, consideramos que sólo observaron una parte de la variación en cuanto a la forma en como se unen los grupos de esporas, y es posible que si hubieran utilizado un mayor número de ejemplares hubieran encontrado que ambos mecanismos se encuentran en ejemplares de la misma especie. Cuarto, en los ejemplares de *Badhamia* con esporas agrupadas incluidas en este estudio se pudo observar ambos mecanismos de agrupación dentro de la misma especie. Así, ejemplares de *B. capsulifera* y *B. nitens*, presentaron grupos de esporas débiles, aún cuando en sus descripciones se asevera que tienen grupos de esporas fuertemente unidas entre sí (Martin y Alexopoulos 1969). Por el contrario, algunos ejemplares de *B. utricularis* y *B. versicolor* mostraron grupos de esporas fuertemente unidos, aunque en sus descripciones se considere que poseen grupos de esporas laxamente unidas entre sí (Nannenga-Bremekamp 1991, Martin y Alexopoulos 1969).

Con respecto a *B. capsulifera*, designada por Berkeley como la especie tipo (en Carter y Nannenga-Bremekamp 1972) y descrita con "esporas fuertemente unidas entre sí formando grupo compactos" por Martin y Alexopoulos (1969), de los seis ejemplares incluidos en los análisis solamente el ejemplar ET-3696 mostró grupos de esporas fuertemente unidas entre sí, los cinco restantes presentaron grupos débiles aún y cuando concordaron en sus demás características con la descripción de dicha especie.

Finalmente, es importante comprobar la estabilidad y heredabilidad del grado de cohesión de las esporas a través de estudios de cultivos controlados, lo que permitiría dar evidencia experimental sobre la validez de este carácter para ser utilizado como diagnóstico en la delimitación de especies.

La inclusión o exclusión de los tonos de color en las diferentes estructuras de los mixomicetos se realizó de acuerdo con la factibilidad de discretizar las observaciones de

manera objetiva. Para esto, se utilizó la tabla de colores Methuen para definir de manera lo más precisa posible el tono de color de la estructura en cuestión. Con este criterio, se lograron definir diez caracteres ubicados en hipotalo, estípote, columela, capilicio y peridio (ver descripción de caracteres). En algunos casos este proceso fue relativamente sencillo debido a que sólo se encontraron dos tonos diferentes y bien definidos uno del otro. Sin embargo, en otros casos como en los caracteres 2, 7, 29, 35 y 37 resultó más complicado, ya que se encontró un continuo entre las tonalidades, razón por la cual la definición de estados de carácter se hizo usando amplios intervalos de tonos de color.

En algunos casos no fue posible establecer estados discretos debido a diversas situaciones. Por un lado, las esporas de todas las especies incluidas en el estudio son oscuras y aunque existen variaciones en cuanto al tono e intensidad, dicha variación es continua dificultando la definición de estados discretos. Otro caso es la iridiscencia, considerada en muchas de las descripciones de mixomicetos como carácter diagnóstico, sin embargo se observó en prácticamente todos los ejemplares estudiados en mayor o menor grado. Además, dicho rasgo tiende a desvanecerse con el tiempo, ya que en ejemplares de herbario la iridiscencia era difícil de percibir. Por otro lado, la apertura de la malla del capilicio o retículo presentó diferencias en cuanto al tamaño entre algunas especies. No obstante, resultó muy difícil realizar la medición, pues los filamentos del capilicio tienden a doblarse, romperse o se encontraban dañados al momento de realizar preparaciones para microscopía de Nomarski, razón por la que este carácter fue excluido al final.

Al examinar los ejemplares de las especies incluidas en el estudio se redefinieron algunas de las características descritas para diversas especies de mixomicetos. Por un lado, en las claves taxonómicas se mencionan colores para el capilicio y peridio de diversas especies. no obstante, utilizando ácido clorhídrico al 10% y solución salina al 0.9% se observó que la mayoría de los capilicios y peridios son hialinos y el color que se menciona en las claves taxonómicas está dado por el carbonato de calcio que se encuentra en el interior de los filamentos del capilicio o sobre la superficie del peridio. No obstante, en *Stemonitis axifera*, *Didymium nigripes* y *Physarum dictyosporum*, si se pudieron observar

tonalidades pardas en capilicio y peridio aún con la adición de ácido clorhídrico y solución salina.

De la misma forma, se ha descrito a *Leocarpus fragilis* como un género que se distingue por la presencia de tres capas de peridio, donde la más externa se ha caracterizado como cartilaginosa por su apariencia dura y lustrosa. Utilizando ácido clorhídrico al 10% se pudieron separar las capas y se observó que efectivamente existen tres capas, la más interna que es membranosa, una intermedia formada por una agregación densa y compacta de carbonato de calcio y la más externa que no es cartilaginosa, sino membranosa, hialina y que entre ésta y la capa calcárea intermedia se presenta gran cantidad de material granular de naturaleza no calcárea.

Conforme se obtuvieron las muestras de las especies del grupo de interés pudieron observarse ejemplares que presentaron características que se inter-gradan con las de otras especies, por lo que resultó muy complicado la asignación hacia una especie u otra. Tal fue el caso de los ejemplares de *Badhamia nitens*, donde la problemática surge desde la descripción misma, ya que Martin y Alexopoulos (1969) dieron un margen muy amplio para la forma en cómo se presenta el carbonato de calcio sobre el peridio, mencionándose desde una capa completamente calcárea, hasta la presencia de carbonato de forma escasa. Esto ha ocasionado una circunscripción muy amplia de dicha especie que ha provocado la asignación a esta especie de especímenes poco parecidos entre sí. Esto se pudo confirmar con los especímenes revisados, ya que en algunos casos se observó carbonato de calcio en el peridio en forma de escamas, mientras que en otros se encontró entre dos capas membranosas, una interna y otra externa poco visible.

Algo parecido sucedió con los ejemplares de *B. utricularis*, donde las muestras provenientes de Francia y de los Estados Unidos concordaron bien con la descripción de la especie en todas sus características, principalmente en el carácter de grupos de esporas laxas. En contraste, las muestras de *B. utricularis* provenientes de los estados de Hidalgo y Tlaxcala mostraron grupos de esporas fuertemente unidas entre sí. No obstante, *B. utricularis* es una especie que se ha descrito sólo con esporas libres y laxamente

agrupadas (Nannenga-Bremekamp, 1991) pero no con grupos fuertemente unidos como los mostrados por las muestras de Hidalgo y Tlaxcala, de hecho, esta situación nos lleva a considerar que éstos pudieran corresponder a una especie distinta de *B. utricularis*, sin embargo, la información al respecto aún no es concluyente.

Adicionalmente, hubo dos ejemplares, uno procedente de Hidalgo y otro de Argentina (ET-5871 y CL-18780, respectivamente) que poseen esporas agrupadas y que no pudieron asignarse a ninguna especie de *Badhamia* conocida, ya que sus características no concordaron con nada descrito ni en las claves taxonómicas, ni en reportes de especies nuevas descritas recientemente. Todas estas situaciones sugieren la posibilidad de que muchas de estas muestras representen taxa nuevos no descritos, cuyo verdadero estatus taxonómico sería factible de dilucidar con la ayuda de otro tipo de datos como los moleculares; es decir, si estos ejemplares constituyen formas atípicas o aberrantes de algunas especies, o bien, corresponden con especies aún no descritas para la ciencia. Aún más, al revisarse las descripciones y claves taxonómicas para *Badhamia* y otros géneros en Physaraceae, en particular y en géneros de otras familias, como Cribariaceae, es evidente que los criterios de asignación de especies son muy problemáticos, ya que van desde lo muy amplio, donde prácticamente pueden incluirse muchos especímenes con variaciones pequeñas o muy evidentes, hasta el extremo opuesto donde los criterios son muy rígidos. Ambas posiciones evidentemente han influido en el número de especies que se reconocen para este grupo de organismos y posiblemente han favorecido la posibilidad de que existan especies altamente variables, mientras que en el plano opuesto han enmascarado la existencia de aquellas que no los son y por razones de una inadecuada circunscripción permanecen ocultas.

Este tipo de circunstancias fue una de las principales razones por las que se decidió tomar a cada uno de los ejemplares de las especies de *Badhamia* con esporas agrupadas como UTOS en la matriz de datos.

Como parte de la revisión de ejemplares pudo determinarse que algunas muestras no correspondían a las especies a las que estaban adscritas, lo que condujo a dos

posibilidades. La primera, que ya se mencionó antes es que el material de identidad completamente dudosa se descartara del estudio y la segunda, es que algunos materiales en muy buen estado pudieron ser reasignados. De esta forma, se comprobó que dos muestras de *Physarum pezizoideum* procedentes del Herbario XAL, con los números 2000 y S/N, no pertenecen a dicha especie, sino a *Badhamia gigantospora*, con la que concuerdan perfectamente de acuerdo con la descripción de Ukkola y Harkönen (1996) y por lo tanto, constituyen el primer registro de *B. gigantospora* para México.

Aunque se realizaron cuatro análisis en el transcurso del estudio, éstos no son comparables entre sí debido a la forma en como se manejaron a las Unidades Terminales, ya que en los dos primeros análisis las UTOS estuvieron constituidos por los ejemplares de cada especie, mientras que en los dos posteriores se hizo una combinación de ambas formas, es decir, cuando los ejemplares de la misma especie presentaban características constantes, la especie en sí se constituía como unidad terminal en la matriz de datos, mientras que cuando existía demasiada variación entre los ejemplares de una misma especie, cada ejemplar se tomo como una unidad terminal. Adicionalmente, en los tres primeros análisis no se tenían completamente definidos los caracteres, siendo el cuarto y último análisis en donde se pudo tener una mejor definición de estos. Por este motivo, nuestros resultados y discusión se basan en este último.

En este grupo se encuentran especímenes de esporas fuertemente agrupadas (*Ph. bitunicatum*, *B. nitens* 27939, *B. nitens* 9143 y *Badhamia* sp. 5871) y laxamente agrupadas (*B. crasipella* 8439). Los caracteres para *Ph. bitunicatum* se tomaron con base en la descripción original (Carter y Nannenga-Bremekamp 1972), ya que no se tuvo acceso a material de herbario. Aunque esta especie posee esporas fuertemente agrupadas, se le ubicó en el género *Physarum* debido a que presentó CaCO_3 en forma de nodos en el capilicio, lo cual se ha considerado tradicionalmente como un carácter diagnóstico para este género. No obstante, la diferenciación en cuanto al grado de calcificación del capilicio en forma fisaroides (como nodos) y badhamioide (calcificación completa) fue uno de los caracteres morfológicos descartados en este estudio debido a que su alta variabilidad no permitió definir estados discretos. Si bien se menciona que la esporoteca

este material posee dos capas y una de ellas es calcárea (Martin y Alexopoulos, 1969), en los ejemplares revisados el carbonato de calcio se presentó entre dos capas, ambas discontinuas y no conformando una capa calcárea externa, como se ha descrito.

En el análisis de Jackknife solamente se rescató uno de los clados encontrados en el árbol de consenso estricto, el formado por *Physarum polycephalum* + *Ph. viride* con un 76% de soporte, sin embargo, se evidenció un clado no presente en el consenso estricto y que está integrado por *B. panicea* var. *nivalis* 23828 + *B. panicea* var. *nivalis* 23767, con un 58% de soporte (Fig. 110, anexos) que en uno de los árboles más parsimoniosos se encuentra sustentado por un carácter homoplásico (carácter 18: forma de la dehiscencia, 1 = en 2 lóculos). Esta situación refuerza la identificación taxonómica de ambos especímenes como lo mismo, de hecho probablemente proceden de localidades cercanas entre Italia y Francia (en los especímenes de herbario no se especificó con mayor precisión su procedencia). Sin embargo, los dos especímenes de la variedad típica de *B. panicea* no se integraron con ningún grupo monofilético ni en el consenso estricto ni en el análisis de Jackknife. Aunque algunos autores han reconocido a la variedad *nivalis* de *B. panicea*, se ha propuesto que ésta es conespecífica de *Physarum vernum* y por lo tanto diferente de *B. panicea*, sin embargo ambas especies en diferentes momentos se han considerado dentro de uno u otro género (Martin y Alexopoulos 1969).

Si bien la morfología de los Myxomycetes ha sido muy útil para realizar estudios de su clasificación y lo seguirá siendo en la medida que se utilice bajo una perspectiva más natural, cuenta con la desventaja de ofrecer un número limitado de caracteres que en muchas ocasiones no permite resolver los problemas dentro de los grupos en estudio (Villegas 2000). En este caso en particular, el número de caracteres morfológicos obtenidos no fue suficiente para aclarar el problema de si las especies de *Badhamia* con esporas agrupadas forman un grupo monofilético.

CONCLUSIÓN

Con base en las estrategias de análisis utilizadas, los caracteres morfológicos incluidos en este estudio no son informativos para resolver si las especies de *Badhamia* con esporas agrupadas forman un grupo monofilético.

10. PERSPECTIVAS

Aunque Demaree y Kowalski (1975) describieron el mecanismo de unión de los grupos de esporas de algunas especies de *Badhamia*, particularmente *B. nitens*, *B. versicolor* y *B. crassipella*, lo hacen con un número limitado de taxa y ejemplares (sólo utilizaron dos muestras por especie). No obstante, no se ha realizado nada parecido para todas las especies de *Badhamia* con esporas agrupadas y con especímenes de la misma especie provenientes de otras localidades, por lo que sería importante realizar observaciones con microscopía electrónica de transmisión para demostrar si el mecanismo de agrupación es el mismo que describen dichos autores y si éste es un carácter estable y por ende de utilidad taxonómica.

Una forma de confirmar la heredabilidad y estabilidad de los caracteres aquí seleccionados, como el caso de los grupos de esporas en las especies del género *Badhamia*, así como el color del CaCO_3 el cual ha sido en muchas ocasiones cuestionado como un carácter útil para definir especies, es realizar estudios de cultivo de espora a espora. Hasta donde se tiene conocimiento, no existe ningún reporte de cultivo para ninguna especie de *Badhamia* con esporas agrupadas.

Una forma de obtener un mayor número de caracteres morfológicos sería realizando estudios de microscopía electrónica de barrido, lo cual ayudaría a corroborar algunos de los caracteres poco definidos en este estudio o en su defecto a tener una mejor definición de ellos. Por ejemplo, utilizando esta tecnología en la ornamentación de las esporas se han observado diferentes arreglos secundarios de las proyecciones que marcan diferencias sutiles entre taxa.

Una de las ventajas de los datos moleculares es que se cuenta con un mayor número de caracteres, razón por la cual han comenzado a utilizarse recientemente en el grupo de los Myxomycetes. Se ha demostrado que las regiones ITS del ADN ribosomal han ayudado a resolver algunos problemas a nivel de especies (Martin y cols. 2003; Haugli y cols.

2015), por lo que es muy probable que ayuden a resolver las relaciones filogenéticas de las especies ubicadas en el género *Badhamia*, tanto de esporas agrupadas como libres.

Un problema al cual nos enfrentamos en la realización de este estudio fue la falta de ejemplares de algunas especies del grupo de interés, principalmente las del género *Badhamia* con esporas agrupadas. En muchas ocasiones por ser ejemplares tipo y en otras por la falta de comunicación (o negativa) con los herbarios. Con los ejemplares obtenidos y revisados en este trabajo se pudo observar una amplia variación de caracteres que hace pensar que existen más taxa de los reportados en literatura. La utilización de datos moleculares, microscopía electrónica de barrido y de transmisión, y la obtención adicional de material de campo y cámara húmeda, además de la revisión, en su caso, de los materiales tipo ayudaría a resolver el estatus taxonómico de dichos taxa.

Al hacer la revisión bibliográfica de las distintas descripciones de las especies de mixomicetos incluidas en el estudio, se pudo observar que se han usado diferentes términos para una misma estructura, como es el caso de *Physarum pusillum* donde se menciona la presencia de un collar en la base de la esporoteca mientras que a esa misma estructura en el orden Liceales, particularmente en el género *Cribraria* se le denomina cálculo. En otros casos, se observó ambigüedad en algunos términos y falta de precisión en otros, por ejemplo, el número de capas del peridio y su naturaleza. Por estos motivos, se recomienda realizar estudios taxonómicos detallados a nivel de grupos inclusivos como son familias y géneros para hacer una reevaluación de muchos de sus caracteres, así como la homogenización de la terminología empleada.

Uno de las razones por las que no pudieron resolverse las relaciones filogenéticas de las especies de *Badhamia* con esporas agrupadas fue el reducido número de caracteres. Una alternativa para ampliar su número es convertir los caracteres multiestado en caracteres binarios. Otras estrategias de análisis, como la asignación de pesos sucesivos a los caracteres, posiblemente pudieran dar mayores evidencias sobre la circunscripción natural del grupo de interés.

REFERENCIAS

- Smith CJ. 1969. The experimental approach to the taxonomy of the Myxomycetes. *Mycologia* 61(2):219-239.
- Smith CJ y Mims CW. 1979. *Introductory Mycology*. 2a. ed. John Wiley & Sons, Nueva York.
- Smith CJ y Doolittle WF. 1997. Origin and evolution of the slime molds (Mycetozoa). *Proc. Nat. Acad. Sci.* 94: 12007-12012.
- Smith CJ. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* 10: 295-304.
- Smith CJ y Nannenga-Bremekamp NE. 1972. A new species of *Physarum* (Myxomycetes), with a note on the delimitation of the genera *Physarum* and *Badhamia*. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch.* C 75: 326-330.
- Smith CJ y Smith T. 1998. A revised six-kingdom system of life. *Biol. Rev.* 73:203-266.
- Smith CJ. 2000. The species problem in the Myxomycetes. *Stapfia* 73: 39-53.
- Smith CJ. 1979. Myxomycete biosystematics: Some advances developments and future research opportunities. *Bot. Rev.* 48: 145-202.
- Smith CJ y Mishler B. 1996. El concepto de homología filogenética y la selección de caracteres taxonómicos. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 59: 131-146.
- Smith CJ. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistics paradigm. *Cladistics* 7: 367-394.
- Smith CJ y Kowalski D. 1975. Fine structure of five species of Myxomycetes with clustered spores. *J. Protozool.* 22: 85-88.
- Smith CJ. 1961. *Badhamia decipiens* reinstated in *Physarum*. *Brittonia* 13: 339-345.
- Smith CJ. 1976. Myxomycetes. *Flora Neotropica* 16. New York Botanical Garden, Nueva York.
- Smith CJ, Berney C, Pawlowski J y Baldauf SL. 2005. Higher-order phylogeny of Myxomycetes based on elongation factor 1-A and small subunit rRNA gene sequences. V International Congress on Systematics and Ecology of Myxomycetes. Agosto 8-13. Tlaxcala, Tlax. México. pp 32.
- Smith CJ. 1971. Myxomyceten auf Bromelia-aceen. *Nova Hedwigia* 22:489-501.

- Coucheron D y Johansen SD. 2005. Phylogeny and evolution of Physarales (and other Myxomycota) based on rDNA and intron sequences. V International Congress on Systematics and Ecology of Myxomycetes. Agosto 8-13. Tlaxcala, México. pp 37.
- S. Haugli K, Coucheron DH, Clark J y Haskins EF. 2002. Phylogeny of Myxomycetes based on combined nuclear SSU rDNA and LSU rDNA sequence data. IV International Congress on Systematics and Ecology of Myxomycetes. Bruselas, Bélgica. pp 44.
- FW. 1989. Spore-to-spore culture of *Physarum spinisporum* and its transfer to *Badhamia*. *Mycologia* 81: 631-636.
- FW y Braun KL. 1999. Myxomycetes of Ohio: Their Systematics, Biology, and use in teaching. Ohio Biological Survey, Ohio.
- II. 1992. Tree-building techniques. En: Cladistics. A Practical course in systematics. Forey PL, Humphries CJ, Kitching IL, Scotland RW, Siebert DJ y Williams DM (eds.). Clarendon Press. Nueva York. pp. 44-71.
- A, Wanscher JH. 1984. Methuen handbook of colour. Wanscher JH. Sussex.
- C. 2001. Nomenmyx. A nomenclatural taxabase of Myxomycetes. Cuadernos de Trabajo de Flora Micológica Ibérica 16. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Real Jardín Botánico. Madrid.
- C y Pando F. 1997. Flora Mycologica Iberica Vol. 2, Myxomycetes 1, Ceratiomyxales, Echinosteliales, Liceales, Trichiales. CSIC y Cramer. Madrid.
- R. 1994. A new place for fungi? *BioSci.* 44:389-391.
- CH. 1990. Myxomycetes of Taiwan VI. *Mycologia* 75:1115-1119.
- chride TH. 1889. The North American slime-moulds. Being a list of all species of Myxomycetes hitherto described from North America, including Central America. MacMillan Company. Nueva York.
- Maddison WP y Maddison DR. 1992. MacClade version 3: Analysis of Phylogeny and Character Evolution. Sinauer Associates. Sunderland.
- Martin GW. 1960. The systematic position of the Myxomycetes. *Mycologia* 52:119-129.
- Martin GW y Alexopoulos CJ. 1969. The Myxomycetes. University of Iowa Press. Iowa.
- Martin GW, Alexopoulos CJ y Farr ML. 1983. The genera of Myxomycetes. University of Iowa Press. Iowa.

- MP, Lado C y Johansen S. 2003. Primers are designed for amplification and direct sequencing of ITS region of rDNA in Myxomycetes. *Mycologia* 95: 474-479.
- D, Krishnan U, Barsamian A y Bhattacharya D. 2002. Phylogenetic relationships of Myxomycetes inferred from nuclear and mitochondrial rDNA sequences. IV International Congress on Systematics and Ecology of Myxomycetes. Bruselas, Bélgica. pp 66.
- Michell DW. 2000. Sinkey. Synoptic keys to myxomycetes. CD-ROM. Walton Cottage, Upper Hartfield. East Sussex.
- Michell DW y Nannenga-Bremekamp NE. 1976. Myxomycetes collected in France and preserved in our private collections. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Ser. C.* 79: 381-392.
- Ortega NP. 1984. Glosario botánico ilustrado. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos-CECSA. México, DF.
- Nannenga-Bremekamp NE. 1966. Some new species or *Stemonitis*, *Comatricha*, *Badhamia*, *Physarum*, *Diderma* and *Didymium*. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Ser. C.* 69(3): 350-363.
- Nannenga-Bremekamp NE. 1968. Notes on Myxomycetes XV. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Ser. C.* 71(1): 41-51.
- Nannenga-Bremekamp NE. 1991. A guide to temperate Myxomycetes. Biopress. Bristol.
- Ortega JM, Estrada-Torres A y De Luna E. 2002. A cladistic analysis of Myxomycetes based on an exploratory survey of morphological characters. IV International Congress on Systematics and Ecology of Myxomycetes. Bruselas, Bélgica. pp 77.
- Ortega JM, Estrada-Torres A y De Luna E. 2005. A cladistic analysis of the systematic position of Cribrariaceae among Myxomycetes using morphological characters. V International Congress on Systematics and Ecology of Myxomycetes. Agosto 8-13. Tlaxcala. Tlax. México. Pp 79
- Ortega S y Ricklefs RE. 1994. Systematics and biodiversity. *Trends Ecol. Evol.* 9:78
- Ross IK. 1973. The Stemonitomycetidae, a new subclass of myxomycetes. *Mycologia* 65:477-485.
- Sweetz RW y Alexopoulos CJ. 1971. The spores of *Badhamia gracilis* (Myxomycetes). *Trans. Amer. Microsc. Soc.* 90: 473-475.
- Stoknecht JD. 1975. SEM and X-ray microanalysis of calcareous deposits in Myxomycete fructification. *Trans. Amer. Microscop. Soc.* 94: 216-223.

- Went M y Mitchell DW. 2000. Species diversity in Myxomycetes based on the morphological species concept – a critical examination. *Stapfia* 73: 55-62.
- Went FW, Lee SB y Rusk SA. 1995. Eumycetozoa and molecular systematics. *Can. J. Bot.* 73: 738-746.
- Wolfe DL. 2000. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4.0b4. Sinauer Associates. Sunderland.
- Wong T. y Harkonen M. 1996. Revision of *Physarum pezizoideum* var. *pezizoideum* and var. *microsporium* (Myxomycetes).
- Wong M. 2000. Análisis taxonómico de la familia Gomphaceae (Fungi: Basidiomycetes). Tesis de Doctorado. UNAM. México, DF.
- Wright A. 1955. Capillitial development in the Myxomycetes *Badhamia gracilis* and *Didymium iridis*. *Mycologia* 47: 714-728
- Wright Q y Blackwell M. 1984. Cladistics and the historical component of fungus-insect relationships. En: *Fungus-insect relationships. Perspectives in Ecology and Evolution.* Wheeler Q y Blackwell M (eds.). Columbia University Press. Nueva York. pp. 5-41.
- Wright KD. 1978. A new species of *Badhamia* with unique spore clusters. *Mycologia* 70: 672-675.
- Wright KD y Keller HW. 1982. A new species of *Badhamia*, with notes on *Physarum bogoriense*. *Mycologia* 74(4): 619-624.

ANEXOS

1. Distribución de los esporangios	0 = agrupados; 1 = dispersos.
2. Tonalidad de color del hipotalo	0 = ausente. 1 = tonalidades amarillas; 2 = tonalidades pardo, pardo rojizas a negras
3. Material residual dentro del hipotalo	0 = ausente; 1 = presente
4. Carbonato de calcio dentro del hipotalo	0 = ausente; 1 = presente
5. Presencia y tipo de estípite	0 = ausente; 1 = fibroso; 2 = membranoso
6. Forma del estípite.	0 = cilíndrico; 1 = cónico; 2 = aplanado
7. Tonalidad de color del estípite:	0 = ausente; 1 = tonos amarillo-naranja; 2 = tonos rojizos, negro-rojizos a negros
8. Material residual en el interior del estípite:	0 = ausente; 1 = presente
9. Carbonato de calcio en el interior del estípite y tonalidad.	0 = ausente; 1 = con tonalidad blanca; 2 = con tonalidad amarilla
10. Fusión de los estípites	0 = ausente; 1 = presente
11. Proyección del estípite dentro de la esporoteca como una columela.	0 = ausente; 1 = con forma cilíndrica; 2 = con forma globosa-subglobosa; 3 = con forma cónica
12. Forma del CaCO ₃ en el interior de la columela.	0 = ausente; 1 = en forma de cristales; 2 = en forma de granulos
13. Tonalidad de color del CaCO ₃ en la columela	0 = blanco; 1 = amarillo
14 = Forma de la esporoteca	0 = cilíndrica; 1 = globosa-subglobosa; 2 = obovada; 3 = oblata; 4 = plasmodiocarpico-subplasmodiocarpico; 5 = reniforme.
15. Depresión en el ápice de la esporoteca	0 = ausentes; 1 = en forma de ombligo; 2 = en forma de copa
16. Depresión (ombligo) en la base de la esporoteca causada por la inserción del estípite	0 = ausente; 1 = presente
17. Base de la esporoteca enrollada	0 = irregular; 1 = en hojuelas; 2 = en gajos; 3 = en gajos de la base hasta la mitad de la esporoteca, en hojuelas en el ápice
18. Forma de la dehiscencia	0 = ausente; 1 = hialina; 2 = con una tonalidad parda
19. Pseudocolumela en el centro de la esporoteca y tonalidad	0 = uno; 1 = dos
20. Numero de capas membranosas en la esporoteca	0 = ausente; 1 = pardo
21. Tonalidad de color en la primera capa peridial	0 = ausente; 1 = amarillo
22. Tonalidad de color en la segunda capa peridial	0 = ausente; 1 = presente
23. Material granular entre las capas membranosas de la esporoteca	0 = evanescente; 1 = persistente.
24. Tipo de la primera capa peridial	0 = ausente; 1 = presente
25. Ornamentación sobre la superficie del peridio	0 = ausente; 1 = presente
26. Areolas sobre la superficie del peridio	0 = ausente; 1 = en forma de cristales; 2 = en forma de gránulos
27. Forma del carbonato de calcio sobre el peridio	0 = intermedia, 1 = externa
28. Posición del carbonato de calcio en las capas del peridio	0 = blanco, 1 = amarillo-naranja
29. Tonalidad de color del carbonato de calcio sobre el peridio	0 = finamente esparcido; 1 = en forma de una capa continua; 2 = en forma de crestas unidas entre sí integrando un retículo; 3 = en forma de escamas.
30. Forma de agregación del carbonato de calcio sobre el peridio	0 = fuerte; 1 = débil
31. Adhesión del carbonato de calcio al peridio	0 = reticulado; 1 = dicotómico; 2 = dicotómico de la base a la mitad, reticulado de la mitad hacia el ápice
32. Tipo de ramificación del capilicio	0 = ausentes; 1 = presentes
33. Extremos del capilicio interconectados entre sí formando una red externa	0 = ausentes; 1 = presentes
34. Nódulos no calcáreos en el capilicio	0 = ausente; 1 = con tonos pardo, pardo-rojizo o violáceo.
35. Tonalidad de color en los filamentos del capilicio	0 = ausente; 1 = presente en forma de nodos o en filamentos parcial o completamente calcificados
36. Carbonato de calcio en el interior de los filamentos del capilicio	

Tabla 2. Caracteres y estados de carácter utilizados en el análisis cladístico.

Continuación...

37. Tonalidad de color del carbonato de calcio dentro de los filamentos del capilicio	0 = blanco; 1 = amarillo-naranja
38. Adhesión de las esporas en grupo	0 = ausente; 1 = débilmente agrupadas; 2 = fuertemente agrupadas; 3 = fuertemente agrupadas solo por un costado de la pared
39. Huecos en la agrupación de las esporas	0 = ausente; 1 = presente
40. Forma de las esporas	0 = globosa-subglobosa (circular) a elipsoide; 1 = obovada
41. Tipo de ornamentación de las esporas	0 = verrugas; 1 = espinas; 2 = crestas formando un retículo
42. Arreglo de la ornamentación sobre la superficie esporal.	0 = sin arreglo definido; 1 = formando grupos compactos; 2 = formando hileras
43. Distribución de la ornamentación sobre la espora	0 = completa; 1 = incompleta
44. Pliegues en la superficie esporal	0 = ausentes; 1 = presentes
45. Dehiscencia predefinida en la pared esporal	0 = ausente; 1 = en forma de hemisferio; 2 = en forma de una línea completa o incompleta

Tabla 2. Caracteres y estados de carácter utilizados en el análisis cladístico.

UTOS / CARACTERES	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Stemonitis axifera</i>	0	0,2	0,1	0	1	0	2	0	0	0	1	0	?	0	0
<i>Didymium nigripes</i>	1	0,2	0,1	0	2	0	2	1	0	0	2	1	0	1	0,1
<i>Leocarpus fragilis</i>	0	0,1	0	0	2	2	1	0	0	0,1	0	?	?	2	0
<i>Physarum bitunicatum</i>	0	2	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1,4	0
<i>Physarum dictyosporum</i>	0,1	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1,4	0
<i>Physarum melleum</i>	1	0	0	0,1	2	0,1	0	0	1	0,1	3	2	0	1	0
<i>Physarum pezizoideum</i>	0,1	2	1	0	2	1	2	1	0	0,1	0	?	?	3	0
<i>Physarum polycephalum</i>	0,1	0	0	0	2	1	2	1	0	0,1	0	?	?	1,3	0
<i>Physarum pusillum</i>	1	0,2	0,1	0	2	1	2	1	0	0,1	0	?	?	3	0,1
<i>Physarum viride</i>	1	0,2	0,1	0	2	1	1,2	1	0	0,1	0	?	?	3	2
<i>Badhamia gigantospora</i>	1	2	0,1	0	2	1	2	1	0	0,1	0	?	?	1,5	0,1
<i>Badhamia melanospora</i>	0	0,2	0,1	0	2	2	1	0	0	0,1	0	?	?	?	?
<i>Badhamia affinis-armillata</i> 1061	1	2	1	0	2	0	?	?	?	?	?	?	?	1	0
<i>Badhamia affinis</i> 658	0	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	3,4	2
<i>Badhamia affinis</i> 9142	0	2	1	0	2	0	1	1	1	0	0	?	?	?	?
<i>Badhamia affinis</i> 146	0	0	0	0	2	2	1	0	0	0/1	0	?	?	1	0
<i>Badhamia goniospora</i> 1584	0	0	1	0	2	0	2	1	0	0/1	0	?	?	2	0
<i>Badhamia goniospora</i> 208	0	0	0	0	2	2	1	0	0	1	0	?	?	?	?
<i>Badhamia goniospora</i> 1580	0	0	1	0	2	0	2	1	0	0/1	0	?	?	?	?
<i>Badhamia goniospora</i> 9150	0	0	1	1	2	2	?	1	1	1	0	?	?	1	0
<i>Badhamia panicea</i> 4066	0	2	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0
<i>Badhamia panicea</i> 743795	0	0	0	1	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1,4	0
<i>Badhamia panicea-nivalis</i> 23828	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1,4	0
<i>Badhamia panicea-nivalis</i> 23767	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	2	0
<i>Badhamia sp.</i> 18780 Argentina	0	1	0	0	2	2	1	0	0	1	0	?	?	?	?
<i>Badhamia sp.</i> 5871 Hidalgo	0	2	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	4	0
<i>Badhamia crassipella</i> 8439	?	?	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	2	0
<i>Badhamia capsulifera</i> 10074	0	0	0	0	2	2	1	0	0	1	0	?	?	?	?
<i>Badhamia capsulifera</i> 743298	0	0	0	0	2	2	1	0	0	1	0	?	?	2	0
<i>Badhamia capsulifera</i> 11368	0	0	0	0	2	2	1	0	0	1	0	?	?	2	?
<i>Badhamia capsulifera</i> 721772	0	0	0	0	2	2	1	1	0	0/1	0	?	?	2	0
<i>Badhamia capsulifera</i> 979	0	0	0	0	2	2	1	1	0	0/1	0	?	?	2	?
<i>Badhamia capsulifera</i> 3696	0	0	0	0	2	2	1	0	0	1	0	?	?	2	0
<i>Badhamia dubia</i> N-13	0	0	0	0	2	2	1	?	?	?	?	?	?	2	0
<i>Badhamia dubia</i> 29790	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0
<i>Badhamia dubia</i> 2070	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	2	0
<i>Badhamia dubia</i> N-30	0	0	0	0	2	2	1	1	0	0/1	0	?	?	2	0
<i>Badhamia nitens</i> 9190	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	4	?
<i>Badhamia nitens</i> 8693	?	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	4	0
<i>Badhamia nitens</i> 9143	1	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0
<i>Badhamia nitens</i> 27939	?	2	0	0	0/2	2	2	0	0	0	0	?	?	2	0
<i>Badhamia nitens</i> 27298	0	0	0	0	0/2	2	0	0	0	1	0	?	?	?	?
<i>Badhamia papaveracea</i> 24343	?	0	0	0	2	0	2	1	0	1	0	?	?	2	0
<i>Badhamia utricularis</i> 735	0	0	0	0	2	2	1	1	0	0/1	0	?	?	2	0
<i>Badhamia utricularis</i> 2218	0	0	0	0	2	2	1	0	0	0/1	0	?	?	2	0
<i>Badhamia utricularis</i> 29767	0	0	0	0	2	2	1	0	0	1	0	?	?	2	0
<i>Badhamia utricularis</i> 2029	0	0	0	0	2	2	1	1	0	0	0	?	?	2	0
<i>Badhamia utricularis</i> 744159	0	1	0	0	2	2	1	0	0	1	0	?	?	1,2	0
<i>Badhamia versicolor</i> 806113	?	?	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0
<i>Badhamia versicolor</i> 9124	?	?	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Badhamia versicolor</i> 8646	1	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0
<i>Badhamia versicolor</i> 35337	0/1	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0
<i>Badhamia aff versicolor</i> 5273	0	2	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1,4	0
<i>Badhamia bispora</i>	0	1	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Badhamia calcaripes</i>	1	?	?	?	2	?	?	1	0	2	0/1	2	2	1	0
<i>Badhamia delicatula</i>	0	0	?	?	2	2	0	0	0	1	0	?	?	2	0
<i>Badhamia populiina</i>	0	?	?	0	2	2	1	0	0	1	0	?	?	2	0

Tabla 3. Matriz de datos basada en 45 caracteres morfológicos y 57 UTOS.

UTOS / CARACTERES	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
1 <i>Stemonitis axifera</i>	0	0	?	0	0	1	?	?	0	?	?	0	?	?	?
2 <i>Didymium nigripes</i>	1	0	1	0	0	1	?	?	1	0	1	1	1	0	0
3 <i>Leccarpus fragilis</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	2	0	1	1
4 <i>Physarum bitunicatum</i>	?	0	0	0	0	0	?	?	1	0	0	2	?	?	?
5 <i>Physarum dictyosporum</i>	?	0	0	2	1	1	0	0	1	1	0	2	1	0	1
6 <i>Physarum melleum</i>	0	0	1,2	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	2
7 <i>Physarum pezizoideum</i>	0	0	1	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	1	0
8 <i>Physarum polycephalum</i>	0	1	1	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	2,3
9 <i>Physarum pusillum</i>	0	0	2	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	2,3
10 <i>Physarum viride</i>	0	0	1,2	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	1	0,3
11 <i>Badhamia gigantospora</i>	0	0	0,1	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	2
12 <i>Badhamia melanospora</i>	1	0	0,2	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	2,3
13 <i>Badhamia affinis-armillata</i> 1061	0	0	2	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	3
14 <i>Badhamia affinis</i> 658	?	0	0	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	2
15 <i>Badhamia affinis</i> 9142	0	0	2	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	3
16 <i>Badhamia affinis</i> 146	0	0	0	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	3
17 <i>Badhamia goniospora</i> 1584	0	0	2	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	2,3
18 <i>Badhamia goniospora</i> 208	?	0	0	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	2,3
19 <i>Badhamia goniospora</i> 1580	0	0	2	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	3
20 <i>Badhamia goniospora</i> 9150	0	0	2	1	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	3
21 <i>Badhamia panicea</i> 4066	?	0	2	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	3
22 <i>Badhamia panicea</i> 743795	?	0	0	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	3
23 <i>Badhamia panicea-nivalis</i> 23828	?	0	1	1	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	2,3
24 <i>Badhamia panicea-nivalis</i> 23767	?	0	?	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	2,3
25 <i>Badhamia</i> sp. 18780 Argentina	0	0	0	1	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	1
26 <i>Badhamia</i> sp.5871 Hidalgo	?	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	2	0	0	1
27 <i>Badhamia crassipella</i> 8439	?	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	2	0	0	1
28 <i>Badhamia capsulifera</i> 10074	0	0	0	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	0
29 <i>Badhamia capsulifera</i> 743298	0	0	0	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	0
30 <i>Badhamia capsulifera</i> 11368	0	0	0	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	0
31 <i>Badhamia capsulifera</i> 721772	0	0	0	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	2
32 <i>Badhamia capsulifera</i> 979	0	0	0	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	2
33 <i>Badhamia capsulifera</i> 3696	0	0	0	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	0
34 <i>Badhamia dubia</i> N-13	0	0	0	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	0
35 <i>Badhamia dubia</i> 29790	?	0	0	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	2
36 <i>Badhamia dubia</i> 2070	?	0	0	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	2
37 <i>Badhamia dubia</i> N-30	0	0	0	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	2
38 <i>Badhamia nitens</i> 9190	?	0	0	1	0	0	?	?	1	0	0	2	1	1	2,3
39 <i>Badhamia nitens</i> 8693	?	0	0	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	1	2,3
40 <i>Badhamia nitens</i> 9143	?	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	2	0	1	3
41 <i>Badhamia nitens</i> 27939	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	2	0	0	1
42 <i>Badhamia nitens</i> 27298	0	0	0	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	1	3
43 <i>Badhamia papaveracea</i> 24343	0	0	0	1	0	0	?	?	1	0	0	0	?	?	?
44 <i>Badhamia utricularis</i> 735	0	0	2	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	0
45 <i>Badhamia utricularis</i> 2218	0	0	1	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	0
46 <i>Badhamia utricularis</i> 29767	0	0	0	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	0
47 <i>Badhamia utricularis</i> 2029	0	0	0	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	0
48 <i>Badhamia utricularis</i> 744159	0	0	0	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	2
49 <i>Badhamia versicolor</i> 806113	?	0	0	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	3
50 <i>Badhamia versicolor</i> 9124	?	0	0	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	3
51 <i>Badhamia versicolor</i> 8646	?	0	0	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	0
52 <i>Badhamia versicolor</i> 35337	?	0	2	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	2
53 <i>Badhamia aff versicolor</i> 5273	?	0	0	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	2,3
54 <i>Badhamia bispora</i>	?	0	0	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	1	2,3
55 <i>Badhamia calcaripes</i>	0	0	1	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0/1	3
56 <i>Badhamia delicatula</i>	0	0	0	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	2,3
57 <i>Badhamia populina</i>	0	0	0	0	0	0	?	?	1	0	0	2	1	0	2

Tabla 3 Continuación. Matriz de datos basada en 45 caracteres morfológicos y 57 UTOS.

UTOS / CARACTERES	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45
1 <i>Stemonitis axifera</i>	?	0	1	0	1	0	?	0	?	0	1	0	0	0	0
2 <i>Didymium nigripes</i>	1	1	0	1	1	0	?	0	?	0	0	1	0	0	0
3 <i>Leocarpus fragilis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0,1	?	0	0	0	0	0	1
4 <i>Physarum bitunicatum</i>	1	0	0	0	0	1	1	2	?	1	0	0	1	0	0
5 <i>Physarum dictyosporum</i>	1	0	0	0	1	1	0	0	?	0	2	?	0	0	1
6 <i>Physarum melleum</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	?	0	0	1	0	0	0,1
7 <i>Physarum pezizoideum</i>	0	0,1	0	0	0	1	0	0	?	0	1	1	0	0	0
8 <i>Physarum polycephalum</i>	0	0,1	0	0	0	1	1	0	?	0	0	1	0	0	0
9 <i>Physarum pusillum</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	?	0	0	1	0	0	0
10 <i>Physarum viride</i>	0	0,1	0	0	0	0,1	0,1	0	?	0	0	1	0	0	0
11 <i>Badhamia gigantospora</i>	0	0,1	0	0	0	0,1	0	0	?	0	0	0,1	0	1	0
12 <i>Badhamia melanospora</i>	0	0,1	0	0	0	1	0	0	?	0	0	0	0	0	2
13 <i>Badhamia affinis-armillata</i> 1061	0	0	0	0	0	1	0	0	?	0	1	0	0	0	2
14 <i>Badhamia affinis</i> 658	0	0	0	0	0	1	0	0	?	0	1	0	0	0	2
15 <i>Badhamia affinis</i> 9142	0	0	0	0	0	1	0	0	?	0	1	0	0	0	2
16 <i>Badhamia affinis</i> 146	0	0	0	0	0	1	0	0	?	0	1	0	0	0	2
17 <i>Badhamia goniospora</i> 1584	0	0,1	0	0	0	1	0	0	?	0	1	0	0	0	2
18 <i>Badhamia goniospora</i> 208	0	0	0	0	0	1	0	0	?	0	1	0	0	0	2
19 <i>Badhamia goniospora</i> 1580	0	0	0	0	0	1	0	0	?	0	1	0	0	0	2
20 <i>Badhamia goniospora</i> 9150	0	0	0	0	0	1	0	0	?	0	0	1	0	0	?
21 <i>Badhamia panicea</i> 4066	0	0	0	0	0	1	0	0	?	0	0	0	0	0	0
22 <i>Badhamia panicea</i> 743795	0	0	0	0	0	1	0	0	?	0	0	0	0	0	1
23 <i>Badhamia panicea-nivalis</i> 23828	0	0	0	0	0	1	0	0	?	0	0	0	0	0	1
24 <i>Badhamia panicea-nivalis</i> 23767	0	0	0	0	0	1	0	0	?	0	0	0	0	0	1
25 <i>Badhamia</i> sp. 18780 Argentina	0	0	0	0	0	1	0,1	1	0	0	1	0	0	0	0
26 <i>Badhamia</i> sp.5871 Hidaigo	1	0	0	0	0	1	0	2	1	1	0	0	1	0	0
27 <i>Badhamia crassipella</i> 8439	1	0	0	0	0	1	0	1	0	?	?	0	0	0	0
28 <i>Badhamia capsulifera</i> 10074	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0
29 <i>Badhamia capsulifera</i> 743298	0	0	0	0	0	1	0	1	?	1	1	0	0	0	2
30 <i>Badhamia capsulifera</i> 11368	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0
31 <i>Badhamia capsulifera</i> 721772	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0
32 <i>Badhamia capsulifera</i> 979	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0
33 <i>Badhamia capsulifera</i> 3696	0	0	0	0	0	1	0	2	0	?	1	0	1	0	0
34 <i>Badhamia dubia</i> N-13	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0/2	0	0/1	2
35 <i>Badhamia dubia</i> 29790	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0
36 <i>Badhamia dubia</i> 2070	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	1	0	1	0	0
37 <i>Badhamia dubia</i> N-30	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
38 <i>Badhamia nitens</i> 9190	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0
39 <i>Badhamia nitens</i> 8693	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	1	0	0	0	0
40 <i>Badhamia nitens</i> 9143	1	0	0	0	0	1	0	2	0/1	?	1	0	0	0	0
41 <i>Badhamia nitens</i> 27939	1	0	0	0	0	1	1	2	0/1	?	1	0	?	0	0
42 <i>Badhamia nitens</i> 27298	0	0	0	0	0	1	1	2	0	?	1	0	1	0	0
43 <i>Badhamia papaveracea</i> 24343	?	0	0	0	0	1	0	2	0	0	1	0	1	0	0
44 <i>Badhamia utricularis</i> 735	0	0	0	0	0	1	0	2	0	?	1	0	1	0	0
45 <i>Badhamia utricularis</i> 2218	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	1	0	0/1	0	0
46 <i>Badhamia utricularis</i> 29767	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0/1	1	0	0	0	0
47 <i>Badhamia utricularis</i> 2029	0	0	0	0	0	1	0	1	0/1	0	1	0	0	0	0
48 <i>Badhamia utricularis</i> 744159	0	0	0	0	0	1	0	0	?	0	1	0	0	0	1
49 <i>Badhamia versicolor</i> 806113	0	?	0	0	0	1	0	2	1	1	0	0	1	0	0
50 <i>Badhamia versicolor</i> 9124	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0
51 <i>Badhamia versicolor</i> 8646	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0
52 <i>Badhamia versicolor</i> 35337	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0
53 <i>Badhamia aff versicolor</i> 5273	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	2
54 <i>Badhamia bispora</i>	0	0	0	0	0	1	1	3	0	0	1	0	1	0	0
55 <i>Badhamia calcaripes</i>	0	0	0	0	0	1	0/1	2	?	1	0	0	1	0	0
56 <i>Badhamia delicatula</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	?	0	0	0	0	0	0
57 <i>Badhamia populina</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	?	0	0	0	0	0	0

Tabla 3 Continuación. Matriz de datos basada en 45 caracteres morfológicos y 57 UTOS.

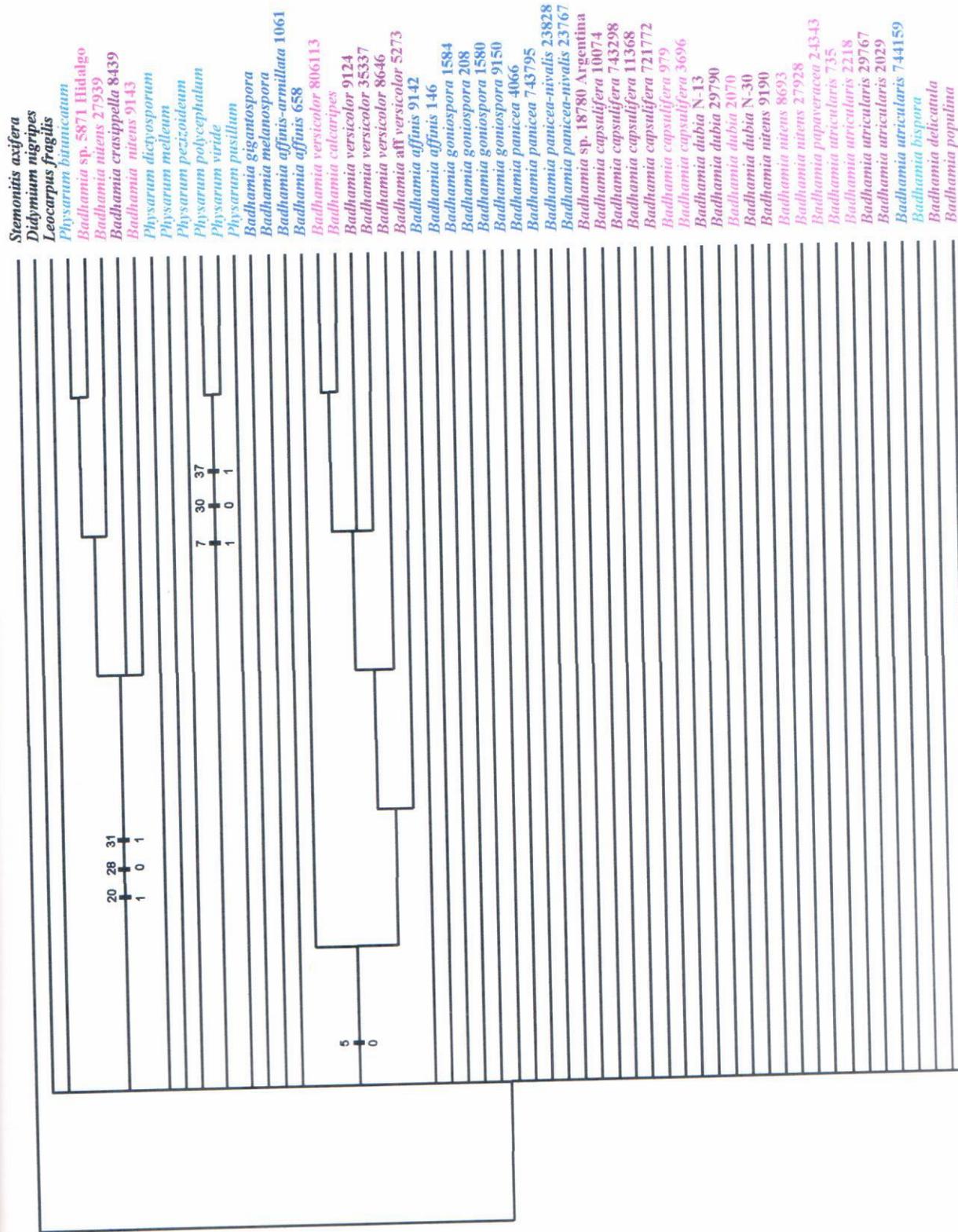


Figura 109. Consenso estricto de los 45 arboles más parsimoniosos obtenidos del análisis 4. ■ *Badhamia* con esporas fuertemente agrupadas, ■ *Badhamia* con esporas débilmente agrupadas, ■ *Badhamia* con esporas libres, ■ *Physarum*, ■ grupos externos.

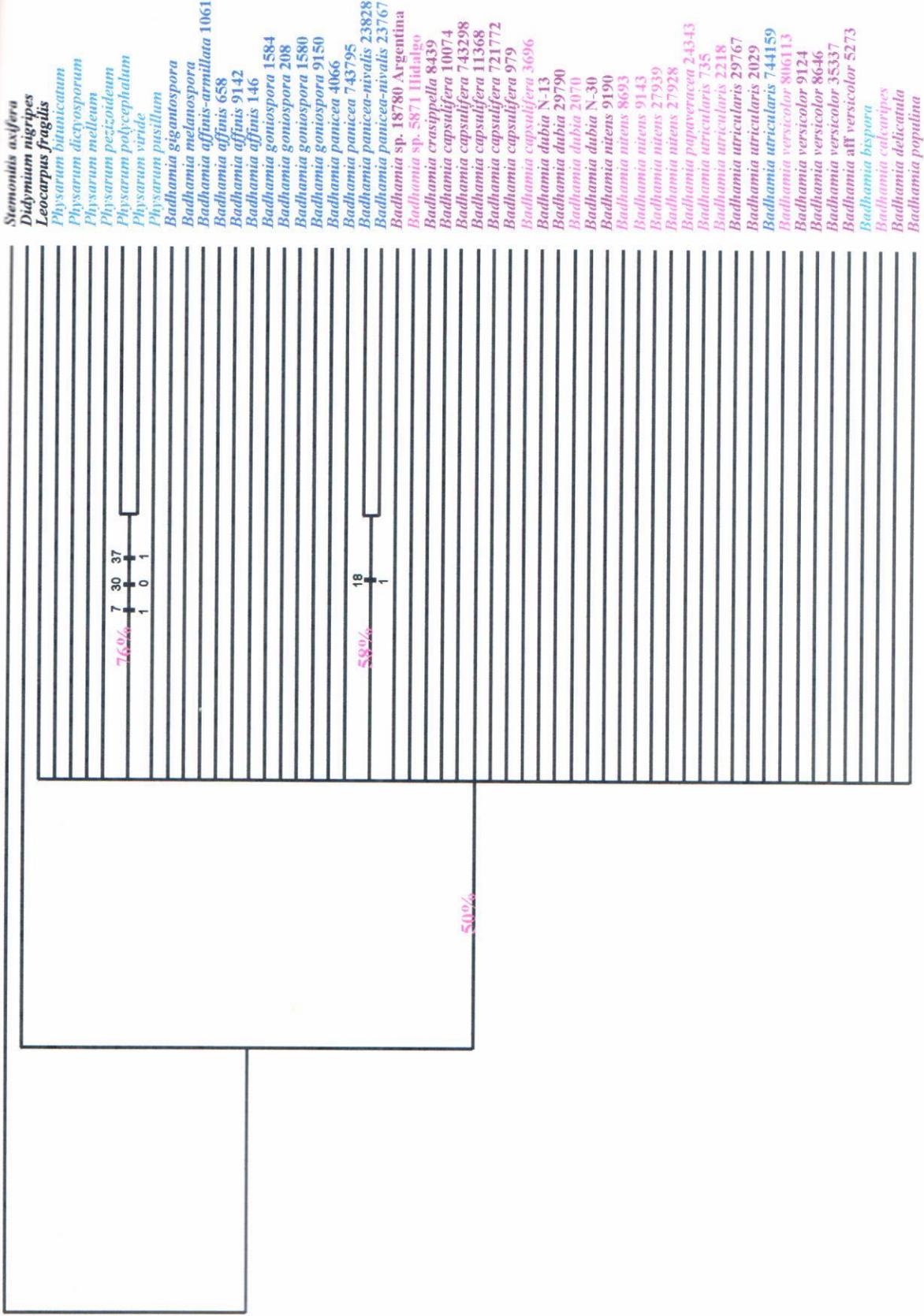


Figura 110. Análisis de Jackknife con el 30% de deleción obtenido del análisis 4. ■ *Badhamia* con esporas fuertemente agrupadas, ■ *Badhamia* con grupos de esporas débilmente agrupadas, ■ *Badhamia* con esporas libres, ■ *Physarum*, ■ grupos externos. Los valores en rojo indican el porcentaje de soporte de los clados.

No.	Herbario	Especie/ Colector/ Numero	Localidad/ País/ Tipo de vegetación
1	TLXM	<i>Badhamia</i> sp. Estrada-Torres 18780	Argentina
2	TLXM	<i>Badhamia</i> sp. Estrada-Torres 5871	Hidalgo, Mexico. Matorral xerófito
3	XAL	<i>Badhamia affinis</i> var. <i>armillata</i> . Chacon 1061	Parque Francisco Javier Clavijero, km. 2.5 antigua carretera a Coatepec, Xalapa, Veracruz, México. Bosque mesófilo de montaña
4	TLXM	<i>Badhamia affinis</i> . Hdez-Cuevas 146	Fractura Central, ladera este del volcán la Malintzi, Parque Nacional La Malinche, Mpio. de Ixtenco, Tlaxcala, México. Bosque de <i>Pinus</i>
5	TLXM	<i>Badhamia affinis</i> . Altamirano 658	Tlaxcala, México
6	TLXM	<i>Badhamia affinis</i> . Estrada-Torres 9142	Tehuacan, Puebla, México
7	TLXM	<i>Badhamia capsulifera</i> . Rodríguez-Palma 979	Fractura Central, ladera este del volcán la Malintzi, Parque Nacional La Malinche, Mpio. de Ixtenco, Tlaxcala, México. Bosque de <i>Abies-Pinus</i>
8	TLXM	<i>Badhamia capsulifera</i> . Estrada- Torres 3696	Cañada Grande, Parque Nacional La Malinche, Mpio. de Huamantla, Tlaxcala, México. Bosque de <i>Abies- Pinus</i>
9	BPI	<i>Badhamia capsulifera</i> . Farlow 743298	Massachussets, E.U.A.
10	BPI	<i>Badhamia capsulifera</i> 721772	Samoa
11	MEYER	<i>Badhamia capsulifera</i> . Meyer 11368	Rognaix, Francia
12	MEYER	<i>Badhamia capsulifera</i> . Meyer 10074	Saint-Paul-sur-Isere, Francia
13	TLXM	<i>Badhamia crasipella</i> 8439	Butte Co., CA, CHICO, Bidwell Park. California, E.U.A. Hojas muertas
14	TLXM	<i>Badhamia dubia</i> . Ridelius N-13	Dagsas Parish, Halland, Suecia. En <i>Corylus avellana</i>
15	TLXM	<i>Badhamia dubia</i> . Hdez-Cuevas 2070	Transecto norte a 2800 m del volcán La Malintzi, Parque Nacional La Malinche, Mpio. de Huamantla, Tlaxcala, México. Bosque de <i>Pinus montezumae</i> .
16	MEYER	<i>Badhamia dubia</i> . Meyer 29790	Castel del piano, place de l'hotel Venerio, Italia. écorce de <i>Abies alba</i> vivant

Tabla 4. Especímenes revisados e incluidos en el análisis filogenético.

No.	Herbario	Especie/ Colector/ Numero	Localidad/ País/ Tipo de vegetación
17	TLXM	<i>Badhamia dubia</i> . JCD N-30	Cañada Grande, Parque Nacional La Malinche, Mpio. de Huamantla, Tlaxcala, México. Bosque de <i>Abies-Pinus</i>
18	MBU	<i>Badhamia gigantospora</i> . Harkonen 3768	T2, Northern province, Arusha District, Mt. Meru Ladera Oeste, NE de Olmotonyi, cerca a Laikinoi, Tanzania. Plantación de <i>Cupressus lusitanica</i>
19	XAL	<i>Badhamia gigantospora</i> . Mortera s/n	El Trianon, Coatepec, Veracruz, Mexico. Sobre madera
20	XAL	<i>Badhamia gigantospora</i> . Tapia 2000	Jardín botánico Fco. Javier Clavijero, km. 2.5 antigua carretera Xalapa-Coatepec, Veracruz, Mexico. Bosque mesófilo de montaña
21	TLXM	<i>Badhamia goniospora</i> . Galindo- Flores 208	Cañada Grande, Parque Nacional La Malinche, Mpio. de Huamantla, Tlaxcala, México. Bosque de <i>Abies-Pinus</i>
22	TLXM	<i>Badhamia goniospora</i> . Rodríguez-Palma 1580	Cañada Grande, Parque Nacional La Malinche, Mpio. de Huamantla, Tlaxcala, México. Bosque de <i>Abies-Pinus</i>
23	TLXM	<i>Badhamia goniospora</i> . Rodríguez-Palma 1584	Cañada Grande, Parque Nacional La Malinche, Mpio. de Huamantla, Tlaxcala, México. Bosque de <i>Abies-Pinus</i> .
24	TLXM	<i>Badhamia goniospora</i> . Estrada- Torres 9150	Tehuacan, Puebla, México
25	BPI	<i>Badhamia melanospora</i> . Cook 737901	Guatemala
26	TLXM	<i>Badhamia melanospora</i> . Rodríguez-Palma 2530	Tlaquiltenango, Reserva de la Sierra de Huautla, Morelos, México. Selva baja caducifolia
27	TLXM	<i>Badhamia melanospora</i> . Hdez- Cuevas 2071	Querétaro, México. Matorral xerófito
28	TLXM	<i>Badhamia melanospora</i> . Estrada-Torres 9344	Tehuacan, Puebla, México. Matorral xerófito
29	TLXM	<i>Badhamia melanospora</i> Estrada-Torres 5203	El Rosario, Cerro el Peñon, Municipio de Tlaxco, Tlaxcala, México. Bosque mixto con <i>Quercus</i> y <i>Arbutus</i> .
30	TLXM	<i>Badhamia nitens</i> . Estrada-Torres 9190	Tehuacan, Puebla, México. Matorral xerófito
31	TLXM	<i>Badhamia nitens</i> . Estrada-Torres 9143	Tehuacan, Puebla, México. Matorral xerófito
32	MEYER	<i>Badhamia nitens</i> . Meyer 8693	Saint-Paul-sur-Isere, bord du Bayet, Francia. Musgo sobre <i>Quercus</i> vivo.

Tabla 4 Continuación. Especímenes revisados e incluidos en el análisis filogenético.

No.	Herbario	Especie/ Colector/ Numero	Localidad/ País/ Tipo de vegetación
33	MEYER	<i>Badhamia nitens</i> . Meyer 27939	Petit Coeur, Francia. Corteza de <i>Picea</i> .
34	MEYER	<i>Badhamia nitens</i> . Meyer 27298	Couhard, Autun, Francia. Corteza.
35	TLXM	<i>Badhamia panicea</i> . Hoof 4066	Helmord, Países Bajos.
36	BPI	<i>Badhamia panicea</i> . Martin 743795	Mard. Lake, Colorado. E.U.A.
37	MEYER	<i>Badhamia panicea</i> var. <i>nivalis</i> . Meyer 23828	Bagni di Vinadio, a la derecha del hotel (Italia) niv alt. 1300m
38	MEYER	<i>Badhamia panicea</i> var. <i>nivalis</i> . Meyer 23767	Orcières, limites de Ecrins N 44°66'60" E 06°32'79" niv alt. 1700
39	MEYER	<i>Badhamia papaveracea</i> 24343	Francia
40	TLXM	<i>Badhamia utricularis</i> . Hdez-Cuevas 2218	Atrás de la escuela de Agrobiología, Km. 10.5 Carr. Texmelucan-Tlaxcala, Mpio. de Ixtacuixtla, Tlaxcala, México. Bosque de <i>Juniperus</i>
41	TLXM	<i>Badhamia utricularis</i> . Velasco-Ramírez 735	Km. 108 Carr. Pachuca-Tampico, Hidalgo, México. Bosque de <i>Alnus</i>
42	MEYER	<i>Badhamia utricularis</i> . Meyer 29767	Rognaix, cerca de la escuela. Ramas y hojas muertas.
43	MEYER	<i>Badhamia utricularis</i> . Meyer 2029	Rognaix
44	BPI	<i>Badhamia utricularis</i> 744159	Mt. Lake area, Virginia, E.U.A.
45	MEYER	<i>Badhamia versicolor</i> . Meyer 9124	Stuttgart, Körschtal bei Hohenheim, Baden-Württemberg, Alemania, corteza y musgo sobre troncos vivos de <i>Fraxinus</i>
46	MEYER	<i>Badhamia versicolor</i> . Meyer 8646	Grieskirchen, Autriche. Tronco musgoso vivo de <i>Acer negundo</i>
47	MEYER	<i>Badhamia versicolor</i> . Meyer 35337	Chambéry, clinique. Tronco vivo de <i>Populus</i>
48	BPI	<i>Badhamia versicolor</i> . 806113	Cape Girardeau, Missouri, E.U.A.
49	TLXM	<i>Badhamia aff versicolor</i> . Estrada-Torres 5273	Km. 85.6 carr. a Veracruz (Tramo Alchichica-Totalco), Mpio. De Totalco, Veracruz, Mexico. Bosque de matorral crasicaule con <i>Nolina</i> , <i>Agave</i> , <i>Dasyllirion</i> , <i>Opuntia</i> y <i>Mammillaria</i>

Tabla 4 Continuación. Especímenes revisados e incluidos en el análisis filogenético.

No.	Herbario	Especie/ Colector/ Numero	Localidad/ País/ Tipo de vegetación
50	TLXM	<i>Didymium nigripes</i> . Rodríguez-Palma 453	Cañada Grande, Parque Nacional La Malinche, Mpio. de Huamantla, Tlaxcala, México. Bosque de <i>Abies-Pinus</i>
51	MA-FUNGI	<i>Didymium nigripes</i> . Blanco 21086	La Coruña: Lires, España. En corteza, ramas y hojas caídas de <i>Eucalyptus globulus</i> y frondes secas de <i>Pteridium aquilinum</i> .
52	TLXM	<i>Didymium nigripes</i> . Velasco-Ramírez 709	Carr. Tebicuetlan-Huazolingó, Mpio. Hueyutla, Hidalgo, México. Bosque mesófilo de montaña
53	TLXM	<i>Didymium nigripes</i> . Velasco-Ramírez 128	Tlanchinol, Hidalgo, México. Bosque mesófilo de montaña
54	TLXM	<i>Didymium nigripes</i> . Velasco-Ramírez 118	Tlanchinol, Hidalgo, México. Bosque mesófilo de montaña
55	TLXM	<i>Leocarpus fragilis</i> . Rodríguez-Palma 2034	Volcán La Malintzi, arriba del Albergue del IMSS, Mpio. de Huamantla, Tlaxcala, México. Bosque de <i>Pinus</i>
56	TLXM	<i>Leocarpus fragilis</i> . Velasco-Ramírez 588	Carr. Pachuca-Tampico Km. 91.5, Hidalgo, México. Bosque <i>Pinus-Quercus</i> .
57	TLXM	<i>Leocarpus fragilis</i> . Velasco-Ramírez 502	Km. 91.5 Carr. Pachuca-Tampico, Zacualtipán, Hidalgo, México. Bosque de <i>Pinus-Quercus</i>
58	MEYER	<i>Leocarpus fragilis</i> var. <i>bisporus</i> . Meyer 6099	Macot, alt. 1800. Corteza y musgos
59	MEYER	<i>Leocarpus fragilis</i> var. <i>bisporus</i> . Meyer 11893	St-Paul-sur-Isere, alt. 1100. Musgos
60	TLXM	<i>Physarum dictyosporum</i> . Estrada-Torres 4126a	Sierra de Huautla, Mpio. de Tlalquitenango, Morelos, México. Selva baja caducifolia
61	TLXM	<i>Physarum dictyosporum</i> . Estrada-Torres 4311b	Sierra de Coalcomán, Mpio. de Aquila, Michoacán, México. Selva baja caducifolia
62	TLXM	<i>Physarum dictyosporum</i> . Estrada-Torres 4317b	El Chorrillo, camino a Maroata-Pomaro, Sierra de Coalcomán, Mpio. de Aquila, Michoacán, México. Selva baja caducifolia
63	TLXM	<i>Physarum melleum</i> . Rodríguez-Palma 259	Cascadas de Atlhuetzia, Municipio de Amaxac de Guerrero, Tlaxcala, México. Bosque de galería con <i>Juniperus</i> , <i>Alnus</i> , <i>Fraxinus</i> , <i>Populus</i> , <i>Schinus</i> y <i>Quercus</i> .
64	TLXM	<i>Physarum melleum</i> . Estrada-Torres 4756	Ajuchitlán, Reserva de la Sierra de Huautla, Mpio. de Tlalquitenango, Morelos, México. Selva baja caducifolia

Tabla 4 Continuación. Especímenes revisados e incluidos en el análisis filogenético.

No.	Herbario	Especie/ Colector/ Numero	Localidad/ País/ Tipo de vegetación
65	UTMC	<i>Physarum melleum</i> . Winstead 1571	Austin, Texas, E. U. A.
66	TLXM	<i>Physarum melleum</i> . Velasco-Ramírez 179	Km. 10 Carr. Tehuetlan-Huasalingo, Hidalgo, México. Selva mediana subperennifolia
67	TLXM	<i>Physarum melleum</i> 4352	El Chorrillo, camino a Maroata-Pomaro, Sierra de Coacomán, Mpio de de Aquila, Michoacán, Mexico. Selva baja caducifolia
68	MEYER	<i>Physarum pezizoideum</i> . 1667	Belley-Lac d'Armaille. sobre <i>Auricularia mesenterica</i>
69	MEYER	<i>Physarum pezizoideum</i> 18115	Capilla de Saint-Mesmin, cerca de Orléans, sobre <i>Auricularia mesenterica</i> y hoja viva
70	XAL	<i>Physarum polycephalum</i> . Sosa 230	Poza Rica, Veracruz, Mexico. Sobre madera, vegetación tropical
71	XAL	<i>Physarum polycephalum</i> . Aguilera 11	Texolo, Xico, Veracruz, México. Sobre madera
72	XAL	<i>Physarum polycephalum</i> . Ortiz s/n	La Orduña, Veracruz, México. Tallos y hojas secas
73	TLXM	<i>Physarum pusillum</i> . Estrada-Torres 5613-11033	Xochihuacán, Mpio. de Epazoyucan, Hidalgo, México. Bosque de matorral rosetófilo con <i>Opuntia</i> , <i>Yuca</i> y <i>Agave</i>
74	MEYER	<i>Physarum pusillum</i> 17228	Ste Marie (Martinique). Bráctea de <i>Cocos nucifera</i>
75	MEYER	<i>Physarum pusillum</i> . 23282	St Paul-sur-Isère. Hojas secas sobre plantas vivas
76	TLXM	<i>Physarum pusillum</i> . JCD N-12	Cañada Grande, Parque Nacional La Malinche. Mpio. de Huamantla, Tlaxcala, México. Bosque de <i>Abies-Pinus</i>
77	TLXM	<i>Physarum pusillum</i> . Estrada-Torres 5255	Km. 85.6 carr. a Veracruz (tramo Alchichica-Totalco), Mpio. de Totalco, Veracruz, Mexico. Matorral crasicaule con <i>Nolina</i> , <i>Agave</i> , <i>Dasyliurium</i> , <i>Opuntia</i> y <i>Mammillaria</i>
78	TLXM	<i>Physarum viride</i> . Rodríguez-palma 272	Nanacamilpa, Mpio. de Mariano Arista, Tlaxcala, México. Bosque de <i>Pinus-Quercus</i>
79	TLXM	<i>Physarum viride</i> . Rodríguez-Palma 137	Cañada Grande, Parque Nacional La Malinche. Mpio. de Huamantla, Tlaxcala, México. Bosque de <i>Abies-Pinus</i>
80	TLXM	<i>Physarum viride</i> . Rodríguez-Palma 194	Cañada Grande, Parque Nacional La Malinche. Mpio. de Huamantla, Tlaxcala, México. Bosque de <i>Abies-Pinus</i>

Tabla 4 Continuación. Especímenes revisados e incluidos en el análisis filogenético.

No.	Herbario	Especie/ Colector/ Numero	Localidad/ País/ Tipo de vegetación
81	TLXM	<i>Physarum viride</i> . Rodríguez-Palma 2209	Estación biológica de Chamela, UNAM, Mpio. La Huerta, eje central a 2400 m longitud, (final de la brecha), primera parada, México. Selva baja caducifolia
82	TLXM	<i>Physarum viride</i> . López 5	Poza Rica, Veracruz, México. En un jardín, sobre madera
83	TLXM	<i>Stemonitis axifera</i> . Hdez-Cuevas 2079	Cañada Grande, Parque Nacional La Malinche, Mpio. de Huamantla, Tlaxcala, México. Bosque de <i>Abies-Pinus</i> .
84	TLXM	<i>Stemonitis axifera</i> . Galindo-Flores 339	Cañada Grande, Parque Nacional La Malinche, Mpio. de Huamantla, Tlaxcala, México. Bosque de <i>Abies-Pinus</i>
85	TLXM	<i>Stemonitis axifera</i> . Rodríguez-Palma 1079	Cascadas de Atlihuetzía, Mpio. de Amaxac de Guerrero, Tlaxcala, México. Bosque de galería con <i>Juniperus</i> , <i>Agnus</i> , <i>Fraxinus</i> , <i>Populus</i> , <i>Schinus</i> y <i>Quercus</i>
86	TLXM	<i>Stemonitis axifera</i> . Estrada-Torres 4378	El Chorrillo, camino a Maroata-Pomaro, Sierra de Coalcomán, Mpio. de Aquila, Michoacán, México. Selva baja caducifolia
87	TLXM	<i>Stemonitis axifera</i> . Estrada-Torres 4276	Km. 9 camino a Tizupa-San Pedro Naranjestil, Sierra de Coalcomán, Mpio. de Aquila, Michoacán, México. Selva baja caducifolia

Tabla 4 Continuación. Especímenes revisados e incluidos en el análisis filogenético.

CARACTERES	ESTADOS
35. Constricción del hipotalo para formar un pseudoestípite:	0) ausente, 1) presente
36. Tipo de peridio	0) evanescente; 1) persistente
37. Color en el peridio:	0) ausente; 1) presente
38. Numero de capas en el peridio:	0) una; 2) dos; 1) tres
39. Color en la segunda capa:	1) ausente; 0) presente
40. Distribución de la pigmentación en el peridio:	1) uniforme; 0) en areolas
41. Iridiscencia en la capa más interna:	0) ausente; 1) presente
42. Color predominante en la iridiscencia:	1) guinda metálico; 0) verde-azul
43. Ornamentación en la primera capa peridial:	0) ausente; 1) presente
44. Limo en el peridio:	0) ausente; 1) presente
45. CaCO ₃ en forma de cristales:	1) ausente; 0) presente
46. Carbonato de calcio en forma de gránulos:	0) ausente; 1) presente
47. Forma de agregación de CaCO ₃ en el peridio:	0) escarchado; 1) como una capa; 2) escamas; 3) reticulada; 4) en líneas; 5) esparcido
48. Color del CaCO ₃ en el peridio:	0) ausente; 1) presente
49. Tonalidad de color del CaCO ₃ en el peridio:	0) rosado; 1) amarillo; 2) naranja
50. Tipo de dehiscencia en el peridio:	0) regular; 1) irregular
51. Dehiscencia regular de forma:	0) estelada; 1) por un costado
52. Capilicio ramificado:	1) ausente; 0) presente
53. Capilicio no ramificado:	0) ausente; 1) presente
54. Patrón de ramificación:	0) reticulado; 1) no reticulado; 2) dicotómico
55. Filamentos de capilicio cuantificables en un corte longitudinal:	0) ausentes; 1) presentes
56. Color en el capilicio	1) ausente; 0) presente
57. Tonalidad de color del capilicio:	0) pardo rojizo; 1) violeta grisáceo oscuro
58. Adherencia entre capilicio y peridio:	0) ausente; 1) presente
59. Extremos del capilicio interconectados entre sí formando una red externa:	1) ausentes; 0) presentes
60. CaCO ₃ dentro de los filamentos del capilicio:	0) ausente; 1) presente
61. Cantidad de limo presente a lo largo de los filamentos del capilicio:	1) del 75-100%; 0) 50%
62. CaCO ₃ masificado sobre los filamentos del capilicio a manera de nodos:	0) ausente; 1) presente
63. Nodos no calcáreos en el capilicio:	0) ausente; 1) presente
64. Capilicio masificado en el centro de la esporoteca para formar una pseudocolumela:	0) ausente; 1) presente
65. Forma de las esporas:	0) subglobosa-globosa; 1) poliédrica
66. Esporas libres:	1) ausentes; 0) presentes
67. Esporas agrupadas:	0) ausentes; 1) presentes
68. Verrugas en la ornamentación de las esporas:	1) ausentes; 0) presentes
69. Espinas en la ornamentación de las esporas:	0) ausentes; 1) presentes
70. Tamaño de las espinas en las esporas:	0) visibles en obj. 20x; 1) visibles en obj. 40X; 2) apenas perceptibles en obj. 100x
71. Espinas agrupadas en la ornamentación de las esporas:	0) ausentes; 1) presentes
72. Longitud de las espinas en las esporas:	0) homogénea; 1) heterogénea

Tabla 5. Continuación. Caracteres y estados de carácter utilizados en el análisis número 1.

CARACTERES	ESTADOS
73. Superficie esporal ocupada por la ornamentación:	0) completa; 1) sólo la mitad
74. Crestas en la ornamentación de las esporas:	0) ausentes; 1) presentes
75. Aristas en la ornamentación de las esporas:	0) ausentes; 1) presentes
76. Intensidad de la pigmentación de las esporas:	0) baja; 1) intermedia; 2) fuerte
77. Dehiscencia predefinida en la pared esporal:	0) ausente; 1) presente
78. Zona de dehiscencia esporal a manera de:	0) un hemisferio; 1) una línea ecuatorial; 2) un radio

Tabla 5. Continuación. Caracteres y estados de carácter utilizados en el análisis número 1.

Caracteres	Estados
1. Presencia de estípite	0) presente cilíndrico, 1) presente cónico; 2) ausente
2. Consistencia de estípite	0) fibroso; 1) membranoso con pliegues rectos; 2) membranoso con pliegues sinuosos
3. Relleno formado por materia orgánica en el estípite	0) ausente, 1) presente,
4. Relleno formado por CaCO ₃ en el estípite:	0) ausente; 1) presente
5. Color en el estípite:	0) rojo-negro; 1) amarillo pálido; 2) ausente
6. Proyección del estípite dentro de la esporoteca como una columela:	0) presente de forma cilíndrica; 1) presente de forma clavada; 2) presente de forma cónica; 3) ausente
7. Forma de las expansiones de los filamentos del capilicio en las zonas de unión a la columela:	0) expandidas; 1) poco expandidas
8. Relleno formado por CaCO ₃ en la columela:	0) ausente; 1) presente en forma de cristales; 2) presente en forma de gránulos
9. Material atrapado dentro del hipotalo:	0) ausente; 1) presente en forma de materia orgánica; 2) presente en forma de CaCO ₃
10. Constricción del hipotalo para formar un pseudoestípite:	0) ausente; 1) presente e individualizada (sosteniendo una esporoteca); 2) presente y varios fusionados (sosteniendo varias esporotecas)
11. Color del pseudoestípite:	0) amarillo; 1) dorado,
12. Número de capas en el peridio:	0) 1; 1) 3
13. Tipo de peridio:	0) evanescente; 1) persistente
14. Iridiscencia en el peridio:	0) ausente; 1) presente
15. Distribución de color en el peridio:	0) uniforme; 1) en areolas; 2) ausente
16. Ornamentación en el peridio:	0) ausente; 1) presente
17. Forma de la dehiscencia en el peridio:	0) estelada; 1) irregular, 2) por un costado
18. CaCO ₃ en el peridio:	0) ausente; 1) presente en forma de cristales; 2) presente en forma de gránulos
19. Color del CaCO ₃ en el peridio:	0) blanco; 1) rosado; 2) amarillo-naranja
20. Tipo de capilicio:	0) reticulado; 1) filamentosos; 2) dicotómico; 3) columnas casi sin ramificar
21. Color del capilicio:	0) pardo rojizo; 1) violeta grisáceo oscuro; 2) ausente; 3) amarillo
22. Extremos del capilicio interconectados entre sí formando una red externa:	0) presentes; 1) ausentes

Tabla 6. Caracteres y estados de carácter utilizados en el análisis número 2.

Caracteres	Estados
23. Presencia de CaCO ₃ en los filamentos del capilicio:	0) ausente; 1) Presente, masificado en forma de nodos; 2) Presente, distribuido casi o completamente sobre los filamentos
24. Pseudocolumela en el centro de la esporoteca:	0) ausente; 1) presente
25. Nódulos no calcáreos en el capilicio:	0) ausentes; 1) presentes
26. Agregación de las esporas en grupos:	0) ausente; 1) presente
27. Forma de las esporas:	0) subglobosa-globosa; 1) ovada
28. Tipo de ornamentación de las esporas:	0) verrugas; 1) crestas reticuladas; 2) espinas
29. Verrugas agrupadas en la ornamentación de las esporas:	0) ausentes; 1) presentes
30. Distribución de las verrugas sobre la espora:	0) homogénea, 1) heterogénea (sólo la mitad)
31. Distribución de las espinas sobre la espora:	0) homogénea, 1) heterogénea (sólo la mitad)
32. Dehiscencia predefinida en la pared esporal:	0) ausente, 1) presente en forma de hemisferio, 2) presente en forma de línea ecuatorial

Tabla 6. Continuación. Caracteres y estados de carácter utilizados en el análisis número 2.